

## Réévaluation des preuves de la régulation des populations de loups

The Journal of Wildlife Management 75(3):726–730; 2011; DOI: 10.1002/jwmg.74

Note



### A Reappraisal of the Evidence for Regulation of Wolf Populations

C. A. CARIAPPA, *Department of Natural Resources Management, Texas Tech University, Box 42125, Lubbock, TX 79409-2125, USA*  
JOHN K. OAKLEAF, *U.S. Fish and Wildlife Service, Mexican Wolf Field Projects Coordinator, P.O. Box 92, Alpine, AZ 85920, USA*  
WARREN B. BALLARD,<sup>1</sup> *Department of Natural Resources Management, Texas Tech University, Box 42125, Lubbock, TX 79409-2125, USA*  
STEWART W. BRECK, *USDA/Wildlife Services, National Wildlife Research Center, 4101 Laporte Avenue, Fort Collins, CO 80521, USA*

#### Résumé

Le dogme selon lequel les densités de population de loups gris (*Canis lupus*) dans les systèmes naturels sont limitées presque uniquement par la biomasse d'ongulés disponible est basé sur des études qui ajustent des régressions linéaires (**réponse numérique** de type 1) aux données collectées sur 32 sites à travers l'Amérique du Nord. Nous avons ajusté des fonctions de réponse de type 1, 2 et 3 aux données en utilisant des régressions linéaires et non linéaires appropriées et nous avons trouvé que les preuves soutenaient la régulation de la population de loups par la dépendance de la densité autant que la limitation par la disponibilité des proies. Lorsque nous avons exclu 4 des 32 points de l'ensemble de données originales parce que ces points représentaient des populations de loups exploitées ou en expansion, les données suggèrent que les populations de loups sont **autorégulées** plutôt que limitées par la biomasse des proies avec une marge d'au moins 3:1. En établissant des objectifs pour des niveaux durables de population de loups, les gestionnaires des réintroductions de loups et des efforts de récupération des espèces devraient prendre en compte la possibilité qu'un mécanisme de régulation joue un rôle important dans la dynamique de la population de loups.

#### INTRODUCTION

Il est essentiel de comprendre si les populations de prédateurs sont **limitées** ou **régulées** par les proies pour conserver et gérer les grands carnivores dans le monde entier. Une telle compréhension est impossible sans le concept d'une fonction de **réponse numérique** - **une description des changements de densité de la population de prédateurs en fonction des changements de densité des proies** (Solomon 1949, Holling 1959). Pour les loups (*Canis lupus*), qui ont fait l'objet d'efforts de restauration au niveau mondial, le dogme généralement accepté est que la densité de population dans les systèmes naturels est limitée presque uniquement par la biomasse d'ongulés disponible (Keith 1983, Fuller 1989, Fuller et al. 2003). L'idée que les populations de prédateurs puissent être limitées uniquement par les proies disponibles est cependant remise en question depuis longtemps par les biologistes qui étudient d'autres espèces de grands carnivores. Hornocker (1969, 1970) et Seidensticker et al. (1973) ont rapporté que l'augmentation des populations d'ongulés n'entraînait pas d'augmentation de la population de pumas (*Puma concolor*) qui étaient les proies des ongulés. Pourtant, les biologistes du loup ont négligé la possibilité que les populations de loups, elles aussi, n'augmentent pas en réponse à l'augmentation des populations de proies.

La doctrine de la limitation des proies concernant les populations de loups est basée sur quelques études qui ajustent des régressions linéaires (réponse numérique de type 1) aux données de telle sorte que les changements dans la densité des loups (WD) sont expliqués par les changements dans un indice de biomasse d'ongulés. (UBI ; Keith 1983, Fuller 1989, Fuller et al. 2003). Une relation linéaire entre ces variables suggère que la densité de loups continuera à augmenter sans limite tant que l'indice de biomasse des ongulés augmentera. **Cependant**, il est théoriquement possible que la fonction de **réponse numérique** prenne d'autres formes (par exemple, une fonction de réponse de type 2, qui est une fonction croissante monotone avec une pente décroissante monotone et une asymptote, ou une fonction de réponse de type 3, qui est une fonction sigmoïde avec une asymptote ; Messier 1995). Les fonctions de réponse de type 2 et de type 3 suggèrent toutes deux qu'il existe une limite supérieure que les WD ne dépasseront pas indépendamment des augmentations de l'UBI et que la limitation ou la régulation dépendant de la densité deviendra plus intense à mesure que les WD s'approcheront de la limite supérieure. L'ajustement d'une fonction de type 1 à des données ne constitue pas une preuve en soi qu'une fonction de type 1 est le modèle le plus approprié pour décrire la façon dont la WD réagit aux changements de l'UBI. Nous avons donc exploré dans quelle mesure les preuves soutiennent chacune des trois fonctions de réponse numérique théoriquement possibles afin de déterminer si les populations de loups sont limitées par les proies ou régulées.

## MÉTHODES

La tentative la plus récente d'adapter une fonction de **réponse numérique** de type 1 à des données s'est appuyée sur des données recueillies par différents chercheurs sur 32 sites d'étude en Amérique du Nord (Fuller et al. 2003), tous situés dans la partie nord des États-Unis et du Canada. Les loups récemment réintroduits dans le nord des Rocheuses et le sud-ouest n'ont pas été pris en compte car ces populations sont encore en **croissance**. L'ensemble des données utilisées par Fuller et al. (2003) reflète la moyenne des WD et la moyenne des UBI sur plusieurs années dans les 32 sites. L'utilisation d'un indice pour mesurer la disponibilité des proies était justifiée car on sait que les loups s'attaquent à plusieurs espèces d'ongulés (Mech 1970, Fuller et al. 2003).

La littérature scientifique indique la possibilité théorique de **3 modèles** pour décrire la réponse numérique des prédateurs : une fonction de réponse numérique de type 1, de type 2 ou de type 3 (Holling 1959, Messier 1995). Plus précisément, les fonctions décrivent toutes la façon dont la WD réagit aux changements de l'UBI. La fonction de réponse numérique de type 1 est une ligne droite ( $WD = K_0 \times UBI$  ;  $K_0$  est une constante). Une réponse de type 2 est une fonction **croissante monotone** avec une pente décroissante monotone et une asymptote ( $WD = [K_1 \times UBI] / [K_2 + UBI]$  ;  $K_1$  et  $K_2$  sont des constantes). Une réponse de type 3 est une fonction **sigmoïde** avec également une **asymptote** ( $WD = [K_3 \times UBI^2] / [K_4 + UBI^2]$  ;  $K_3$  et  $K_4$  sont des constantes). Bien que tout exposant  $> 1$  produise une forme sigmoïde dans la courbe de réponse (Marshall et Boutin 1999), nous avons choisi un exposant de 2 car cette valeur est généralement utilisée pour décrire une réponse de type 3 (Gotelli 2001).

Les loups peuvent se nourrir de sources non ongulées telles que les lagomorphes (Ballard et al. 1987, Mech 2007) et les salmonidés (Adams et al. 2010). **Cependant, ces sources de**

nutrition non ongulées ne sont que **complémentaires**. Les points dans l'ensemble de données de Fuller et al. (2003) étaient des moyennes de densités de proies de loups et d'ongulés sur des sites individuels pendant plusieurs années avec un indice de nourriture qui incluait toutes les sources potentielles de nourriture d'ongulés comme variable indépendante. Dans ce contexte, un intercept non nul impliquerait que les populations de loups puissent persister pendant plusieurs années en se nourrissant uniquement de sources non ongulées. Par conséquent, nous avons éliminé la possibilité que les fonctions ajustées décrites ci-dessus aient une ordonnée à l'origine non nulle parce que les populations de loups ne pourraient pas persister pendant des périodes prolongées à des densités supérieures à zéro sans ongulés. **En conséquence, aucune des formes fonctionnelles que nous avons décrites ci-dessus ne contient d'ordonnée à l'origine.**

**La réponse de type 1 soutient l'hypothèse que les populations de loups sont limitées uniquement par l'abondance des proies. Les fonctions de réponse de type 2 et de type 3, individuellement et cumulativement, soutiennent l'hypothèse que les populations de loups sont régulées ou limitées en fonction de la densité. Aucune de ces fonctions ne suggère le mécanisme par lequel cette régulation se produit.** Bien qu'il n'y ait pas de justification biologique solide pour la partie sigmoïde de la fonction de réponse de type 3, nous l'avons analysée parce qu'elle est mentionnée dans la littérature.

Nous avons ajusté les 3 formes fonctionnelles à l'ensemble de données de 32 points en utilisant des méthodes de régression linéaire pour la fonction de type 1 et des méthodes de régression non linéaire pour les fonctions de type 2 et de type 3. Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike ( $AIC_c$ ) ajusté pour la petite taille de l'échantillon afin de déterminer le modèle le plus parcimonieux et de calculer les rapports de preuve en faveur des deux hypothèses (limitation des proies et régulation) en comparant le modèle de type 1 aux modèles de type 2 et de type 3 cumulativement et en comparant le modèle de type 1 au modèle de type 2 uniquement (Burnham et Anderson 2002). Cependant, les 32 points de données comprenaient 4 sites (nord-ouest du Minnesota, centre-sud de l'Alaska, centre-est du Yukon et sud du Yukon) **dans lesquels les loups sont arrivés récemment et sont en expansion ou chassés** (Fuller et al. 2003). **Nous avons exclu ces 4 points de l'ensemble des données car les populations de loups exploitées et en expansion n'auraient pas atteint le plus haut WD possible compte tenu d'un certain niveau de l'UBI** (Fuller et al. 2003). Nous avons à nouveau ajusté les 3 fonctions de réponse numérique au nouvel ensemble de données de 28 points. Nous avons recalculé les rapports de preuve en faveur des **hypothèses** de limitation et de régulation des proies et du modèle le plus parcimonieux en utilisant l' $AIC_c$  comme critère. Nous avons estimé les asymptotes des fonctions de réponse numérique de type 2 et de type 3 ( $K_1$  et  $K_3$ , respectivement) en utilisant l'ensemble de données de 28 points et nous avons calculé la moyenne des asymptotes en utilisant les méthodes décrites par Burnham et Anderson (2002). Nous avons effectué des régressions linéaires et non linéaires et estimé tous les paramètres à l'aide du progiciel statistique R 2.10.0 (R Version 2.7, [www.r-project.org](http://www.r-project.org), consulté le 9 novembre 2009).

## RÉSULTATS

Avec l'ensemble des données, les modèles de type 1, de type 2 et de type 3 ont reçu 49,0%, 45,0% et 6,0% de soutien, respectivement (Tableau 1). Le soutien cumulé pour l'hypothèse

de limitation des proies et l'hypothèse de régulation était de 49,0% et 51,0%, respectivement, lorsque l'hypothèse de régulation était soutenue par les modèles de type 2 et de type 3. Le soutien à l'hypothèse de limitation des proies et à l'hypothèse de régulation était de 52,0% et 48,0%, respectivement, lorsque l'hypothèse de régulation était soutenue uniquement par le modèle de type 2 et que nous avons exclu le modèle de type 3 de l'ensemble des candidats (Tableau 2). Nous n'avons pas estimé la valeur des asymptotes pour l'ensemble des données à 32 points.

**Tableau 1.** Soutien du modèle pour les fonctions de **réponse numérique** (avec données complètes) pour 32 populations de loups d'Amérique du Nord entre 1945 et 1994 (données de Fuller et al. 2003) en utilisant le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AIC<sub>c</sub>)

Model	Log likelihood	Sample size	Parameters estimated	AIC <sub>c</sub>	Delta AIC <sub>c</sub>	Wt
Type 1	-111.09	32	1	224.32	0	0.49
Type 2	-110.04	32	2	224.49	0.17	0.45
Type 3	-112.05	32	2	228.52	4.20	0.06

**Tableau 2.** Soutien du modèle pour les fonctions de **réponse numérique** de type 1 et de type 2 (avec les données complètes et le modèle de type 3 exclu) pour 32 populations de loups d'Amérique du Nord entre 1945 et 1994 (données de Fuller et al. 2003) en utilisant le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AIC<sub>c</sub>)

Model	Log likelihood	Sample size	Parameters estimated	AIC <sub>c</sub>	Delta AIC <sub>c</sub>	Wt
Type 1	-111.09	32	1	224.32	0	0.52
Type 2	-110.04	32	2	224.49	0.17	0.48

Après avoir omis 4 points des données, les modèles de type 1, de type 2 et de type 3 ont reçu respectivement 22,2%, 57,2% et 20,6% de soutien de la part des modèles (Tableau 3). Ainsi, les hypothèses de limitation et de régulation des proies ont reçu 22,2% et 77,8% de soutien cumulatif, respectivement, lorsque l'hypothèse de régulation a été soutenue par les modèles de type 2 et de type 3. Le soutien à l'hypothèse de limitation des proies et à l'hypothèse de régulation était de 28,0% et 72,0%, respectivement, lorsque l'hypothèse de régulation n'était soutenue que par le modèle de type 2 et que le modèle de type 3 était exclu de l'ensemble des candidats (Tableau 4). Les asymptotes des modèles de type 2 et de type 3 se situent à 81,5 (SE = 35,6) loups pour 1 000 km<sup>2</sup> et 35,2 (SE = 3,9) loups pour 1 000 km<sup>2</sup>. La valeur moyenne du modèle pour les asymptotes était de 69,3 loups par 1 000 km<sup>2</sup> (Tableau 5, Figure 1).

**Tableau 3.** Soutien du modèle pour les fonctions de réponse numérique pour 28 (avec 4 populations de loups en expansion et exploitées exclues) populations de loups d'Amérique du Nord pendant la période 1945-1994 (données de Fuller et al. 2003) en utilisant le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AIC<sub>c</sub>)

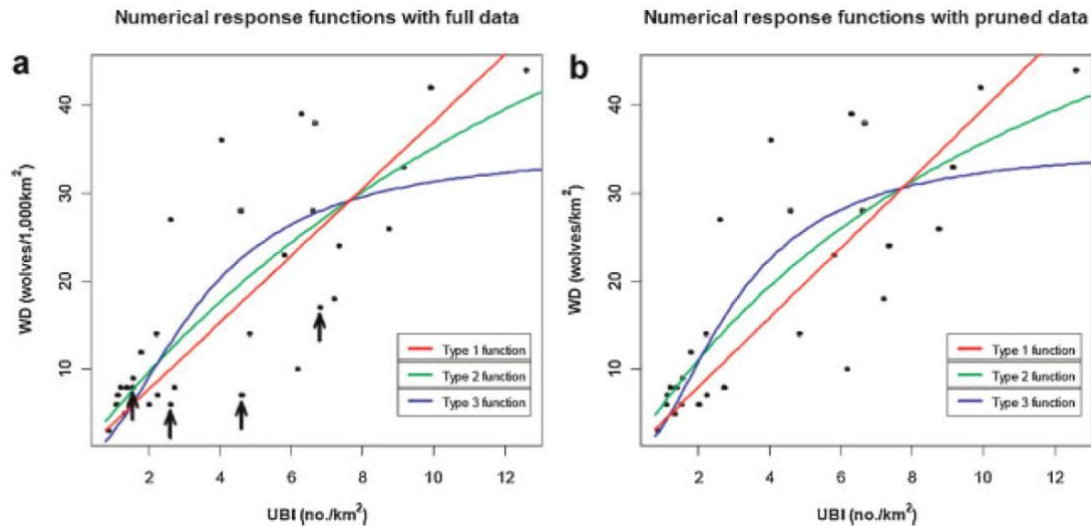
Model	Log likelihood	Sample size	Parameters estimated	AIC <sub>c</sub>	Delta AIC <sub>c</sub>	Wt
Type 1	-97.33	28	1	196.82	1.90	0.22
Type 2	-95.22	28	2	194.92	0	0.57
Type 3	-96.24	28	2	196.96	2.04	0.21

**Tableau 4.** Soutien du modèle pour les fonctions de réponse numérique pour 28 (avec 4 populations de loups en expansion et exploitées exclues) populations de loups d'Amérique du Nord pendant la période 1945-1994 avec exclusion du modèle de type 3 (données de Fuller et al. 2003) en utilisant le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AIC<sub>c</sub>)

Model	Log likelihood	Sample size	Parameters estimated	AIC <sub>c</sub>	Delta AIC <sub>c</sub>	Wt
Type 1	-97.33	28	1	196.82	1.90	0.28
Type 2	-95.22	28	2	194.92	0	0.72

**Tableau 5.** Estimation moyenne du modèle de l'asymptote des fonctions de réponse numérique de type 2 et de type 3 pour 28 (avec 4 populations de loups en expansion et exploitées exclues) populations de loups nord-américaines pendant la période 1945-1994 (données de Fuller et al. 2003)

Model	Asymptote	Wt	Relative wt	Estimate
Type 2	81.54	0.57	0.74	69.28
Type 3	35.23	0.21	0.26	



**Figure 1.** Lignes de régression linéaire et non linéaire pour les fonctions de réponse numérique de type 1, type 2 et type 3 pour les populations de loups d'Amérique du Nord, 1945-1994. **(a)** 32 points de données complets provenant de Fuller et al. (2003). Les estimations des paramètres étaient  $K_0 = 3,81$ ,  $K_1 = 104,56$ ,  $K_2 = 19,77$ ,  $K_3 = 34,87$ ,  $K_4 = 11,58$ . **(b)** Vingt-huit points de données après suppression de 4 populations désignées par Fuller et al. (2003) comme étant en expansion ou exploitées. Les estimations des paramètres étaient  $K_0 = 3,95$ ,  $K_1 = 81,54$ ,  $K_2 = 12,85$ ,  $K_3 = 35,23$ ,  $K_4 = 9,14$ . Les flèches noires indiquent les 4 points que nous avons retirés de l'ensemble de données initial.

## DISCUSSION

Notre **nouvelle** analyse des données recueillies par Fuller et al. (2003) suggère que les preuves en faveur d'une régulation dépendante de la densité l'emportent sur les preuves en faveur d'une limitation des proies par une marge d'au moins 3:1. Notre analyse rouvre un débat entamé par des chercheurs qui ont émis l'hypothèse que les populations de loups pourraient être maintenues sous contrôle, de manière dépendante de la densité, par la compétition intraspécifique (Murie 1944, Stenlund 1955, Mech 1970, Pimlott 1970, Van Ballenberghe et al. 1975). Pimlott (1970) a en outre affirmé que les mécanismes de régulation maintenaient les populations de loups à un seuil supérieur d'environ 40 loups par 1 000 km<sup>2</sup>. Plus récemment, des chercheurs ont suggéré qu'il n'y avait pas de limites intrinsèques aux populations de loups sauf celles imposées par la disponibilité de la biomasse de proies vulnérables (Packard et Mech 1980, Keith 1983, Fuller et al. 2003). Nous n'avons pas essayé d'incorporer des données provenant de sites supplémentaires parce que nous voulions que les modèles théoriquement possibles soient confrontés à l'ensemble des données existantes. Ce faisant, nous avons cherché à déterminer si la confiance accordée à l'hypothèse de la limitation des proies par les chercheurs récents, sur la base de l'ensemble des données existantes, était justifiée.

En utilisant une méthodologie plus rigoureuse, nous avons également mis à jour l'estimation de Pimlott (1970) d'une limite supérieure pour le WD, de son estimation de 40 loups par 1 000 km<sup>2</sup> à notre asymptote moyenne modélisée de 69 loups par 1 000 km<sup>2</sup>. Notre estimation est plus cohérente avec les rapports de densité temporaire de loups atteignant 92 loups par 1 000 km<sup>2</sup> sur l'île Royale (Peterson et Page 1988) et 69 loups par 1 000 km<sup>2</sup> dans le centre-nord du Minnesota (Fuller 1989). Nous n'avons pas indiqué d'erreur standard pour notre



estimation de la limite supérieure pour deux raisons : **1)** les points de l'ensemble des données recueillies par Fuller et al. (2003) étaient des moyennes des densités de loups et de proies sur des sites individuels pendant plusieurs années, et masquent donc une certaine variabilité, et **2)** les données semblaient présenter une hétéroscédasticité.

La discussion sur la régulation par rapport à la limitation des proies, ainsi que les questions concernant le mécanisme par lequel la régulation se produit, peuvent être trouvées dans la littérature concernant d'autres grands carnivores (Hornocker 1970, Schaller 1972, Macdonald 1983, Pierce et al. 2000). **Les systèmes fonciers, la territorialité et les conflits sociaux ont tous été suggérés comme des mécanismes potentiels de régulation.** Les conflits intraspécifiques et la territorialité sont endémiques chez les loups et peuvent fixer des limites supérieures à la WD (Murie 1944, Marhenke 1971, Mech 1994). **On sait que des attaques intraspécifiques mortelles se produisent même lorsque la WD est faible et que la nourriture est abondante** (Fritts et Mech 1981, Wydeven et al. 1995). Wydeven et al. (1995) et Jedrzejewski et al. (2007) ont trouvé que la taille du territoire chez les loups était inversement liée à l'abondance des proies. Jedrzejewski et al. (2007) ont également conclu que lorsque l'abondance des ongulés était élevée et que l'abondance des proies augmentait, la taille du territoire des loups atteignait asymptotiquement une limite inférieure. **Les données de Fuller et al. (2003) et nos résultats sont cohérents avec tous ces mécanismes mais ne peuvent exclure aucun d'entre eux comme explication potentielle de la régulation dans les populations de loups.**

L'utilisation de tests d'hypothèse pour distinguer les différentes formes de fonctions de **réponse fonctionnelle** s'est avérée problématique, en particulier lorsque la taille de l'échantillon est limitée et que les systèmes étudiés sont très variables (Hassell et al. 1977, Livdahl et Stiven 1983, Marshal et Boutin 1999). Marshal et Boutin (1999) ont constaté dans des simulations que des tailles d'échantillon  $>300$  étaient nécessaires pour distinguer une fonction de type 2 d'une fonction de type 3 avec une puissance de 0,80. On peut s'attendre à ce que cette difficulté à distinguer les différentes formes se répercute également sur les tests des fonctions de **réponse numérique**, car les fonctions de réponse numérique théoriques des prédateurs ont la même forme que les fonctions de réponse fonctionnelles théoriques. De plus, le problème de la taille de l'échantillon est encore plus difficile à résoudre avec les fonctions de réponse numériques car chaque point de données supplémentaire nécessiterait l'étude d'un nouveau système loup-proie. Avec de telles contraintes sur la collecte de données, la sélection de modèles et les ratios de preuves dans le cadre de l'AIC offrent une méthode viable pour aider à comprendre comment la faune sauvage réagit aux changements de l'UBI. Les efforts futurs qui aideraient à renforcer notre compréhension de cette relation comprennent **1)** des données provenant d'un plus grand nombre de systèmes, en particulier ceux avec des densités plus élevées de biomasse d'ongulés, **2)** l'incorporation de caractéristiques mécanistes (par exemple, la taille du territoire, les conflits sociaux) dans un modèle de population de loups, et **3)** la manipulation expérimentale des systèmes.

### Implications en matière de gestion

C'est probablement un mécanisme de régulation intrinsèque (par exemple, la lutte sociale, la territorialité ou un autre mécanisme) qui conduit à la limitation des populations de loups en fonction de la densité lorsque les densités d'ongulés sont élevées. Aux indices de biomasse d'ongulés  $<8$ , les populations de loups sont probablement limitées par la disponibilité des proies, comme cela a été précédemment avancé (Fig. 1). Le dogme de la limitation des proies a conduit les gestionnaires à penser que la disponibilité de la nourriture était le seul facteur limitant pertinent pour les loups. Notre analyse montre que les conflits intraspécifiques, la territorialité ou un autre mécanisme de régulation sont pertinents et jouent probablement un rôle important dans la dynamique des populations de loups. Les gestionnaires des réintroductions de loups et des efforts de rétablissement des espèces devraient tenir compte de cette possibilité en établissant des objectifs pour des niveaux de population de loups durables. Sur la base de nos résultats, le calcul de l'UBI pour une zone particulière et l'estimation de la population de loups sur la base du modèle de régression linéaire (Fuller et al. 2003) entraîneraient une surestimation des populations de loups à des indices de biomasse non régulée  $>8$ . Le fait que les populations de loups puissent être régulées par des **mécanismes intrinsèques** est important lorsque les gestionnaires de loups déterminent la taille d'une zone à sélectionner pour des réintroductions individuelles. Enfin, la forme de la fonction de réponse numérique pour les loups peut également avoir des implications importantes pour les gestionnaires des espèces d'ongulés. Si les populations de loups répondent aux augmentations de la densité des proies d'une manière de type 2 et que la réponse fonctionnelle (taux de prédation – *kill rate*) s'est également stabilisée à des densités de proies élevées, la prédation totale (taux de prédation  $\times$  nombre de loups) restera relativement constante et le taux de prédation sera clairement dépensatoire.