

Une ligne de base écologique changeante après la disparition du loup







BioScience, 2024, 0, 1–5

<https://doi.org/10.1093/biosci/biae034>

Advance access publication date: 0 2024

Viewpoint

A shifting ecological baseline after wolf extirpation

William J. Ripple , Christopher Wolf , Robert L. Beschta, Apryle D. Craig, Zachary S. Curcija, Erick J. Lundgren, Lauren C. Satterfield, Samuel T. Woodrich  and Aaron J. Wirsing 

INTRODUCTION

En écologie, la modification des **conditions de base** englobe les altérations progressives et souvent inaperçues des écosystèmes au fil du temps, qui conduisent à une redéfinition de ce qui est considéré comme normal ou des **conditions de base**. Un large éventail d'activités humaines, telles que l'altération de l'habitat, la pollution, les espèces envahissantes et le changement climatique, peuvent contribuer de manière significative à ces changements, en remodelant la structure et la fonction des écosystèmes. Des facteurs non anthropogéniques, tels que les processus évolutifs et géologiques naturels, peuvent également jouer un rôle dans ces transitions. L'identification de la **ligne de base écologique historique**, qui représente ce que l'on appelle **l'état originel** avant la plupart des impacts humains, est un défi. Elle nécessite généralement une analyse minutieuse des données rétrospectives à long terme, bien que la recherche entre les systèmes (c'est-à-dire la substitution de l'espace au temps) puisse également fournir des informations pertinentes (Klein et Thurstan 2016). Néanmoins, il est essentiel de reconnaître l'existence de **lignes de base changeantes** pour une recherche efficace en matière de conservation et pour permettre de penser au-delà de l'état actuel. Dans le présent article, à des fins d'illustration, nous nous concentrons sur un type de changement de ligne de base : la perte d'un prédateur terrestre de premier plan.

Tout au long de l'histoire, les actions humaines ont souvent induit des effets prononcés sur le comportement, la distribution ou la densité d'espèces animales natives (Young et al. 2016). Dans certains cas, nous avons affecté les populations et la répartition des espèces et modifié les réseaux alimentaires ; dans d'autres, nous avons simplement remplacé les animaux sauvages par des animaux domestiqués. Au fil du temps, l'homme a chassé et persécuté les grands prédateurs, entraînant leur disparition ou leur déplacement à l'échelle locale et la réduction de leur nombre et de leur répartition à l'échelle régionale et mondiale. La réduction et la disparition des grands prédateurs terrestres dans les paysages ont entraîné divers effets directs et indirects, qui peuvent avoir des chaînes d'interaction complexes et longues (Ripple et al. 2014).

Les **cascades trophiques**, qui représentent les influences des prédateurs qui se propagent vers le bas à travers les réseaux alimentaires et les niveaux trophiques multiples, sont de plus en plus reconnues par la communauté scientifique (Estes et al. 2011). L'élimination ou le déplacement des grands prédateurs est associé à une augmentation des populations de grands herbivores et de mésoprédateurs (prédateurs de taille moyenne) (Ripple et al. 2014).

L'augmentation des grands herbivores peut entraîner un dépassement de la population, une intensification de la pression de recherche de nourriture et des réductions ou des dommages aux plantes indigènes et aux autres ressources de base (Beschta et Ripple 2009). Les populations de mésoprédateurs relâchées peuvent atteindre des densités élevées, entraînant le déclin ou la disparition des petits prédateurs et des populations de proies et pouvant affecter la stabilité et la structure des communautés animales (Ritchie et Johnson, 2009).

En Amérique du Nord, les loups gris (*Canis lupus*) ont connu une contraction substantielle de leur aire de répartition historique, disparaissant à un moment donné des 48 États contigus des États-Unis. Cependant, leur conservation est importante en partie en raison des effets en cascade que les loups peuvent avoir sur les niveaux trophiques inférieurs. En effet, la prolifération et les changements de comportement et de densité des grands herbivores suite à la disparition ou au déplacement des loups peuvent avoir des effets majeurs sur divers aspects de la structure, de la succession, de la productivité, de la composition et de la diversité de la végétation (Soulé et al. 2003), ce qui, à son tour, peut avoir des implications sur la biodiversité globale et la qualité de l'habitat pour d'autres espèces sauvages.

Dans le présent article, nous décrivons les résultats de notre enquête sur les publications impliquant des travaux de terrain dans les parcs nationaux du nord-ouest des États-Unis entre les années 1950 et 2021 (Figure supplémentaire S1). Nous avons choisi les parcs de l'Ouest parce qu'ils contiennent des paysages intacts relativement vastes avec peu d'influences anthropogéniques confondantes, et qu'il s'agit d'une région où les cascades trophiques ont été documentées à la suite de la perte de prédateurs. Les observations historiques des biologistes des parcs de l'Ouest et les données sur la structure d'âge des arbres à feuilles caduques révèlent des impacts écologiques substantiels des ongulés à la suite du retrait des loups gris et d'autres prédateurs (Tableau supplémentaire S1, Figure 1). Cela a conduit à un déclin du recrutement des arbres à long terme, influençant les communautés végétales et les processus écologiques. Les impacts observés dans ces parcs, ainsi que les résultats d'autres études menées dans l'ouest de l'Amérique du Nord, suggèrent des changements plus importants dans les processus écosystémiques et les niveaux trophiques inférieurs dans les zones où les loups gris ont disparu ou ont été éliminés (White et al. 1998).

En outre, en l'absence de loups, une forte densité de mésoprédateurs peut être un facteur important de modification de l'écosystème. Par exemple, les coyotes (*Canis latrans*) ont été identifiés par le US Fish and Wildlife Service, ainsi que sur les listes de préoccupation des états, comme des prédateurs significatifs de divers taxons vertébrés menacés ou en voie de disparition (Tableau supplémentaire S2, Ripple et al. 2013). Les loups peuvent réduire les populations de coyotes, ce qui permet d'atténuer leur prédation sur les proies et les populations de prédateurs plus petits, tels que les rongeurs, les ongulés, les petits carnivores, les léporidés et les oiseaux (Newsome et Ripple, 2015). Des changements importants aux niveaux trophiques inférieurs et aux **processus écosystémiques** ont eu lieu dans les parcs nationaux de l'ouest des États-Unis, où les loups ou d'autres grands prédateurs ont disparu ou ont été déplacés (Beschta et Ripple 2009). Il est donc essentiel de prendre en compte les **effets en cascade** de l'élimination des grands prédateurs lors de l'étude des questions écologiques dans ces paysages. Bien qu'il y ait encore des débats sur l'étendue spécifique des effets écologiques résultant de la restauration des loups, la science est relativement bien établie en ce qui concerne le sujet de cet article, qui concerne les impacts à long terme de la

disparition des loups. Les chercheurs s'accordent généralement à dire que la disparition des loups et d'autres grands prédateurs, suivie d'une augmentation de l'abrutissement par les wapitis (*Cervus canadensis*), est la principale cause de la déclinaison des communautés de plantes ligneuses dans de nombreux parcs occidentaux (White et al. 1998, Beschta et Ripple 2009, Peterson et al. 2020, Hobbs et al. 2024). Nos valeurs sont de maintenir et de restaurer la structure et la fonction des écosystèmes en utilisant des espèces indigènes chaque fois que cela est possible, y compris des prédateurs indigènes.

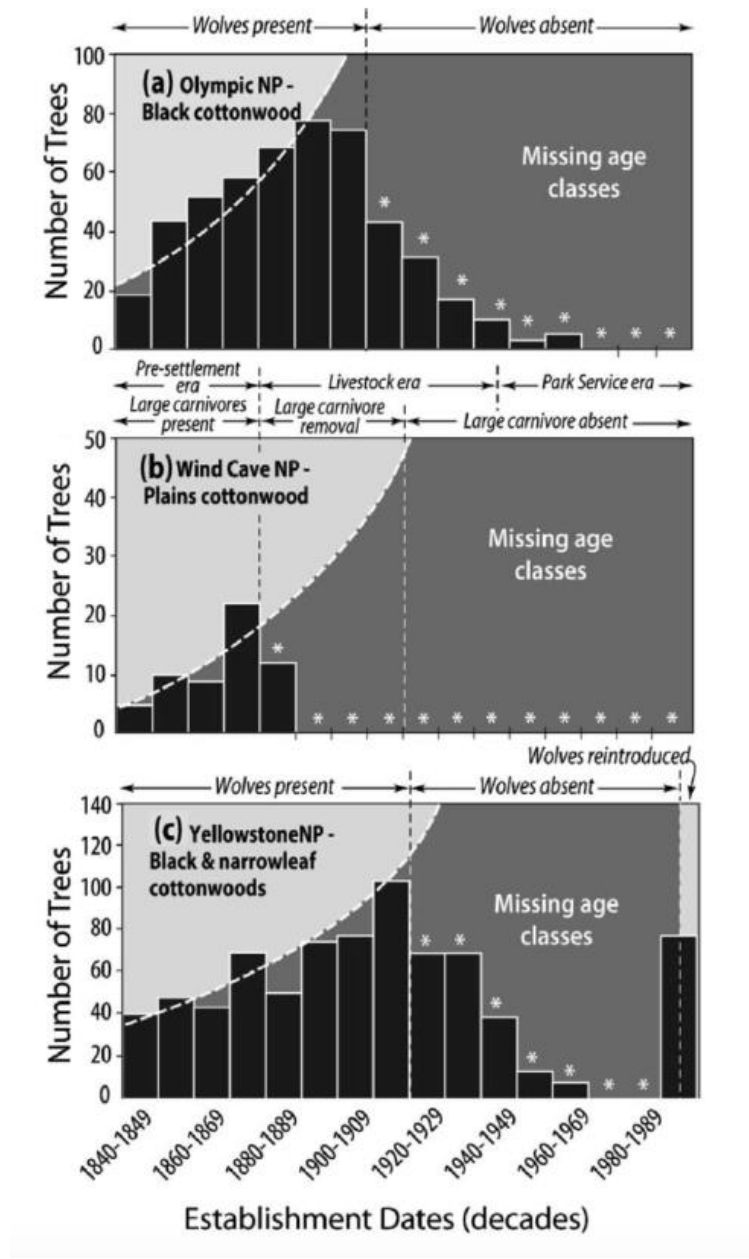


Figure 1. Structure d'âge de 1840 à 2000 pour (a) le peuplier deltoïde (*Populus trichocarpa*) le long des plaines d'inondation des rivières dans le parc national Olympic occidental, (b) le peuplier deltoïde (*Populus deltoides*) dans le parc national Wind Cave et (c) le peuplier deltoïde et le peuplier à feuilles étroites (*Populus angustifolia*) le long des plaines d'inondation de la rivière Lamar dans la partie septentrionale du parc national Yellowstone. Les diminutions significatives (intervalle de confiance inférieur de 95%) des fréquences d'arbres observées à la suite de la disparition des loups gris et d'autres grands prédateurs sont indiquées par un astérisque (*). La restauration des loups a probablement contribué à l'augmentation des peupliers deltoïdes en 1990-1999 dans le panneau (c). Source : Adapté de Beschta et Ripple (2009)

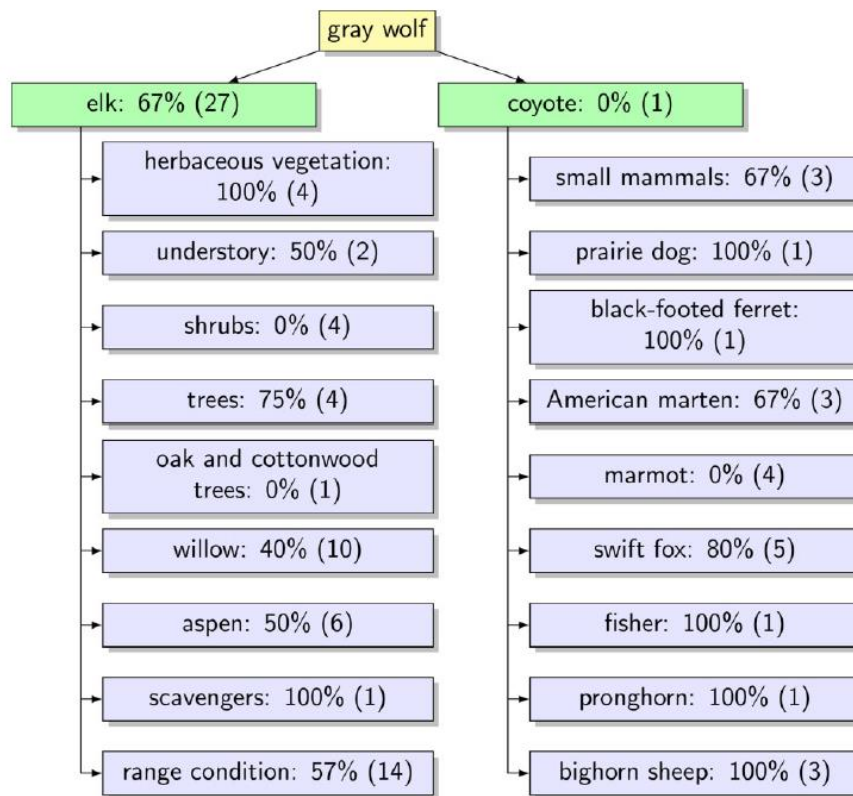


Figure 2. Impacts directs et indirects potentiels des loups dans 96 thèses et articles de journaux sur les parcs nationaux. Le diagramme montre les effets directs et indirects des loups en fonction des groupes taxonomiques. Les chiffres indiquent les pourcentages de thèses et d'articles de journaux qui n'ont pas pris en compte la présence historique de loups ou d'autres grands carnivores, suivis par le nombre d'études associées. Les espèces incluses sont le loup gris (*Canis lupus*), le cerf wapiti (*Cervus canadensis*), le coyote (*Canis latrans*), le chien de prairie (genre *Cynomys*), la martre d'Amérique (*Martes americana*), la marmotte (genre *Marmota*), le renard véloce (*Vulpes velox*), le pékan (*Pekania pennanti*), le pronghorn (*Antilocapra americana*), le mouflon (*Ovis canadensis*), le tremble (*Populus tremuloides*), le putois d'Amérique (*Mustela nigripes*), le chêne (*Quercus macrocarpa*), le peuplier deltoïde (*Populus spp.*).

ANALYSE ET CONSTATATIONS

En gardant à l'esprit les conséquences de la disparition du loup gris, nous avons demandé si les articles de journaux publiés et les recherches des étudiants diplômés (thèses de maîtrise et dissertations de doctorat ; ci-après, les *thèses*) comprenaient des informations sur la disparition des loups dans les zones d'étude des parcs nationaux du nord-ouest des États-Unis. Pour notre analyse, nous avons recherché dans la littérature des thèses d'écologie et des articles de journaux traitant de 11 parcs nationaux du nord-ouest continental des États-Unis, où les loups avaient disparu ou ont disparu (pour des méthodes détaillées, voir le supplément). Il existe deux voies principales pour les cascades trophiques déclenchées par les loups, l'une impliquant la proie principale (le cerf wapiti) et l'autre le principal mésoprédateur concurrent (le coyote ; Ripple et al. 2014). Par conséquent, nous avons restreint notre liste aux thèses et aux articles portant sur des taxons susceptibles d'être affectés par la disparition des loups, y compris le wapiti (*C. canadensis*) et les plantes que le wapiti consomme, ainsi que les coyotes et les proies des coyotes et les prédateurs plus petits. Nous avons ensuite recherché dans le texte intégral de chaque publication sélectionnée les chaînes de caractères *wol*, *carn*, et *preda* et nous avons classé chacune d'entre elles selon qu'elle traitait au moins partiellement des effets historiques des loups ou d'autres grands carnivores (voir le matériel supplémentaire pour nos méthodes). Enfin, nous avons identifié les taxons ou autres groupes (par exemple, les petits mammifères) qui ont pu être affectés par la disparition des loups ou d'autres grands prédateurs.

Nous avons identifié 96 publications pertinentes (41 thèses et 55 articles de journaux) dans les 11 parcs nationaux de notre liste finale, avec des dates de publication allant de 1955 à 2021 pour les thèses et de 1991 à 2021 pour les articles de journaux (Figure S1, Tableau supplémentaire S3). Les parcs nationaux ayant fait l'objet du plus grand nombre d'études sont Rocky Mountain (28), Olympic (18) et Yellowstone (14). Les taxons étudiés dans ces 96 publications pouvaient être directement ou indirectement affectés par la présence ou l'absence de loups (Figure 2). Au total, environ 41% (39 sur 96) des publications mentionnent ou discutent de la présence historique de loups ou de grands carnivores, mais la plupart (environ 59%) ne le font pas (Tableau S3). Les résultats pour les thèses et les articles de journaux étaient similaires ; en particulier, 61% (25 sur 41) des thèses et 58% (32 sur 55) des articles ne considéraient pas la présence historique des grands carnivores (Tableau S3).

IMPLICATIONS

Dans les années 1930, les loups avaient largement disparu de l'Ouest Américain, y compris de ses parcs nationaux. La plupart des recherches écologiques publiées dans cette région que nous avons évaluée ont eu lieu après la disparition des loups. Par conséquent, notre compréhension de la succession et de la structure des communautés végétales, de la dynamique des communautés animales et des fonctions des écosystèmes peut être affectée par le changement des lignes de base - une incapacité à se rappeler ou à quantifier les conditions écologiques passées ou à reconnaître les effets de la disparition des grands prédateurs dans les écosystèmes contemporains (Soga et Gaston 2018). Cette situation indique que la communauté scientifique devrait envisager de caractériser le contexte historique et les conditions de référence lorsqu'elle explore des zones où les grands prédateurs, tels que les loups, sont absents, fonctionnellement éteints ou persistent à des densités réduites.

Comme point de départ pour les futures études écologiques dans les parcs nationaux, nous recommandons aux chercheurs d'inclure une discussion sur la façon dont la présence ou l'absence de grands prédateurs a pu ou non influencer leurs résultats et leurs conclusions. Il est évident qu'en plus de la perte de prédateurs, il existe d'autres héritages anthropogéniques potentiels dans les parcs nationaux qui devraient idéalement être pris en compte, notamment la suppression des incendies, l'invasion par des plantes et des animaux exotiques, le surpâturage passé par le bétail et le changement climatique. En outre, les cascades trophiques déclenchées par les loups peuvent dépendre du contexte et ne sont pas présentes dans tous les paysages. Pour étudier les effets de la disparition des prédateurs et d'autres facteurs hérités potentiels, nous recommandons aux chercheurs de consulter les archives des parcs afin d'exploiter les données et les informations historiques pour mieux comprendre l'histoire des prédateurs et de leurs proies, ainsi que pour faire la distinction entre les **explications concurrentes** de tout changement des **lignes de base écologiques**. Les archives des parcs nationaux peuvent constituer un trésor d'informations écologiques historiques (voir par exemple Ripple et al. 2022).

Étudier un écosystème modifié sans savoir comment ou pourquoi le système a changé au fil du temps en raison de l'absence d'un grand prédateur pourrait avoir de graves conséquences pour la gestion de la faune, la conservation de la biodiversité et la restauration des écosystèmes, comme si l'on diagnostiquait un patient malade sans examen de santé de

base. Très tôt, **Aldo Leopold** a conclu que la première règle de la restauration est de ne pas nuire et a mis en garde contre l'apathie face à la perte d'espèces en déclarant : « **Conserver chaque rouage est la première précaution d'un bricolage intelligent** » (Leopold 1949). Par conséquent, les décisions de restauration prises sans tenir compte des conditions passées peuvent elles-mêmes continuer à altérer les écosystèmes de manière inédite. Plusieurs parcs nationaux de l'ouest des États-Unis, considérés comme les joyaux de la couronne de la nature sauvage Américaine, sont dépourvus de leurs grands prédateurs, ce qui fait d'eux des ombres de leur intégrité écologique supposée (c'est-à-dire un patient malade).

Bien que nous ayons concentré notre analyse sur les parcs nationaux du nord-ouest des États-Unis, les mêmes questions s'appliquent probablement aux recherches menées dans d'autres parties des États-Unis, ainsi que dans de nombreuses régions du monde, étant donné les impacts étendus et à long terme du déclin des grands prédateurs et de la libération des proies herbivores (**Tableau supplémentaire S4**). Actuellement, environ 40% de toute la biomasse des mammifères terrestres sauvages est concentrée dans seulement 10 espèces, dont cinq espèces de cerfs (famille des Cervidae) et deux espèces de kangourou de la famille des Macropodidae (Greenspoon et al. 2023). Les loups gris et les ours (*Ursus* spp.) sympatriques limitent apparemment les densités de cervidés de l'hémisphère nord, qui se sont avérées près de six fois plus importantes dans les zones sans loups que dans les zones avec loups (Ripple et Beschta 2012). Les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ont la plus grande biomasse parmi les mammifères sauvages des terres, et il est bien documenté que leurs populations peuvent exploser et causer des impacts significatifs d'abrutissement suite à la disparition des loups et au changement d'utilisation des terres (Rooney et Waller 2003). Dans certaines régions d'Australie, les kangourous sont devenus très abondants en l'absence de leurs prédateurs, les thylacines (*Thylacinus cynocephalus*) et les dingos (*Canis lupus dingo* ; Croft et Witte 2021).

Notamment, les populations de grands prédateurs sont absentes ou réduites dans de nombreux écosystèmes marins également (McCauley et al. 2015). Par exemple, une récente évaluation mondiale a documenté l'appauvrissement généralisé des requins de récifs, ces prédateurs étant fonctionnellement éteints dans près d'un écosystème de récif corallien sur cinq étudiés (MacNeil et al. 2020). L'absence de requins peut avoir des conséquences sur les écosystèmes marins, notamment en favorisant la surabondance des populations de tortues vertes (*Chelonia mydas*) qui mettent en péril les prairies marines (Heithaus et al. 2014). Par conséquent, la prise en compte des **conditions historiques** et des implications de l'absence des grands prédateurs est également une composante nécessaire de la recherche marine contemporaine (Heithaus et al. 2012).

CONCLUSIONS

Le contexte écologique peut être difficile à établir. Compte tenu de la pléthore d'autres impacts anthropogéniques après la colonisation Européenne, les chercheurs devraient au moins prendre en compte les conditions antérieures au contact avec les Européens pour contextualiser correctement **l'état actuel** de la plupart des écosystèmes. Même dans ce cas, les populations indigènes peuvent avoir eu des effets profonds sur certains environnements par rapport à leur état « naturel », et nombre de ces effets sont mal compris. Par exemple, l'homme a pu contribuer à l'extinction de la mégafaune par une chasse excessive à la fin du

Pléistocène il y a plus de 10 000 ans (Ripple et Van Valkenburg 2010) et, de même, il a pu affecter les populations d'animaux sauvages au cours de l'Holocène il y a plusieurs centaines d'années (Kay 1994). La disparition des grands prédateurs n'est qu'un des nombreux changements significatifs de notre environnement, et nous encourageons les chercheurs à se concentrer non seulement sur les prédateurs, mais aussi sur d'autres facteurs.

Un certain nombre de débats sont en cours dans le domaine de la **restauration écologique**, notamment sur la manière de traiter les cas où d'anciennes espèces clés ont aujourd'hui disparu, ainsi que sur la comparaison entre les risques et les avantages potentiels des espèces non indigènes dans les écosystèmes. Bien que l'adaptation de ces questions de restauration puisse impliquer des jugements de valeur, une connaissance scientifique solide des processus et des fonctions des écosystèmes est également vitale. Par conséquent, la protection des zones naturelles restantes de la Terre peut constituer une aide importante pour les futurs chercheurs lorsqu'ils étudieront les écosystèmes modifiés. Alors que les impacts de l'humanité sur la biosphère continuent de s'accélérer dans l'Anthropocène, une meilleure compréhension des conditions passées et de la façon dont elles ont été modifiées par les actions humaines est cruciale pour atteindre les objectifs de restauration basés sur l'écologie. L'état souhaité pour la restauration d'un système donné varie probablement en fonction de nombreux facteurs et nécessitera un examen minutieux et l'implication de nombreux acteurs et groupes d'intérêt.

References cited

- Beschta RL, Ripple WJ. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation* 142: 2401–2414.
- Croft DB, Witte I. 2021. The perils of being populous: Control and conservation of abundant kangaroo species. *Animals* 11: 1753.
- Estes JA, et al. 2011. Trophic downgrading of Planet Earth. *Science* 333: 301–306.
- Greenspoon L, et al. 2023. The global biomass of wild mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120: e2204892120.
- Heithaus MR, Wirsing A, Dill L. 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: A synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. *Marine and Freshwater Research* 63: 1039–1050.
- Heithaus MR, et al. 2014. Seagrasses in the age of sea turtle conservation and shark overfishing. *Frontiers in Marine Science* 1: 28.
- Hobbs NT, Johnston DB, Marshall KN, Wolf EC, Cooper DJ. 2024. Does restoring apex predators to food webs restore ecosystems? Large carnivores in Yellowstone as a model system. *Ecological Monographs* 94: e1598.
- Kay CE. 1994. Aboriginal overkill: The role of Native Americans in structuring Western ecosystems. *Human Nature* 5: 359–398.
- Klein ES, Thurstan RH. 2016. Acknowledging long-term ecological change: The problem of shifting baselines. Pages 11–29 in Schwerdtner Máñez K Poulsen B, eds. *Perspectives on Oceans Past*. Springer.
- Leopold A. 1949. *A Sand County Almanac and Sketches Here and There*. Oxford University Press.
- MacNeil MA, et al. 2020. Global status and conservation potential of reef sharks. *Nature* 583: 801–806.
- McCaughey DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* 347: 1255641.
- Newsome TM, Ripple WJ. 2015. A continental scale trophic cascade from wolves through coyotes to foxes. *Journal of Animal Ecology* 84: 49–59.

- Peterson RO, et al. 2020. Indirect effect of carnivore restoration on vegetation. Pages 205–222 in Smith DW, Stahler DR MacNulty DR, eds. *Yellowstone Wolves: Science and Discovery in the World's first National Park*. University of Chicago Press.
- Ripple WJ, Beschta RL. 2012. Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *European Journal of Wildlife Research* 58: 733–742.
- Ripple WJ, Van Valkenburgh B. 2010. Linking top-down forces to the Pleistocene megafaunal extinctions. *BioScience* 60: 516–526.
- Ripple WJ, Wirsing AJ, Wilmers CC, Letnic M. 2013. Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biological Conservation* 160: 70–79.
- Ripple WJ, et al. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241484.
- Ripple WJ, Beschta RL, Painter LE. 2022. The history of cougars in Yellowstone National Park. *Western North American Naturalist* 82: 752–759.
- Ritchie EG, Johnson CN. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982–998.
- Rooney TP, Waller DM. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181: 165–176.
- Soga M, Gaston KJ 2018. Shifting baseline syndrome: Causes, consequences, and implications. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16: 222–230.
- Soulé ME, Estes JA, Berger J, Del Rio CM. 2003. Ecological effectiveness: Conservation goals for interactive species. *Conservation Biology* 17: 1238–1250.
- White CA, Olmsted CE, Kay CE. 1998. Aspen, elk, and fire in the Rocky Mountain national parks of North America. *Wildlife Society Bulletin* 26: 449–462.
- Wilson EO. 2016. *Half-Earth: Our Planet's Fight for Life*. Norton.
- Young HS, McCauley DJ, Galetti M, Dirzo R. 2016. Patterns, causes, and consequences of Anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47: 333–358.