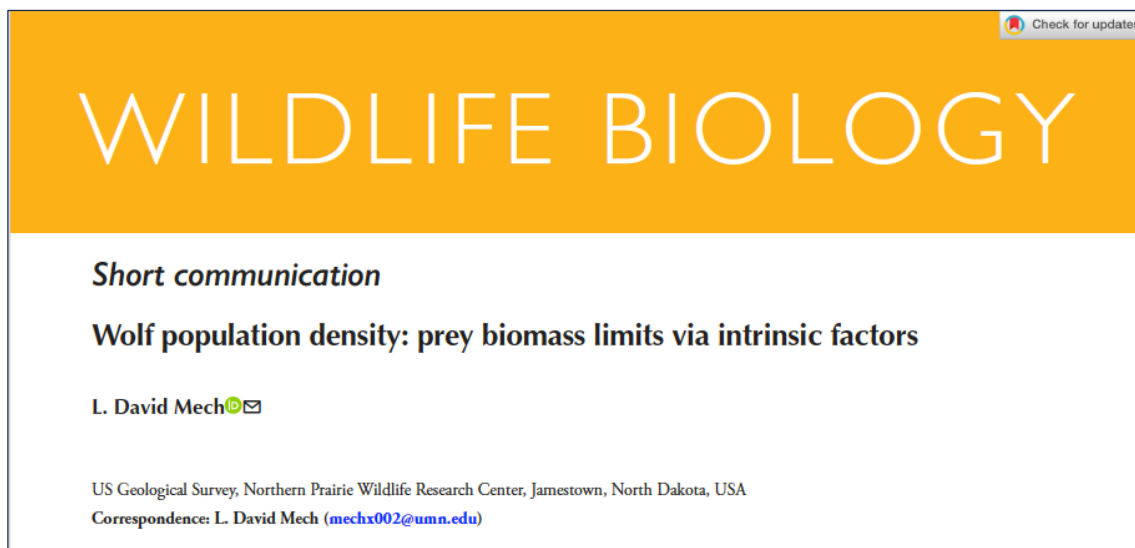


## Densité de population des loups : la biomasse des proies limité par des facteurs intrinsèques



Wildlife Biology 2024: e01358 doi: 10.1002/wb3.01358

### Résumé

La question de savoir si la densité de la population de loups gris *Canis lupus* est limitée de manière intrinsèque ou extrinsèque a occupé les chercheurs pendant des décennies. Depuis 1983, la biomasse des proies, un facteur extrinsèque, a été acceptée comme limitante, mais cette conclusion a été récemment remise en question pour des densités de loups exceptionnellement élevées qui ont alors été considérées comme limitées par des facteurs comportementaux, ou intrinsèques, tels que les conflits intraspécifiques, la dispersion, etc. Cette affirmation a été contestée et le désaccord persiste. Cet article discute des modèles impliqués, présente des modèles révisés qui apportent un nouvel éclairage, et offre des preuves qui soutiennent la conclusion qu'au moins à des densités inférieures à 79 loups 1000 km<sup>2</sup>, le nombre de loups par zone est limité par la biomasse des proies. Lorsque la densité de loups augmente, des facteurs comportementaux la limitent au nombre de loups que la biomasse des proies peut supporter. Les loups supplémentaires se dispersent et l'aire de répartition des loups s'étend.

**Mots clés** : comportement, *Canis lupus*, densité, dispersion, limitation extrinsèque, loup gris, conflit intraspécifique, limitation intrinsèque, population, biomasse des proies.

### INTRODUCTION

Le loup gris *Canis lupus* et sa gestion ont fait l'objet de controverses pendant de nombreuses décennies et en particulier depuis que l'animal a été inscrit sur la liste des espèces en danger aux Etats-Unis en 1967 dans les 48 États contigus (Mech 1970, Boitani 2003, Fritts et al. 2003). Une question importante pour la gestion des loups est de savoir si la densité de la population de loups est limitée par des facteurs intrinsèques ou extrinsèques, une question qui a occupé les chercheurs depuis que Pimlott (1967) a proposé une limitation intrinsèque (Tableau 1). Les facteurs intrinsèques de limitation comprennent la territorialité, la mortalité intraspécifique, la dispersion, le sex-ratio disparate et la préférence pour les

partenaires, alors qu'un **facteur extrinsèque** évident est la nourriture, généralement exprimée en biomasse de proies (Keith 1983).

Avant d'explorer la question de savoir si les fortes densités de loups sont finalement limitées par des facteurs intrinsèques ou extrinsèques, il est important de clarifier la terminologie. Classiquement, le terme « limitation » de la population a été défini comme des facteurs affectant la croissance de la population (Watson et Moss 1970, Messier 1991, Fryxell et Sinclair 2000). Le terme « **régulation** » de la population fait référence à un « processus dépendant de la densité qui réduit le taux de croissance de la population par habitant » (Logan 2019, p. 1653). Cependant, tous les auteurs n'ont pas distingué ces termes ou ne les ont pas utilisés de manière cohérente. Ici, j'utilise « **limite** » ou « **limitation** » dans son sens littéral, comme Smith et al. (2020, p. 92) l'ont utilisé pour dire que « la nourriture fixe une *limite supérieure* mais avant que cette limite ne soit atteinte, d'autres facteurs .... ». **En d'autres termes, l'article actuel traite de la question de savoir si les fortes densités de loups sont finalement limitées, restreintes ou freinées par des facteurs intrinsèques ou extrinsèques. La régulation de la population de loups n'est pas abordée.**

Chez 25 espèces de carnivores étudiées, de la belette *Mustela nivalis* à l'ours polaire *Ursus maritimus*, la densité de la population a été déterminée par la densité des proies (Carbone et Gittleson 2002). Si l'on se base sur les critères que Wolff (1997) considère comme nécessaires à la limitation intrinsèque, les loups ne seraient pas qualifiés. Il précise que la reproduction doit être supprimée chez les jeunes femelles par la « dominance comportementale » des femelles plus âgées et il pense que c'est le cas chez les loups, citant entre autres Mech (1970) et Packard et al. (1985). Cependant, Mech (1970) ne donne aucune preuve de la suppression de la reproduction chez les loups, et Packard et al. (1985 : p. 36) déclarent « Nous n'avons trouvé aucune preuve que les interactions sociales suppriment les cycles gonadiques chez les loups qui ont subi au moins un cycle de reproduction ». Smith et Cassidy (2024) affirment que le fait qu'un grand nombre de femelles du parc national de Yellowstone (YNP) ne se soient pas reproduites est la preuve d'une suppression de la reproduction. Cependant, ils considèrent que les femelles âgées d'au moins 2 ans sont sexuellement matures, alors que de nombreuses femelles loups ne sont pas sexuellement matures avant plusieurs années (Mech et Seal 1987, Mech et al. 2016, Wikenros et al. 2021). De plus, les filles des loups du YNP produisent des jeunes dans environ 25% des meutes (Smith et al. 2020), et ne sont donc pas supprimées sur le plan de la reproduction.

Déterminer si des facteurs intrinsèques ou extrinsèques limitent la densité des loups est important non seulement sur le plan scientifique (Metz et al. 2020b, Smith et al. 2020) mais aussi pour les gestionnaires. De nombreux défenseurs des loups pensent que les populations de loups sont autolimitées (limitation intrinsèque) et n'ont donc pas besoin d'être contrôlées (<http://tinyurl.com/ft72b2r2>) par les gestionnaires (Smith et Cassidy 2024).

## Historique du débat

L'histoire du débat sur cette question a été récemment mise à jour par Mech et Barber-Meyer (2015), mais il suffit de dire ici que de Keith (1983) à Fuller et al. (2003), les biologistes étaient d'accord pour dire que la biomasse des proies limitait linéairement les densités de loups (Tableau 1). Plus la biomasse disponible des proies primaires est importante, plus la densité

de loups est élevée. La mise à jour de cette affirmation est basée sur la corrélation linéaire ( $r^2 = 0,64$  ;  $p = 0,001$ ) entre la biomasse des proies primaires et la densité des loups à partir de 32 études sur les populations de loups et de proies (Fuller et al. 2003).

**Tableau 1.** Historique de la littérature disparate sur la limitation des populations de loups

Year	Proposed high wolf density limited by	Reference
1967	Intrinsic	Pimlott (1967)
1970	Intrinsic	Mech (1970)
1975	Extrinsic	Van Ballenberghe et al. (1975)
1981	Extrinsic	Packard and Mech (1980)
1983	Extrinsic	Keith (1983)
1989	Extrinsic	Fuller (1989)
2003	Extrinsic	Fuller et al. (2003)
2011	Intrinsic	Cariappa et al. (2011)
2014	Extrinsic	McRoberts and Mech (2014)
2014	Intrinsic	Cubaynes et al. (2014)
2015	Extrinsic	Mech and Barber-Meyer (2015)
2020	Intrinsic	Smith et al. (2020)

Il est important de comprendre que la biomasse des proies disponibles n'est qu'une approximation de la biomasse des proies vulnérables. En général, les deux sont nécessairement corrélées, mais la biomasse de proies disponibles est la récolte sur pied, et non la quantité réelle de biomasse que les loups peuvent se procurer. Un exemple classique est la découverte sur l'île Royale que le taux de croissance de la population de loups est fortement lié non pas à la disponibilité des orignaux *Alces alces* mais au nombre d'orignaux vulnérables, c'est-à-dire ceux âgés d'au moins 9 ans (Vucetich et Peterson 2004). Dans la plupart des populations de loups, seule une partie de la population de proies principales est vulnérable (Mech et Peterson 2003). C'est peut-être aussi la raison pour laquelle la densité des loups de Denali au cours des huit dernières des 30 années évaluées n'a pas augmenté avec la biomasse d'une espèce proie majeure (Borg et Schirokauer 2022). Depuis la publication du modèle de Fuller et al. (2003), cependant, Cariappa et al. (2011) ont rouvert la question en réanalysant statistiquement les données de Fuller et al. (2003) tout en supprimant quatre études et ont proposé qu'il y avait de meilleures preuves d'une relation curvilinéaire entre la biomasse des proies et la densité des loups, avec une asymptote à 69 loups à 1000 km<sup>2</sup>. Cette conclusion implique qu'à des densités de loups plus élevées, les loups sont limités non pas par la nourriture mais intrinsèquement. Cependant, cette conclusion a été contestée sur la base d'une évaluation statistique des méthodes utilisées pour dériver les relations curvilinéaires (McRoberts et Mech 2014). Tant Cariappa et al. (2011) que McRoberts et Mech (2014) ont élagué certaines données du modèle de Fuller et al. (2003) pour diverses raisons déclarées. Smith et Cassidy (2024) ont suggéré que cette utilisation sélective de points de données, ainsi que les données probablement non indépendantes utilisées par Fuller et al. (2003), affaiblissaient ce dernier modèle. Néanmoins, toutes les versions du modèle original de Keith (1983) ont produit des relations linéaires statistiquement significatives entre la densité des proies et la densité des loups.

Smith et Cassidy (2024, p. 4) ont également critiqué le modèle de Keith (1983) comme suit : « La contribution de Keith (1983) peut être créditée au mieux pour discerner un modèle de densité de loups basé sur la biomasse des proies, et non pour comprendre un mécanisme causal de régulation de la population de loups ». Cette affirmation ne reconnaît pas que la biomasse des proies alimente la densité des loups, le lien logique le plus étroit possible entre les deux variables corrélées, ce qui soutient fortement une relation de cause à effet. En outre, la nature de la relation entre la biomasse des proies et la densité des loups est précisément ce

que ce modèle et toutes ses versions ultérieures ont cherché à déterminer. **Les mécanismes réels de limitation de la population de loups sont depuis longtemps reconnus.** Comme le disent Mech et Barber-Meyer (2015, p. 501) : « Il est probablement vrai que l'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) fonctionnent probablement de la même manière en conjonction avec la disponibilité de la nourriture ».

Alors que l'article de McRoberts et Mech (2014) était en cours d'élaboration pour contester les résultats de Cariappa et al. (2011), Cubaynes et al. (2014) menaient une étude sur la mortalité des loups dans le parc national de Yellowstone (YNP). Aucune des deux études ne bénéficiait de l'avantage de l'autre. Le groupe du YNP, citant Cariappa et al. (2011) selon lesquels les loups à des densités plus élevées pourraient être limités par des facteurs intrinsèques, a produit des preuves basées sur les données de survie des loups qui, selon eux, soutenaient cette affirmation pour les loups de la Northern Range (NR) du YNP. Ces résultats ont ensuite été remis en question par des preuves que la biomasse des proies prédisait la densité des loups dans la Northern Range, soutenant l'explication extrinsèque (Mech et Barber-Meyer 2015).

Cinq ans plus tard, le groupe YNP a expliqué et développé son soutien à la limitation intrinsèque, sans tenir compte de Cariappa et al. (2011) ni de McRoberts et Mech (2014). Leur article se termine par la conclusion suivante : « La nourriture fixe la limite supérieure [sic], mais avant que cette limite ne soit atteinte, d'autres facteurs, en particulier une mortalité plus élevée due à des conflits intraspécifiques, réduisent la densité de la population » (Smith et al. 2020, p. 91). Il cite ensuite Mech et Barber-Meyer (2015) comme suit : Bien entendu, après la publication de ces résultats, un autre point a été ajouté à la relation linéaire - un point provenant de Yellowstone (Mech et Barber-Meyer 2015) qui va à l'encontre de la régulation [intrinsèque] dépendante de la densité. Le débat continue » (notez que dans cette citation, Smith et al. [2020] utilisent “régulation” alors que j'aurais utilisé “limitation”).

Pendant ce temps, Wallach et al. (2015), se basant en partie sur les conclusions de Cariappa et al. (2011) et Cubaynes et al. (2014), ont utilisé les traits d'histoire de vie de divers carnivores pour proposer que ceux qui dépassent une certaine taille, y compris les loups, ont tendance à s'autoréguler (limitation intrinsèque). Ces auteurs n'ont pas cité la réfutation de McRoberts et Mech (2014) à Cariappa et al. (2011).

Il est important de noter que, contrairement à Smith et Cassidy (2024), les deux écoles qui favorisent la limitation intrinsèque de la densité des loups à des densités élevées et ceux qui soutiennent que la nourriture limite finalement toutes les densités de loups sont d'accord sur le fait que les mécanismes par lesquels cette limitation opère sont intrinsèques (Mech et Barber-Meyer 2015). La différence est que **l'école extrinsèque** soutient que les facteurs intrinsèques ajustent la densité de loups à ce que son approvisionnement en nourriture (un facteur extrinsèque) peut supporter. **L'école intrinsèque** pense que les facteurs intrinsèques ajustent la densité de loups à un niveau inférieur à ce que la disponibilité de nourriture peut supporter (Smith et al. 2020). **Par exemple, la position de limitation extrinsèque soutient que lorsque la densité de loups atteint la limite de disponibilité de la nourriture, la compétition**

augmente, de sorte que les loups peuvent se **disperser** à des taux plus élevés ou à des **âges plus précoces** (Fuller 1989, Hayes et Harestad 2000, Fuller et al. 2003, Adams et al. 2008).

Mech et Barber-Meyer (2015) ont discuté de plusieurs raisons pour lesquelles les résultats de Cubaynes et al. (2014) ont pu conduire à tort à une conclusion selon laquelle la densité de loups dans le YNP Northern-Range était intrinsèquement limitée. Smith et al. (2020) n'ont pas contesté ces raisons, pas plus que d'autres chercheurs, et certains des mêmes auteurs (Metz et al. 2020*b*, p. 177) ont écrit que « ... à des nombres plus élevés de proies, il n'est pas clair si l'abondance des loups continue à croître ou se stabilise en raison de luttes intraspécifiques ... », citant à la fois Cariappa et al. (2011) et McRoberts et Mech (2014).

Metz et al. (2020*b*, p. 178) s'attendaient à ce que « ... l'abondance des wapitis soit un **moteur** principal de l'abondance des loups ». Ils ont testé cette hypothèse en examinant la relation entre la biomasse annuelle des wapitis et la densité des loups sur les RN du Yellowstone et ont trouvé à des densités de loups plus élevées un « soutien statistique équivoque » que la densité était à la fois directement liée à la biomasse des wapitis (Fuller et al. 2003, Mech et Barber-Meyer 2015) et qu'elle était limitée intrinsèquement (Cubaynes et al. 2014).

Une nouvelle affirmation dans cette controverse est que la densité de population n'est pas la « mesure correcte de la **réponse numérique d'un loup aux proies** » (Smith et Cassidy 2024, p. 3). Cependant, aucun soutien pour ce qui est « correct » n'a été donné autre que la citation d'un article qui a utilisé le taux de croissance de la population dans une étude. Cet article ne discute pas de la variable de réponse qu'il est « correct » d'utiliser ; il se contente d'utiliser cette variable dans une étude sur le lynx Eurasien *Lynx lynx* et le chevreuil *Capreolus capreolus*. Dans toute étude de la réponse d'un prédateur à sa proie, il existe plusieurs variables numériques possibles qui pourraient être étudiées en plus de la densité du prédateur ou du taux de croissance, telles que le taux de reproduction du prédateur, les taux de mortalité et leurs causes, le sex-ratio, la longévité et d'autres encore. Je ne connais pas de « bonne » variable d'étude.

Ainsi, les **affirmations contradictoires** sur la question de savoir si les fortes densités de loups sont limitées de manière extrinsèque ou intrinsèque n'ont pas encore été résolues, ce qui laisse cette importante question ouverte. Parmi les partisans d'une densité de loups intrinsèque à des densités de loups plus élevées, il semble y avoir un accord sur le fait que les densités de loups faibles à intermédiaires sont déterminées par la disponibilité des proies (Cubaynes et al. 2014, Smith et al. 2020).

## Résoudre le problème

Le présent article donne un aperçu de la controverse scientifique, explore de nouvelles analyses, remet en question la citation ci-dessus selon laquelle, à des densités élevées de loups, la nourriture fixe la limite supérieure mais des facteurs intrinsèques déterminent la densité des loups en dessous de cette limite, et présente des informations qui proposent de résoudre la question.

Une complication pour aborder cette question réside dans le fait que lorsque Mech et Barber-Meyer (2015) ont évalué la question, ils ont choisi une période au cours de la trajectoire de la

population de loups du Yellowstone qui, selon eux, était relativement stable après avoir atteint un pic de 98, de 2005 à 2012 (Tableau 2, 3). Une autre approche logique aurait consisté à tester la même période que Cubaynes et al. (2014) avaient étudiée en concluant que leurs preuves basées sur la mortalité des loups adultes soutenaient la limitation intrinsèque, 1998-2010.

Ainsi, j'ai testé cette période 1998-2010, en utilisant la biomasse moyenne annuelle des wapitis (Tableau 2) avec le modèle que Mech et Barber-Meyer (2015) ont utilisé ( $y = 3,6997x + 0,1562$ ). L'indice de biomasse de 22,8 prédit une densité de 71-101 loups à 1000 km<sup>2</sup> (intervalles de confiance de 95%). Cependant, la densité moyenne annuelle de loups pour cette période n'était que de 64 (Tableau 3). Ce résultat, à savoir que la densité réelle était inférieure à ce que les modèles linéaires prédisaient, soutenait la conclusion de Cubaynes et al. (2014) sur la limitation intrinsèque. Ce résultat est en contradiction directe avec la conclusion de Mech et Barber-Meyer (2015).

**Tableau 2.** Dénombrement des loups et des cerfs wapitis dans la zone nord du parc national de Yellowstone. Données fournies par le Yellowstone Center for Resources, US National Park Service. Le nombre de loups est une approximation de la densité (loups 1000 km<sup>2</sup>) car le Northern Range comprend 995 km<sup>2</sup> (Cubaynes et al. 2014)

Year	Wolves	Elk
1995	21	16 274
1996	19	15 368
1997	32	14 304
1998	42	13 303
1999	35	12 349
2000	65	11 513
2001	70	10 559
2002	78	8916
2003	98	7659
2004	84	6623
2005	54	5789
2006	75	5428
2007	94	4870
2008	57	4638
2009	40	3754
2010	38	3349
2011	38	2740
2012	34	2389
2013	34	2287
2014	42	2179
2015	50	2119
2016	41	1982
2017	33	2104
2018	39	1998
2019	55	1887
2020	79	1844
2021	55	1787
2022	60	1727
2023	69	-

Plus important encore, les analyses de Cubaynes et al. (2014) et de Mech et Barber-Meyer (2015), qui portaient toutes deux sur six des mêmes années, ont donné des résultats opposés. Ce résultat a démontré que la différence entre le soutien à ces deux explications en concurrence depuis longtemps dépendait de la période spécifique de la population de loups du Yellowstone choisie. Cela disqualifie la sélection de certaines périodes de l'histoire de la population de loups pour tester ces hypothèses.

Par conséquent, j'ai testé l'ensemble de la population de loups du Yellowstone après l'établissement en 2003, c'est-à-dire de 2003 à 2022, avec le modèle de Mech et Barber-Meyer (2015) ci-dessus. L'indice moyen annuel de biomasse de wapitis qui en résulte, 10,1 par km<sup>2</sup>,

prédit une densité moyenne annuelle de loups de 31-44 loups à 1000 km<sup>2</sup> (limites de confiance à 95%) alors que la moyenne réelle était de 55. Cependant, le bison *Bison bison* représentait au moins 25% de la biomasse acquise par les loups (Metz et al. 2020a). En supposant que cela soit le cas, et qu'occasionnellement d'autres proies ajoutent 25-35% à la biomasse disponible (Smith et Cassidy 2024), cela permettrait de prédire une densité de loups d'environ 53. **Ce résultat soutient le modèle proie-biomasse de la limitation des loups à des densités de loups élevées.**

**Tableau 3.** Résultats de l'estimation de la densité moyenne de loups du parc national de Yellowstone Northern Range (YNP NR) à partir de la densité de wapitis (nombre/1000 km<sup>2</sup> du Tableau 2 en utilisant le modèle de Fuller et al. (2003) moins les six points de données que Cariappa et al. (2011) et McRoberts et Mech (2014) ont supprimés, et que Mech et Barber-Meyer (2015) ont utilisés

Years	Actual mean annual density (Table 2)			Study years based on
	Wolves	Elk	Estimated mean annual wolf density	
2005–2012	54	4990	55	Mech and Barber-Meyer (2015)
1998–2010	64	7597	79	Cubaynes et al. (2014)
2003–2022	55	3358	37	This study

La question se pose cependant de savoir quelle est la densité de loups la plus élevée à laquelle la biomasse des proies le limite et au-delà de laquelle la limitation intrinsèque prend soi-disant le dessus. Cariappa et al. (2011) ont estimé que leur analyse suggérait que 69 loups à 1000 km<sup>2</sup> serait la limite supérieure pour la limitation de la biomasse des proies. Cependant, comme il a été démontré que leur analyse était erronée (McRoberts et Mech 2014), ce chiffre est un candidat douteux.

Les résultats de Cubaynes et al. (2014) suggèrent que 65 est la limite supérieure. Il est vrai que 65 loups à 1000 km<sup>2</sup> est plus élevé que la plupart des densités de population rapportées (Fuller et al. 2003). Pourtant, les densités de loups au sein des territoires de meutes individuelles (distinctes des densités au sein des populations de loups) en hiver ont atteint jusqu'à 182 pour 1000 km<sup>2</sup> (Mech et Tracy 2004) et d'autres densités de meutes de plus de 100 pour 1000 km<sup>2</sup> sont connues (McRoberts et Mech 2014). Cependant, leur prise en compte au cours de ces délibérations est discutable car l'un des principaux facteurs intrinsèques proposés pour limiter les densités est le conflit intraspécifique, qui se produit rarement au sein des meutes.

Les preuves réfutant le fait que des facteurs intrinsèques limitent les fortes densités de loups seraient donc limitées aux densités de population (et non de meutes) supérieures à 65 pour 1000 km<sup>2</sup> qui persistent pendant plus d'un an. Si la densité de loups est intrinsèquement limitée par la nourriture, cela implique une densité saturée à l'échelle de l'espèce, déterminée par le comportement. En d'autres termes, une telle limitation devrait caractériser les populations de loups partout et à tout moment, indépendamment de facteurs externes tels que la quantité de nourriture disponible.

Certaines de ces populations ont existé, même avec les loups du Yellowstone. De 2001 à 2007, la densité annuelle de loups était en moyenne de 79 (Tableau 2). Il est vrai que la densité a ensuite chuté pendant plusieurs années, mais sept années à des densités aussi élevées devraient être suffisamment longues pour que des facteurs intrinsèques affectent la

population. Une telle période devrait satisfaire l'affirmation selon laquelle la réponse de la densité des loups à la biomasse des proies n'est pas instantanée (Smith et Cassidy 2024). Notamment, la population de wapitis du Yellowstone est passée d'une taille moyenne annuelle de 7121 pendant la période de forte densité de loups à 3048 pendant les sept années suivantes (2008-2014), lorsque la densité de loups était en moyenne de 40 (Tableau 2). C'est une preuve supplémentaire que la densité de loups est limitée par la nourriture.

De même, la population de loups de l'Isle Royale a dépassé une densité de 65 pour 1000 km<sup>2</sup>, de 1975 à 1980, lorsque sa densité était de 77 pour 1000 km<sup>2</sup> (calculée à partir de Peterson et Page 1988). La mortalité connue pendant le déclin a pris la forme de famine et de meurtres intraspécifiques, manifestations directes et indirectes de la réduction de l'approvisionnement en nourriture », comme l'expliquent Peterson et Page (1988, p. 89).

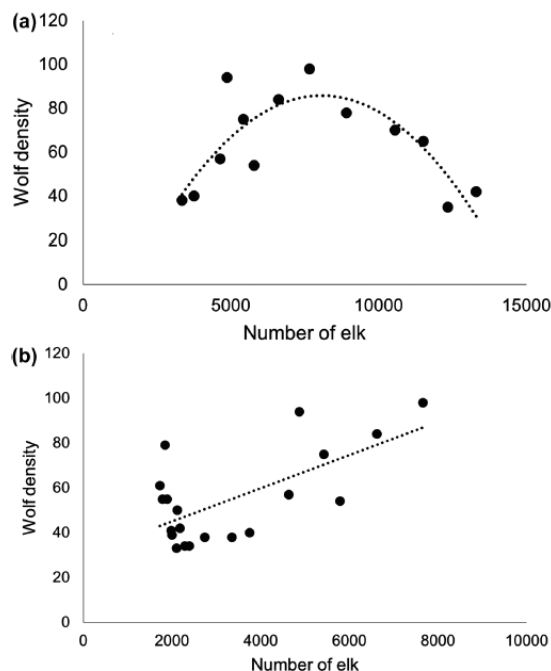
Étant donné que les deux exemples ci-dessus réfutent la thèse de la limitation intrinsèque, les partisans de ce point de vue pourraient alors proposer que ce processus fonctionne à des densités de loups supérieures à 79, et non à 65 ou 69. Cela pourrait être le cas, mais les fortes densités de meutes individuelles citées ci-dessus rendent cette possibilité peu probable. Une partie de la raison pour laquelle Cubaynes et al. (2014, p. 1353) ont estimé que « ... l'espace plutôt que la nourriture était la ressource limitante pour les loups du NR » était qu'ils pensaient que les meutes de loups ne pouvaient pas tolérer des territoires de reproduction plus petits qu'environ 80-100 km<sup>2</sup>, citant Jędrzejewski et al. (2007). Cependant, les meutes de loups peuvent tolérer des territoires de reproduction aussi petits que 23 km<sup>2</sup> (Mech et Tracy 2004, McRoberts et Mech 2014). Ainsi, la taille du territoire est hautement compressible, et ne semble donc pas non plus être limitative. Quoi qu'il en soit, il est prouvé que jusqu'à 79 loups 1000 km<sup>2</sup> au moins, il n'y a pas de facteurs intrinsèques qui limitent l'approvisionnement en nourriture.

Un dernier facteur qui suggère que la preuve d'une limitation intrinsèque peut être suspecte concerne la période spécifique de la population de loups du Yellowstone qui a été utilisée dans l'étude de Cubaynes et al. (2014). Pendant les cinq premières des 13 années de l'étude, 1998-2002, les loups réintroduits étaient encore en train de s'établir, donc leur population augmentait encore (Tableau 2). Parallèlement, la population de wapitis du NR était encore proche de son niveau élevé d'avant la réintroduction des loups, qu'elle n'a jamais réussi à atteindre depuis, et elle n'avait pratiquement pas subi les effets de la prédation des loups (Tableau 2). Ainsi, la relation NR loup-wapitis était totalement différente pendant l'étude de Cubaynes et al. (2014) (parabolique) qu'après l'établissement d'une population de loups en 2003 (linéaire positive) (Fig. 1).

Cette différence critique (Fig. 1) est presque certainement la raison pour laquelle la modélisation de Cubaynes et al. (2014) a montré que la variable qui expliquait le mieux le taux de mortalité des loups adultes était la densité des loups (limitation intrinsèque) plutôt que le nombre de wapitis (limitation extrinsèque). Notamment, le delta du critère d'information d'Akaike (AIC) entre les deux variables, densité de loups ou nombre de proies, était de 3,23, et la quantité de variation expliquée par les deux modèles n'était pas écrasante (50 contre 43%). La conclusion de Cubaynes et al. (2014) pourrait être valable, mais elle ne s'appliquerait qu'à la période unique où les loups rétablissent une population au milieu d'une surabondance de proies, et non à la plupart des populations de loups existantes.



**Figure 1.** Relation entre le loup et le cerfs wapitis dans le parc national de Yellowstone (a) pendant l'étude de Cubaynes et al. (2014), 1998-2010, (b) pendant la période 2003-2022. Données du tableau 2



## CONCLUSION

L'ensemble des considérations ci-dessus pèse donc lourdement en faveur du modèle proie-biomasse qui reste le plus valable pour expliquer les densités de loups de toute taille. Dans toute discussion sur ce modèle, il est important de comprendre qu'il est basé uniquement sur les proies primaires comme variable alimentaire et que presque toutes les populations de loups dépendent également des proies secondaires à des degrés très variables (Smith et Cassidy 2024). Dans la population de loups du NR du Yellowstone, par exemple, la raison pour laquelle le modèle proie-biomasse sous-estime que la biomasse des wapitis supporterait une densité annuelle moyenne de 39 loups par 1000 km<sup>2</sup> alors que la densité réelle était de 55 (ci-dessus) était probablement parce que les loups se nourrissaient aussi de bisons (Metz et al. 2020a, Smith et Cassidy 2024). Les loups se sont nourris de bisons et de wapitis pendant la période où Mech et Barber-Meyer (2015) ont testé leur modèle, mais les bisons ne constituaient en moyenne annuelle qu'environ 10% de leur régime alimentaire pendant les années de cette étude (calculé à partir de Metz et al. 2020a). Étant donné que les conclusions de Mech et Barber-Meyer (2015) se sont maintenues même avec un indice de biomasse jusqu'à 20% supérieur à la biomasse primaire utilisée par les auteurs, leurs résultats étaient toujours valables, contrairement aux préoccupations de Smith et Cassidy (2024).

En raison de ces considérations ainsi que des erreurs, la relation entre les estimations de la densité de loups à partir de la biomasse des proies ne sont que des approximations. Néanmoins, la relation entre la biomasse des proies et la densité des loups semble forte à toutes les densités de loups mesurées, ce qui prouve que l'approvisionnement en nourriture, un facteur extrinsèque, est la limite ultime de la densité des loups. L'étude du taux de croissance de la population de loups (c'est-à-dire la régulation de la population) (Smith et Cassidy 2024) est une nouvelle approche bienvenue pour étudier la réponse des loups aux proies, mais elle ne règle pas la longue controverse sur la question de savoir si une densité élevée de loups est limitée par des facteurs intrinsèques ou extrinsèques.

## Implications en termes de gestion

La plupart du temps, lorsque les agences ou le public font référence aux populations de loups, il ne s'agit pas de densités (nombre par zone) mais plutôt du nombre de loups dans une région géographique spécifique. Chaque État ou pays, par exemple, publie régulièrement l'évolution du nombre de loups dans sa juridiction. Bien que les densités de loups soient limitées par la biomasse des proies, l'un des mécanismes qui les limitent est la dispersion, qui, par le biais d'une recolonisation contiguë ou distante de nouvelles zones, permet d'étendre la population. Les augmentations de la population de loups les plus visibles et les plus médiatisées sont celles qui sont dues à la dispersion et à l'expansion de la population, et non à la densité des loups.

Les affirmations selon lesquelles les populations de loups sont autolimitées ne peuvent être considérées comme valables que si elles se réfèrent aux densités locales de loups, comme expliqué ci-dessus. La distinction entre densité et population n'est toutefois pas toujours évidente pour les profanes. Tant qu'il existe suffisamment de proies en dehors des populations locales de loups, les effectifs régionaux de loups continuent à s'étendre dans de nouvelles zones (Mech 2017, Ausband et Mech 2023). Par conséquent, à cet égard, les populations régionales de loups en expansion constante ne sont ni autolimitées ni autorégulées. Par conséquent, le seul moyen de limiter les populations régionales de loups sans contrôle réel serait d'éliminer la biomasse des proies. Il est important que les gestionnaires restent toujours conscients de cette distinction.

**Remerciements** - Je remercie D. E. Ausband et D. W. Smith pour avoir relu les premières versions de ce manuscrit et suggéré des améliorations utiles.

**Financement** - L'US Geological Survey a pris en charge mon salaire pendant la rédaction de cet article.

## References

- Adams, L. G., Stephenson, R. O., Dale, B. W., Ahgook, R. T. and Demma, D. J. 2008. Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the central Brooks Range, Alaska. – *Wildl. Monogr.* 170: 1–25.
- Ausband, D. E. and Mech, L. D. 2023. The challenges of success: future wolf conservation and management in the United States. – *BioScience* 73: 587–591.
- Boitani, L. 2003. Wolf conservation and recovery. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 317–340.
- Borg, B. L. and Schirokauer, D. W. 2022. The role of weather and long-term prey dynamics as drivers of wolf population dynamics in a multi-prey system. – *Front. Ecol. Evol.* 10: 791161.
- Carbone, C. and Gittleman, J. L. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. – *Science* 295: 2273–2276.
- Cariappa, C. A., Oakleaf, J. K., Ballard, W. B. and Breck, S. W. 2011. A reappraisal of the evidence for regulation of wolf populations. – *J. Wildl. Manage.* 75: 726–730.
- Cubaynes, S., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Quimby, K. A., Smith, D. W. and Coulson, T. 2014. Density-dependent

- intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). – *J. Anim. Ecol.* 83: 1344–1356.
- Fritts, S. H., Stephenson, R. O., Hayes, R. D. and Boitani, L. 2003. Wolves and humans. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 289–316.
- Fryxell, J. M. and Sinclair, A. R. E. 2000. A dynamic view of population regulation. – In: Demarais, S. and Krausman, P. R. (eds), *Ecology and management of large mammals in North America*. Prentice-Hall, Inc, pp. 156–174.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north central Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 105: 1–41.
- Fuller, T. K., Mech, L. D. and Fitts-Cochran, J. 2003. Population dynamics. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 161–191.
- Hayes, R. D. and Harestad, A. S. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. – *Can. J. Zool.* 78: 36–48.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B. and Kowalczyk, R. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. – *Ecography* 30: 66–76.
- Keith, L. B. 1983. Population dynamics of wolves. – In: Carbyn, L. N. (ed.), *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management*. Canadian Wildlife Service Report Series No. 45. Canadian Wildlife Service, pp. 66–77.
- Logan, K. A. 2019. Puma population limitation and regulation: what matters in puma management? – *J. Wildl. Manage.* 83: 1652–1666.
- McRoberts, R. E. and Mech, L. D. 2014. Wolf population regulation revisited – again. – *J. Wildl. Manage.* 78: 963–967.
- Mech, L. D. 1970. *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species*. – Natural History Press (Doubleday Publishing Co).
- Mech, L. D. 2017. Where can wolves live and how can we live with them? – *Biol. Conserv.* 210: 310–317.
- Mech, L. D. and Barber-Meyer, S. M. 2015. Yellowstone wolf (*Canis lupus*) density predicted by elk (*Cervus elaphus*) biomass. – *Can. J. Zool.* 93: 499–502.
- Mech, L. D. and Peterson, R. O. 2003. Wolf–prey relations. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 131–157.
- Mech, L. D. and Seal, U. S. 1987. Premature reproductive activity in wild wolves. – *J. Mammal.* 68: 871–873.
- Mech, L. D. and Tracy, S. 2004. Record high wolf, *Canis lupus*, pack density. – *Can. Field Nat.* 118: 127–129.
- Mech, L. D., Barber-Meyer, S. M. and Erb, J. 2016. Wolf (*Canis lupus*) generation time and proportion of current breeding females by age. – *PLoS One* 11: e0156682.
- Messier, F. 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. – *J. Anim. Ecol.* 60: 377–393.
- Metz, M., Hebblewhite, M., Smith, D. W., Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Tallian, A. and Vucetich, J. A. 2020a. What wolves eat and why. – In: Smith, D. W., Stahler, D. R. and MacNulty, D. R. (eds), *Yellowstone wolves*. Univ. of Chicago Press, pp. 157–167.
- Metz, M., Smith, D. W., Stahler, D. R., MacNulty, D. R. and Hebblewhite, M. 2020b. Wolf predation on elk in a multi-prey environment. – In: Smith, D. W., Stahler, D. R. and MacNulty, D. R. (eds), *Yellowstone wolves*. Univ. of Chicago Press, pp. 159–183.

- Packard, J. M. and Mech, L. D. 1980. Population regulations in wolves. – In: Cohen, M. N., Malpass, R. S. and Klein, H. G. (eds), Biosocial mechanisms of population regulation. Yale Univ. Press, pp. 135–150.
- Packard, J. M., Seal, U. S. and Mech, L. D. 1985. Causes of reproductive failure in two family groups of wolves (*Canis lupus*). – *Z. Tierpsychology* 68: 24–40.
- Peterson, R. O. and Page, R. E. 1988. The rise and fall of the Isle Royale wolves. – *J. Mammal.* 69: 89–99.
- Pimlott, D. H. 1967. Wolf prédation and ungulate populations. – *Am. Zool.* 7: 267–278.
- Smith, D. W. and Cassidy, B. J. 2024. Do wolves control their own numbers? Understanding and updating the long debate. – *Wildl. Biol.* 2024: e01299.
- Smith, D. W., Cassidy, K. A., Stahler, D. R., MacNulty, D. R. Q., Harrison, B., Balmford, E. E., Stahler, E. E., Brandell, E. E. and Coulson, T. 2020. Population dynamics and demography. – In: Smith, D. W., Stahler, D. R. and MacNulty, D. R. (eds), Yellowstone wolves. Univ. of Chicago Press, pp. 77–92.
- Van Ballenberghe, V., Erickson, A. W. and Byman, D. 1975. Ecology of the timber wolf in northeastern Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 43: 41.
- Vucetich, J. A. and Peterson, R. O. 2004. The influence of prey consumption and demographic stochasticity on population growth rate of Isle Royale wolves, *Canis lupus*. – *Oikos* 107: 309–320.
- Wallach, A. D., Izhaki, I., Toms, J. D., Ripple, W. J. and Shanas, U. 2015. What is an apex predator? – *Oikos* 124: 1453–1461.
- Watson, A. and Moss, R. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. – In: Watson, A. (ed.), Animal populations in relation to their food resources. Blackwell Scientific Publications, pp. 167–220.
- Wikenros, C., Gicquel, M., Zimmermann, B., Flagstad, Ø. and Åkesson, M. 2021. Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. – *Proc. R. Soc. B* 288: 20210207.
- Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. – *J. Anim. Ecol.* 66: 1–13.