

La densité des loups de Yellowstone (*Canis lupus*) est prédite par la biomasse des cerfs wapitis (*Cervus elaphus*)



NOTE

Yellowstone wolf (*Canis lupus*) density predicted by elk (*Cervus elaphus*) biomass

L. David Mech and Shannon Barber-Meyer

Received 5 January 2015. Accepted 7 May 2015.

L.D. Mech* and S. Barber-Meyer. U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 – 37th Street Southeast, Jamestown, ND 58401-7317, USA.

Corresponding author: L. David Mech (e-mails: Mechx002@umn.edu, david_mech@usgs.gov).

*Present address: U.S. Geological Survey, The Raptor Center, 1920 Fitch Avenue, University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, USA.

Can. J. Zool. 93: 499–502 (2015) dx.doi.org/10.1139/cjz-2015-0002

Published at www.nrcresearchpress.com/cjz on 7 May 2015.

Résumé

La Northern Range (NR) du parc national de Yellowstone (YNP) abrite une densité de biomasse de proies plus élevée sous la forme de cerfs wapitis (*Cervus elaphus* L., 1758) que tout autre système de loups gris (*Canis lupus* L., 1758) et de proies rapportées. Il est donc important de déterminer si ce système loup-proie correspond à un modèle de longue date reliant la densité des loups à la biomasse des proies. En utilisant les données de 2005 à 2012, après que les fluctuations de la population de wapitis se soient atténuées 10 ans après la réintroduction des loups, nous avons constaté que la biomasse des proies de la NR prédisait la densité des loups. Cette découverte et la trajectoire de la régression étendent la validité du modèle à des densités de proies 19% plus élevées que les données précédentes et suggèrent que le modèle s'appliquerait à des systèmes loup-proie ayant une biomasse de proies encore plus élevée.

INTRODUCTION

La question de savoir si le nombre de loups (*Canis lupus* L., 1758) est déterminé par l'approvisionnement en nourriture ou par des facteurs sociaux a été débattue depuis 1967 (résumé dans Cariappa et al. 2011 ; Cubaynes et al. 2014 ; McRoberts et Mech 2014). Pendant de nombreuses années, les questions ont été réglées, car la méta-analyse de Keith (1983) montrant une relation significative entre la densité des loups et la biomasse des proies a été continuellement mise à jour avec de nouvelles données et s'est renforcée (Fuller 1989 ; Fuller et al. 2003). (Malheureusement, Wolff (1997) semblait ignorer cette littérature lorsqu'il a publié « Population regulation in mammals : an evolutionary perspective »).

Récemment, Cariappa et al. (2011) ont présenté une analyse plus raffinée des données utilisées par Fuller et al. (2003) qui suggère qu'à des densités de proies plus élevées, le nombre de loups pourrait être autorégulé plutôt que déterminé par la biomasse des proies. McRoberts et Mech (2014) ont remis en question la méthodologie statistique de Cariappa et al. (2011) et ont trouvé que, de façon parcimonieuse, même à des densités de proies élevées, il n'y avait pas de preuve significative que la relation entre la densité de loups et la biomasse de proies serait différente du modèle de Fuller et al. (2003). Cependant, parallèlement, Cubaynes et al. (2014) ont conclu que plus de variations dans la survie des loups adultes dans la Northern

Range (NR) du Yellowstone National Park (YNP) étaient expliquées par la densité des loups que par l'abondance de leur principale proie, le cerf wapiti (*Cervus elaphus* L., 1758). Pendant les années étudiées par Cubaynes et al. (2014) (1998-2010), la NR a accueilli une densité plus élevée de loups et de proies que n'importe lequel des autres systèmes inclus dans le modèle de Fuller et al. (2003). Cubaynes et al. (2014 : 1344) ont rapporté que leurs résultats suggéraient que « ...des mécanismes intrinsèques dépendant de la densité ont le potentiel de réguler les populations de loups à des densités d'ongulés plus élevées ». Tout en ne contestant pas que l'agression intraspécifique peut être un facteur proximal important dans la régulation des populations de loups, McRoberts et Mech (2014) ont conclu qu'un tel mécanisme ne régulerait pas en soi les populations de loups.

Les résultats de Cubaynes et al. (2014) soulèvent cependant la question de savoir pourquoi la variation de la survie des loups adultes est mieux expliquée par la densité des loups que par la biomasse des proies si la biomasse des proies détermine en fin de compte les populations de loups. La densité des loups de Yellowstone est-elle finalement déterminée par les conflits intraspécifiques plutôt que par la biomasse des proies ? Si c'est le cas, cette conclusion représenterait la seule exception connue au modèle de Keith (1983), Fuller (1989) et Fuller et al. (2003) basé sur 32 systèmes loups-proies. Un examen plus approfondi de la densité des loups et de la biomasse des proies dans la NR est donc nécessaire. Nous avons émis **l'hypothèse** que, comme dans toutes les autres populations de proies du loup étudiées, à l'exception de celles qui recolonisent ou qui sont fortement chassées (Cariappa et al. 2011) (résumé par Fuller et al. 2003), la densité du loup de Yellowstone serait prédite par la biomasse des proies même si cette biomasse est plus élevée que toutes les biomasses de proies du loup étudiées précédemment.

MATERIELS ET METHODES

Zone d'étude

Les loups gris ont été réintroduits à Yellowstone en 1995 et 1996, et leur nombre a immédiatement commencé à augmenter (Smith 2005).

Bien que les loups aient colonisé l'ensemble du parc, leur plus grande concentration se trouvait dans la partie nord du parc sur 995 km² des 1530 km² de la NR (Cubaynes et al. 2014). Là, ils s'attaquaient principalement aux wapitis (Smith et al. 2004), dont le nombre était supérieur à 17 000 (Tableau 1). L'augmentation du nombre de loups dans la NR de Yellowstone s'est accompagnée d'une diminution du nombre de wapitis, bien que le rôle des loups dans le déclin des wapitis ne fasse pas l'unanimité (Vucetich et al. 2005 ; White et Garrott 2005 ; Varley et Boyce 2006). En 2003, le nombre de loups a atteint son maximum et en 2005, le nombre de wapitis a commencé à se stabiliser (Tableau 1). La mortalité des loups adultes était due principalement à des conflits intraspécifiques (Cubaynes et al. 2014) et la mortalité des jeunes était due à des maladies (Almberg et al. 2009, 2010, 2012).

Un test visant à déterminer si la biomasse des proies dans la NR détermine la densité des loups doit inclure une période où le nombre de loups et de proies a persisté suffisamment longtemps pour avoir atteint une sorte d'équilibre (Cariappa et al. 2011). L'examen de la Fig. S1c dans Cubaynes et al. (2014) suggère qu'un point de départ raisonnable pour une telle analyse serait 2005 parce que les fluctuations extrêmes du nombre de wapitis ont commencé

à s'amortir à ce moment-là (Tableau 1). Ainsi, nous avons généré la densité moyenne des loups et l'indice moyen de biomasse des proies (IMB ; nombre de wapitis/km² × 3 parce qu'un wapiti équivaut à trois cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) « équivalents de biomasse relative » selon Fuller et al. 2003) à partir du nombre de loups et de wapitis NR pour 2005-2012 (les dernières données disponibles) de Peterson et al. (2014). Les données sur la densité des wapitis s'appliquent à l'ensemble des 1530 km² de la NR, mais comme il s'agit de densités (nombre/surface), elles s'appliquent également à la zone de 995 km² d'où provenaient les données sur la densité des loups (Tableau 1).

Tableau 1. Nombre de loups (*Canis lupus*) et de wapitis (*Cervus elaphus*) (Peterson et al. 2014) et densité dans le Northern Range (NR), Yellowstone National Park (YNP).^a

Year	Wolf abundance (NR inside YNP) ^b	No. of wolves/ 1000 km ²	Elk abundance ^{c,d}	No. of elk/km ²
1998	42	42.21	17 838	11.66
1999	35	35.18	16 888	11.04
2000	65	65.33	15 638	10.22
2001	70	70.35	13 938	9.11
2002	78	78.39	12 838	8.39
2003	98	98.49	11 138	7.28
2004	84	84.42	12 861	8.41
2005	54	54.27	8 849	5.78
2006	75	75.38	9 241	6.04
2007	94	94.47	8 570	5.60
2008	57	57.29	9 675	6.32
2009	40	40.20	8 012	5.24
2010	38	38.19	6 118	4.00
2011	38	38.19	5 496	3.59
2012	34	34.17	5 168	3.38

^a Pour 2005-2012, la densité moyenne de loups est de 54 loups/1000 km² et l'indice de biomasse (IMC) = 4,99 wapitis/km² × 3 = 14,98. L'IMB a été multiplié par un facteur de 3 car un wapiti équivaut à trois « équivalents de biomasse relative » de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) selon Fuller (1989) et Fuller et al. (2003).

^b La zone NR à l'intérieur du parc national de Yellowstone est de 995 km².

^c Dans l'ensemble des 1530 km² de RN.

^d De 2003 à 2008, White et al. (2012) ont répertorié ces valeurs un an plus tard, c'est-à-dire de 2004 à 2009. La moyenne étant de 5,62, l'IMC (densité moyenne × 3) = 16,86. La substitution de cet IMC aux 14,98 de la régression basée sur les données du Tableau 2 a permis de prédire une densité de 58 loups/1000 km² et a donné r² = 0,81 (P < 0,0001).

Nous avons utilisé ces données pour tester leur adéquation avec le modèle de Keith (1983), Fuller (1989) et Fuller et al. (2003), moins les six points de données que Cariappa et al. (2011) et McRoberts et Mech (2014) ont conclu qu'il fallait supprimer (Tableau 2). Nous avons utilisé une régression pondérée (poids = 1/BMI_i, où BMI est l'IMC moyen des proies selon Fuller 1989 ; Fuller et al. 2003) pour tenir compte de l'hétéroscédasticité (McRoberts et Mech 2014). Keith (1983), Fuller (1989) et Fuller et al. (2003) ont tous utilisé un intercept dans leurs régressions, reflétant le fait que les données de densité des proies utilisées ne comprenaient que des proies primaires, par exemple, et non des castors d'Amérique (*Castor canadensis* Kuhl, 1820), des lièvres (genre *Lepus* L., 1758) et d'autres petites proies, de sorte que nous avons également utilisé un intercept. (Cariappa et al. (2011) contestant le modèle de Fuller et al. (2003), et donc McRoberts et Mech (2014) contestant Cariappa et al. (2011), n'ont pas utilisé d'intercepts).

Certaines meutes de loups de la NR se déplacent parfois en dehors du parc ; la densité des meutes en dehors du parc est plus faible, mais les données sur la densité des loups dans le parc, basées sur le radiopistage aérien intensif et l'observation, sont assez précises. Les données de l'IMC (basées sur des comptages aériens de wapitis) peuvent être moins précises. Selon Peterson et al. (2014), les données sur les wapitis proviennent d'Eberhardt et al. (2007) pour 1998-2004 et de White et al. (2012) pour 2005-2009. Les estimations pour 2010-2012

ont utilisé les méthodes de White et al. (2012), en multipliant le nombre de wapitis observés par voie aérienne par 1,32 pour tenir compte de ceux qui n'ont pas été observés.

Depuis 2008, la moitié ou plus des wapitis migrent généralement hors du parc pendant l'hiver (P.J. White, communication personnelle). Étant donné que certains wapitis migrent hors de la partie des 995 km² de la NR à l'intérieur du parc pendant une partie de l'année, un réviseur a suggéré que nous devrions également analyser les données en conséquence. Cet évaluateur a fourni une fourchette de nombres de loups (18-34) pour les 535 km² de la NR à l'extérieur du parc, admettant que ces nombres n'étaient pas aussi précis que ceux des loups dans le parc. Nous avons donc ajouté la moyenne des données de l'évaluateur (26) pour les 535 km² à la moyenne des données sur les loups pour les 995 km² de la NR à l'intérieur du parc et nous avons utilisé la densité résultante pour les 1530 km² de la NR dans notre analyse. Nous avons également effectué des régressions pondérées en supposant que les données moyennes d'IMC de la NR étaient inférieures et supérieures de 20%.

Tableau 2. Données sur la biomasse des proies et la densité des loups (*Canis lupus*) utilisées pour la Fig. 1 d'après Fuller et al. (2003 : Tableau 6.2) moins quatre points de données que Cariappa et al. (2011) et McRoberts et Mech (2014) ont conclu qu'il fallait supprimer, et deux autres que McRoberts et Mech (2014) ont supprimés, mais en incluant les données de la chaîne septentrionale de Yellowstone de cette étude

Prey biomass index	No. of wolves/1000 km ²	Location
0.865	3	Denali Park, Alaska, USA
1.3	5	Northwestern Alaska, USA
2.002	6	Denali Park, Alaska, USA
1.531	6	Denali Park, Alaska, USA
1.114	6	Northeastern Alberta, Canada
2.24	7	Northern Alaska, USA
1.143	7	West-central Yukon, Canada
1.38	8	Southwestern Quebec, Canada
1.224	8	Northern Alberta, Canada
2.73	8	Jasper Park, Alberta, Canada
1.56	9	Interior Alaska, USA
6.17	10	North-central Minnesota, USA
1.789	12	Puksakwa Park, Ontario, Canada
2.2	14	Southwestern Quebec, Canada
4.826	14	Kenai Peninsula, Alaska, USA
7.2	18	Northern Wisconsin, USA
5.791	23	Northeastern Minnesota, USA
7.2	24	Northwestern Alberta, Canada
8.74	26	Southwestern Manitoba, Canada
6.6	28	Southern Quebec, Canada
4.572	28	Northeastern Minnesota, USA
9.15	33	Voyageurs Park, Minnesota, USA
6.645	38	East-central Ontario, Canada
6.28	39	North-central Minnesota, USA
9.9	42	Northeastern Minnesota, USA
12.576	44	Isle Royale, Michigan, USA
14.98	54	This study

RESULTATS ET DISCUSSION

La densité moyenne de loups sur les 995 km² de la NR de Yellowstone à l'intérieur du parc était de 54 loups/1000 km² et l'IMC moyen des proies était de 14,98 (Tableau 1). Le modèle de Fuller et al. (2003) a prédit une densité de 55 loups/1000 km² sur la base d'un IMC de 14,98 (Tableau 1). Ainsi, ces données s'adaptent bien au modèle IMC de Fuller et al. (2003) (Fig. 1), augmentant le r² de 0,79 à 0,81 ($P < 0,0001$). Même en supposant que les données d'IMC étaient supérieures ou inférieures de 20%, le r² était toujours de 0,80-0,81 ($P < 0,0001$). L'utilisation de la densité de loups sur l'ensemble des 1530 km² de la NR à l'intérieur et à l'extérieur du parc (52 loups/1000 km²) dans l'analyse a également produit un r² de 0,81 ($P < 0,0001$).

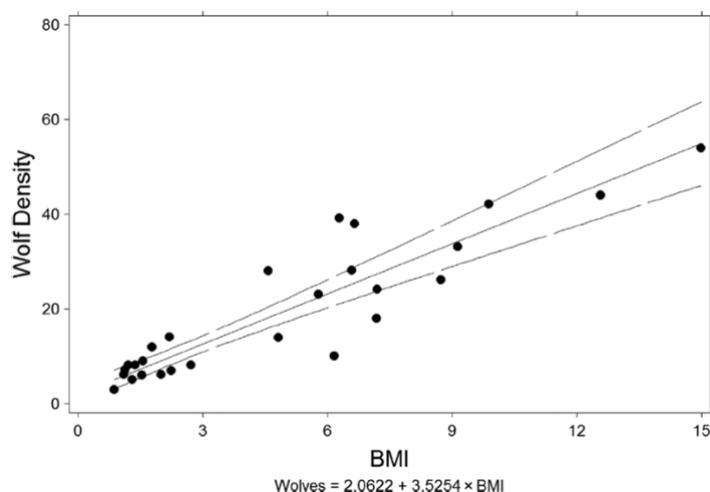


Fig. 1. Relation entre la densité de loups (*Canis lupus*) du parc national de Yellowstone et l'indice de biomasse (IMC) basé sur les populations de loups et de wapitis (*Cervus elaphus*) pendant la période 2005-2012 (Tableau 1) en relation avec les données de Fuller et al. (2003) avec les suppressions de Cariappa et al. (2011) et McRoberts et Mech (2014). Régression pondérée : $r^2 = 0,81$ ($P < 0,0001$). Le point NR de Yellowstone est le point le plus élevé du graphique. Les lignes brisées représentent les intervalles de confiance à 95 %

La question demeure de savoir pourquoi les variations dans la survie des loups adultes de la NR de Yellowstone ont été mieux expliquées par la densité des loups que par la biomasse des proies (Cubaynes et al. 2014). Deux aspects importants de l'étude de Cubaynes et al. (2014) sont essentiels. **Tout d'abord**, l'étude a démontré que la **survie** des loups adultes, et non le nombre de loups, dépendait de la densité. La régulation des populations de loups, cependant, est alors le résultat de la survie des adultes et des petits, ainsi que de la dispersion et de la production de petits (Mech et al. 1998 ; Adams et al. 2008). **Deuxièmement**, la période de l'étude de Cubaynes et al. (2014) (commençant en 1998, soit 3 ans après la réintroduction des loups dans l'écosystème) comprenait plusieurs années pendant lesquelles la population de loups était encore en train de s'établir et pendant lesquelles il y avait une surabondance de wapitis, la proie principale des loups dans cette région (Smith et al. 2004). Pendant au moins plusieurs années de l'étude, il n'y a pas eu assez de temps pour que le nombre de loups et de wapitis atteigne un quelconque équilibre. Par exemple, le nombre de wapitis de la NR de Yellowstone pendant l'étude de Cubaynes et al. (2014) a chuté d'une estimation de 17 838 à 8 012 de 1998 à 2004 (Tableau 1). La densité des loups dans la partie parc de 995 km² de la NR a également fluctué entre 35 loups/1000 km² et 98 loups/1000 km². Cette instabilité elle-même pourrait expliquer pourquoi la biomasse des wapitis n'a pas expliqué plus de variabilité dans la survie des loups adultes, bien qu'elle ait expliqué 43% de la variance, par rapport à 55% expliqué par la densité des loups (Cubaynes et al. 2014). Il est remarquable qu'à partir de 2005 environ, lorsque la population de wapitis a commencé à se stabiliser (Tableau 1), la densité moyenne de loups était très proche de celle que le modèle de Fuller et al. (2003) prédisait. Avant cette période (1998-2004), le modèle utilisant l'IMC moyen de 28,33 prédisait une densité de 102 loups/1000 km², soit 4 loups de plus que la densité de 2003, la plus forte densité atteinte par les loups (Tableau 1).

Ainsi, bien qu'une plus grande variation dans la survie des loups adultes de 1998 à 2010 dans la NR de Yellowstone ait été expliquée par la densité des loups dans l'étude de Cubaynes et al. (2014), la meilleure preuve est qu'en fin de compte la population de loups dans la NR de Yellowstone, comme dans d'autres systèmes loups-prédateurs étudiés (Fig. 1), est déterminée

par la biomasse des proies. Il est probablement vrai qu'un des principaux mécanismes impliqués est l'agression intraspécifique (Cubaynes et al. 2014) et il est facile de comprendre comment la compétition alimentaire pourrait conduire à une telle agression. D'autres facteurs sociaux discutés en détail par Packard et Mech (1980) opèrent probablement de manière similaire en **conjonction** avec la disponibilité de la nourriture.

Ces résultats ne soutiennent pas seulement l'hypothèse selon laquelle la densité des loups de la NR de Yellowstone est finalement déterminée par la biomasse des proies, mais ils étendent également le modèle de Keith (1983), Fuller (1989) et Fuller et al. (2003) à une biomasse de proies plus élevée, comme Cariappa et al. (2011) ont déclaré qu'il fallait essayer. Les densités de loups hivernaux connues dans certains systèmes dépassent largement même la densité de loups de la NR de Yellowstone (McRoberts et Mech, 2014), ce qui implique que dans ces systèmes, la biomasse des proies serait en conséquence plus élevée. Au vu de nos résultats, des recherches futures sur ces systèmes (et une nouvelle analyse suivant Cubaynes et al. (2014), mais avec des données de la NR uniquement - excluant l'intérieur - de 2005 à 2012) seraient précieuses pour déterminer si le modèle continue à s'appliquer dans ces systèmes.