

Modéliser la relation entre contrôle et déprédation des loups



RESEARCH ARTICLE

Modeling the relationship between wolf control and cattle depredation

Lyudmyla Kompaniyets¹*, Marc A. Evans²*

1 School of Economic Sciences, Washington State University, Pullman, Washington, United States of America, **2** Department of Mathematics and Statistics, Washington State University, Pullman, Washington, United States of America

* These authors contributed equally to this work.

* l.kompaniyets@wsu.edu (LK); marcevan@wsu.edu (ME)PLOS ONE 12 (10) : e0187264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187264>

Résumé

Le contrôle des loups pour réduire la déprédation du bétail est une question importante pour l'écologie et l'agriculture aux États Unis. Deux articles récents utilisent le même ensemble de données sur les caractéristiques de la population de loups et la déprédation sur le bétail, mais parviennent à des conclusions opposées, concernant le lien entre le contrôle des loups et la déprédation. Notre document vise à résoudre ce problème, en utilisant le même ensemble de données et en développant un modèle basé sur une association de causalité, qui expliquerait la nature de la relation entre le contrôle des loups et la déprédation du bétail. Nous utilisons les données sur la population de loups, le nombre de bovins, le nombre de loups abattus et le nombre de bovins abattus, des rapports annuels de l'agence de l'U.S. Fish and Wildlife Services des Etats-Unis 1987-2012. Nous trouvons un lien positif entre le contrôle des loups et la déprédation du bétail. **Cependant, on aurait tort de déduire que le contrôle des loups a un effet positif sur le nombre de bovins déprédés. Nous maintenons que ce lien provient d'une population de loups en croissance, qui augmente la déprédation des vaches, et à son tour le nombre de loups tués.** Tandis que la population de loups augmente, nous assistons simultanément à l'enlèvement de loups et à une croissance de déprédation du bétail. Ce n'est que lorsque la croissance de la population de loups approchera de l'état d'équilibre, que les loups auront un effet négatif suffisant pour réduire ou stabiliser le nombre de bovins dépréciés.

INTRODUCTION

La question du contrôle des loups pour réduire la déprédation du bétail occupe une place importante dans l'agriculture et la littérature écologique. On pense généralement que l'élimination des loups aide les éleveurs à réduire leurs pertes de bétail, par la réduction des interactions loup-bétail. Deux articles récents (Wielgus et Peebles [1], et Poudyal et al. [2]) utilisent le même jeu de données pour tirer des conclusions opposées, sur l'effet du contrôle des loups sur la déprédation du bétail. Notre document se concentre sur la résolution du problème, et tente de déterminer la vraie relation entre le contrôle des loups et la déprédation sur le bétail.

Le contrôle des loups et ses conséquences constitue un problème important dans l'ouest des États-Unis. En réaction aux déprédations sur le bétail et la faune, les loups gris (*Canis lupus*) avaient essentiellement disparu de l'ouest des États-Unis dans les années 1930. En 1973, le loup gris a été protégé en vertu de la Loi sur les espèces en voie de disparition, qui a également jeté les bases nécessaires pour le rétablissement

de l'espèce. Au début des années 1980, les loups gris Canadiens ont commencé à coloniser le nord-ouest d'une partie du Montana et en 1987, il y avait environ 10 loups gris dans le Montana. En 1995, des loups gris ont été réintroduits dans le parc national de Yellowstone, situé à la frontière du Montana, de l'Idaho et du Wyoming. Dix-sept ans plus tard, le Montana, le Wyoming et l'Idaho avaient une population estimée de 625, 277 et 683 loups, respectivement. La récupération rapide des loups proches de l'extinction dans les années 1980 et le niveau actuel de plus de 1500 loups dans l'ouest des Etats-Unis, indiquent l'adaptabilité de ces animaux. Voir la page Web du ministère de la Justice des Etats-Unis, pour un résumé sur l'histoire du loup gris dans l'ouest des États-Unis [3].

Avec l'augmentation du nombre de loups dans l'ouest des États-Unis, il y a eu une augmentation des cas de déprédations de bovins et d'ovins due aux loups correspondant à cette augmentation. En 1995, l'année où les loups ont été introduits dans le parc national de Yellowstone, seuls trois bovins et aucun mouton ont été tués au Montana,

Wyoming et l'Idaho, alors qu'en 2012, le Montana, le Wyoming et l'Idaho ont perdu 67, 44 et 73 bovins, respectivement, alors que les trois mêmes États ont également perdu 37, 112 et 312 moutons, respectivement. Depuis la réintroduction jusqu'en 2012, les prélèvements de loups dus à la déprédation incombaient principalement à l'US Fish and Wildlife Service ou aux agences d'État de la faune. En 2009, des saisons de piégeage et de chasse sportive aux loups ont été initiées dans le Montana, le Wyoming et l'Idaho, bien que le loup gris, ait été ensuite classé dans la liste des espèces en voie de disparition dans le Wyoming.

La réintroduction du loup dans les zones agricoles rurales d'Amérique du Nord et les conflits qui en résultent avec la population humaine, ont reçu une attention substantielle dans la littérature sur la faune et l'écologie [4, 5, 6, 7, 8]. Ces études tentent de comprendre la dynamique des populations de loups et leurs interactions avec l'habitat, et trouver des moyens de gérer efficacement la déprédation du loup. Pour exemple, un article de Mech [9] donne un aperçu des pratiques de capture des loups et fournit des suggestions sur les pratiques qui correspondent à la biologie du loup et aux sensibilités du public vis-à-vis du contrôle de l'espèce. Une littérature récente sur la faune, étudie les effets du contrôle des loups sur le rétablissement de la population de loups [8, 10, 11, 12]. Creel & Rotella soutiennent que, contrairement à une idée reçue, la suppression de loups n'est pas compensatoire, et une augmentation de la récolte de loups ne s'accompagne pas d'une baisse de la mortalité naturelle de l'espèce [10]. Ils constatent que, même si les loups peuvent être récoltés de manière durable dans certaines limites, l'effet de la récolte sur la mortalité des loups peut être super-additive, en particulier dans la Zone de récupération du nord des montagnes Rocheuses. Murray et al. [11] étudient trois populations de loups dans le nord-ouest des États-Unis (1982-2004) pour évaluer l'effet de la mortalité anthropique sur le processus de démographie naturelle chez les loups. Les auteurs montrent que, dans les populations de loups en expansion, la mortalité est additive à la mortalité naturelle. Ils montrent également la présence de processus compensatoires, lorsque les individus sont considérés séparément, en fonction de leur attitude à l'égard des risques.

Dans le même temps, la littérature sur les méthodes de modélisation statistique prédateurs-proies et les données de contrôle des prédateurs sont rares. Un article de Musiani et al. [13] tente de prédire l'occurrence de déprédation du loup à l'aide de données mensuelles d'enquêtes sur les cas de déprédation menées en Alberta, au Canada (1982-1996), pour l'Idaho, le Montana et le Wyoming, aux États-Unis (1987-2003). Ils constatent que la déprédation du loup et le contrôle du loup se produit selon un schéma saisonnier-annuel. Bradley et al. [14] utilisent les données du Montana, de l'Idaho et du Wyoming (1989-2008) pour étudier et comparer les effets de différentes méthodes d'élimination des loups des déprédations animales et de la récupération du loup. Les auteurs comparent les effets de la direction de trois réponses (pas de retrait, retrait partiel de la meute et élimination complète de la meute) sur la déprédation du bétail. Les résultats montrent que la suppression complète est la plus

efficace pour réduire la déprédation, tandis que la suppression partielle a un effet différent selon différentes conditions.

Deux articles récents de Wielgus et Peebles [1], et de Poudyal et al. [2] mettent en évidence les difficultés rencontrées dans la modélisation des données prédateurs-proies et dans l'interprétation des estimations des paramètres du modèle. Wielgus et Peebles [1], et un autre article de réfutation de Poudyal et al. [2], ont essayé de développer des modèles statistiques, pour évaluer l'efficacité à long terme du contrôle légal sur la prévention de la déprédation. Cependant, comme nous l'expliquerons, le développement de modèles statistiques à l'aide de procédures de sélection de modèles statistiques standard est semé d'embûches et un grand soin devrait être exercé.

Les données utilisées dans les deux documents sont disponibles auprès du service inter-organismes des États-Unis, du Fish and Wildlife Services. Les rapports annuels sur les loups [15] couvrent la période 1987-2012. Ces données ont été utilisées dans la publication disponible de Wielgus et Peebles [1] (ces données sont fournies dans le Tableau S1 [1]). Cet ensemble de données est unique dans le sens, qu'il suit la colonisation des loups dans l'ouest des États-Unis, de l'initiation de la population dans les années 1980 à une population mature et relativement stable en 2012. En dehors des expériences de laboratoire, il est extrêmement rare de disposer de données de cette nature. Cet ensemble de données comprend sept (7) variables enregistrées pour chaque année dans les provinces du Montana, du Wyoming de l'Idaho et du Canada : le nombre de bovins déprédés par les loups, le nombre de moutons déprédés par les loups, le nombre minimum de loups dans la population à la fin de l'année, le nombre de loups tués (contrôle légal), le nombre de couples reproducteurs de loups, le nombre de bovins dans l'état, le nombre de moutons dans l'état, ainsi que l'année d'enregistrement des données.

La nature agrégée de ces données limite les hypothèses de recherche possibles qui peuvent être évaluées, car les bovins et les moutons ne sont pas uniformément répartis dans chaque État, pas plus que les loups. Les conflits entre loups et bétail ne peuvent se produire que dans les zones de chevauchement. Des 2,5 millions de bovins dans l'État du Montana, environ 18% se trouvent dans la partie occidentale de l'état où les loups existent. En outre, tous les domaines vitaux des meutes ne chevauchent pas les zones de présence de bétail. Ainsi, les prélèvements de loups interviennent généralement en réponse aux déprédations d'élevage et seulement impliquent les loups ou les meutes de loups qui ont commis les transgressions, alors que la majorité de la population de loups a une interaction limitée avec le bétail. Les modèles de Wielgus et Peebles [1], et Poudyal et al. [2] reposent sur des données agrégées à l'échelle d'un état, dans lesquelles la perte d'informations spatiale se produit. Cela a probablement conduit à des modèles moins informatifs.

Wielgus et Peebles [1], et Poudyal et al. [2] ont utilisé un modèle linéaire généralisé avec fonction log-link et une distribution binomiale négative pour modéliser la déprédation des bovins, comme une fonction des autres variables. Pour les données de comptage de cette nature, un modélisateur statistique devrait normalement utiliser un modèle linéaire

généralisé en supposant une distribution de Poisson [16, 17]. L'utilisation d'une distribution binomiale négative par les deux études provient probablement d'une préoccupation d'une dispersion des données par rapport à la distribution de Poisson, mais cette hypothèse ne semble pas être évaluée sur l'un ou l'autre papier. En plus de la distribution binomiale négative, on pourrait aussi expliquer la sur-dispersion en utilisant un modèle mixte linéaire généralisé, où un nombre quelconque de distributions de mélange continu. En fait, l'effet négatif de la distribution binomiale provenant de la distribution marginale formée du mélange de la distribution de Poisson avec une distribution de mélange gamma. Les packages statistiques (SAS et R, par exemple) sont principalement limité à une distribution de mélange normale. **L'utilisation d'autres distributions de mélange, nécessite une connaissance importante en statistiques et en programmation et, de ce fait, dépasse les capacités de la plupart des chercheurs.** Dans tous les cas, Wielgus et Peebles [1] et Poudyal et al. [2] devraient probablement avoir évalué la nécessité d'utiliser la distribution binomiale négative pour modéliser les données.

Wielgus et Peebles [1] ont utilisé la sélection de variable directe pour développer un modèle permettant la relation entre la déprédation du bétail (variable dépendante) et un ensemble de variables indépendantes, ainsi que les termes d'interactions. Les variables décalées représentent la valeur de chaque variable de l'année précédente et sont couramment utilisés dans les modèles avec corrélation de données en série. Parmi les modèles développés par Wielgus et Peebles [1], le plus bas AIC (464.02) est associé à la structure de modèle suivante:

$$\text{Log}(\text{Cattle.depredated}_t) = \beta_0 + \beta_1 \text{Cattle}_{t-1} + \beta_2 \text{Wolf_Breeding.Pairs}_{t-1} + \beta_3 \text{Wolves.Killed}_{t-1} + \beta_4 (\text{Wolf_Breeding.Pairs}_{t-1} \times \text{Wolves.Killed}_{t-1})$$

où t indexe le temps (année) et t-1 représente une variable décalée d'un an.

Pour le modèle de Wielgus et Peebles [1], tous les paramètres du modèle sont significatifs ($P < 0,001$), et toutes les estimations de paramètres sont positives, à l'exception du terme d'interaction. De plus, Wielgus et Peebles [1] incluent les facteurs d'inflation de la variance (VIF) pour chaque prédicteur de multicollinéarité parmi les variables prédictives, indiquant que la multicollinéarité devrait ne pas présenter de problème pour l'analyse. Le VIF réel (calculé ultérieurement par les auteurs) sont 1,44, 4,02, 5,22 et 2,65 pour les prédicteurs, tels qu'ils apparaissent dans le modèle. Ces valeurs indiquent une multicollinéarité modérée parmi certaines des variables prédictives. La multicollinéarité peut potentiellement réduire la puissance statistique associée aux tests des paramètres du modèle, mais plus surtout, cela peut avoir un effet négatif sur l'interprétation des estimations de paramètres (par exemple, le changement de signe des estimations de paramètres entre modèles concurrents).

Par l'estimation du paramètre positif significatif du nombre de loups tués, Wielgus et Peebles [1] ont déterminé que l'élimination des loups témoigne d'une relation positive avec le nombre de bovins déprédés. Cette conclusion est

contraire au consensus général de la recherche sur la faune, qui pense que l'élimination des loups aura un effet négatif (diminution) sur le nombre de bovins déprédés [9, 10, 18]. Poudyal et al. [2] ont répliqué l'étude de Wielgus et Peebles [1] en analysant à nouveau les données avec la même approche de modèle linéaire généralisé, mais avec un ensemble différent de variables prédictives. Poudyal et al. [2] se rendent bien compte que, lorsqu'il s'agit de données de séquence temporelle, une variable pour le temps doit au moins être considéré comme une partie du modèle et que les autres variables dépendantes du temps (par exemple, le nombre de bovins déprédés, etc.) peut nécessiter des versions décalées des variables, puisque les valeurs des variables de l'année précédente peuvent affecter la réponse de l'année en cours. De plus, Poudyal et al. [2] ont également inclus des tests de spécification erronés pour évaluer le modèle d'hypothèses d'observations indépendantes, forme du modèle log-linéaire et homogénéité temporelle, qui se sont tous montrés satisfaits de leur modèle. Le modèle de Poudyal et al. [2] a un AIC de 417.94 et se présente comme suit:

$$\text{Log}(\text{Cattle.depredated}_t) = \beta_0 + \beta_1 \text{Year}_t + \beta_2 \text{Cattle.Depredated}_{t-1} + \beta_3 \text{Wolf_Breeding.Pairs}_t + \beta_4 \text{Wolf_Breeding.Pairs}_{t-1} + \beta_5 \text{Wolves.Killed}_t + \beta_6 \text{Wolves.Killed}_{t-1} + \beta_7 \text{Cattle}_t + \beta_8 \text{Cattle}_{t-1}$$

où t indexe le temps (année) et t-1 représente une variable décalée d'un an.

Seul l'indice temporel, le nombre retardé de bovins déprédés et le nombre retardé de loups tués sont significatifs ($p < 0,001$). Alors que les deux premiers prédicteurs étaient positivement significatifs, le nombre retardé de loups tués était significativement négatif. Tous les autres prédicteurs étaient non significatif au niveau de 0,05. **Sur la base de ces résultats, Poudyal et al. [2] concluent que le nombre de loups tués est négativement lié au nombre de bovins déprédés, une conclusion opposée de celle de Wielgus et Peebles [1].** Dans cet article, nous essayons d'élucider la relation entre le contrôle des loups et la déprédation du bétail.

RESULTATS

Nous commençons par estimer les corrélations et corrélations partielles entre la déprédation du bétail et les principales variables prédictives (tableau 1). Les corrélations montrent clairement la **force** des relations. Pour le Montana et l'Idaho séparément, la corrélation entre la déprédation du bétail et les loups tués ou les couples reproducteurs, dépassent généralement 0,90, tandis que pour le Wyoming, les corrélations sont modérément élevées. Si vous contrôlez l'effet des états, année 1, année 2 et année 3, les corrélations restent modérément élevées, à l'exception du nombre de bovins dans les états et devient non significatif. Bien que cela n'ait pas été montré, aucun des prédicteurs décalés d'une année n'avait une corrélation plus élevée que le prédicteur de l'année en cours, ce qui indique que les versions non décalées des principaux prédicteurs étaient davantage liés au nombre de bovins déprédés par rapport à la version retardée.

Notre modèle proposé démontre un ajustement bien amélioré par rapport aux modèles de Wielgus et Peebles [1] et Poudyal et al. [2], en partie en ayant un AIC inférieur à 412,66. Plus important, lorsqu'on évalue la variable Etat, comme un test à deux degrés de liberté, ainsi que chacune des interactions associées avec l'année, tous les termes de ce modèle sont hautement significatifs ($p < 0,05$). Ce n'était pas le cas pour le modèle proposé par Poudyal et al. [2]. Les statistiques du ratio de vraisemblance et les valeurs p associées pour le modèle proposé sont présentées dans le tableau 2. Les modèles avec les valeurs AIC sont facilement construits en ajoutant des prédicteurs au modèle proposé. Cependant, en ajoutant les prédicteurs de réduction de l'AIC nécessiterait l'abandon de la construction du modèle en fonction de la logique de principes écologiques. En outre, cela n'améliorerait pas nécessairement les prévisions du modèle proposé et entraînerait dans le modèle, des termes non significatifs qui seraient difficile à interpréter en raison de la multicolinéarité. Les estimations de paramètres pour le modèle proposé figurent dans le tableau 3. Pour ce modèle, toutes les estimations de paramètres ont des signes appropriés (+ ou -), comme indiqué par les corrélations estimées indiquées dans le tableau 1.

Les résultats présentés dans les tableaux 2 et 3 montrent un lien significatif positif entre le bétail et la déprédation et le nombre de loups tués. Le paramètre estimé pour les loups tués est significatif et positif (0,119), indiquant que plus le nombre de loups éliminés est élevé, plus le nombre de bovins déprédés augmente, comme l'indiquent Wielgus et Peebles [1]. Cependant, l'interaction entre le nombre de loups tués et l'année est significative et négative (-0,005), de sorte qu'au fil du temps, l'effet positif des loups abattus sur la déprédation bovine diminue au rythme de -0,005 par an. Ainsi, dès la 24^e année, l'effet des loups tués sur les changements de déprédation du bétail passe de positif à négatif. Cependant, cela ne raconte pas toute l'histoire. En fait, la vérité est un peu difficile à tirer de ce modèle, ou des autres modèles, en raison de la nature non linéaire des données qui ne sont approximées que par le modèle proposé.

La population de loups colonisateurs a augmenté modestement au début (**phase de latence**). Pendant ce temps, il y avait peu d'interaction entre la population relativement petite de loups et de bovins. Cependant, quelques années après le début de la colonisation, la population de loups est entrée dans la **phase** de croissance **exponentielle**. Au cours de cette phase, les déprédations de bétail ont augmenté avec la forte augmentation de la population de loups, et l'élimination des loups qui ont commis les transgressions a augmenté par la suite. Cependant, le taux de prélèvement des loups a été plus que compensé par le taux de croissance de la population de loups. Bien que les loups soient enlevés en nombre croissant, le nombre de bovins dépréciés est toujours en augmentation (relation positive entre déprédation de bovins et loups tués). Ce n'est que lorsque la population de loups approche de son état d'équilibre vers la 24^e année, que l'élimination des loups a un effet négatif suffisant (interaction négative du nombre de loups tués et par an) pour réduire le nombre de bovins dépréciés par rapport aux années

précédentes. Ainsi, l'apparence que l'élimination des loups a un effet positif sur le nombre de bétail déprécié n'est pas vraie.

Le tableau 4 présente les coefficients de corrélation (de McFadden et d'Efron), les statistiques PRESS et les statistiques de Durbin-Watson pour les trois modèles (modèle de Poudyal et al. [2], Wielgus et Peebles [1] et le modèle proposé dans cet article). En outre, ces mêmes statistiques ont été calculées pour l'ensemble des données avec les observations supprimées du Wyoming de 2006 et 2007, comme indiqué précédemment. Il a été déterminé que ces observations avaient une grande influence sur l'ajustement du modèle. Par toutes les mesures (AIC, R-squared, SSE, PRESS et Durbin-Watson), notre modèle proposé surpasse les modèles de Poudyal et al. [2] et Wielgus et Peebles [1].

La valeur du R^2 d'Efron (tableau 4) pour le modèle proposé est beaucoup plus élevée (0,89) que les modèles proposés par Wielgus et Peebles [1] (0,66) ou par Poudyal et al. [2] (0,53), comme le sont les valeurs pour R^2 de McFadden. Les corrélations et le modèle R^2 , en conjonction avec les statistiques de la presse, indiquent que le modèle proposé est un bien meilleur prédicteur des déprédations de bétail que l'un des deux autres modèles. Il convient de noter que le simple tracé des résidus de déviance avec le temps, a détecté au moins une très forte valeur aberrante. Cette exception a eu lieu en 2006 pour les données du Wyoming, où la déprédation du bétail a pris une valeur de 124. Toutes les valeurs de la déprédation du bétail avant et après cette année, n'excédaient pas 54. Pour déterminer l'effet de cette valeur aberrante, la statistique presse a été recalculée, mais avec l'observation pour 2006 (année décalée 2007) et 2007 supprimés. La statistique de presse pour le modèle de Poudyal et al. [2] est passée de 475 258, 11 260, tandis que le modèle de Wielgus et Peebles [1] passait de 26 135 à 18 153, et le modèle proposé dans cet article avait un changement dans les statistiques de presse de 11 773 à 6 654. L'influence de cette observation était substantielle pour le modèle de Poudyal et al. [2] mais moins pour les modèles de Wielgus et Peebles [1] ou le modèle proposé.

Poudyal et al. [2] ont utilisé des tests de spécification erronés pour tenter d'évaluer les violations d'hypothèses du modèle. Les composantes évaluées comprenaient l'homogénéité de la séquence temporelle et la non-linéarité de la forme fonctionnelle. Les valeurs des statistiques pour le premier au quatrième ordre Durbin-Watson sont présentées dans le tableau 4. Ces valeurs indiquent que le modèle proposé par Poudyal et al. [2] a une corrélation série résiduelle, comme l'indiquent les statistiques significatives de quatrième ordre ($P=0,0296$). La forme non linéaire anticipée de la relation entre la déprédation du bétail et la durée, n'a pas été détecté par les tests de spécification erronée. Pour le modèle proposé dans cet article, la structure non linéaire a été approchée à l'aide d'une fonction polynomiale de troisième ordre et les composantes étaient hautement significatifs ($p < 0,02$), comme indiqué dans le tableau 2. En outre, en ne tenant pas compte des différences de réponse dues aux différents Etats, il a également été omis le test de spécification erronée (tableau 2). Ainsi, les tests de spécification erronée fournis par Poudyal et al. [2] ont une très faible puissance pour la détection des

éléments en cours d'évaluation et peut avoir entraîné les auteurs en sélectionnant un modèle discutable.

Les valeurs de VIF sont présentées dans le tableau 5. Celles-ci indiquent une multicolinéarité importante parmi les variables prédictives pour les modèles de Poudyal *et al.* et Kompaniyets et Evans. Il faut donc être prudent lors de l'interprétation des paramètres estimés du modèle. Le modèle présenté dans cet article a été choisi sur la base de principes écologiques, et reste cohérent avec la littérature écologique fondamentale. Il surpasse également les modèles de Wielgus et Peebles [1] et de Poudyal *et al.* [2] basé sur diverses mesures d'ajustement. Nos résultats montrent une relation positive entre le contrôle des loups et la déprédation du bétail, ainsi qu'un effet d'interaction négatif entre l'année et les loups tués. **Alors que la population de loups est en phase de croissance, la déprédation du bétail continuera à augmenter, malgré le nombre croissant de loups tués.** Cependant, quand la population de loups atteint une phase plus stable, les efforts de contrôle entraînent une réduction de la population de loups et, par la suite, du nombre de bovins dépréciés.

DISCUSSION

La modélisation est autant de l'art que de la statistique.

Pour concevoir les expériences, où toutes les variables sont hautement contrôlées, les modèles statistiques corrects sont dictés par la conception de la structure. D'un côté pour répondre aux hypothèses du modèle, les analyses conçues pour les expériences sont généralement simples. D'autre part, développer des modèles où il n'y a pas de structure a priori connue, présente au chercheur des difficultés importantes. Si l'objectif est de développer des modèles qui prédisent bien la réponse, puis des méthodes standard de construction de modèles statistiques, telles que la sélection, la sélection par étapes ou les meilleurs modèles basés sur les AIC fonctionneront généralement bien. C'est vrai pour les modèles développés par Wielgus et Peebles [1], Poudyal *et al.* [2], et le présent modèle. Cependant, si l'on souhaite non seulement prédire la réponse, mais aussi interpréter les estimations des paramètres du modèle, il faut alors prendre grand soin de ne pas mettre trop de poids sur ces interprétations. Il est toujours préférable de développer des modèles basés sur une compréhension claire des prédicteurs liés de manière causale à la réponse et de la manière dont ces prédicteurs doivent interagir avec la réponse.

L'ensemble des données présentées dans Wielgus et Peebles [1] utilisées pour développer le modèle proposé dans cet article, présente une opportunité rare. Tout d'abord, il est très inhabituel d'obtenir des données sur les prédateurs pour une population naturelle observée, dès le début de la colonisation jusqu'à l'état d'équilibre. Deuxièmement, il est également inhabituel d'avoir un ensemble de données où les relations entre réponse, dans ce cas, le nombre de bovins dépréciés par les loups, a un ensemble clair de causalité de variables prédictives associées, qui incluent le nombre minimum de loups dans la population, le nombre de loups tués et comment toutes ces variables changent avec le temps. Chacune de ces variables est une fonction non linéaire sigmoïde. De plus, ces variables sont liées entre elles, de sorte

que les modifications d'une variable affectent directement les autres.

Le modèle présenté par Wielgus et Peebles [1] a utilisé la sélection en aval pour développer la structure du modèle. Comme indiqué précédemment, les techniques de construction de modèles telles que la sélection en aval, produisent généralement des modèles avec des capacités prévisionnelles raisonnables, mais pas nécessairement des modèles structures qui sont interprétables. Poudyal *et al.* [2] n'a pas semblé utiliser une technique de construction de modèle standard, leur modèle n'a pas été développé sur la base de principes écologiques. Pour cette raison et d'autres problèmes déjà décrits pour Wielgus et Peebles [1] et Poudyal *et al.* [2], **l'interprétation des paramètres du modèle est discutable.** En fait, si les états et les composants pour un polynôme de troisième ordre (pour se rapprocher de la structure non linéaire des données) sont ajoutés au modèle de Poudyal *et al.* [2] l'estimation du paramètre du prédicteur retardé pour les loups tués passe de négatif, comme indiqué dans leur manuscrit, à positif. Pourquoi est-ce important? Parce que le signe de cette estimation de paramètre a été impliqué par Poudyal *et al.* [2] pour indiquer que les prélèvements de loups ont effectivement réduit les déprédations de bétail. Wielgus et Peebles [1] n'incluaient pas le nombre de loups tués dans leur modèle, mais incluait le prédicteur retardé pour les loups tués. Ils ont trouvé que l'estimation des paramètres pour ce prédicteur était positive et ont donc conclu que les prélèvements de loups ont en fait augmenté le nombre de bovins dépréciés.

Notre modèle proposé a été déduit des principes écologiques fondamentaux, bien que le modèle ne fait qu'approximer la nature non linéaire des données, comme indiqués précédemment. Il a une structure simple qui produit la valeur prédictive la plus élevée parmi les trois modèles considérés. En raison de ces deux attributs, et parce que le signe sur les estimations de paramètres pour le modèle reste le même que le signe sur l'estimation des paramètres pour les modèles n'ayant qu'un simple prédicteur, l'interprétation des paramètres de modèle estimés est justifiée. Nos résultats montrent un lien significatif positif entre la déprédation du bétail et le nombre de loups tués. Cette conclusion est conforme à celle de Wielgus et Peebles [1], bien que notre interprétation de ce résultat diffère.

L'effet des prélèvements de loups sur la réduction des déprédations de bétail ne devient apparent que lorsque la croissance démographique du loup se rapproche de l'état d'équilibre. Cela pose un dilemme pour les gestionnaires de loups. En éliminant les loups qui détruisent le bétail, nous ralentirons le taux relatif de déprédations de bétail. Cependant, les déprédations de bétail augmenteront jusqu'à ce que la population de loups se rapproche d'un niveau stable. Seul le déplacement accru de loups bien au-delà du taux utilisé par les gestionnaires de la faune réduira le taux de déprédations de bétail, mais ce niveau d'élimination est susceptible d'accroître les réactions du public face à la mise à mort des loups. **En fait, Wielgus et Peebles [1] ont indiqué que « la déprédation augmentait avec la mortalité croissante des loups, jusqu'à environ 25% de mortalité, mais ensuite les déprédations ont décliné lorsque la mortalité a dépassé 25% ».** Cette affirmation est

essentiellement correcte. Cependant, une déclaration plus correcte indiquerait que les déprédations augmentent avec l'augmentation de la mortalité des loups, aussi longtemps que la population de loups augmente également à un taux supérieur à celui des pertes de loups dues aux prélèvements

et à la mortalité naturelle. Si la croissance de la population de loups reste positive et l'excédent positif n'est pas compensé par une mortalité correspondante de loups, les déprédations de bétail moyenne augmenteront.