


Les loups gris, tampons du changement climatique à Yellowstone

Open access, freely available online PLOS BIOLOGY

Gray Wolves as Climate Change Buffers in Yellowstone

Christopher C. Wilmers^{1*}, Wayne M. Getz^{1,2}

¹ Department of Environmental Science, Policy and Management, University of California, Berkeley, California, United States of America, ² Mammal Research Institute, Department of Zoology and Entomology, University of Pretoria, South Africa

 PLoS Biology | www.plosbiology.org

0571

April 2005 | Volume 3 | Issue 4 | e92

Résumé

La compréhension des mécanismes par lesquels le climat et les schémas de prédation des grands prédateurs varient conjointement pour affecter la structure des communautés devient de plus en plus importante à mesure que l'homme exerce une influence croissante à la fois sur le climat et sur les assemblages régionaux de prédateurs. Dans le parc national de Yellowstone, les conditions hivernales et les loups gris réintroduits (*Canis lupus*) déterminent ensemble la disponibilité des charognes hivernales dont dépendent de nombreuses espèces de charognards pour leur survie et leur reproduction. Avec les changements climatiques à Yellowstone, les espèces de charognards peuvent donc subir une réorganisation dramatique de leurs ressources alimentaires. C'est pourquoi nous avons analysé 55 ans de données météorologiques de Yellowstone afin de déterminer les tendances des conditions hivernales. Nous avons constaté que les hivers sont de plus en plus courts, comme le montre le nombre de jours avec de la neige au sol, en raison de la diminution des chutes de neige et de l'augmentation du nombre de jours avec des températures au-dessus du point de congélation. Pour étudier les effets synergiques des altérations humaines et climatiques sur les interactions entre les espèces, nous avons utilisé un modèle empirique pour montrer qu'en l'absence de loups, le dégel précoce de la neige entraîne une réduction substantielle des charognes de fin d'hiver, ce qui provoque des goulots d'étranglement potentiels pour les charognards. En outre, en réduisant la période pendant laquelle les charognes sont disponibles et en créant ainsi une pulsation des ressources, le changement climatique favorise probablement les charognards qui peuvent rapidement suivre les sources de nourriture sur de grandes distances. Les loups, cependant, atténuent largement la réduction des charognes à la fin de l'hiver grâce à des dégels de neige plus précoces. En atténuant les effets du changement climatique sur la disponibilité des charognes, les loups permettent aux charognards de s'adapter à un environnement changeant sur une échelle de temps plus longue et plus conforme aux processus naturels. Cette étude illustre l'importance de restaurer et de maintenir des chaînes alimentaires intactes face à des perturbations environnementales à grande échelle telles que le changement climatique.

INTRODUCTION

Les températures moyennes de la terre ont augmenté de 0,6°C au cours des 100 dernières années [1] et devraient augmenter de 1,4 à 5,8°C au cours du prochain siècle [2]. L'augmentation des températures mondiales s'accompagne de changements régionaux dans les schémas météorologiques qui affectent la quantité et le moment des précipitations et les niveaux d'humidité. L'un des défis auxquels sont confrontés les écologistes est de

comprendre comment ces changements dans l'environnement abiotique auront un impact sur les populations et les communautés d'organismes. Des études ont déjà démontré l'effet d'un climat changeant sur la phénologie, l'aire de répartition, le succès de la reproduction et la synchronisation de certaines plantes et de certains animaux (voir [1] pour une revue complète). En outre, des changements au niveau de la communauté causés par le climat ont été documentés lorsque les déplacements de l'aire de répartition entraînent le transfert d'un assemblage entier d'espèces [3].

Compte tenu de ces réactions des espèces individuelles, on peut s'attendre à des modifications de la structure trophique et des hiérarchies concurrentielles à l'échelle de la communauté [4]. Les études portant sur ce problème se sont principalement concentrées sur la manière dont les réponses spécifiques des espèces en matière de phénologie et d'aire de répartition géographique modifient les équilibres compétitifs et le moment de la disponibilité de la nourriture pour les nouveau-nés [5, 6, 7, 8]. En Grande-Bretagne, par exemple, le réchauffement hivernal a précipité des réponses disparates dans la phénologie de reproduction de différentes espèces d'amphibiens, exposant les larves de grenouilles (*Rana temporaria*), qui n'ont montré aucune réponse phénologique, à des niveaux de prédation plus élevés de la part des tritons (*Triturus* spp.) qui entrent dans les étangs plus tôt qu'auparavant [5].

Comme le prévoit la théorie de la **stabilité** des communautés, l'impact du changement climatique sur les communautés peut varier en fonction des niveaux de diversité des espèces [9, 10, 11, 12]. Les communautés dépaupérisées ou dépourvues d'espèces clés [13, 14] peuvent être plus vulnérables aux effets perturbateurs du changement climatique que les communautés plus spécialisées. Ainsi, la compréhension des mécanismes ou des voies qui confèrent à la communauté une résistance au changement climatique sera importante pour les défenseurs de l'environnement et les gestionnaires afin d'atténuer les effets d'un climat changeant sur les modèles de communautés changeantes et les extinctions locales.

La réintroduction de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone (PN) en 1995 [15] offre une opportunité de recherche pour comparer la réponse d'un écosystème au changement climatique dans des scénarios avec et sans modification directe de la composition des espèces par l'homme. La restauration des loups entraîne déjà un changement dans l'écosystème de Yellowstone en modifiant la quantité et le moment où les charognes sont disponibles pour les charognards [16]. Les corbeaux (*Corvus corax*), les pygargues à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus*), les aigles royaux (*Aquila chrysaetos*), les pies (*Pica pica*), les coyotes (*Canis latrans*), les grizzlis (*Ursus arctos*) et les ours noirs (*Ursus americanus*) sont tous des visiteurs fréquents sur les lieux de chasse des loups [17] et dépendent fortement des charognes hivernales pour leur survie et leur succès reproductif [16, 18, 19, 20, 21, 22].

Avant la réintroduction des loups, la mortalité hivernale des wapitis (*Cervus elaphus*), l'ongulé le plus abondant à Yellowstone, dépendait largement de l'épaisseur de la neige (SDTH) [23]. En l'absence de loups, les charognes étaient abondantes pendant les hivers rigoureux et à la fin des hivers modérés, mais plus rares au début de l'hiver ou pendant les hivers doux [23]. Les loups réintroduits sont désormais la première cause de mortalité des wapitis tout au long de l'année [26]. Les charognards qui dépendaient autrefois des wapitis tués en hiver pour se nourrir dépendent maintenant des kleptoparasites des wapitis tués par les loups [16]. Par

conséquent, la disponibilité des charognes est devenue principalement une fonction de la taille des meutes de loups, le SDTH étant un facteur important mais secondaire.

Avec l'augmentation des températures mondiales, les données suggèrent que les latitudes nord et les zones de haute altitude connaîtront des hivers plus **courts** et des fontes des neiges plus **précoces** [27]. Étant donné l'influence écrasante des loups gris sur les réseaux alimentaires des charognards, les réponses des communautés aux changements climatiques en l'absence de loups peuvent être substantiellement différentes de celles en présence du principal carnivore de Yellowstone nouvellement restauré. C'est pourquoi nous avons analysé plus de 50 ans de données météorologiques du nord de Yellowstone pour déterminer les tendances des conditions hivernales, et nous avons construit des scénarios empiriques et dynamiques pour étudier comment les changements de SDTH et de saisonnalité affectent différemment les charognards en présence et en l'absence de loups.

RESULTATS

Analyse des données météorologiques

Au cours des 55 dernières années, la moyenne mensuelle des SDTH au site météorologique de Mammoth Hot Springs montre un déclin constant dans tous les mois d'hiver sauf en novembre [l'effet est significatif à $p \leq 0,05$ pour février à avril et presque significatif pour décembre et janvier (Figure 1)]. En outre, la pente de la ligne reliant SDTH à l'année devient plus négative avec chaque mois, **indiquant un effet plus prononcé du changement climatique à la fin de l'hiver**. Le résultat pour avril, cependant, est troublé par un certain nombre de zéros, ce qui a créé une violation de l'hypothèse de normalité pour la régression linéaire. La moyenne mensuelle de SDTH sur le site météorologique de Tower Falls (Figure 2) n'a pas indiqué de tendance forte au début de l'hiver, mais a montré un déclin significatif à la fin de l'hiver, en mars et en avril (Figure 2E et 2F).

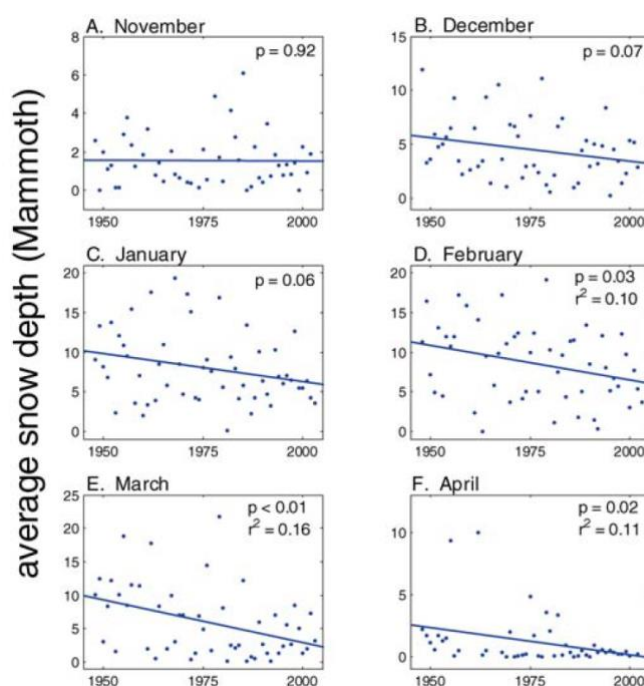


Figure 1. Épaisseur de la neige en hiver 1948-2003 à Mammoth Hot Springs. La moyenne mensuelle de l'épaisseur de la neige en novembre (A), décembre (B), janvier (C), février (D), mars (E) et avril (F) 1948-2003 au site météorologique de Mammoth Hot Springs. DOI : 10.1371/journal.pbio.0030092.g001

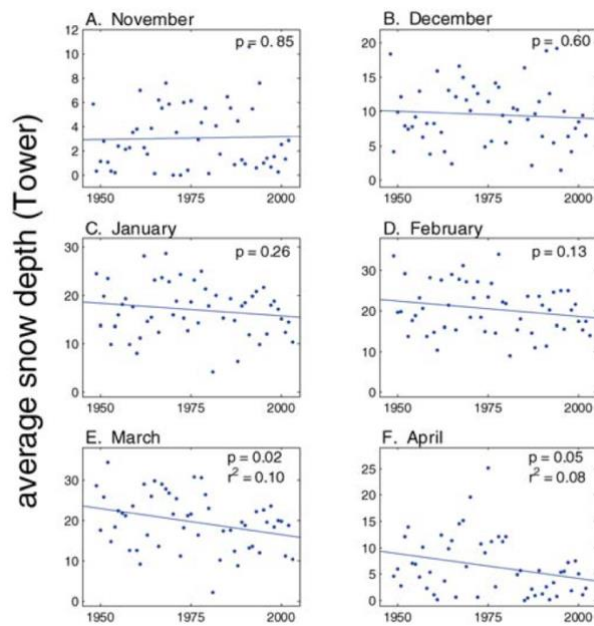


Figure 2. Épaisseur de la neige en hiver 1948-2003 à Tower Falls. La moyenne mensuelle de la SDTH pour novembre (A), décembre (B), janvier (C), février (D), mars (E) et avril (F) 1948-2003 au site météorologique de Tower Falls. DOI : 10.1371/journal.pbio.0030092.g002

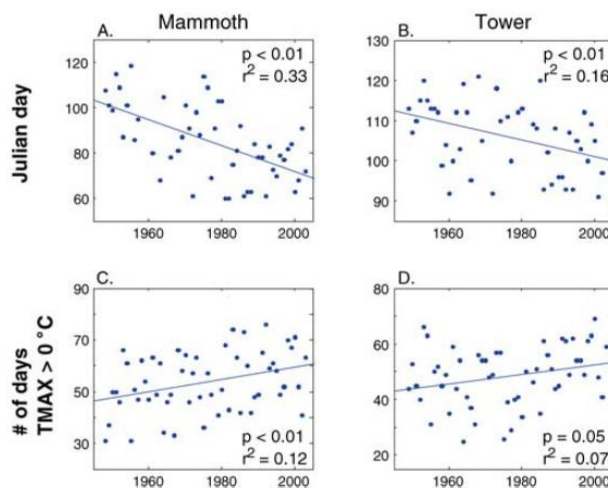


Figure 3. Changements dans le dernier jour de la couverture neigeuse au cours des 55 dernières années à Mammoth Hot Springs et Tower Falls. Le dernier jour de la couverture neigeuse est indiqué comme le nombre de jours à partir du 1er janvier de cette année jusqu'au premier jour de sol nu. L'évolution de la couverture neigeuse au cours des 55 dernières années est illustrée pour Mammoth Hot Springs (A) et Tower Falls (B). Le nombre de jours de janvier à mars où les températures ont dépassé le point de congélation à Mammoth (C) et Tower (D) augmente avec le temps. DOI : 10.1371/journal.pbio.0030092.g003

Les hivers à Yellowstone sont de plus en plus courts. Bien que nous n'ayons pas détecté de différence dans la date d'arrivée de la première neige, nous avons détecté une tendance à la baisse dans la date de la dernière neige au sol (Figure 3A et 3B).

Sur les sites météorologiques de Tower et de Mammoth, le nombre de jours où la température maximale (TMAX) a dépassé le point de congélation pour la période de janvier à mars a augmenté de manière significative (Figure 3C et 3D). En outre, les chutes de neige au milieu de l'hiver diminuent, et la température minimale de fin d'hiver (TMIN) et la TMAX montrent des signes d'augmentation certains mois (Tableau 1).

Tableau 1. Analyses de régression prédisant la SNFL mensuelle moyenne, ainsi que la TMIN et la TMAX moyennes de fin d'hiver

Site	Dependent Variable	Month	Intercept	Slope	r^2	p-value
Tower Falls	SNFL	February	84	-0.04	0.08	0.055
	TMIN	March	-148	0.08	0.08	0.04
	TMAX	March	-77	0.06	0.07	0.06
Mammoth Hot Springs	SNFL	December	106	-0.05	0.13	<0.01
		January	121	-0.06	0.11	0.02
	TMIN	February	71	-0.03	0.07	0.056
		March	-237	0.13	0.18	<0.01
		March	-118	0.08	0.11	0.02

Les résultats des analyses de régression utilisant l'année comme variable indépendante pour prédire les variables dépendantes SNFL, TMIN, et TMAX pour des mois d'hiver donnés sont inclus. Nous présentons les résultats pour $p < 0,10$. DOI : 10.1371/journal.pbio.0030092.t001

Effets du loup

Modèle statistique. La présence de loups à Yellowstone atténue de manière significative la réduction des charognes de fin d'hiver attendue sous l'effet du changement climatique (Figure 4). Dans le scénario sans loups, la disponibilité des charognes à la fin de l'hiver est réduite de 27% en mars et de 66% en avril. En revanche, le scénario avec loups révèle une réduction de la disponibilité des charognes de seulement 4% en mars et 11% en avril. Il n'y a pas de différence significative dans la réduction des charognes du début et du milieu de l'hiver (décembre à février) entre les deux scénarios.

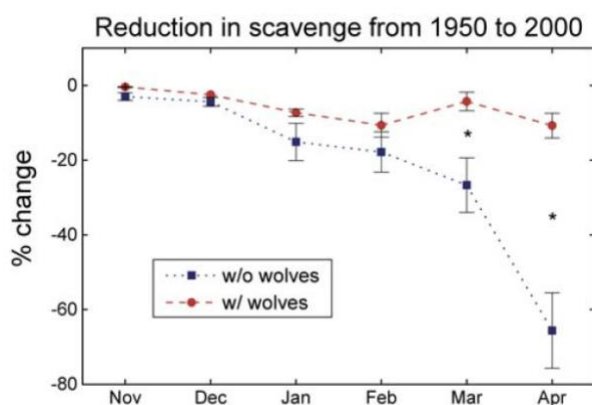


Figure 4. Réduction de la charogne hivernale disponible pour les charognards en raison du changement climatique de 1950 à 2000 : Modèle statistique. Les réductions en pourcentage (6 erreurs standard) de la charogne hivernale disponible pour les charognards en raison du changement climatique de 1950 à 2000, avec et sans les loups dans notre modèle statistique, sont indiquées. * Différence significative entre les deux scénarios. DOI : 10.1371/journal.pbio.0030092.g004

Modèle dynamique. Le pourcentage de changement, ξ , dans les charognes de fin d'hiver de 1950 à 2000 n'était pas sensible aux changements des paramètres dans les deux scénarios avec ou sans loups. En particulier, les valeurs r^2 ne dépassaient pas 0,02 pour tous les paramètres régressés sur ξ . Le changement mensuel moyen en pourcentage de la disponibilité des charognes de 1950 à 2000 dans les scénarios avec et sans loups révèle une réduction relative des charognes de fin d'hiver de 1950 à 2000 et une augmentation des charognes de début d'hiver (Figure 5). Il est à noter que ce changement dans la disponibilité des charognes est beaucoup moins prononcé en présence qu'en l'absence de loups.

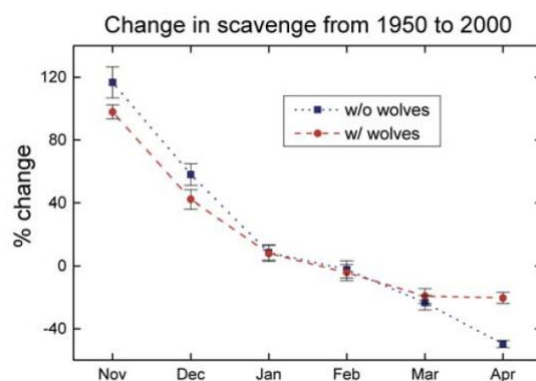


Figure 5. Changement dans la charogne disponible pour les charognards en raison du changement climatique 1950-2000 : Modèle dynamique. Le changement mensuel moyen (6 erreurs standard) de la charogne disponible pour les charognards en raison du changement climatique de 1950 à 2000 avec et sans les loups dans notre modèle dynamique est illustré

DISCUSSION

La période hivernale sur la chaîne septentrionale du PN de Yellowstone se raccourcit. Les SDTH de fin d'hiver et la durée totale de la couverture neigeuse ont diminué de manière significative depuis 1948 (voir Figures 1-3). Il y a plusieurs causes potentielles à la réduction du manteau neigeux. Les valeurs moyennes de TMIN et de TMAX augmentent à la fin de l'hiver, alors que les chutes de neige au milieu de l'hiver semblent diminuer (Tableau 1). Les effets de la diminution des chutes de neige sur la SDTH sont aggravés par l'augmentation du nombre de jours d'hiver avec des températures supérieures au point de congélation (voir les Figures 3C et 3D).

La diminution du manteau neigeux à la fin de l'hiver et de la date de la dernière couverture neigeuse implique que les wapitis se rétablissent plus rapidement des stress préjudiciables de l'hiver : des accumulations de neige moins importantes permettent aux wapitis d'accéder plus facilement à la nourriture et diminuent les dépenses d'énergie nécessaires pour se déplacer. En outre, la croissance des plantes herbacées commence généralement quelques jours ou quelques semaines après la dernière couverture neigeuse [28], de sorte que les wapitis peuvent augmenter la qualité et la quantité de leur alimentation plus tôt dans l'année, raccourcissant ainsi la période physiologiquement stressante de l'hiver. Ces facteurs sont susceptibles d'influencer le moment et l'abondance des charognes à mesure que la mortalité des wapitis à la fin de l'hiver diminue. Comme nous le démontrons ici, les changements climatiques contribuent à réduire fortement la quantité de charognes de fin d'hiver disponibles pour les charognards de Yellowstone (voir Figure 4). Dans notre modèle statistique, par exemple, nous avons constaté une réduction de 11% avec les loups contre une réduction de 66% sans les loups en avril (voir Figure 4). Notre modèle dynamique, qui intègre la croissance des populations de loups et de wapitis, révèle également une diminution des charognes à la fin de l'hiver, surtout en l'absence de loups (Figure 5). Contrairement au modèle statistique, notre modèle dynamique prévoit une augmentation des charognes au début de l'hiver, mais moins en présence de loups. Avec le raccourcissement de la période hivernale, les wapitis qui meurent normalement en mars et avril mourront de plus en plus au début de l'hiver, de novembre à février. Cela conduira à une ressource de charogne de plus en plus pulsée ou saisonnière. Il est important de noter que notre modèle est plus détaillé sur la dynamique des wapitis que sur celle des loups. Lorsque des données appropriées seront disponibles, des travaux futurs pourront tenter de mettre en évidence des facteurs tels que les effets de la

SDTH et de la territorialité sur le taux de prédation des loups. Dans nos modèles dynamiques et statistiques, nous constatons que les loups atténuent les effets du changement climatique sur l'abondance des charognes et le moment de leur apparition.

Cet effet sera crucial pour les espèces charognardes de la région de Yellowstone qui dépendent fortement des charognes hivernales et printanières pour leur survie et leur reproduction pendant l'hiver. Dans les scénarios sans loups, ces espèces pourraient être confrontées à des goulots d'étranglement alimentaires en l'absence de charognes à la fin de l'hiver. L'ampleur de cet effet dépendra de la rapidité avec laquelle ces espèces s'adapteront à un environnement changeant et de la façon dont leurs autres ressources alimentaires réagiront à un raccourcissement de la période hivernale.

L'asynchronisme des réponses des organismes au changement climatique s'est manifesté dans d'autres régions, entraînant des changements dans l'équilibre compétitif entre les espèces et des pénuries de nourriture à des périodes importantes de l'année [1]. Le parc national de Yellowstone ne devrait pas faire exception à la règle. **Les espèces qui réagissent aux indices météorologiques, comme de nombreuses plantes herbacées, commenceront simplement à pousser plus tôt dans l'année en réponse à la fonte précoce des neiges.** Les espèces qui réagissent principalement aux indices de la longueur du jour, comme certaines espèces en hibernation, pourraient changer moins souvent. Les coyotes, par exemple, dépendent fortement des charognes de la fin de l'hiver et du début du printemps pour survivre jusqu'à la fin du printemps, lorsque les faons des wapitis et les écureuils terrestres deviennent abondants. Si les charognes de la fin de l'hiver venaient à disparaître sans que le moment de la mise bas des wapitis ou de l'émergence des écureuils terrestres ne change en conséquence, un sérieux goulot d'étranglement alimentaire pourrait se former.

Lorsque les charognes se concentrent sur une période plus courte de l'année, l'accès relatif des différentes espèces de charognards aux charognes peut changer. Les ressources fortement **agrégées** ou pulsées saturent les communautés locales de charognards, ce qui permet aux espèces ayant de meilleures capacités de recrutement (animaux capables de couvrir de grandes distances et de communiquer sur la localisation des ressources, tels que les corbeaux et les pygargues à tête blanche) de dominer la consommation sur les carcasses [17]. Les ressources plus **dispersées**, à l'inverse, ne saturent pas les communautés locales de charognards, de sorte qu'une hiérarchie de dominance compétitive (avec les grizzlis et les coyotes au sommet) détermine quelles espèces consomment la majeure partie des charognes disponibles. Notre analyse suggère que la charogne hivernale en l'absence de loups deviendra de plus en plus pulsée pendant l'hiver. Par conséquent, les zones sans loups peuvent connaître une augmentation des charognards ayant des capacités de recrutement élevées. Les **réponses numériques** réelles des espèces de charognards à la charogne fournie par les loups peuvent maintenant être testées dans des études de terrain en comparant les zones avec loups à celles sans loups afin de déterminer si les changements dans la taille des populations de charognards après la réintroduction des loups sont cohérents avec l'ampleur prédite de la subvention temporelle due aux loups.

Au fur et à mesure que le climat se réchauffe, les espèces capables de s'adapter aux différences de l'environnement persisteront. La population de charognards de la fin de l'hiver à Yellowstone diminuera avec ou sans loups, mais en **amortissant** cette réduction, les loups

prolongent l'échelle de temps sur laquelle les espèces de charognards peuvent s'adapter à l'évolution de l'environnement. Il est important de noter que dans les conditions climatiques actuelles, nous nous attendons à ce que les loups diminuent la population moyenne à long terme de wapitis à Yellowstone [29]. Cela entraînera une diminution correspondante des niveaux moyens annuels de charognes, qui devrait cependant être faible, car les baisses de charognes dues à la diminution du nombre de wapitis seront en partie **compensées** par un renouvellement plus important de la population de wapitis en raison de la prédation des loups sur les vieux animaux [29]. Les scénarios avec et sans loups fournissent donc une quantité significative et à peu près équivalente (voir Figure 4 dans [29]) de charognes aux charognards. **Ce que nous démontrons ici, c'est que les charognards dans les zones sans loups verront la charogne comme une ressource de plus en plus pulsée sous l'effet du changement climatique, alors que dans les zones avec loups, la charogne restera étalée sur les mois d'hiver.**

L'objectif principal de cette étude est de comprendre l'influence du climat hivernal et de la prédation sur la dynamique trophique. Notre analyse est **rétrospective**, examinant ce qui serait arrivé à la disponibilité des charognards dans des scénarios avec et sans loups au cours des cinquante dernières années de changement climatique. On peut toutefois se demander ce que ces résultats impliquent à la lumière des prévisions de poursuite du réchauffement climatique dans l'avenir. Le nombre de wapitis à Yellowstone est actuellement limité par la disponibilité de l'aire d'hivernage, où les niveaux de neige sont suffisamment bas pour permettre aux wapitis de se déplacer et de se frayer un chemin dans la neige pour accéder aux ressources alimentaires. Si les niveaux de neige à Yellowstone continuent à diminuer à l'avenir, l'expansion des aires d'hivernage et donc des densités de wapitis plus élevées sont susceptibles de se produire. Des études futures examinant les impacts du changement climatique sur les précipitations de printemps et d'été, qui déterminent les niveaux de fourrage pour les wapitis, seront cruciales pour mieux déchiffrer les effets du changement global sur les relations trophiques à Yellowstone.

Nous commençons à peine à comprendre l'interaction entre les grands prédateurs, tels que les loups, et les modèles climatiques mondiaux. Sur l'île Royale, il a récemment été démontré que les effets trophiques étaient médiés par des réponses comportementales au climat. Là, la taille des meutes de loups gris est en partie contrôlée par les conditions climatiques qui, à leur tour, affectent les taux de mortalité des loups sur les orignaux (*Alces alces*) et les niveaux d'herbivorie conséquents sur le sapin baumier (*Abies balsamea*) [30]. A Yellowstone, nos scénarios démontrent que les loups agissent pour retarder les effets d'un climat changeant sur les espèces de charognards. L'ensemble de ces résultats commence à élucider les changements attendus dans les écosystèmes boréaux suite aux effets du changement climatique sur les grands prédateurs.

MATERIELS ET METHODES

Le nord du parc national de Yellowstone est la zone d'hivernage du plus grand troupeau de wapitis du parc et abrite 4 à 6 meutes de loups gris. L'altitude varie de 1 500 à 3 400 m, 87% de la zone se situant entre 1 500 et 2 400 m [25]. Le climat se caractérise par des étés courts et frais et des hivers longs et froids, la plupart des précipitations annuelles tombant sous forme de neige. La température annuelle moyenne est de 1,8°C et les précipitations annuelles moyennes sont de 31,7 cm [25]. Le paysage est dominé par de grandes vallées ouvertes

composées de prairies et d'arbustes, les forêts de conifères se trouvant à des altitudes plus élevées et sur les pentes orientées vers le nord.

Analyse des données météorologiques. Depuis 1948, des données météorologiques sont collectées quotidiennement à partir de deux stations météorologiques permanentes situées dans la partie nord du parc national de Yellowstone. L'une est située à Mammoth Hot Springs, au siège du parc, près de l'entrée nord du parc. L'autre est située au poste des gardes forestiers de Tower Falls, à environ 29 km à l'est de Mammoth. Les données pour la période du 1^{er} août 1948 au 1^{er} juin 2003 ont été mises à notre disposition par le Western Regional Climate Center à Reno, Nevada, États-Unis.

En utilisant la régression linéaire, nous avons étudié les tendances pluriannuelles de la moyenne mensuelle de SDTH sur les 55 années fournies dans l'ensemble de données. La SDTH est traitée comme la variable de réponse et régressée sur l'année. Nous avons également étudié les tendances de la date de la première mise à nu du sol. Cette date a été définie comme le premier jour de l'année pour lequel la SDTH était nulle. Afin de comprendre les tendances changeantes de la SDTH, nous avons analysé les chutes de neige moyennes mensuelles (SNFL), les moyennes TMIN et TMAX, et le nombre de jours par hiver où TMAX a dépassé le point de congélation.

Effets du loup : modèle statistique. Afin de comparer les effets de la disponibilité de la charogne pour les charognards dans le cadre du changement climatique dans des scénarios avec et sans loups, nous avons utilisé des équations de régression publiées précédemment [23] reliant la SDTH, S , à la disponibilité mensuelle de la charogne, C_p , avant la réintroduction des loups, donnée par :

$$C_p = -14.48 + 21.04S \quad (1)$$

et la mise en relation du SDTH et de la taille des meutes de loups avec la disponibilité des charognes, C_a , après la réintroduction des loups [16], obtenue en utilisant les données suivantes :

$$C_a = K \cdot P \cdot 30 \cdot (1 - Q) \quad (2)$$

où K est le taux de prédation par loup, P est la taille de la meute de loups, 30 est le nombre de jours dans un mois, et Q est le pourcentage de la biomasse comestible d'une carcasse consommée par une meute de loups, donné par Wilmers et al [16]. Nous avons utilisé des méthodes de Monte Carlo, telles que développées ci-dessous, pour reconstruire la quantité de charogne qui aurait été disponible pour les charognards pendant chacun des mois d'hiver (novembre à avril) dans les années 1950 et 2000 selon des scénarios avec et sans loups. Spécifiquement, pour chaque scénario [1950 sans loups, 2000 sans loups, 1950 avec loups et 2000 avec loups], nous avons tiré 100 valeurs aléatoires de SDTH pour chacun des mois, où SDTH a été supposé être normalement distribué avec une moyenne et une erreur standard pour les années 1950 et 2000 données par les analyses de régression des données météorologiques de Tower Falls (voir Figure 2). Ceci a incorporé l'incertitude dans notre estimation de SDTH pour les années 1950 et 2000, nous permettant de tirer des valeurs aléatoires de SDTH de ces années pour notre simulation de Monte Carlo. Dans les scénarios sans loups, nous avons inséré nos valeurs mensuelles de SDTH choisies au hasard pour chaque année et chaque cycle dans l'équation 1 pour obtenir la quantité de charogne

disponible par mois sans loups. Nous avons utilisé la même procédure pour sélectionner la SDTH dans notre scénario avec loups. Afin de sélectionner la taille des meutes de loups, nous avons supposé que les tailles des meutes de loups étaient normalement distribuées, avec une taille moyenne (\pm écarts types) de 10,6 (\pm 5) représentant la distribution actuelle des loups de Yellowstone [31]. Nous avons ensuite inséré nos valeurs SDTH mensuelles choisies au hasard et les tailles des meutes de loups dans l'équation 2 pour obtenir la quantité de charogne disponible par mois avec les loups. Pour chaque exécution de chaque scénario, nous avons enregistré la réduction de la biomasse hivernale mensuelle disponible pour les charognards en 2000 en tant que proportion de ce qui était disponible en 1950.

Notre approche de modélisation statistique, bien qu'empirique, est limitée par le fait qu'elle ne prend pas en compte les effets possibles de la dynamique des populations de loups et de wapitis sur la disponibilité des charognes. Afin d'explorer ces effets, nous avons donc utilisé un modèle précédemment publié [29] qui a été construit à l'origine pour explorer les effets de la dynamique des populations de loups et d'élans sur le flux mensuel de charognes pour les charognards.

Effets du loup : modèle dynamique. Les détails du modèle sont exactement les mêmes que dans Wilmers et Getz [29], à l'exception des changements suivants. Dans le modèle original, le SDTH a été incorporé dans la dynamique de la population de wapitis mais a été traité comme une variable aléatoire. Dans la présente étude, nous avons modifié le modèle afin d'utiliser la progression réelle des conditions météorologiques hivernales de 1950 à 2000. Nous avons exécuté le modèle pendant 51 ans, de 1950 à 2001. Nous avons sélectionné la SDTH, \forall , pour l'année et le mois en question à partir des équations de régression de Tower Falls, exactement de la même manière que celle décrite ci-dessus dans le modèle statistique. La distribution des wapitis entre les classes d'âge à partir de 1950 n'étant pas connue, nous avons effectué, comme base de référence, une exécution du modèle sur 50 ans dans les conditions météorologiques moyennes de 1950. Cette période est suffisamment longue pour que les effets des conditions initiales se dissipent. Nous avons ensuite utilisé les effectifs et la structure d'âge du dernier mois de la simulation de base comme conditions initiales de la simulation en utilisant les données météorologiques observées de 1950 à 2000.

Des analyses de sensibilité ont été réalisées à l'aide des méthodes de Monte Carlo pour évaluer les effets relatifs des différentes valeurs des paramètres sur les résultats du modèle [29, 32]. Étant donné que l'objectif principal de l'utilisation du modèle dynamique est d'évaluer si la charogne de fin d'hiver sera affectée par la dynamique des populations de wapitis et de loups dans le contexte d'un climat changeant, nous avons défini une variable de sortie, ζ , comme étant le changement en pourcentage de la charogne de fin d'hiver de 1950 à 2000. Nous avons attribué les mois de mars et d'avril à la fin de l'hiver pour la comparaison avec la Figure 4, car ce sont les deux mois qui montrent un effet significatif entre les scénarios avec et sans loups. Pour chaque scénario, nous avons effectué 1 000 exécutions du modèle, en choisissant un ensemble différent de valeurs de paramètres au hasard dans les plages fournies dans le Tableau 1 de Wilmers et Getz [29]. Chaque paramètre du modèle a ensuite été régressé par rapport à ζ pour déterminer son effet.