

Un siècle de surpopulation d'ongulés dans la vallée de Lamar, à Yellowstone : d'abord les wapitis, puis les bisons

Environmental Management (2026)76:216
<https://doi.org/10.1007/s00267-026-02505-1>

A Century of Overabundant Ungulates in Yellowstone's Lamar Valley: First Elk and Now Bison

Robert L. Beschta¹ · William J. Ripple¹ · J. Boone Kauffman²

Received: 8 January 2026 / Accepted: 7 May 2026
© The Author(s) 2026

Résumé

Après des décennies de broutage intensif par les wapitis des Rocheuses (*Cervus canadensis*), de nombreuses communautés végétales à feuilles caduques de la partie nord du parc national de Yellowstone ont commencé à se rétablir à la suite de la réintroduction, au milieu des années 1990, des loups gris (*Canis lupus*), un phénomène de cascade trophique. **Cependant**, depuis le début des années 2000, la pression de broutage exercée par la population de bisons d'Amérique du Nord (*Bison bison*) du parc s'est considérablement accrue. Au cours de cette période, nous avons évalué les effets de l'augmentation de la population de bisons sur les communautés végétales riveraines de la vallée de Lamar, une zone fortement fréquentée par les bisons dans la partie orientale de la chaîne nord du parc. À l'aide de mesures effectuées sur des semis, des jeunes arbres et des petits arbres, ainsi que sur les arbres de la canopée, et grâce à des photographies de chronoséquences, nous avons étudié les peupliers (*Populus* spp.) et les peupliers faux-trembles (*P. tremuloides*) de la vallée, deux espèces clés à longue durée de vie. Les résultats ont indiqué que la hauteur des semis de peupliers était freinée par l'herbivorie des bisons, empêchant ainsi l'établissement et la croissance de nouvelles forêts de peupliers. **Il a été constaté que les coups de cornes et le frottement des jeunes arbres et des petits peupliers et trembles accessibles aux bisons causaient des niveaux élevés de dommages à l'écorce et de mortalité.** La proportion de peupliers matures de la vallée de Lamar présentant des dommages à l'écorce dus aux coups de cornes et au frottement des bisons est passée de 5 à 6% à près de 50% entre 2001 et 2023, période durant laquelle près d'un tiers de ces arbres de la canopée étaient morts. **Nos résultats mettent en évidence comment un siècle de fréquentation anormalement élevée par les ongulés, d'abord les wapitis puis aujourd'hui les bisons, a radicalement transformé l'écosystème riverain de la vallée.** Une récente décision de gestion prise par le Service des parcs nationaux indique que l'agence maintiendra à l'avenir des populations importantes de bisons, perpétuant ainsi la perturbation des communautés végétales riveraines et des fonctions écosystémiques au sein de la vallée de Lamar, ainsi que dans d'autres zones fortement fréquentées par les bisons dans la chaîne nord.

INTRODUCTION

Divers facteurs peuvent influencer l'intégrité et la durabilité des ressources biologiques et physiques d'un parc national, notamment la fréquentation et les infrastructures, les feux de forêt, les variations météorologiques, le changement climatique, les maladies végétales et animales, entre autres (Parc national de Yellowstone, 1997). Dans le parc national de Yellowstone, un autre facteur susceptible d'influencer profondément la structure et la dynamique des communautés végétales à feuilles caduques est la **densité et la répartition des populations d'ongulés du parc**. Ces effets pourraient notamment inclure :

1. La limitation de la hauteur des semis et des rejets d'espèces ligneuses appétissantes par une herbivorie intensive, modifiant ainsi la répartition par âge, la structure et la fonction (DeByle et Winokur 1985 ; Kay 1990 ; Gill 1992 ; White et al. 1998 ; Ripple et Larsen 2000 ; Barmore 2003 ; Beschta 2005 ; Wolf et al. 2007 ; Ramirez et al. 2019, 2021 ; Hardalau et al. 2025).
2. Endommagement physique de l'écorce des arbres par les coups de cornes, les frottements ou les morsures des ongulés, ce qui accroît leur vulnérabilité aux maladies, réduit leur croissance et augmente leur mortalité (DeByle et Winokur 1985 ; Kay 1985 ; Olenicki et Irby 2004 ; Kitchen et al. 2019 ; Beschta et Ripple 2020 ; Painter et al. 2023).
3. Le compactage des sols par le piétinement et le passage des animaux, ce qui réduit la productivité des sols en raison de l'altération de leurs propriétés hydrologiques (par exemple, baisse des taux d'infiltration, réduction de la capacité de rétention d'eau), de la séquestration du carbone et de la teneur en nutriments. Le long des ruisseaux et des rivières, la forte fréquentation par les ongulés peut également contribuer à l'effondrement des berges, entraînant une érosion accélérée du lit (Belsky et al. 1999 ; Beschta et Ripple 2019a ; Beschta et al. 2020 ; Kauffman et al. 2022a, 2022b, 2023).
4. Modification de la composition et de la structure des communautés végétales des forêts et des zones arbustives, qui se transforment en systèmes simplifiés **dominés par les graminées**, souvent accompagnés d'une prévalence croissante d'espèces végétales exotiques (Kauffman et al. 2023, 2025).

Au cours du siècle dernier, les deux grands ongulés les plus répandus dans l'aire d'hivernage nord du parc national de Yellowstone, ou « Northern Range », ont été le wapiti des Rocheuses (*Cervus canadensis*) (Houston 1982) et le bison d'Amérique du Nord (*Bison bison*) (White et al. 2015 ; Parc national de Yellowstone 2024b). Alors que les effets historiques de la population de wapitis du parc sur les communautés végétales riveraines et des hautes terres ont été bien documentés (par exemple, Skinner 1928 ; Jonas 1955 ; Kay 1990 ; Ripple et Larsen 2000 ; Conseil national de la recherche 2002 ; Barmore 2003 ; Beschta 2005), les effets d'une population de bisons récemment en augmentation sur la composition, la structure et le fonctionnement de ces communautés commencent seulement à être reconnus (Painter et Ripple 2012 ; Geremia et Hamilton 2019 ; Beschta et al. 2020 ; Kauffman et al. 2023 ; Painter et al. 2023).

Les zones riveraines occupent généralement moins de 2% des paysages montagneux de l'Ouest, mais elles fournissent normalement des ressources alimentaires et des habitats physiques à davantage d'espèces végétales, d'amphibiens, de mammifères et d'oiseaux que

les hautes terres environnantes. Par exemple, jusqu'à 53% des espèces sauvages, dont jusqu'à 80% de l'avifaune locale, se reproduisent dans des habitats riverains (Baril et al. 2011 ; Walker et al. 2023 ; Kauffman et al. 2001). **De plus**, les communautés végétales riveraines fonctionnelles peuvent influencer de manière significative les caractéristiques physiques et biologiques des systèmes fluviaux en modérant les microclimats et la température de l'eau, en stabilisant les berges, en assurant le cycle des nutriments et en produisant du carbone organique, un élément essentiel des réseaux trophiques tant pour les organismes terrestres que pour les organismes aquatiques (Gregory et al. 1991 ; Allan et al. 2021). Une fréquentation accrue de ces zones par les ongulés peut donc avoir des effets majeurs sur les habitats de nombreuses espèces sauvages terrestres et aquatiques (Kauffman et al. 2001 ; Naiman et al. 2005).

Nous avons utilisé plusieurs axes d'analyse pour quantifier les effets sur l'écosystème d'une population de bisons historiquement élevée dans la vallée de Lamar du parc (Parc national de Yellowstone 2024b). Nos principaux objectifs étaient d'évaluer les changements survenus dans les communautés végétales riveraines au cours des deux dernières décennies, notamment :

1. la croissance en hauteur des semis de peuplier à feuilles étroites (*Populus angustifolia*) et de peuplier noir (*Populus trichocarpa*),
2. les dommages causés par les ongulés à l'écorce des jeunes plants et des petits arbres de peuplier et de peuplier tremble (*Populus tremuloides*), ainsi que
3. les dommages causés par les ongulés à l'écorce des peupliers de la canopée et les taux de mortalité des arbres.

Nous avons également évalué les changements généraux à long terme des communautés de plantes ligneuses et des conditions de l'écosystème à l'aide de séries de photographies chronologiques.

Historique de la gestion

Le parc national de Yellowstone a été créé en 1872, devenant ainsi le premier parc national du pays. **Cependant**, la chasse commerciale au wapiti et à d'autres ongulés s'est poursuivie après la création du parc, une situation qui a finalement conduit la cavalerie Américaine à assumer les responsabilités liées à la protection de la faune en 1886. Les ongulés et les castors d'Amérique du Nord (*Castor canadensis*) étaient généralement protégés ; **en revanche**, les prédateurs tels que les loups gris (*Canis lupus*), les pumas (*Puma concolor*), les ours (*Ursus* spp.) et les coyotes (*Canis latrans*) étaient persécutés, une pratique qui s'est généralement poursuivie après que le Service des parcs nationaux eut pris le contrôle administratif en 1926 (Parc national de Yellowstone 1997 ; Stahler et al. 2020).

Au milieu des années 1920, les loups avaient été exterminés et les populations de cougars avaient considérablement diminué (Parc national de Yellowstone 1997 ; Ripple et al. 2022), marquant un **point de basculement** écologique potentiel. Peu après, les biologistes et les responsables du parc ont constaté une augmentation du broutage par les wapitis dans la partie nord du parc (Skinner 1928 ; Rush 1932). Le Service des parcs nationaux a lancé un programme visant à réduire le nombre de wapitis à la fin des années 1920 afin d'atténuer l'impact écologique de ces grands herbivores, mais ce programme a pris fin en 1968 en raison de l'opposition du public (Allin 2000). Par la suite, le parc a adopté une politique de

« régulation naturelle » qui, compte tenu du faible nombre de pumas et de l'absence de loups, a permis aux effectifs de cerfs wapitis de croître rapidement, atteignant une population de près de 20 000 wapitis à la fin des années 1980 (Fig. 1). Pendant la majeure partie des sept décennies d'absence des loups, le broutage intensif pratiqué par les wapitis a limité la croissance des jeunes peupliers deltoïdes, saules (*Salix* spp.), peupliers faux-trembles et autres espèces ligneuses à feuilles caduques dans toute la chaîne nord (Kay 1990 ; Barmore 2003 ; Peterson et al. 2020) (Fig. 2), des effets qui ont finalement contribué à la disparition des castors (Jonas 1955).

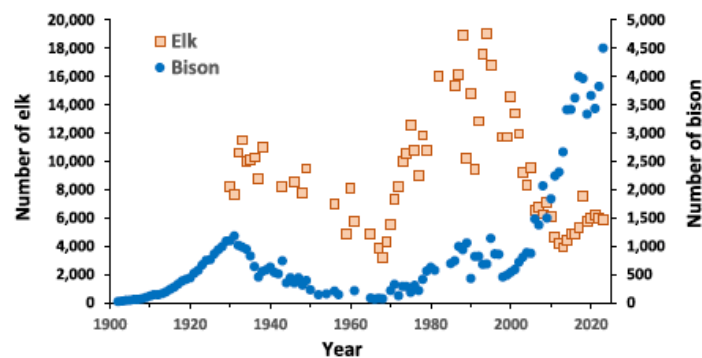


Fig. 1. Recensements annuels des wapitis et des bisons, partie nord du parc national de Yellowstone (Source des données : Parc national de Yellowstone)

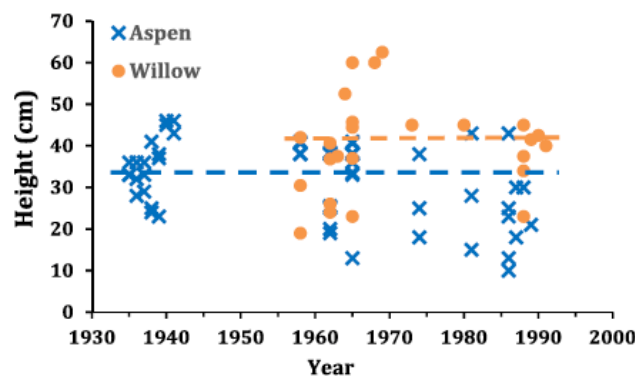


Fig. 2. Hauteurs (cm) de jeunes peupliers faux-trembles et de jeunes saules protégés du broutage dans plusieurs zones de la chaîne nord entre 1935 et 1991, période durant laquelle les loups étaient absents ; les lignes horizontales en pointillés représentent les hauteurs moyennes de 32 cm pour les peupliers faux-trembles ($n = 54$) et de 40 cm pour les saules ($n = 25$). Les loups étaient absents du milieu des années 1920 au milieu des années 1990 environ, et la réduction de la hauteur des jeunes peupliers faux-trembles et saules au cours de cette période était principalement due à un broutage intense par les wapitis (Sources des données : Kay 1990, Singer et al. 1998, Barmore 2003)

Les populations de pumas ont commencé à se reconstituer dans les années 1980 (Ripple et al. 2022) et 31 loups ont été réintroduits dans le parc national de Yellowstone en 1995-1996. Cette réintroduction a été suivie d'une réduction marquée du nombre de wapitis due à divers facteurs (par exemple, des hivers rigoureux et une dégradation de l'aire d'hivernage, la chasse aux wapitis qui hivernaient en dehors du parc, l'augmentation de la prédation par les grands carnivores) (Vucetich et al. 2005). En 2003, alors que le nombre de loups dans la Northern Range atteignait un pic de près de 100 individus, la population de wapitis représentait environ la moitié de celle observée à la fin des années 1980 et au début des années 1990. Depuis 2010, les recensements annuels ont fait état de 34 à 79 loups et de 3 900 à 7 600 wapitis fréquentant

la chaîne nord, avec un rapport prédateur-proie annuel s'établissant en moyenne à près de 9 loups pour 1 000 wapitis (CV = 24%).

Les loups gris, les couguars, les grizzlis (*U. arctos*) et les ours noirs (*U. americanus*) constituent actuellement la guildes des grands carnivores de la chaîne nord (Smith et al. 2003). La population de loups, qui s'est rétablie, ainsi que les couguars et les grizzlis, exercent actuellement une pression de prédation importante sur les wapitis hivernant à l'intérieur du parc (Barber-Meyer et al. 2008 ; Metz et al. 2020). **En conséquence**, la diminution de l'herbivorie des wapitis au cours des deux dernières décennies, en particulier en dehors des zones fortement fréquentées par les bisons, a déclenché la régénération de la végétation riveraine et des peupliers faux-trembles (c'est-à-dire une cascade trophique) dans diverses parties de la chaîne nord (Beschta et Ripple 2016 ; Painter et al. 2018 ; Ripple et al. 2025).

La capacité des grands prédateurs du parc à exercer une pression de prédation sur les wapitis et les bisons varie. Par exemple, les wapitis constituent la proie principale des loups tout au long de l'année dans le parc, et ces prédateurs apicaux sont particulièrement efficaces pour chasser les wapitis en hiver (Smith et al. 2003). **Cependant**, en raison de leur taille plus imposante et d'autres facteurs, il est plus difficile pour les loups et les autres grands prédateurs de Yellowstone de tuer des bisons (MacNulty et al. 2020 ; Stahler et al. 2020). En l'absence de pression de prédation significative sur les bisons, des réductions de troupeaux (abattages sélectifs) menées par le Service des parcs nationaux et d'autres agences sont nécessaires pour contrôler la taille de la population. Pourtant, malgré un programme de prélèvements de gestion quasi annuels et de chasse aux bisons migrant hors du parc (Parc national de Yellowstone 2024b), leur nombre a considérablement augmenté au cours des deux dernières décennies (Fig. 1).

Zone d'étude

La vallée de Lamar, dans le parc national de Yellowstone, est située dans la partie orientale de la chaîne nord (Northern Range), qui s'étend sur 1 500 km² (Fig. 3). Couvrant environ 20 km² de terrain au fond de la vallée, en amont du canyon de la rivière Lamar, notre zone d'étude comprend de vastes plaines inondables et des surfaces alluviales bordant le cours principal de la rivière. Historiquement, des forêts-galeries présentant une grande diversité structurelle, composées de peupliers deltoïdes, de grands saules, de peupliers faux-trembles, d'aulnes à feuilles fines (*Alnus incana* subsp. *tenuifolia*) et d'autres espèces à feuilles caduques, auraient été présentes le long de la rivière, ainsi que des peuplements dispersés de pins de Murray (*Pinus contorta*) et d'épicéas d'Engelmann (*Picea engelmannii*) (Houston 1982 ; Despain 1990 ; Kay 1990 ; Parc national de Yellowstone 1997 ; Beschta et al. 2020). L'association végétale dominante sur les versants adjacents au fond de la vallée est constituée d'armoïse à trois dents (*Artemisia tridentata*) et de fétuque de l'Idaho (*Festuca idahoensis*), qui laisse place à des forêts de conifères à des altitudes plus élevées. D'autres graminées en touffes indigènes sont également présentes, ainsi qu'une proportion croissante de graminées et de plantes herbacées exotiques dans certaines zones (Kauffman et al. 2023). Des peuplements épars de peupliers faux-trembles sont courants sur les versants jouxtant le fond de la vallée.

La chaîne nord offre un habitat d'hivernage important pour les wapitis et une petite population d'orignaux (*Alces alces*). Les bisons fréquentent la région toute l'année, tout comme de petites populations de cerfs muets (*Odocoileus hemionus*) et d'antilopages

(*Antilocapra americana*) (Parc national de Yellowstone 1997 ; Conseil national de la recherche 2002). Alors que, historiquement, de vastes troupeaux de bisons fréquentaient les vallées et les plaines de basse altitude situées en dehors du parc (Bailey 2013), divers éléments indiquent qu'un nombre important de bisons n'occupait pas la chaîne nord avant la création du parc (Haines 1955 ; Mosley et Mundinger 2018 ; Beschta et Ripple 2019b ; Keigley 2019).

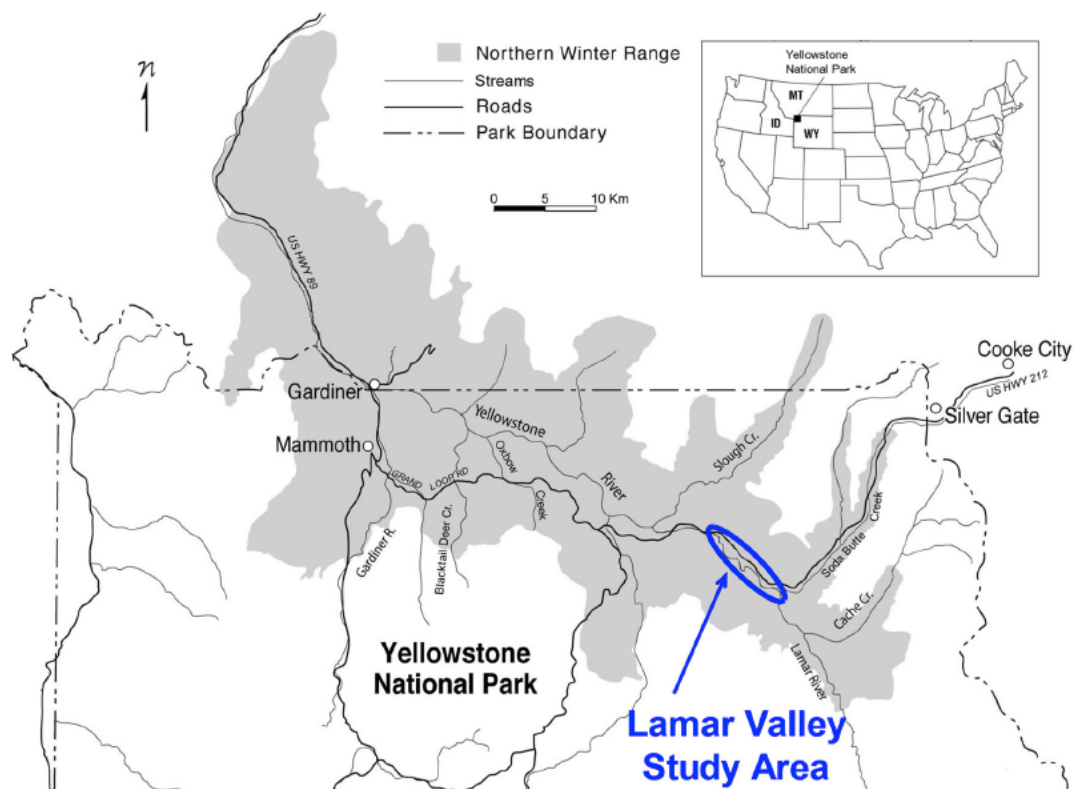


Fig. 3 : Zone d'étude de la vallée de Lamar, au nord du parc national de Yellowstone ; la zone ombrée englobe la chaîne nord

METHODES

Les bisons peuvent avoir de multiples effets sur les écosystèmes et les communautés végétales (Knapp et al. 1999 ; White et al. 2015) ; nos mesures sur le terrain ont permis d'évaluer certains de ces effets, notamment en ce qui concerne la croissance et la mortalité du peuplier deltoïde, une espèce à feuilles caduques relativement longévive. Les mesures de la végétation ont été effectuées principalement entre le canyon de Lamar (extrémité aval) et le confluent de la rivière avec le ruisseau Soda Butte (extrémité amont), un tronçon d'environ 8 km de long de la zone d'étude de la vallée de Lamar, désigné ici sous le nom de « Lower Lamar ». Une partie des mesures a également été effectuée le long d'un tronçon de la rivière Lamar s'étendant sur près de 2 km en amont du confluent avec le ruisseau Soda Butte, désigné sous le nom de « Upper Lamar ».

Fréquentation par les ongulés

Nous avons recensé le nombre de tas de fèces par espèce d'ongulé dans deux transects en bande parallèles, de 2 m de large $\times$ 50 m de long (100 m²) et espacés de 10 m, afin d'évaluer les niveaux généraux de fréquentation par les ongulés. En août 2012, 35 paires de transects en bande (chaque paire étant séparée de 250 m) ont été échantillonnées le long du Lower Lamar et huit paires (espacées de 200 m) le long de l'Upper Lamar (Beschta et Ripple 2015).

En septembre 2018, nous avons échantillonné 10 paires de transects en bande (espacées de 400 m), toutes situées le long du Lower Lamar.

Jeunes plants

Les hauteurs des jeunes plants de peuplier du Canada le long du cours inférieur de la Lamar avaient déjà été mesurées en septembre 2002 (Beschta 2005) et en août 2012 (Beschta et Ripple 2015) ; nous les avons à nouveau mesurées en septembre 2023. La méthode d'échantillonnage pour ces relevés consistait à établir un long transect globalement parallèle au chenal principal de la rivière, s'étendant du canyon de la rivière Lamar jusqu'au confluent avec le ruisseau Soda Butte. Au sein de chaque segment de 50 m de ce transect, nous avons recherché, entre la rivière et sa plaine inondable, les trois jeunes peupliers les plus hauts (20,2 m) et avons enregistré leur hauteur (en m). Nous avons considéré qu'une hauteur de 20,2 m indiquait que ces plants avaient survécu avec succès à au moins deux années de croissance depuis leur germination, une période durant laquelle la mortalité est souvent élevée. En nous concentrant sur les jeunes peupliers les plus hauts de chaque segment, nous avons cherché à identifier le début (c'est-à-dire la première apparition) de toute augmentation de hauteur susceptible de mener à un recrutement réussi (c'est-à-dire la croissance des plantes au-delà du niveau général maximal d'herbivorie des ongulés).



Fig. 4. Vue en aval d'un peuplement de jeunes peupliers deltoïdes d'environ 10 à 12 m de haut, le long du tronçon d'étude de la partie supérieure de la Lamar en 2020. Ce peuplement, ainsi que plusieurs autres, s'est établi au début des années 2000, alors que les populations d'élans et de bisons étaient relativement faibles. L'accès des ongulés à ce peuplement est entravé par la terrasse d'environ 12 m de haut située à droite. En revanche, les jeunes plants et petits peupliers deltoïdes sont généralement absents le long du lit de la rivière (en haut à gauche), où ils sont facilement accessibles aux bisons [Crédit photo : RL Beschta]

Jeunes arbres et petits arbres

Dans les dix ans environ qui ont suivi la réintroduction du loup, les jeunes peupliers deltoïdes et trembles, ainsi que d'autres espèces à feuilles caduques, ont commencé à grandir dans diverses parties de la Northern Range, formant ainsi une nouvelle cohorte de jeunes arbres [d'une hauteur ≥ 2 m et d'un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) < 5 cm] et de petits arbres (5-10 cm de diamètre à hauteur de poitrine) (Beschta et Ripple 2007, 2015 ; Ripple et Beschta 2007 ; Painter et al. 2015). Par exemple, en 2012, près de 4 700 jeunes peupliers deltoïdes > 2 m de hauteur s'étaient implantés dans le secteur d'étude de l'Upper Lamar (Beschta et Ripple 2015) (Fig. 4).

Afin d'étudier le processus par lequel les frottements et le frottement des cornes des bisons actuels pourraient affecter la croissance et la survie de ces classes de taille, nous avons mesuré, en septembre 2023, la proportion (%) de tiges présentant des dommages à l'écorce dans deux peuplements de jeunes arbres et de petits arbres accessibles aux bisons, l'un composé de peupliers deltoïdes et l'autre de peupliers faux-trembles. Le peuplement de peupliers faux-trembles avait déjà fait l'objet d'une évaluation en septembre 2018 (Beschta et al. 2020). Nous avons défini les « dommages à l'écorce » comme l'enlèvement d'une quantité suffisante d'écorce due aux actions de frottement et de cornes des bisons, de sorte que l'aubier sous-jacent de la plante soit exposé. Les deux peuplements avaient poussé bien au-dessus du niveau général de broutage des bisons, soit une hauteur d'~1,5 m.

Arbres matures

Un inventaire réalisé en septembre 2001 de tous les peupliers deltoïdes ≥ 5 cm de diamètre à hauteur de poitrine sur les plaines alluviales et les berges de la zone d'étude a révélé la présence de bosquets dispersés de peupliers deltoïdes formant la canopée, dont la taille variait de 26 à 135 arbres par bosquet (Beschta 2003). Ces arbres ont fait l'objet d'un nouvel inventaire en août 2012 (Beschta et Ripple 2015), puis à nouveau en septembre 2023 afin de déterminer les taux de mortalité (%) sur les périodes intermédiaires. Au cours de ces inventaires, nous avons également inspecté les 2 m inférieurs du tronc de chaque arbre afin de détecter la présence de dommages à l'écorce causés par les coups de cornes et le frottement des bisons (Beschta et al. 2020) et, pour chaque date d'échantillonnage, nous avons calculé la proportion (%) d'arbres présentant des dommages à l'écorce.

Photographies de chronoséquences

Nous avons recherché des photographies historiques montrant des communautés végétales à feuilles caduques sur divers sites le long du fond de la vallée et des versants adjacents. Nous avons refotographié ces sites afin d'illustrer les tendances générales de l'évolution de la végétation au fil du temps, telles que les changements d'état des communautés de peupliers deltoïdes riverains et de peupliers faux-trembles des hautes terres. Nos photographies les plus anciennes datent de 1929 à 1991, toutes antérieures à la réintroduction des loups. Les photographies de suivi ont été réalisées entre 2016 et 2023.

RESULTATS

Utilisation par les ongulés

Les transects en ceinture ont révélé une moyenne de 15,8 et 16,3 tas de matières fécales de bisons par 100 m² en 2012 dans les tronçons d'étude du Bas et du Haut Lamar, respectivement, et une moyenne de 14,2 tas de matières fécales de bisons par 100 m² en 2018 dans le tronçon d'étude du Bas Lamar (Info suppl. A). Environ 98% de l'ensemble des tas de matières fécales provenaient de bisons, le reste provenant de wapitis, de cerfs ou d'antilopes d'Amérique.

Jeunes plants

Le nombre de segments de 50 m échantillonnés le long du cours inférieur de la Lamar était de 198 en 2002, de 193 en 2012 et de 180 en 2023 (Info suppl. B) ; ces chiffres ont varié en raison des changements d'emplacement et de sinuosité du lit principal de la rivière au cours de la période étudiée. **Néanmoins**, 81% ($n = 160$) des segments comptaient au moins

quelques jeunes plants $\geq 0,2$ m de hauteur en 2002, ce chiffre ayant chuté à seulement 8% ($n = 15$) des transects en 2023 (Fig. 5). Bien que 19% des segments aient abrité de jeunes peupliers deltoïdes ≥ 2 m de haut en 2012, un chiffre bien supérieur au 1% des transects enregistré en 2002, leur absence en 2023 indiquait un manque total de survie.

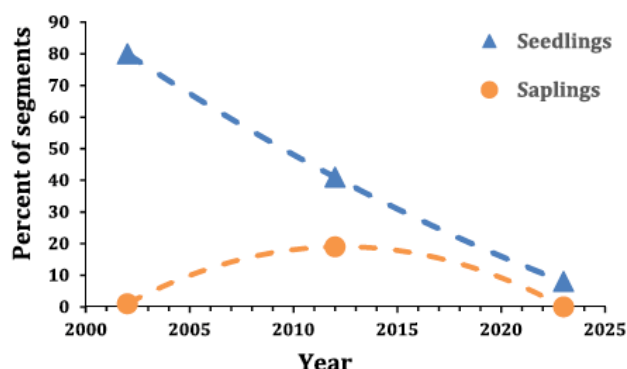


Fig. 5. Pourcentage de segments de 50 m le long du tronçon étudié de la partie inférieure de la Lamar présentant des semis de peupliers ($\geq 0,2$ m de hauteur) et des jeunes arbres (> 2 m de hauteur)



Fig. 6. Un peuplement de jeunes peupliers faux-trembles et de petits arbres en 2018 (en haut) dans la vallée de Lamar, qui s'est établi peu après la réintroduction des loups et dont les troncs ont été écorchés par les bisons. En 2018, ce bosquet comptait 126 jeunes arbres vivants (diamètre à hauteur de poitrine compris entre 1 et 10 cm), dont 69% présentaient des dommages à l'écorce causés par les bisons ; 45 autres jeunes arbres du bosquet étaient morts. Lors d'un nouveau relevé effectué en 2023 (en bas), il ne restait plus que 22 tiges vivantes, toutes présentant des dommages à l'écorce causés par les bisons. Les troncs couchés ont peut-être offert une protection partielle contre les bisons [Crédits photo : R. Lamplugh (en haut) ; J.B. Kauffman (en bas)]

Jeunes plants et petits arbres

Les effets potentiels des bisons sur les jeunes plants et les petits peupliers faux-trembles ont été illustrés dans un peuplement ($n = 126$ tiges) qui s'était établi au cours des deux dernières décennies (Fig. 6). En 2018, 69% des peupliers faux-trembles présentaient des dommages à l'écorce causés par les bisons et presque tous étaient « dénudés » (c'est-à-dire que les branches et les feuilles situées dans les 1,5 m inférieurs avaient été arrachées par les bisons). Lorsque ce peuplement a été réexaminé cinq ans plus tard, en 2023, seuls 17% des plants étaient vivants et tous présentaient des dommages à l'écorce (Info suppl. C).

De même, notre évaluation d'un petit peuplement de jeunes peupliers deltoïdes et de petits arbres ($n = 29$ tiges) a révélé que 11 d'entre eux étaient morts. Parmi les 18 plants vivants restants (diamètre à hauteur de poitrine compris entre 3 et 13 cm), 17 présentaient des dommages à l'écorce dus aux coups de cornes et aux frottements des bisons, et tous étaient « élagués en hauteur » jusqu'à ~1,5 m.

Arbres matures

En 2001, près de 700 peupliers de la canopée étaient présents dans la zone d'étude (Info suppl. D). Tous les arbres présentaient un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) ≥ 20 cm (Beschta 2003), ce qui confirmait l'absence de diamètres intermédiaires (c'est-à-dire entre 5 et 20 cm de dbh) et indiquait clairement qu'un important déficit de recrutement s'était produit sur plusieurs décennies (Beschta 2003, 2005). Les inventaires ultérieurs réalisés en 2012 et 2023 ont fait état d'un déclin continu du nombre d'arbres (Fig. 6). Sur une période de 22 ans, de 2001 à 2023, environ 24% et 35% des peupliers de la zone d'étude du Lower Lamar et de l'Upper Lamar, respectivement, ont disparu.

En 2001, des dommages à l'écorce causés par les bisons ont été observés sur 6% et 5% des peupliers deltoïdes dans les parties « Lower Lamar » et « Upper Lamar » de la zone d'étude, respectivement (Fig. 7). **Cependant**, en un peu plus de deux décennies, la proportion d'arbres présentant des dommages à l'écorce est passée à 75% dans la partie « Lower Lamar » et à 32% dans la partie « Upper Lamar », avec une moyenne de près de 50% sur l'ensemble de la zone d'étude.

Photographies de chronoséquence

Les paires de photographies présentées dans les Figures 8 à 14 commencent près de l'extrémité amont de la vallée de Lamar et progressent en direction de l'aval (les emplacements de chaque paire de photos sont indiqués dans les informations supplémentaires E). Dans l'ensemble, elles confirment un déclin à long terme des communautés de peupliers de la vallée et des communautés de peupliers faux-trembles des hauteurs sur une période de plusieurs décennies.

Par exemple, sur une photographie de 1926, on observe clairement une forêt-galerie continue composée de peupliers et d'autres arbres à feuilles caduques le long du tronçon d'étude de la partie supérieure de la Lamar, avec des communautés supplémentaires de peupliers faux-trembles sur les versants éloignés (Fig. 8). En 2016, quelque 90 ans plus tard, la majeure partie de la forêt-galerie avait disparu, tout comme bon nombre des communautés de peupliers faux-trembles des versants.

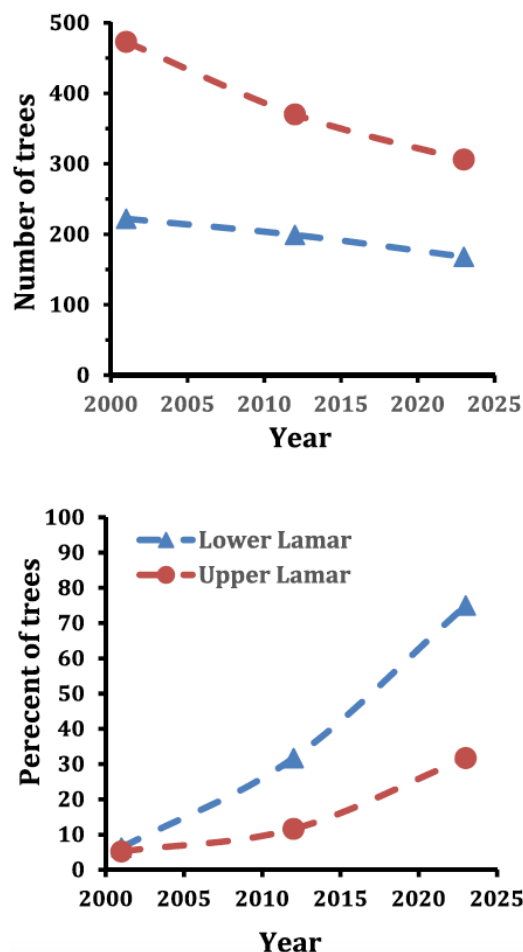


Fig. 7. Nombre de peupliers de la canopée présentant un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) ≥ 20 cm (en haut) entre 2001 et 2013, et pourcentage d'arbres présentant des dommages à l'écorce causés par les coups de cornes et le frottement des bisons (en bas) pour les secteurs d'étude du Bas Lamar et du Haut Lamar. Au cours de cette période, 24% et 35% des peupliers de la canopée des secteurs d'étude du Bas Lamar et du Haut Lamar, respectivement, ont disparu

Un bosquet de peupliers de la canne à sucre formant la canopée est visible sur une plaine inondable adjacente à la rivière Lamar sur une photographie de 1977 (Fig. 9), mais en 2020, une partie de ce peuplement avait disparu et, au premier plan, on constate une érosion accrue des sols anciens de la plaine inondable bordant la rivière. Les communautés riveraines fonctionnelles, composées de peupliers et de saules de différents âges et tailles, et qui se répartissent normalement le long des berges ou sur des dépôts alluviaux récents, étaient pratiquement absentes des deux photographies.

Une photographie de 1990 montre clairement un peuplement de peupliers faux-trembles en déclin à l'extérieur de l'enclos de Lamar West (Fig. 11). En 2020, les arbres de la canopée avaient complètement disparu, tandis que la croissance en hauteur et l'expansion de la couronne des peupliers faux-trembles et des saules, en l'absence de broutage par les ongulés, s'étaient poursuivies à l'intérieur de l'enclos (Kauffman et al. 2025).

Un bosquet de peupliers deltoïdes bordant la rivière Lamar et situé en face du Buffalo Ranch était présent en 1932 (Fig. 12) et leur nombre avait considérablement diminué en 2021. Des peuplements résiduels de peupliers faux-trembles de la canopée supérieure sont clairement visibles sur les versants adjacents au fond de la vallée en 1991 (Fig. 13), mais ces peuplements

avaient presque entièrement disparu en 2023. Comme dans une grande partie du secteur d'étude du cours inférieur de la Lamar, on observe un manque général de communauté arbustive et arborée riveraine, l'érosion des berges se poursuit et de vastes zones de dépôts alluviaux récents restent dépourvues de végétation (Fig. 14).



Fig. 8. En 1926 (en haut), une vaste forêt en galerie (flèche), mêlée de peupliers deltoïdes et de peupliers faux-trembles, couvrait la partie de la zone d'étude située le long du cours supérieur de la Lamar ; on remarque également plusieurs peuplements de peupliers faux-trembles sur le versant lointain. En 2016 (en bas), il ne restait plus qu'une petite partie de la forêt galérienne de la rivière ; les peuplements de peupliers faux-trembles à flanc de colline avaient presque tous disparu [Crédits photo : LA Nicholson (en haut) ; C White (en bas)]

DISCUSSION

Il a été constaté que l'augmentation récente de la population de bisons dans la partie nord du parc avait plusieurs effets majeurs sur les peupliers riverains de la vallée de Lamar. Aux densités actuelles, ces grands herbivores ont effectivement empêché tout renouvellement des peupliers dans le tronçon d'étude de la partie inférieure de la Lamar au cours des deux dernières décennies. Alors que de vastes zones alluviales offrent normalement des sites propices aux semis de peupliers ainsi qu'à ceux de saules, au cours des deux dernières décennies, ces semis dans le cours inférieur de la Lamar n'ont pas pu atteindre une taille suffisante en raison de l'intense broutage pratiqué par les bisons. Les peupliers de la canopée

existante dans toute la zone d'étude ont également subi ces dernières années des dommages accrus à l'écorce, causés par les coups de cornes et le frottement des bisons, ce qui pourrait contribuer aux taux élevés de mortalité observés actuellement.



Fig. 9. Un bosquet de peupliers deltoïdes le long de la rivière Lamar en 1977 (en haut) et en 2020 (en bas). Au cours des 43 années qui se sont écoulées entre ces deux dates, on a constaté une perte importante d'arbres ainsi qu'une érosion considérable des berges. Les peupliers deltoïdes et les saules de différentes tailles et de différents âges, qui seraient normalement présents dans cet écosystème riverain, sont absents des deux photographies [Crédits photo : J. Schmidt (en haut) ; R.L. Beschta (en bas)]

Des photographies chronoséquentielles ont mis en évidence une perte à long terme des communautés végétales riveraines fonctionnelles le long de la rivière Lamar, un changement qui a probablement contribué à l'accélération de l'érosion des berges. Dans l'ensemble, la composition, la structure et les fonctions des communautés végétales à feuilles caduques de la vallée ont été considérablement simplifiées, un processus initié par les wapitis entre le milieu et la fin du XX^{ème} siècle et qui se poursuit aujourd'hui sous l'effet d'une population de bisons en expansion. Ces communautés seraient normalement très productives, abriteraient une grande diversité d'espèces végétales indigènes et seraient capables de stabiliser les berges (Rosgen 1993 ; Kauffman et al. 2025).

Utilisation par les ongulés

Nos comptages de fèces ont indiqué que les bisons sont actuellement, et de loin, les grands ongulés les plus abondants et les plus influents de la vallée de Lamar. D'autres études menées dans la vallée de Lamar et ses environs ont abouti à des résultats similaires, les bisons représentant 94 à 98% de l'ensemble des fèces recensées (Painter et Ripple 2012 ; Ripple et al. 2013 ; Kauffman et al. 2023). Dans une étude portant sur des peuplements de peupliers faux-trembles répartis dans la Northern Range, Painter et al. (2015) ont constaté que les bisons et les wapitis représentaient respectivement 42% et 57% de l'ensemble des tas de

fèces, avec des nombres de fèces de bisons relativement élevés dans les parties orientale et centrale de la Northern Range. Depuis environ 2007, la pression globale exercée par le broutage des bisons de la Northern Range a progressivement dépassé celle des wapitis (Beschta et al. 2020), ce qui représente un **changement profond** dans l'utilisation de l'espace par les ongulés sur une période relativement courte.



Fig. 10. Peuplements de peupliers deltoïdes le long de la plaine inondable de la rivière Lamar en 1969 (en haut) et en 2020 (en bas). Au cours des 51 années qui se sont écoulées entre ces deux dates, on estime que 65% de ces peupliers deltoïdes ont disparu (sans être remplacés), parallèlement à une érosion accrue des berges et à un élargissement du lit actif de la rivière. Des saules de petite taille, dont le broutage avait été limité, couvraient une grande partie de la plaine inondable en 1969 (flèche), mais avaient disparu en 2020 [Crédits photo : WW Dunmire (en haut) ; RL Beschta (en bas)]

Végétation riveraine

En tant qu'espèces pionnières, les peupliers deltoïdes sont de prolifiques producteurs de graines (Stettler et al. 1996). La vallée de Lamar comporte également de vastes zones de substrat nu constituant des sites propices à la germination et à l'établissement de jeunes plants de peupliers. Bien que plusieurs centaines de milliers de jeunes plants aient déjà été recensés dans la vallée de Lamar (Beschta 2005 ; Rose 2012), nos relevés menés entre 2002 et 2023 dans la zone d'étude du Lower Lamar indiquent que les jeunes plants de peupliers établis ne parviennent pas à survivre ni à atteindre une taille plus importante. Les taux élevés de broutage par une population abondante de bisons empêchent actuellement le recrutement de cette espèce arboricole riveraine clé, un effet qui s'étend également à d'autres espèces à feuilles caduques. Par exemple, on observe un manque de recrutement récent de peupliers faux-trembles et de saules en dehors des enclos de protection à long terme contre les ongulés, tels que les enclos de Lamar Ouest (Fig. 11) et de Lamar Est (Kauffman et al. 2025). Des

effets similaires sont observés en dehors de la zone d'exclusion des ongulés de Junction Butte, située à plusieurs kilomètres en aval de notre zone d'étude et constituant également une zone fortement fréquentée par les bisons (Kauffman et al. 2025).



Fig. 11. Sur la photographie de 1990 (en haut), on constate clairement la disparition progressive d'une communauté dominée par le peuplier faux-tremble, adjacente à la vallée de Lamar, sans aucun renouvellement par de jeunes arbrisseaux ou de petits arbres. Au centre droit de la photographie, les peuplements de peupliers faux-trembles et de saules sont protégés par l'enclos anti-ongulés de Lamar West, mis en place en 1962. En 2020 (en bas), le peuplement de peupliers faux-trembles a disparu, tandis que les peupliers faux-trembles, les saules et d'autres espèces ligneuses à feuilles caduques situées à l'intérieur de l'enclos ont continué à grandir [Crédits photo : C. Wambolt (en haut) ; R. L. Beschta (en bas)]

Bien que nous ayons constaté un déclin continu de la présence de semis de peupliers deltoïdes de 20,2 m de hauteur entre 2002 et 2023 le long du Lower Lamar, nos mesures de 2012 ont indiqué une augmentation temporaire de la présence de jeunes peupliers deltoïdes, c'est-à-dire de plants >2 m de hauteur (Fig. 4). Cette augmentation résulte probablement d'une diminution des taux de broutage par les ongulés au début des années 2000, alors que les effectifs de wapitis dans le secteur est étaient devenus faibles et avant que ceux des bisons n'aient considérablement augmenté (Beschta et al. 2020). Au cours de cette période, de petits groupes de jeunes peupliers faux-trembles et de saules ont pu pousser au-dessus du niveau de broutage des wapitis et des bisons (Painter et Ripple 2012 ; Painter et Tercek 2020 ; Painter et al. 2023), tout comme les peupliers deltoïdes dans certaines parties du tronçon d'étude de la partie supérieure de la Lamar (Beschta et Ripple 2015). **Cependant**, les coups de cornes

et le frottement des jeunes arbres et des petits arbres accessibles aux bisons peuvent facilement enlever l'écorce et le cambium, les tuant directement par annélation ou indirectement en augmentant les risques d'infection (Debyle et Winokur 1985 ; Newcombe 1996 ; Stettler et al. 1996 ; Beschta et Ripple 2020). La rupture des jeunes tiges de peupliers deltoïdes, de saules et de peupliers faux-trembles par les bisons a également été documentée (Painter et Ripple 2012 ; Painter et Tercek 2020 ; Painter et al. 2023).



Fig. 12. Le Buffalo Ranch en 1932 (en haut) et en 2021 (en bas). Dans la partie supérieure de chaque photographie, on aperçoit des peupliers deltoïdes le long de la rivière Lamar. Entre 1932 et 2021, environ 70% de ces arbres ont disparu ; au cours de cette même période, les jeunes pousses de peupliers deltoïdes n'ont pas atteint le stade d'arbustes ou d'arbres de grande taille [Crédits photo : GM Wright (en haut) ; RL Beschta (en bas)]

Dans une étude de terrain menée en 2010 sur de jeunes saules et peupliers deltoïdes dans la vallée de Lamar, Painter et Ripple (2012) ont évalué les taux de broutage et la croissance des plantes. À cette époque, la population de bisons de la Northern Range comptait environ 2000 animaux, soit un peu plus de la moitié de la population de 2023. Malgré cela, les taux d'utilisation estivaux associés aux bisons s'élevaient à 54% pour les peupliers deltoïdes et à 84% pour les saules. **Ce schéma d'utilisation relativement élevée des plantes ligneuses pendant la saison de croissance contraste nettement avec celui des wapitis, dont l'utilisation a généralement lieu à la fin de l'automne ou en hiver.** Les dégâts causés par le piétinement et le broutage pendant la saison de croissance affectent probablement la croissance, la stature et la vigueur des plantes dans une plus grande mesure que lorsque celles-ci sont en dormance (Elmore et Kauffman 1994).

Bien que les bisons se nourrissent le plus souvent au fond des vallées et dans d'autres zones de basse altitude du nord de Yellowstone (Geremia et Hamilton 2019 ; Beschta et al. 2020 ; Parc national de Yellowstone 2024b), l'augmentation de la consommation de plantes par les bisons, ainsi que les effets associés au piétinement, aux traces de passage, au frottement et à

la rupture des tiges, constituent actuellement des mécanismes importants susceptibles d'affecter négativement les communautés végétales à feuilles caduques dans d'autres parties de la chaîne nord (Kauffman et al. 2023 ; Painter et al. 2023 ; Hobbs et al. 2024 ; Kauffman et al. 2025). Dans certains cas, ces effets des grands herbivores pourraient inverser le processus de régénération des peupliers faux-trembles et des saules — une régénération qui a généralement commencé au début des années 2000 à la suite d'un déclin de l'abrutissement par les wapitis (Beschta et Ripple 2016).



Fig. 13. En 1991 (en haut), des peuplements de peupliers faux-trembles en déclin (flèches) étaient présents sur le versant le plus éloigné ; en 2023 (en bas), ils avaient disparu. Le long de la rivière Lamar, les jeunes plants de peupliers deltoïdes et de saules ne parviennent pas à grandir en raison du broutage et du piétinement des bisons. Une érosion active des berges est manifeste et le lit actif de la rivière, dépourvu de végétation, est relativement large [Crédits photo : R. Keigley (en haut) ; R. L. Beschta (en bas)]

Le taux d'augmentation du nombre d'arbres dont l'écorce a été endommagée par les coups de cornes et le frottement des bisons différait entre nos deux secteurs d'étude. **Néanmoins**, les deux zones montrent une augmentation des dégâts subis par les arbres entre 2001 et 2023, avec une multiplication par plus de 12 du nombre d'arbres endommagés dans le secteur d'étude du Bas-Lamar et une multiplication par 6 dans celui du Haut-Lamar (Fig. 7). La tendance observée dans la partie inférieure de la Lamar suggère que près de 100% de ses peupliers deltoïdes présenteront probablement des dommages mesurables à l'écorce d'ici quelques années. Étant donné que les plantes du genre *Populus* sont souvent sensibles à

diverses maladies foliaires et du fût (Newcombe 1996), ces résultats suggèrent que les dommages causés à l'écorce des peupliers deltoïdes de la canopée de la vallée pourraient contribuer à la disparition progressive de ces arbres emblématiques.



Fig. 14. En 2021 (en haut), et avant les importantes inondations de juin 2022, le lit actif de la rivière Lamar présentait de vastes zones d'alluvions dépourvues de végétation. Bien que de nombreuses graines de peupliers deltoïdes germent normalement sur ces sites, produisant des semis abondants, le broutage et le piétinement des bisons ont entraîné un taux élevé de mortalité des semis. L'érosion des berges en 2021 (en bas), à l'extérieur des courbes des méandres, est également courante là où le piétinement des bisons contribue à l'effondrement des berges. Bien que quelques jeunes peupliers deltoïdes et saules soient présents le long de la berge, leur croissance en hauteur est freinée par le broutage des bisons [Crédits photo : RL Beschta]

Le pin tordu est connu pour avoir une écorce particulièrement fine (Parker 1950) qui est facilement affectée par l'abrasion physique. Bien que les pins tordus poussent normalement sur des sites en altitude, en 2018, Beschta et al. (2020) ont évalué un peuplement de 91 pins tordus matures (diamètre à hauteur de poitrine [dbh] compris entre 32 et 49 cm) poussant à proximité immédiate de la rivière dans le tronçon d'étude de la partie inférieure de la Lamar. Quatre-vingt-dix-sept pour cent d'entre eux étaient morts, le cambium étant absent sur 60 à 80% de leur circonférence en raison des coups de cornes et des frottements des bisons. **Auparavant**, Olenicki et Irby (2004) avaient mesuré plus de 1 300 conifères d'un diamètre à hauteur de poitrine de 25 cm bordant une prairie à armoise dans la vallée de Hayden, au sein du parc. Plus de 20% de la circonférence de 56% des arbres échantillonnés avait été endommagée par les coups de cornes et le frottement des bisons, et 28% supplémentaires des arbres étaient morts, tous présentant des signes visibles de dommages à l'écorce causés par les bisons. Ces résultats concordaient avec les observations antérieures de Meagher (1973), indiquant que les bisons avaient endommagé l'écorce de presque tous les pins autour de la vallée de Hayden.

Les effets physiques des coups de cornes et des frottements des bisons semblent constituer un processus de perturbation relativement « nouveau » au sein du parc, susceptible d'affecter la composition et la diversité structurelle des peupliers deltoïdes et des saules dans les zones riveraines, des peupliers faux-trembles dans les zones de haute terre et les zones riveraines, ainsi que des conifères le long des rivières et en lisière des prairies (White et al. 2015 ; Beschta et al. 2020 ; Painter et al. 2012, 2023). Ce mécanisme a probablement constitué un facteur important affectant les communautés de plantes ligneuses des Grandes Plaines, où les bisons ont évolué et où ils existaient autrefois en très grand nombre (Bailey 2013), mais pas dans les vallées aux reliefs accidentés du nord du parc national de Yellowstone, où les bisons étaient historiquement rares.

Bien que de nombreux peupliers de la vallée poussent sur des plaines inondables et des terrasses situées à une certaine distance de la rivière, l'absence générale de végétation riveraine favorise une érosion accélérée des berges et permet aux avulsions du lit de la rivière d'emporter un grand nombre de peupliers lors d'une seule crue. Ce fut le cas dans la partie supérieure de la Lamar, où une avulsion du lit en 2002 a emporté 90 arbres (diamètre à hauteur de poitrine moyen = 82 cm) (Beschta et Ripple 2015). Avant la grande crue de juin 2022, un autre changement de cours s'était produit dans le tronçon d'étude de la partie inférieure de la Lamar. Il a débuté à environ 1,8 km en aval du confluent de la rivière Lamar et du ruisseau Soda Butte, créant ainsi plus de deux kilomètres de nouveau lit fluvial. Bien qu'aucun peuplier deltoïde n'ait été emporté, la rivière a néanmoins entraîné d'importants volumes de sol de la plaine inondable.

Une analyse de la structure des peuplements de peupliers dans la vallée de la Lamar (Beschta 2003, 2005) a confirmé qu'il n'y avait pas de recrutement tout au long de la fin du XX^{ème} siècle, période durant laquelle nos photographies en chronoséquence (Fig. 8-10 et 12) confirment qu'une perte significative de peupliers de la canopée était en cours. Nos inventaires de peupliers pour 2001, 2012 et 2023 indiquent que le taux élevé de mortalité actuelle de la canopée s'est maintenu (Fig. 7).

Pendant les périodes de débit élevé, la rugosité hydraulique induite par les tiges et les branches aériennes de la végétation riveraine réduit la vitesse de l'eau, ralentissant ainsi l'érosion des berges et favorisant le dépôt de sédiments fins et de matière organique dans les plaines inondables (Darby 1999 ; Gyssels et Posen 2003 ; Smith 2004). **De plus**, les systèmes racinaires étendus de la végétation riveraine contribuent à stabiliser les berges, favorisant ainsi un lit fluvial étroit et une réduction des taux de migration latérale du lit (Hickin 1984 ; Micheli et Kirchner 2002 ; Murray et Paola 2003). **L'absence générale de plantes ligneuses le long de la rivière Lamar au début des années 1990 a conduit Rosen (1993) à conclure que les communautés riveraines ne stabilisaient plus les berges, ce qui entraînait des taux élevés d'érosion des berges et une accélération de la migration du lit.** Cette conclusion a été corroborée par une analyse ultérieure de la sinuosité de la partie inférieure de la Lamar, qui a révélé une diminution d'environ 30% sur une période relativement courte de seulement six décennies (c'est-à-dire de 1954 à 2015) (Beschta et al. 2020). Ce redressement général du lit de la rivière traduit une tendance à une augmentation de la puissance d'écoulement qui, à son tour, accroît la capacité de la rivière à éroder ses berges, à se déplacer latéralement et à augmenter les charges sédimentaires (Gordon et al. 1992). Une érosion accélérée des berges, une fréquence accrue des avulsions, ainsi que des lits actifs moins sinueux et plus larges sont

devenus des caractéristiques de plus en plus courantes associées au tronçon étudié du cours inférieur de la Lamar (Fig. 9, 10, 13, 14), des effets qui ont pu être exacerbés lors des crues de juin 2022.

Les observations sur le terrain des zones riveraines le long du cours inférieur de la Lamar indiquent que le renouvellement des saules au cours des deux dernières décennies, à l'exception de quelques petits sites, a été rare. Une évaluation de la végétation riveraine le long de petits cours d'eau dans la Northern Range, réalisée par Kauffman et al. (2023), a également mis en évidence une absence quasi totale de saules et d'autres espèces ligneuses le long de trois affluents de la Lamar. Dans cette étude, le déclin du couvert de saules, de la diversité des espèces et des espèces des zones humides était significativement associé aux zones fortement fréquentées par les bisons.

Les communautés végétales riveraines le long de ces cours d'eau sont désormais dominées par des graminées vivaces exotiques, principalement le pâturin des prés (*Poa pratensis*) et la fléole des prés (*Phleum pratense*), ainsi que par des mauvaises herbes nuisibles. Lorsque la végétation riveraine est réduite ou éliminée, on observe souvent une incision du cours d'eau et un élargissement excessif du lit actif, ce qui contribue à réduire la fréquence des débordements et à abaisser le niveau des nappes phréatiques riveraines. Ces effets peuvent entraîner une évolution des assemblages végétaux vers des espèces adaptées à des conditions plus chaudes et plus sèches, et aggraver les effets du changement climatique.

Il est important de noter que les réponses actuelles de la végétation à travers la chaîne du Nord sont spatialement hétérogènes. Dans les zones fortement fréquentées par les bisons, telles que la vallée de Lamar, le broutage intensif, le piétinement et les dommages causés à l'écorce freinent le recrutement et dégradent de nombreuses communautés végétales riveraines (Beschta et al. 2020 ; Kauffman et al. 2023 ; Painter et al. 2023). Ces zones continuent de subir une perte significative des **services écosystémiques** normalement fournis par des communautés végétales riveraines diversifiées, des effets initiés par les wapitis il y a près d'un siècle, et s'orientent vers un état d'appauvrissement biotique sévère (Kauffman et al. 2023). **Cependant**, dans d'autres zones de la Northern Range où la densité de bisons est relativement faible, la cascade trophique « grands carnivores – wapitis – végétation » a réduit le broutage par les wapitis et amorcé le rétablissement des plantes ligneuses riveraines (Beschta et Ripple 2016 ; Painter et al. 2018 ; Ripple et al. 2025). Le système présente donc une mosaïque, avec un rétablissement induit par la cascade trophique à certains endroits, mais où les impacts importants des bisons l'emportent sur ces effets dans d'autres.

Implications pour la gestion

Les communautés végétales riveraines et les peuplements de peupliers faux-trembles de l'ouest de l'Amérique du Nord sont généralement reconnus pour leur biodiversité et leur productivité exceptionnellement élevées (Mueggler 1985 ; Berger et al. 2001 ; Kauffman et al. 2001). La préservation de ces « points chauds » de biodiversité semblerait s'inscrire dans la ligne de la mission du Service des parcs nationaux, qui est « de conserver les paysages, les éléments naturels et historiques ainsi que la faune qui s'y trouve, et de permettre leur jouissance de manière à les laisser intacts pour les générations futures » (Ross 2013).

De 2014 à 2023, le troupeau de bisons de la Northern Range géré par le parc comptait en moyenne environ 3 600 animaux (Parc national de Yellowstone 2024^b), un chiffre bien supérieur aux niveaux antérieurs. Cette récente augmentation du nombre de bisons semble marquer le début d'une nouvelle phase de dominance des ongulés, non seulement au sein de la zone d'étude de la vallée de Lamar, mais aussi, de plus en plus, dans d'autres parties de la Northern Range. Un récent « Record of Decision » (Parc national de Yellowstone 2024^a) indique que les responsables du Service des parcs ont l'intention de maintenir une population relativement importante de bisons à l'avenir. Compte tenu des résultats de cette étude et d'autres études récentes menées dans la chaîne du Nord, nous nous attendons à ce que cette décision ait un large éventail d'effets sur l'écosystème, tels que :

- **Des communautés végétales riveraines appauvries sur le plan fonctionnel** : dans les zones fortement fréquentées par les bisons, l'absence de régénération des peupliers deltoïdes et d'autres espèces ligneuses entraînera la poursuite de la simplification de ces communautés potentiellement riches en biodiversité (Beschta et al. 2020 ; Kauffman et al. 2023). Là où s'étendaient autrefois de vastes forêts en galeries composées de peupliers à différents stades de maturité dans la partie inférieure de la Lamar, leur déclin se poursuivra sans renouvellement, une situation qui perdure depuis bien plus d'un demi-siècle (Keigley 1997, 1998 ; Beschta 2003, 2005). **De même**, les peuplements de peupliers faux-trembles sur les versants adjacents continueront d'être remplacés par des espèces de prairie dominées par des espèces exotiques (Kauffman et al. 2025). Tous ces changements auront des effets profonds sur la faune qui dépend de ces écosystèmes pour son habitat physique et ses ressources alimentaires.
- **Diminution de la stabilité des berges et modification de la morphologie du lit** : l'absence générale de communautés végétales riveraines fonctionnelles le long de la rivière Lamar entraînera une érosion accélérée des berges, des taux élevés de migration du lit, des charges sédimentaires accrues et des lits actifs de plus en plus larges (Rosen 1993 ; Beschta et al. 2020).
- **Modification des zones humides et des affluents** : le broutage intensif et le piétinement par les bisons peuvent avoir des effets majeurs sur les zones humides (par exemple, les sources, les suintements et les zones adjacentes aux étangs ou aux lacs) et les affluents, ainsi que sur les communautés qui y sont associées (Beschta et al. 2020 ; Kauffman et al. 2023). La capacité de ces sites à maintenir des réseaux trophiques fonctionnels et à fournir un habitat physique à de nombreuses espèces terrestres et aquatiques sera en grande partie perdue.
- **Prolifération de la végétation exotique** : Les espèces végétales exotiques sont devenues de plus en plus dominantes à mesure que l'empreinte écologique des bisons s'étend, affectant à la fois les communautés végétales riveraines et celles des hautes terres (Kauffman et al. 2023) ; ces tendances devraient se poursuivre. Inversion du processus de rétablissement en cours : L'augmentation relativement récente des effectifs de bisons pourrait limiter et, dans certains cas, inverser le processus de rétablissement des communautés végétales ligneuses actuellement en cours dans d'autres parties de la chaîne du Nord (Painter et Tercek 2020 ; Painter et al. 2023).

Le maintien des niveaux de population actuels de bisons continuera d'avoir des répercussions profondes sur les habitats, la structure et la dynamique des communautés végétales, les processus écologiques et les fonctions des écosystèmes. Ces populations élevées entraîneront

également la poursuite de la disparition d'espèces feuillues clés et la transformation des communautés végétales riveraines, une évolution susceptible de générer des états écosystémiques de plus en plus inédits.

References

- Allan JD, Castillo MM, Capps KA (2021) Stream ecology: structure and function of running waters. Springer Nature, New York, NY.
- Allin CW (2000) The triumph of politics over wilderness science. In: Proceedings: Wilderness science in a time of change. USDA Forest Service, RMRS-P-15, Ogden, UT, pp 180–185.
- Bailey JA (2013) American plains bison: rewilding an icon. Sweet-grass Books, Helena, MT.
- Barber-Meyer SM, Mech LD, White PJ (2008) Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. *Wildl Monogr* 169:1–30.
- Baril LM, Hansen AJ, Renkin R, Lawrence R (2011) Songbird response to increased willow (*Salix* spp.) growth in Yellowstone's northern range. *Ecol Appl* 21:2283–2296.
- Barnore WJ (2003) Ecology of ungulates and their winter range in northern Yellowstone National Park: research and synthesis 1962–1970. Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Mammoth, WY.
- Belsky AJ, Matzke A, Uselman S (1999) Survey of livestock influences on streams and riparian ecosystems in the western United States. *J Soil Water Conserv* 54:419–431.
- Berger J, Stacey PB, Bellis L, Johnson MP (2001) A mammalian predator–prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecol Appl* 11:947–960.
- Beschta RL (2003) Cottonwoods, elk, and wolves in the Lamar Valley of Yellowstone National Park. *Ecol Appl* 13:1295–1309.
- Beschta RL (2005) Reduced cottonwood recruitment following extirpation of wolves in Yellowstone's northern range. *Ecology* 86:391–403.
- Beschta RL, Ripple WJ (2007) Increased willow heights along northern Yellowstone's Blacktail Deer Creek following wolf reintroduction. *West North Am Naturalist* 67:613–617.
- Beschta RL, Ripple WJ (2015) Divergent patterns of riparian cottonwood recovery after the return of wolves in Yellowstone, USA. *Ecohydrology* 8:58–66.
- Beschta RL, Ripple WJ (2016) Riparian vegetation recovery in Yellowstone: the first two decades after wolf reintroduction. *Biol Conserv* 198:93–103.
- Beschta RL, Ripple WJ (2019b) Yellowstone's prehistoric bison: a comment on Keigley (2019). *Rangelands* 41:149–151.
- Beschta RL, Ripple WJ (2019a) Can large carnivores change streams via a trophic cascade? *Ecohydrology* 12: e2048.
- Beschta RL, Ripple WJ, Kauffman JB, Painter LE (2020) Bison limit ecosystem recovery in northern Yellowstone. *Food Webs* 23: e00142.
- Beschta RL, Ripple WJ (2020) Large carnivore loss linked to loss of overstory aspen in Yellowstone. *Food Webs* e00140. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00140>.
- Darby SE (1999) Effect of riparian vegetation on flow resistance and flood potential. *J Hydraulic Eng* 125:443–454.
- DeByle NV, Winokur RP (eds) (1985) Aspen: ecology and management in the western United States. USDA Forest Service, General Technical Report RM-119, Fort Collins, CO.
- Despain DG (1990) Yellowstone vegetation: consequences of environment and history in a natural setting. Roberts Rinehart, Boulder, CO.
- Elmore W, Kauffman JB (1994) Riparian and watershed systems: degradation and restoration. In: Vavra M, Laycock WA, Pieper RD (eds.) *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West*. Society for Range Management, Denver, CO, pp 212–232.
- Geremia C, Hamilton EW (2019) The effects of bison grazing and their movements on grasslands in northern Yellowstone. Technical Report. Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Mammoth, Wyoming. YCR-2019-xx, 149 pp.
- Gill RMA (1992) A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry Int J For Res* 65:145–169.
- Gordon ND, McMahon TA, Finlayson BL (1992) Stream hydrology: an introduction for ecologists. Wiley, New York, NY.
- Gregory SV, Swanson FJ, McKee WA, Cummins KW (1991) An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience* 41:540–551.
- Gyssels G, Poesen J (2003) The importance of plant root characteristics in controlling concentrated flow erosion rates. *Earth Surf Process Landf* 28:371–384.
- Haines A (1955) Journal of a trapper. University of Nebraska Press, Lincoln, NE.
- Hardalau D, Stefanescu V, Bakševičius M, Manton M, Ruffner C, Brazaitis G, others (2025) Bite by Bite: How Ungulate Browsing Shapes North America's Forest Future. *Forests* 16:1079.
- Hickin EJ (1984) Vegetation and river channel dynamics. *Can Geographer* 28:111–126.
- Hobbs NT, Johnston DB, Marshall KN, Wolf EC, Cooper DJ (2024) Does restoring predators to food webs restore ecosystems? Large carnivores in Yellowstone as a model system. *Ecol Monographs* e1598.
- Houston DB (1982) The northern Yellowstone elk: ecology and management. Macmillan, New York, NY.
- Jonas RJ (1955) A population and ecological study of the beaver (*Castor canadensis*) of Yellowstone National Park. MS thesis, University of Idaho, Moscow, ID.
- Kauffman JB, Beschta RL, Lacy PM, Liverman M (2022a) Livestock on public lands of the western USA accentuate effects of climate change: implications for mitigation and adaptation. *Environ Manag* 69:1137–1152.
- Kauffman JB, Cummings DL, Beschta RL, Ripple WJ (2025) Where the buffalo roam: ungulate influences on quaking aspen and willow communities in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ecosphere* 16: e70410.
- Kauffman JB, Coleman G, Otting N, Lytjen D, Nagy D, Beschta RL (2022b) Riparian vegetation composition and diversity shows resilience following cessation of livestock grazing in northeastern Oregon, USA. *PLoS One* 17:e0250136.
- Kauffman JB, Cummings DL, Kauffman C, Beschta RL, Brooks J, MacNeill K, Ripple WJ (2023) Bison influences on composition and diversity of riparian plant communities in Yellowstone National Park. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4406>.
- Kauffman JB, Mahrt M, Mahrt LA, Edge WD (2001) Wildlife of riparian habitats. In: Johnson DH, O'Neil TA (eds) *Wildlife-habitat relationships in Oregon and Washington*. Oregon State University Press, Corvallis, OR, pp 361–388.
- Kay CE (1985) Aspen reproduction in the Yellowstone Park–Jackson Hole area and its relationship to the natural regulation of ungulates. In: Workman GW (ed) *Western elk management: a symposium*. Utah State University, Logan, UT, pp 131–160.
- Kay CE (1990) Yellowstone's northern elk herd: a critical evaluation of the natural regulation paradigm. PhD dissertation, Utah State University, Logan, UT.
- Keigley RB (1997) An increase in herbivory of cottonwood in Yellowstone National Park. *Northwest Sci* 71:127–135.
- Keigley RB (1998) Architecture of cottonwood as an index of browsing history in Yellowstone. *Intermt J Sci* 4:57–67.
- Keigley RB (2019) The prehistoric bison of Yellowstone National Park. *Rangelands* 41:107–120.
- Kitchen SG, Behrens PN, Goodrich SK, Green A, Guyon J, O'Brien M, Tart D (2019) Guidelines for aspen restoration in Utah with applicability to the 137 intermountain west. USDA Forest Service, RMRS-GTR-390, Fort Collins, CO, 55 pp.
- Knap AK, Blair JM, Briggs JM, Collins SL, Hartnett DC, Johnson LC, Towne EG (1999) The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *BioScience* 49:39–50.
- MacNulty DR, Stahler DR, Smith DW (2020) Wolves and ungulates in Yellowstone. In: Smith DW, Stahler DR, MacNulty DR (eds)

- Yellowstone wolves: science and discovery in the world's first national park. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp 149–157.
- Meagher MM (1973) The bison of Yellowstone National Park. National Park Service, Scientific Monograph Series No. 1, Washington, DC.
- Metz MC, Smith DW, Stahler DR, MacNulty DR, Hebblewhite M (2020) Wolf predation on elk in a multi-prey environment. In: Smith DW, Stahler DR, MacNulty DR (eds) Yellowstone wolves: science and discovery in the world's first national park. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp 169–183.
- Micheli ER, Kirchner JW (2002) Effects of wet meadow riparian vegetation on streambank erosion. II. Measurements of vegetated bank strength and consequences for failure mechanics. *Earth Surf Process Landf* 27:687–697.
- Mosley JC, Munding JG (2018) History and status of wild ungulate populations on the northern Yellowstone Range. *Rangelands* 40:189–201.
- Mueggler WF (1985) Vegetation associations. In: DeByle NV, Winokur RP (eds) Aspen: ecology and management in the western United States. USDA Forest Service, General Technical Report RM-119, Fort Collins, CO, pp 45–55.
- Murray AB, Paola C (2003) Modeling the effect of vegetation on channel pattern in bedload rivers. *Earth Surf Process Landf* 28:131–143.
- Naiman RJ, Décamps H, McClain ME (2005) Riparia: ecology, conservation and management of streamside communities. Elsevier Academic Press, New York, NY.
- National Research Council (2002) Ecological dynamics on Yellowstone's northern range. National Academy Press, Washington, DC.
- Newcombe G (1996) The specificity of fungal pathogens in *Populus*. In: Stettler RF, Bradshaw HD Jr, Heilman PE, Hinckley TM (eds) Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. National Research Council of Canada Press, Ottawa, Canada, pp 223–246.
- Olenick TJ, Irby LR (2004) Determining forage availability and use patterns for bison in the Hayden Valley of Yellowstone National Park. Ecology Department, Montana State University, Bozeman, MT.
- Painter LE, Ripple WJ (2012) Effects of bison on willow and cottonwood in northern Yellowstone National Park. *For Ecol Manag* 264:150–158.
- Painter LE, Beschta RL, Ripple WJ (2023) Bison alter the northern Yellowstone ecosystem by breaking aspen saplings. *Ecol Evol* 13:e10369.
- Painter LE, Beschta RL, Larsen EJ, Ripple WJ (2015) Recovering aspen following changing elk dynamics in Yellowstone: evidence of a trophic cascade? *Ecology* 96:252–263.
- Painter LE, Beschta RL, Larsen EJ, Ripple WJ (2018) Aspen recruitment in the Yellowstone region linked to reduced herbivory after large carnivore restoration. *Ecosphere* 9(8):e02376.
- Parker HA (1950) Bark thickness of lodgepole pine. Division of Forest Research, Department of Resources and Development, Silvicultural Leaflet No. 49, Ottawa, Ontario.
- Peterson RO, Beschta RL, Cooper DJ, Hobbs NT, et al (2020) Indirect effects of carnivore restoration on vegetation. In: Smith DW, Stahler DR, MacNulty DR (eds) Yellowstone wolves: science and discovery in the world's first national park. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp 205–222.
- Ramirez JI, Jansen PA, den Ouden J, Goudzwaard L, Poorter L (2019) Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *For Ecol Manag* 432:478–488.
- Wolf EC, Cooper DJ, Hobbs NT (2007) Hydrologic regime and herbivory stabilize an alternative state in Yellowstone National Park. *Ecol Appl* 17:1572–1587.
- Yellowstone National Park (1997) Yellowstone's northern range: complexity and change in a wildland ecosystem. USDI National Park Service, Mammoth Hot Springs, WY.
- Ramirez JI, Jansen PA, den Ouden J, Muktan L, Herdoiza N, Poorter L (2021) Above-and below-ground cascading effects of wild ungulates in temperate forests. *Ecosystems* 24:153–167.
- Ripple WJ, Beschta RL (2007) Restoring Yellowstone's aspen with wolves. *Biol Conserv* 138:514–519.
- Ripple WJ, Beschta RL, Painter LE (2022) The history of cougars in Yellowstone National Park. *West North Am Naturalist* 82:752–759.
- Ripple WJ, Beschta RL, Fortin JK, Robbins CT (2013) Trophic cascades from wolves to grizzly bears in Yellowstone. *J Animal Ecol*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12123>.
- Ripple WJ, Beschta RL, Wolf C, Painter LE, Wirsing AJ (2025) The strength of the Yellowstone trophic cascade after wolf reintroduction. *Global Ecol Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03428>.
- Ripple WJ, Larsen EJ (2000) Historic aspen recruitment, elk, and wolves in northern Yellowstone National Park. *Biol Conserv* 95:361–370.
- Rose JR (2012) Barriers to establishment and growth of cottonwoods in Yellowstone National Park's northern range. MS thesis, Colorado State University, Fort Collins, CO, 62 pp.
- Rosgen DL (1993) Stream classification, streambank erosion, and fluvial interpretations for the Lamar River and main tributaries. Report to the National Park Service, Wildland Hydrology, Pagosa Springs, CO, 25 pp.
- Ross MN (2013) The requirement to leave park resources and values "unimpaired." *George Wright Forum* 30:67–84.
- Rush WM (1932) Northern Yellowstone elk study. Montana Fish and Game Commission, Helena, MT.
- Singer FJ, Zeigenfuss LC, Cates RG, Barnett DT (1998) Elk, multiple factors, and persistence of willows in national parks. *Wildl Soc Bull* 26:419–428.
- Skinner MP (1928) The elk situation. *J Mammal* 9:309–317.
- Smith DW, Peterson RO, Houston DB (2003) Yellowstone after wolves. *BioScience* 53:330–340.
- Smith JD (2004) The role of riparian shrubs in preventing floodplain unraveling along the Clark Fork of the Columbia River in the Deer Lodge Valley, Montana. In: Bennett SB, Simon A (eds) Riparian vegetation and fluvial morphology. Water Science and Application, vol 8. American Geophysical Union, Washington, DC, pp 71–85.
- Stahler RF, Wilmsers CC, Tallian A, Anton CB, Metz MC, Ruth TK, Smith DW, Gunther KA, MacNulty DR (2020) Competition and discovery in the world's first national park. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp 223–241.
- Stettler RF, Bradshaw HD Jr, Heilman PE, Hinckley TM (1996) Biology of *Populus* and its implications for management. National Research Council of Canada, Ottawa, Ontario, 439 pp.
- Vucetich JA, Smith DW, Stahler DR (2005) Influence of harvest, climate, and wolf predation on Yellowstone elk, 1961–2004. *Oikos* 111:259–270.
- Walker LE, Duffy KE, Albrechtsen MB, Smith DW (2023) Songbirds. In: Smith DW, Walker LE, Duffy KE (eds) Yellowstone's birds: diversity and abundance in the world's first national park. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 249–264.
- White CA, Olmsted CE, Kay CE (1998) Aspen, elk, and fire in the Rocky Mountain national parks of North America. *Wildl Soc Bull* 26:449–462.
- White PJ, Wallen RL, Hallac DE (eds) (2015) Yellowstone bison: conserving an American icon in modern society. Yellowstone Association, Yellowstone National Park, USA, 264 pp.
- Yellowstone National Park (2024a) Record of decision: bison management plan. USDI National Park Service, WY.
- Yellowstone National Park (2024b) Bison management plan: final environmental impact statement. USDI National Park Service, Yellowstone National Park, WY.