

Anne Teyssèdre-Couvet*

Au parc de Yellowstone, la présence du loup rééquilibre les écosystèmes

22

Tout en haut des chaînes alimentaires, les grands prédateurs tels que le loup exercent une fonction de régulation cruciale sur l'ensemble du vivant et du milieu physique où ils vivent. Retirer un grand prédateur de son écosystème naturel, et c'est tout un ensemble d'équilibres qui se désagrège. Le réintroduire dans cet écosystème et ces équilibres se réinstaurent comme par enchantement. La preuve par l'expérience au parc national de Yellowstone, aux Etats-Unis.



Pourquoi les loups, lions et orques, par exemple, ont-ils la cote auprès des scientifiques qui étudient le fonctionnement des écosystèmes ? Parce que ces animaux constituent ce qu'ils appellent des espèces « clefs de voûte ». Leur présence – ou leur absence – au sommet des chaînes alimentaires conditionne la dynamique et l'abondance de nombreuses espèces en interactions multiples entre elles et, par voie de conséquence, les effets globaux de ces espèces sur le milieu physique (le biotope).

La présence de grands prédateurs détermine pour beaucoup, autrement dit, la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Privées du contrôle biologique qu'ils exercent, leurs principales proies se mettent à proliférer au détriment de leurs propres proies et espèces compétitrices, dont le déclin entraîne à son tour l'expansion ou l'effondrement local d'autres espèces.

Réciproquement, l'introduction d'un grand prédateur dans un écosystème peu complexe jusque-là isolé déclenche une série de réactions démographiques en dominos, expansions et déclin, qui chamboulent totalement l'écosystème local. Dès 1980, le zoologue de l'Université de Washington Robert T. Paine introduit l'expression « cascade trophique » pour désigner cette succession de réactions écologiques et démographiques.

De nombreuses expériences, volontaires ou non, ont permis de vérifier cette prédiction en milieu terrestre et aquatique. L'ampleur des dégâts que les populations de cerfs, daims et/ou sangliers causent aux forêts d'Europe occidentale en l'absence de prédateurs (carnivores ou humains), par exemple, est reconnue depuis plusieurs décennies.

L'impact de l'introduction de chats, rats ou autres prédateurs sur les écosystèmes insulaires peu complexes d'Océanie et d'ailleurs l'est tout autant. Rares sont en revanche les exemples de reconstruction de réseaux trophiques complexes par l'introduction d'un grand prédateur en milieu naturel.

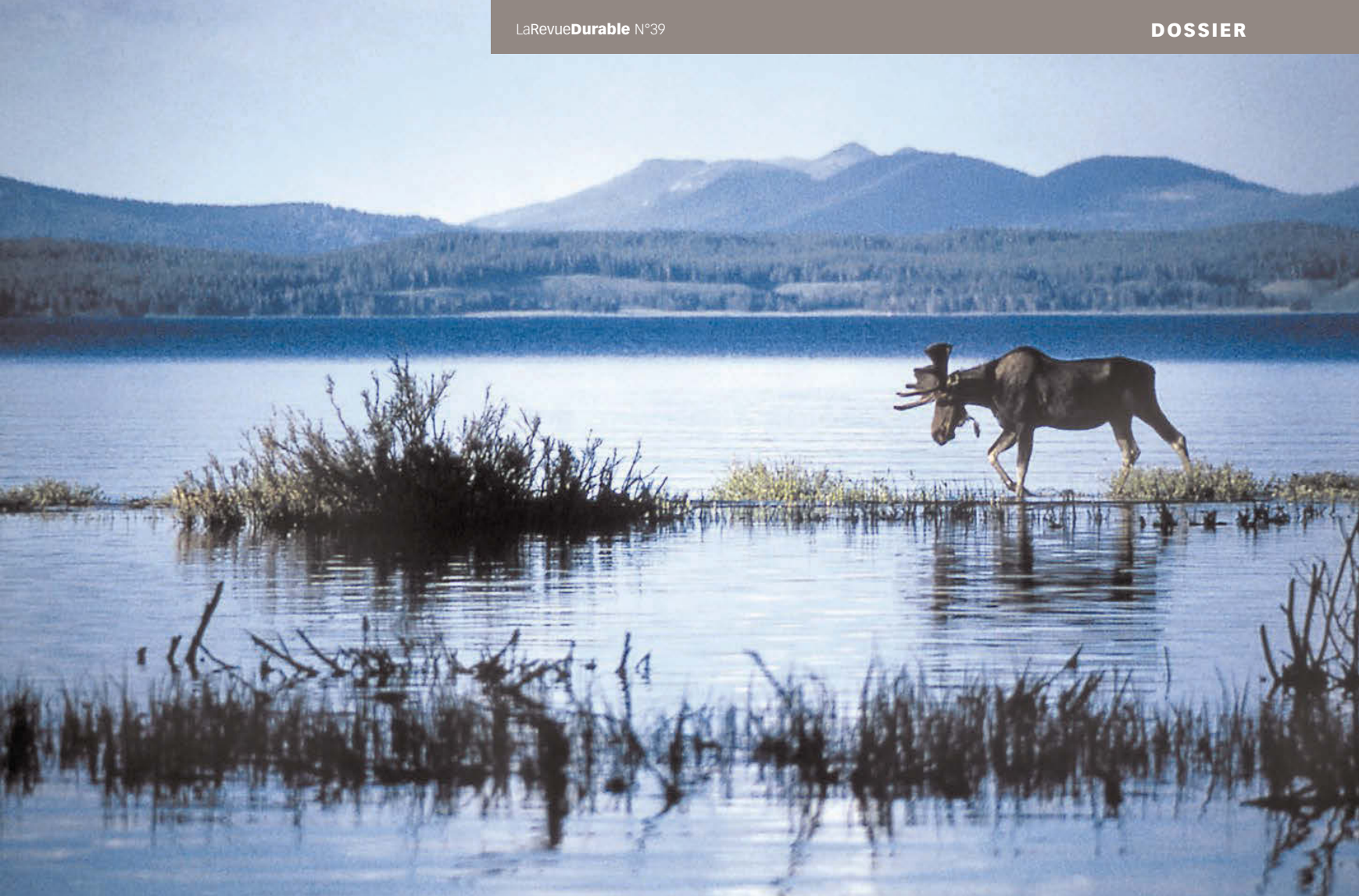
L'introduction de loups gris (*Canis lupus*) en 1995 et 1996 au parc national de Yellowstone, aux Etats-Unis, dont certains écosystèmes s'étiolaient depuis plusieurs décennies, offre aux écologues une excellente opportunité d'explorer les mécanismes impliqués dans une telle reconstruction (Smith et coll., 2003; Beschta et Ripple, 2010).

Le parc

Principalement situé au nord-ouest de l'Etat du Wyoming, dans une région volcanique des montagnes Rocheuses, le parc national de Yellowstone s'étend sur 9000 km², soit une surface légèrement supérieure à celle de la Corse. Perché sur un haut plateau à environ 2000 mètres, truffé de geysers et hébergeant un festival d'espèces animales, végétales et microbiennes rares, ce parc propice aux recherches en écologie, géologie et microbiologie est une réserve de biosphère et un haut lieu de l'écotourisme américain.

En particulier dans sa partie Nord, avec le Yellowstone Winter Range, il comprend deux grands types d'habitats montagnards a priori

*Anne Teyssèdre-Couvet est consultante et auteure en écologie, à Paris.



National Park Service

favorables aux carnivores et aux grands herbivores (ongulés) :

- dans les vallées, c'est-à-dire les parties basses du parc, vers 2000 mètres, les zones « ripariennes » (ou riveraines) qui longent le lit de la rivière Yellowstone et des autres rivières sont constituées de prairies arbus-tives où domine la sauge, ponctuées de bosquets de conifères et de feuillus ;
- un peu plus haut, entre 2200 et 2400 mètres environ, les flancs des montagnes se couvrent de forêts qui comprennent surtout des conifères tels que pins du Colorado, pins de Douglas et mélèzes, et aussi des saules, trembles, chênes et autres feuillus.

Ces deux types d'habitats de plutôt faible altitude sont libres de neige de mai à octobre, et leur tapis neigeux n'excède guère 30 cm en hiver. Quand les conditions sont bonnes, des espèces de grands mammifères fréquentent ces lieux toute ou une partie de l'année : loups, pumas (cougars), grizzlis, ours bruns et coyotes pour les grands carnivores ; wapitis, bisons, cerfs à queue blanche, cerfs-mulets, antilocapres et mouflons bighorns pour les ongulés. Les wapitis (*Cervus elaphus*), proches cousins des cerfs (élaphe) d'Europe, sont les proies préférées des loups dans les Rocheuses, parce qu'ils y sont les plus abondants.

Bon, d'accord. Tu vois toutes sortes de saloperies — la misère humaine, quoi. Et alors, quand tu as bien vu tout ça, quand tu as bien torché le derrière de l'humanité, est-ce que t'as pas envie, après, de lever les yeux, de monter sur une colline, de regarder quelque chose d'autre ? Quelque chose de beau, pour une fois, et de libre — une toute autre compagnie ? Romain Gary

Plus haut, jusqu'aux sommets de plus de 3000 mètres, les pentes couvertes de pins de Douglas, d'épicéas et de saules épars sont soumises à un climat plus rude et, surtout, à des températures hivernales polaires. Au printemps et l'été, les wapitis trouvent refuge — et mettent bas — dans ces forêts d'altitude froides et pentues que délaissent loups, grizzlis et bisons.

En automne, ils redescendent vers les parties basses du parc, notamment dans la vallée de la Yellowstone et les forêts qui l'entourent au nord du parc, aire désignée comme le « domaine d'hivernage nord » (Northern Winter Range).

Le parc national de Yellowstone existe depuis 1872. Malgré son statut d'espace protégé et les mesures de conservation successives qui y ont été prises, l'analyse des communautés végétales, des photographies d'archives et

des anneaux de croissance des arbres (dendrochronologie) révèlent une vaste transformation de la biodiversité et du biotope de ses écosystèmes ripariens depuis près d'un siècle.

Chronique d'une dégradation progressive

Vers la fin du XIX^e siècle, à l'époque de la création du parc, les trappeurs euro-américains ont déjà « extirpé » (éradiqué) les loups et les grizzlis sur plus de 90 % de leur aire de répartition aux États-Unis. Mais il en reste encore de petites populations, dont celles du Wyoming. A cette époque et jusqu'au début du XX^e siècle, les rivières au lit plus étroit sont bordées de saules, trembles, peupliers et de plus rares conifères.

De nombreux petits mammifères, parmi lesquels des castors, oiseaux et insectes peu-

Les parcs nationaux

Un parc national est un territoire qui inclut de très précieux écosystèmes. Sa mission est de les protéger de toute dégradation, d'éviter toute intervention susceptible de les altérer. Ses gestionnaires favorisent leur découverte par le public et leur connaissance par l'étude. En 2003, la liste des Nations unies comptait 3881 parcs nationaux dans le monde.

La France en compte neuf : Vanoise (en Rhône-Alpes), Port-Cros (Provence-Côte d'Azur), Pyrénées (Midi-Pyrénées et Aquitaine), Cévennes (Languedoc-Roussillon et Rhône-Alpes), Ecrins (Rhône-Alpes et Provence-Côte d'Azur), Mercantour (célèbre pour ses loups) (Provence-Côte d'Azur), Guadeloupe (1989), Guyane (2007) et Réunion (2007). La Suisse possède un parc national, en Engadine, dans les Grisons. LRD

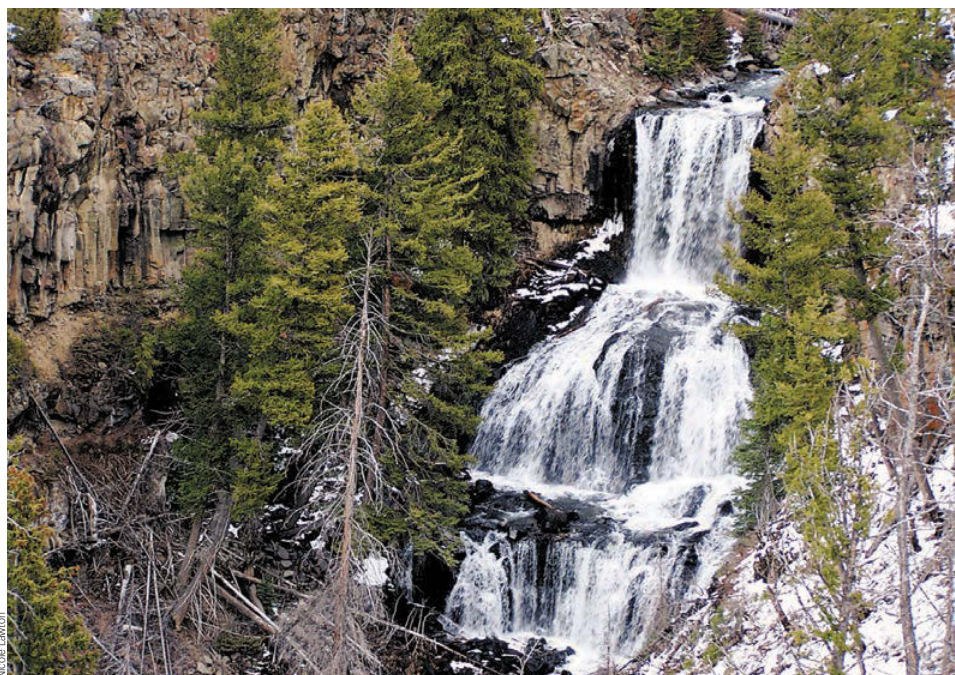
Les réserves de biosphère

L'Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture (Unesco) a créé en 1971 la désignation « Réserve de biosphère » dans le cadre du Programme « l'Homme et la biosphère » (MAB). Ces réserves couvrent des écosystèmes terrestres et/ou côtiers/marins. Elles doivent concilier conservation et utilisation durable de la biodiversité. Il en existe 531 répartis dans 105 pays.

Elles sont organisées en trois zones :

- une zone centrale où la nature est protégée ;
- une zone tampon qui accueille des activités à composante écologique, à caractère éducatif et/ou récréatif, ou de recherche scientifique ;
- une zone de transition dévolue à diverses activités.

Il y a dix réserves de biosphère en France : mer d'Iroise, Pays de Fontainebleau, Mont-Ventoux, parc national des Cévennes, Camargue, Vosges du Nord, archipel de la Guadeloupe, commune de Fakarava (Polynésie), vallée du Fango (Corse), Luberon. Il en existe deux en Suisse : l'Entlebuch (canton de Lucerne) et, depuis le 2 juin 2010, le parc national avec le val Müstair comme zone tampon. LRD



plent les formations boisées, buissonnantes et herbacées présentes sur ces rives prodigues en feuilles et en fleurs nutritives. Consommateurs de feuilles et de rameaux – et eux-mêmes proies des grands carnivores –, les castors, véritables « ingénieurs de l'écosystème », construisent sur les rivières du parc des barrages qui forment de petits écosystèmes d'eau dormante riches en biodiversité.

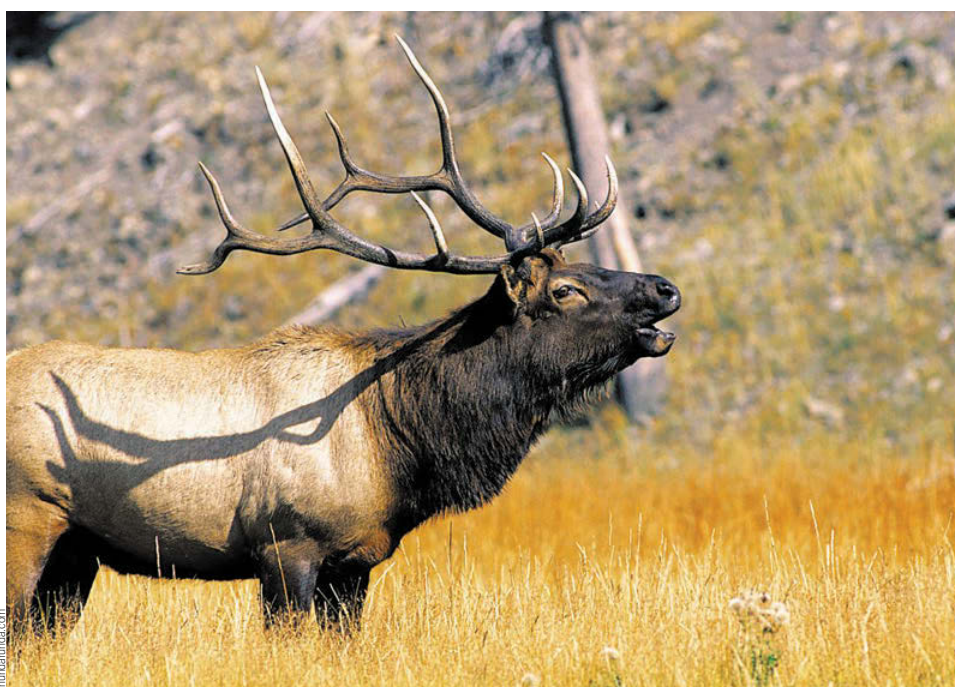
Cependant, leur chasse étant toujours autorisée en tant que dangereux prédateurs, les loups disparaissent fonctionnellement du parc dans les années 1920. Il s'en suit une transformation progressive des communautés végétales et animales ripariennes, notamment dans la vallée de la Yellowstone au nord du parc.

On peut résumer ainsi cette transformation, côté flore et biotope :

- surpâturage des prairies arbustives et érosion du sol (constaté dès 1933) ;
- déprédation des bourgeons et rameaux des jeunes feuillus de moins de deux mètres, écorçage des troncs de feuillus plus âgés (généralisés vers 1950) ;
- érosion des berges, élargissement du lit des rivières ;
- déclin progressif des populations ripariennes de saules, trembles et autres feuillus ;
- disparition progressive des barrages naturels.

Et côté faune :

- expansion soutenue des wapitis ;
- déclin des communautés d'insectes, d'oiseaux et de petits mammifères associés aux bosquets de feuillus ;
- disparition progressive des castors et des réseaux d'espèces associés à leurs barrages.



Page 22 : loup gris ; 23 : élan libre et solitaire ; 24 : paysages du parc de Yellowstone ; ci-dessus : mère grizzly et son petit, mère bison et son petit, wapitis au bord de l'eau, troupeau de wapitis dans la neige, wapiti mâle en gros plan

Coupables et incorrigibles

Très tôt, cette cascade trophique dans les vallées est attribuée à l'expansion des wapitis, grands amateurs de bourgeons, feuilles, rameaux et écorces de feuillus, de sauge et autres plantes basses. La disparition de la végétation des rives, que cette espèce surexploite, entraîne l'érosion des berges. Selon une réaction en chaîne, cette détérioration provoque le déclin des communautés animales ripariennes dont, après plusieurs décennies, celui des castors. La raréfaction des barrages et la baisse de la biodiversité aquatique suivent en toute logique.

Pour stopper la dégradation de l'habitat riparien (végétation et biotope), il est décidé en 1955 de limiter par la chasse les effectifs de wapitis à 4000 individus dans la partie nord du parc. Mais ce contrôle est un échec : les dégâts continuent dans la vallée de la Yellowstone et ailleurs.

En 1968, face à l'inutilité de cette mesure, le Service du parc réduit l'intensité de la chasse à environ 1000 wapitis par an. Les effectifs de l'espèce grimpent alors rapidement pour

atteindre 18 000 individus en 1988 – année d'un terrible incendie, qui brûle 22 % des forêts du parc – avec un impact quadruplé sur les communautés végétales des vallées.

En 1995, enfin, le Service du parc décide d'introduire une trentaine de loups dans l'espoir de restaurer les écosystèmes ripariens. Bien lui en prend ! En quelques années, les effectifs de wapitis retombent à 8000 individus dans la partie nord du parc tandis que les loups colonisent durablement cette région (environ 80 individus dans les années 2000).

Cascade trophique constructive

Le retour des loups au parc de Yellowstone induit de multiples changements de dynamiques démographiques, qui relèvent eux aussi d'une cascade trophique. Dans les vallées et les forêts de basse altitude, les chercheurs constatent depuis 1998 :

- la réduction progressive et durable de la population de wapitis qui y hivernent,
- la reprise de croissance des jeunes trembles et saules,
- depuis 2005, après une interruption de près de cent ans (!), un recrutement de saules et trembles de plus de deux mètres,
- l'expansion de nombreuses espèces d'oiseaux, petits mammifères et insectes peuplant les bosquets de feuillus,
- le retour des castors et de leurs barrages riches en biodiversité,
- l'expansion des populations de bisons, de 600 à environ 1600 animaux en dix ans.

Gros herbivores, proies marginales des loups, les bisons américains se nourrissent principalement d'herbe, et des feuilles et bourgeons des jeunes saules et trembles, surtout l'hiver. Ils sont donc en compétition avec les wapitis dans les prairies arbustives des vallées. Leur expansion récente est probablement liée au contrôle des wapitis par les loups.

A l'échelle du paysage, d'autres changements sont à l'œuvre dans les populations de grands mammifères en interaction directe ou indirecte avec les loups, dont :

- la chute des effectifs de coyotes et de la taille de leurs meutes, et leur déplacement

- en altitude – chassés par les loups, ils se rabattent vers de moins bons territoires ;
- l'augmentation du nombre d'antilopaptes, proies principales des coyotes, sans doute due au déclin et au déplacement des coyotes en altitude ;
 - l'expansion inattendue des grizzlis.

Grands carnivores à l'énorme appétit, omnivores et volontiers charognards, les grizzlis sont de piètres chasseurs. Ils ne capturent que des proies plutôt lentes et/ou peu vigilantes – dont les saumons exténués qui remontent les rivières au printemps pour se reproduire. Aussi complètent-ils leur régime en s'attribuant les cadavres de proies chassées par les carnivores plus agiles, mais moins puissants : pumas, coyotes et, surtout... loups depuis 1996.

A lui seul, un grizzli adulte éloigne une meute de loups du cadavre d'un wapiti dont elle se repaît. Or, les loups chassent toute

l'année... au bénéfice notamment de ce pirate alimentaire.

Les clefs de la restauration

Pourtant, en 2010, la population de wapitis que les loups contrôlent est plus grande que celle que les gestionnaires du parc autorisaient entre 1955 et 1967. Pourquoi l'impact indirect des loups sur l'habitat et les communautés ripariennes du parc est-il ainsi très supérieur à celui des chasseurs humains ?

Le mécanisme est comportemental : en plus de diminuer les effectifs de wapitis par la chasse, les loups modifient leurs déplacements et leur comportement ali-

mentaire. En 2005, le zoologue Daniel Fortin et ses collaborateurs de l'Université Laval, à Québec, au Canada, ont montré que l'hiver, en l'absence de loups, les wapitis délaissent les bosquets et les forêts plus en altitude pour aller fréquenter les sites buissonneux, riches en arbustes et jeunes feuillus qui bordent les rivières, puis les milieux plus ouverts.

Cette hiérarchie de préférence s'inverse en présence de loups – très probablement parce que les arbustes

entravent la fuite des wapitis, tandis que les forêts les dissimulent du regard de leurs prédateurs. Le professeur d'écologie Scott Creel

Il y a là-bas, dans cette forêt, un homme qui croit en vous, un homme qui croit que vous êtes capable de bonté, de générosité, de... d'un... d'un grand amour, où il y aurait de la place pour le dernier des chiens !

Romain Gary

L'acceptation du loup dans les forêts d'Europe

En Europe aussi, lorsque leurs effectifs ne sont pas contrôlés, les ongulés sauvages (cerfs élaphe, chevreuils, daims...) causent d'amples dégâts aux forêts en prélevant bourgeons, jeunes rameaux et écorce des arbres à feuilles caduques. Aussi l'expansion actuelle des loups due à leur relative protection pourrait leur permettre d'exercer à nouveau leur rôle de superprédateur stabilisateur dans les écosystèmes forestiers.

Mais à la différence des immenses forêts du nord-ouest des États-Unis et du Canada, celles d'Europe de l'Ouest sont parcellaires et immergées dans des mosaïques d'habitats cultivés, semi-naturels et habités, perméables aux ongulés, à leurs prédateurs et aux humains. La gestion de la biodiversité y est donc autrement plus ardue.

Aux réseaux écologiques d'espèces animales, végétales et microbien-

nes se superpose un réseau d'interactions socioéconomiques qui complique la dynamique des écosystèmes forestiers d'Europe. Si les rares habitants du nord du Wyoming s'accordent aisément sur les bénéfices écologiques, esthétiques, sociaux et économiques (tourisme) associés à la réintroduction du loup et à la restauration des écosystèmes du parc de Yellowstone, il n'en va pas de même dans les régions agricoles d'Europe de l'Ouest.

Le retour du loup interfère avec diverses activités, en particulier l'élevage d'ovins... et avec l'imaginaire collectif, souvent défavorable au grand prédateur. Bref, en Europe, il s'agit moins de restaurer les forêts « à l'ancienne » – comme c'est presque le cas au parc de Yellowstone – que de réconcilier les hommes et le loup. Forestiers, éleveurs, agriculteurs et randonneurs, entre autres, doivent trouver leur compte au voisinage de l'espèce.



Peu chassés, sans prédateurs, chevreuils et sangliers surabondants ne se contentent pas de dégrader la forêt et d'en éroder les sols : ils s'aventurent le soir dans les champs pour se nourrir de maïs et d'autres cultures. Le retour du loup dans l'Arc alpin devrait donc réjouir forestiers et cultivateurs, pour peu qu'ils soient informés de son rôle écologique.

L'acceptation du loup passe par des campagnes d'information sur l'écologie de cette espèce clef de voûte des complexes forestiers et agricoles, qui exerce une influence

favorable sur la biodiversité et le maintien des sols forestiers, et sur sa faible agressivité vis-à-vis des humains, compétiteurs admis comme dominants.

Elle passe aussi par la mise en place de systèmes d'aide à la protection des moutons (aide au gardiennage, chiens patous, enclos...) (Mettler, 2006), de dédommagement pour les dégâts causés, de labellisation et de promotion des viandes, fromages et autres produits issus de l'élevage traditionnel (La Revue Durable, 2006).

AT-C

et ses collaborateurs de l'Université d'Etat du Montana, aux Etats-Unis, ont en outre vérifié que les wapitis sont beaucoup plus vigilants dans les zones fréquentées par les loups, ce qui diminue de 20 % environ la durée quotidienne de leur alimentation.

En présence de loups, les wapitis mangent donc moins bien, car la forêt est peu nutritive en hiver, et aussi moins longtemps, car ils sont plus vigilants, dans leur domaine d'hiver. Ces modifications comportementales se répercutent favorablement sur la végétation des vallées, où les wapitis n'osent plus guère s'attarder, et défavorablement sur la condition physique des wapitis, notamment des femelles... et donc sur la dynamique de leurs populations. Qui mange peu se reproduit moins!

Scott Creel et ses collaborateurs ont montré en 2007 que la concentration de progesterone (associée à la gestation) dans les fèces des biches au printemps varie inversement avec la pression de prédation. La présence de loups au parc de Yellowstone a fait chuter aux alentours de 12 % le taux des femelles gestantes depuis 2002, et donc le nombre des naissances annuelles.

Les loups exercent donc un triple contrôle sur les populations de wapitis : contrôle des effectifs par capture, de leurs déplacements hivernaux dans un « paysage de peur » et des naissances via une moins bonne alimen-



De l'habitude du loup

Le loup et l'agneau ne font pas bon ménage. Mais la vindicte des bergers contre le prédateur est beaucoup plus vive dans les régions privées de loups – par la chasse – depuis plus de soixante ans que dans les Apennins italiens (parc des Abruzzes) et les régions montagneuses du nord-ouest de l'Espagne, où des populations de loups ont trouvé refuge au XX^e siècle.

En l'absence de grands prédateurs depuis les années 1930, les bergers des Alpes ont pris l'habitude de laisser paître en été leurs brebis dans les pâturages (zones d'estive) sans gardiennage ou autre protection afin de dimi-

nuer leurs coûts. Ils ont donc très mal accueilli le retour du loup en France comme en Suisse au début des années 1990.

Le nombre croissant de contrats « Loup » que les éleveurs français signent atteste pourtant le succès des dispositifs d'aide au gardiennage et de dédommagement que l'Etat leur propose depuis 1993. Et le succès de leurs AOC attractives pour le public, malgré un prix plus élevé qui tient compte des difficultés liées à l'élevage traditionnel, participe de cette dynamique de réhabilitation du grand prédateur.

AT-C

tation. Au total, la présence des loups depuis 1996 a considérablement tempéré l'impact global de ces ongulés sur la végétation dans les vallées et permis la restauration progressive des écosystèmes du parc. Une aubaine pour les castors, les passereaux... et les touristes. ■

POUR ALLER PLUS LOIN

Bulletin d'information du réseau Loup : www.oncfs.gouv.fr/events/point_faune/mammifere/loup.php

Sur l'évolution des dégâts agricoles dus aux ongulés sauvages entre 1970 et 2000 : www.oncfs.gouv.fr/degats/index.php

Plan national français d'action sur le loup 2008-2012 : www.loup.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/plan_loup_2008_2012.pdf

Site dédié au retour du loup en France : <http://loup.org/spip>

Forum sur les interactions entre hommes et grands prédateurs : www.buvettedesalpages.be

Etat et gestion des populations de cerfs et d'autres ongulés en France : www.oncfs.gouv.fr/events/animois/ss_rub78.php

Programme « L'Homme et la biosphère » en France : www.mab-france.org/index.html

BIBLIOGRAPHIE

BESCHTA RL, RIPPLE WJ. *Recovering Riparian Plant Communities with Wolves in Northern Yellowstone*, USA, Restoration Ecology 18(3), pp. 380-389, 2010.

CREEL S, CHRISTIANSON D, LILEY S, WINNIE J. *Effects of Predation Risk on Reproductive Physiology and Demography in Elk*, Science 315: 960, 2007.

FORTIN D ET COLL. *Wolves Influence Elk Movements: Behavior Shapes a Trophic Cascade in Yellowstone National Park*, Ecology 86 : 1320-1330, 2005.

LA REVUE DURABLE. *Vivre et travailler en montagne en dehors des sentiers battus*, LaRevueDurable n° 21, juillet-août-septembre 2006, pp. 50-52.

METTLER D. *Des chiens qui éloignent le loup dans les alpages*, LaRevueDurable n° 21, juillet-août-septembre 2006, pp. 45-47.

SMITH D.W., R.O. PERTERSON & D.B. Houston: *Yellowstone after Wolves*, Bioscience 53: 330-340, 2003.