

## Effet de la sénescence sur la prédation des loups vieillissants

## ECOLOGY LETTERS

Ecology Letters, (2009) 12: 1347–1356

doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01385.x

## LETTER

## Predatory senescence in ageing wolves

Daniel R. MacNulty, Douglas W. Smith, John A. Vucetich, L. David Mech, Daniel R. Stahler and Craig Packer

## Résumé

Il est bien établi que le vieillissement handicape la capacité des proies à échapper aux prédateurs, mais étonnamment, on sait peu de choses sur la façon dont le vieillissement affecte la capacité des prédateurs à attraper leurs proies. La recherche sur les prédateurs à longue durée de vie a supposé que les adultes puissent avoir des impacts uniformes sur leurs proies quel que soit l'âge de l'individu. Nous utilisons ici des données longitudinales issues d'observations répétées de loups connus individuellement (*Canis lupus*) sur la chasse des cerfs wapitis (*Cervus elaphus*) dans le Parc national de Yellowstone, pour démontrer que la performance des prédateurs adultes diminue avec l'âge et qu'un ratio croissant d'individus sénescents dans la population de loups, diminue le taux de prélèvement des proies. Parce que ce ratio fluctue indépendamment de la taille de la population, la sénescence des prédateurs peut entraîner des populations de loups de taille égale, mais une différence de structure d'âge peut avoir des impacts différents sur les populations de proies. Ces résultats suggèrent que la sénescence des prédateurs est un facteur important, bien que négligé, affectant la dynamique prédateur-proie.

## INTRODUCTION

Le vieillissement nuit aux performances sportives. Les athlètes humains fournissent un exemple clair (Tanaka & Seals 2008), mais la sénescence athlétique a également été documenté chez les chevaux (Mota et al. 2005), les chiens (Taubert et al. 2007), les rongeurs (Punzo & Chavez 2003), les oiseaux (Costantini et al. 2008), les poissons (Reznick et al. 2004) et les insectes (Schumacher et al. 1997). Dans les systèmes naturels, la sénescence athlétique prédispose les proies plus âgées à la prédation (Slobodkin 1968) et génère ainsi un gradient de vulnérabilité qui peut favoriser la coexistence prédateur-proie (Murdoch et al. 2003). La variation de la capacité des prédateurs selon l'âge peut également améliorer la stabilité de la dynamique (Maynard Smith & Slatkin 1973). Pourtant, la connaissance d'une telle variation se limite à la différence entre les prédateurs juvéniles et adultes ; on sait peu de choses sur la capacité de prédation des individus adultes en fonction de l'âge. Les études sur les systèmes prédateurs/proies supposent généralement que le succès des prédateurs adultes est constant (par exemple Festa-Bianchet et al. 2006 ; Fryxell et al. 2007 ; Nilsen et coll. 2007) et donc insensible au vieillissement.

Les théories évolutionnistes du vieillissement prédisent que l'apparition et le taux de sénescence est lié au cycle biologique ; une histoire de vie plus rapide entraîne un déclin sénescence plus précoce et plus rapide (Hamilton 1966 ; Charlesworth 1980). Cela a été testé, et largement confirmé, en ce qui concerne la survie et la reproduction (Jones et al. 2008) mais pas pour d'autres aspects de la performance animale comme la prédation ou l'effet de la prédation sur les populations de proies. Nous avons donc évalué comment la variation intra-individuelle de l'âge a affecté la capacité des loups (*Canis lupus*) chassant les cerfs wapiti (*Cervus elaphus*) dans le Parc national de Yellowstone (YNP), aux États-Unis, pour chacune des trois phases de prédation (attaquer, sélectionner et tuer) correspondant aux transitions entre quatre comportements (approche, attaque d'un groupe, attaque d'un individu, capture) qui comprennent la séquence prédatrice typique des carnivores « coureurs » chassant des

proies ongulés (MacNulty et al. 2007). Les exigences physiques de chaque tâche varient ; la sélection nécessite une accélération en rafale pour cibler un ongulé présent dans une harde, alors que tuer nécessite de la **force** pour saisir et maîtriser la proie. En revanche, ni une vitesse exceptionnelle ni une grande force n'est cruciale pour lancer une attaque.

L'histoire de vie des loups sauvages comprend une courte période de génération (4 ans), une première reproduction précoce (2–4 ans), une fécondité élevée (5 à 6 louveteaux/portée) et un développement rapide (80% de la taille adulte acquise à 1 an) (Peterson et al. 1998 ; Fuller et coll. 2003 ; MacNulty et coll. 2009). Ainsi, nous nous attendions à ce que la performance de prédatons des loups diminue peu après l'âge de 2 à 4 ans. Et si ce changement était dû à des détérioration, nous nous attendions également à ce que (1) le taux de baisse serait le plus rapide pour la tâche de prédation la plus difficile, car les activités les plus pénibles sont généralement les plus sensible au vieillissement (par exemple, Walker et al. 2002 ; Gurven et al. 2006) ; (2) l'âge au début du déclin coïnciderait avec une baisse de la condition physique, que nous avons testée en utilisant l'**albumine sérique** car des concentrations plus faibles constituant ce sérum ont été associés à une inflammation, une malnutrition, et / ou une perte musculaire chez les mammifères vieillissants, y compris les chiens (*Canis lupus familiaris*) et les humains (Strasser et al. 1993 ; Rall et coll. 1995 ; Batamuzi et coll. 1996 ; Baumgartner et coll. 1996) ; et (3) le risque de mortalité augmenterait avec l'âge car la perte de fonction physique augmente généralement le risque de mort. Enfin, nous avons évalué les conséquences écologiques de la sénescence de prédation en testant si la quantité de proies tuées par les loups était liée aux fluctuations dans le ratio de chasseurs sénescents des loups de la population de YNP.

## MATÉRIAUX ET MÉTHODES

### Détermination de l'âge

L'âge de 277 loups a été enregistré lors de la manipulation avant et après la libération des individus lors de la réintroduction (1995-1997) et annuellement par la suite (1998–2008) dans le cadre du suivi à long terme qui impliquait la capture et le radiomarquage de 30 à 50% des louveteaux chaque hiver (Smith et al. 2004). Le marquage des louveteaux fourni la seule mesure exacte de l'âge. L'usure dentaire et les anneaux de ciment ont été utilisés pour estimer l'âge des adultes vivants et morts, respectivement (Gipson et al. 2000). Les louveteaux qui ont échappé à la capture ont parfois été capturés à l'âge adulte et considérés comme connus, seulement s'ils étaient individuellement reconnaissables dès la naissance via des caractéristiques morphologiques distinctes (par exemple, marques de pelage, couleur, forme de corps et taille). Nous avons attribué des âges aux loups non capturés ( $n = 8$ ) seulement si observés pour la première fois en tant que petits et individuellement identifiables comme adultes. Nous avons calculé l'âge comme une fraction annuelle selon le nombre de jours depuis la naissance, en supposant une date de naissance au 15 avril (D.W. Smith, données non publiées). Les loups connus constituaient la majeure partie de l'échantillon.

### Performance prédatrice

Divers assistants et trois des auteurs (DRM, DWS, et DRS) ont observé les loups chassant les wapitis pendant 30 jours au cours de deux ans, suivants de 3 à 16 meutes depuis le sol et depuis un avion du début (mi-novembre à mi-décembre) à la fin de l'hiver (mars) et lors des prospections opportunistes pendant le reste de l'année (1995–2003). Les loups chassaient principalement des wapitis (MacNulty et al. 2007) et 97% des 469 rencontres de wapitis ont été directement observées depuis le sol dans les prairies ouvertes de l'aire de répartition nord (NR) de YNP (voir MacNulty et al. 2007, 2009 pour plus de détails). La plupart des rencontres (84%) impliquaient des groupes de wapitis.

Quand les loups rencontrent des wapitis - définis comme  $\geq 1$  loup s'orientant et se déplaçant vers les wapitis - nous avons suivi la progression de la rencontre en notant l'état de recherche de nourriture (approche, surveillance, attaque groupée, attaque individuelle, capture ; voir le tableau 2 dans MacNulty et al. 2007 pour les définitions) de l'individu (s) le plus proche pour réaliser la capture. Nous avons ainsi enregistré l'occurrence séquentielle de l'état le plus élevé de rencontre et l'identité des loups participant à chaque étape. La performance de la tâche était équivalente à la participation à une

paire séquentielle d'états d'alimentation qui comprenait une tâche particulière. Autrement dit, si une rencontre a suivi une escalade et qu'un loup a continué à participer, il a été considéré comme exécutant la tâche prédatrice correspondante (par ex. attaque d'un groupe → attaque d'un individu = **sélection**). Inversement, si la rencontre ne s'est pas intensifiée ou que le loup a cessé de participer, alors la performance du loup a été considérée comme un échec (par ex. attaque d'un groupe → **approche**). Par conséquent, la performance de chaque individu participant à chaque état d'alimentation séquentiel a été noté comme un résultat binaire.

La performance de 94 individus identifiables, ci-après appelés loups focaux, a été noté à plusieurs reprises (1–8 ans), et analysé à l'aide de modèles mixtes linéaires généralisés (GLMM) avec une distribution d'erreur binomiale et avec une identité ajustée comme un effet aléatoire. Nous avons déduit les effets de l'âge en fonction de la probabilité qu'un individu accomplisse une tâche prédatrice en évaluant un ensemble de GLMM concurrents marginaux pour chaque tâche. Les modèles s'adaptent aux performances sous forme linéaire ou fonction non linéaire de l'âge, avec ce dernier ajustement comme fonction quadratique ou spline linéaire par morceaux avec 1–2 points d'arrêt. Les variables contenant une spline linéaire pour l'âge ont été créées avec la commande MKSPLINE dans STATA 10.1, avec points d'arrêt candidats sélectionnés en inspectant les graphiques Lowess des données brutes et incluant dans les GLMM au lieu du linéaire ou termes d'âge quadratiques. Chaque ensemble de modèles comprenait également un modèle d'interception unique.

Parce que les modèles de vieillissement peuvent différer entre les sexes (Clutton-Brock & Isvaran 2007) et être potentiellement confondus par disparition sélective de moindre qualité des individus de la population à un jeune âge (Nussey et al. 2008), nous avons vérifié si les interactions sexe-par-âge et l'âge à la dernière mesure a amélioré l'ajustement du modèle, respectivement. Tous les modèles candidats incluait des termes relatifs à la masse corporelle, **car il a été démontré que la masse affecte les performances du loup prédateur indépendamment de l'âge et tient compte du sexe comme principal effet sur la performance** (MacNulty et al. 2009). La masse a été estimée à partir d'un modèle de croissance dérivé des mesures de 304 loups, dont 86 loups focaux (voir MacNulty et al. 2009 pour détails).

Pour évaluer la difficulté des tâches et les différences entre les tâches et les risque de blessure, nous avons combiné les trois ensembles de données spécifiques selon la tâche et testé comment le type de tâche affectait la probabilité d'échec et de blessure, respectivement. **Nous avons analysé les blessures pour tester l'hypothèse que le déclin de prédation lié à l'âge résulte plutôt d'une plus grande prudence avec l'âge que de détérioration physique.** Si oui, nous nous attendions à des différences de taux de déclin entre les différentes tâches pour refléter les différences de risque de blessure. Ces données étaient insuffisantes pour une analyse de mesures répétées, nous avons donc utilisé une régression logistique simple pour évaluer l'effet du type de tâche sur la probabilité que  $\geq 1$  loup ait été frappé (botté, piétiné ou poignardé avec des bois) par un wapiti. La difficulté de la tâche a été analysé avec un GLMM qui contrôlait l'âge et la masse individuelle. Dans les deux analyses, nous avons utilisé des rapports de cotes pour estimer la difficulté et le danger relatifs de chaque tâche.

## RÉSULTATS

**Les performances individuelles des prédateurs se sont améliorées jusqu'à atteindre un pic pour ensuite diminuer avec l'âge** (Fig. 1a – c). Pour chaque tâche, le modèle best-fit contenait une spline linéaire pour l'âge avec un seul point d'arrêt et a surpassé le modèle d'interception ( $\Delta AICc = 6,61-18,40$ ), le modèle linéaire simple ( $\Delta AICc = 4.18-7.75$ ) et le modèle quadratique ( $\Delta AICc = 2.02-5.43$  ; Tableau S1). Les modèles les mieux adaptés ne différaient pas significativement à partir de modèles similaires qui incluait soit une interaction sexe par âge après chaque point de rupture (rapport de vraisemblance  $\chi^2 = 0,03-2,76$ , d.f. = 1,  $P = 0,10-0,86$ ) ou un âge individuel à la dernière mesure ( $\chi^2 = 0,36-2,47$ , d.f. = 1,  $P = 0,12-0,55$ ), ce qui indique que la tendance à la baisse était insensible au sexe ou à la disparition sélective d'individus sous-performants à un jeune âge. Les résultats étaient également similaires pour un sous-ensemble d'observations comprenant des données sur le nombre

et l'âge des autres loups chassant aux côtés des loups focaux. Aucun des deux facteurs n'a modifié la performance selon l'âge d'un animal focal.

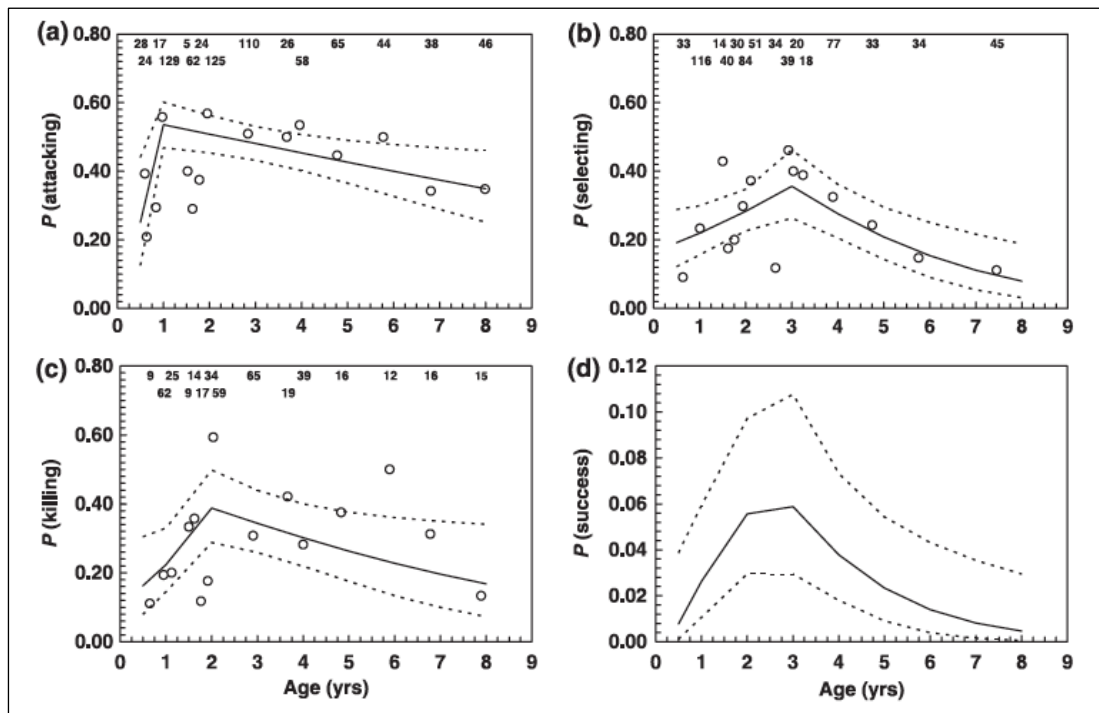
L'âge du début de déclin prédateur était spécifique selon la tâche. Les modèles contenant un seul point d'arrêt avec  $\Delta AICc < 2$  suggèrent que le moment du déclin de prédateur s'est produit à 1,0-1,1 an (**attaque**), 1,5-2,2 ans (**kill**) et 2,1-3,5 ans (**sélection**). Le modèle le mieux adapté à chaque tâche respective contenait un point d'arrêt à 1,0-, 2,0- et 3,0 ans. Le début du déclin aurait pu être plus tardif si la performance comprenait une phase réglée entre phases d'amélioration et de déclin. Cependant, les modèles avec deux points d'arrêt n'ont pas surpassé le meilleur modèle de points d'arrêt (tableau S1). Mais notez que l'incertitude du modèle pour chaque ensemble de modèles candidats à 2 points d'arrêt était élevée (attaque :  $\Delta AICc \leq 2,30$  ; sélection :  $\Delta AICc \leq 3,65$  ; mise à mort :  $\Delta AICc \leq 2,36$  ; Tableau S1), indiquant que nos données étaient insuffisantes pour résoudre  $> 1$  point d'arrêt.

En supposant que les modèles à point d'arrêt unique ont mieux expliqués les effets de l'âge sur les performances, ils ont produit des modèles de valeurs ajustées moyennes de la population (Fig. 1a – c), qui reflètent l'effet net de l'âge sur les différentes tâches (sensu MacNulty et coll. 2009), et révèle que la performance globale a diminué après l'âge de 3 ans (Fig. 1d). Ce déclin précoce et rapide était compatible avec le cycle de vie rapide des loups de YNP, qui inclut la première reproduction précoce (âge moyen à la primiparité = 2,7 ans [IC à 95% =  $\pm 0,4$  an]), un temps de génération court (âge moyen des femelles reproductrices = 4,2 ans [IC à 95% =  $\pm 0,2$  ans]), et une fécondité élevée (taille moyenne de la portée = 4,8 louveteaux/portée [IC à 95% =  $\pm 0,6$  louveteaux/portée]) (n = 25 femelles).

Trois sources de données appuient l'hypothèse selon laquelle la baisse des performances des prédateurs était due à la sénescence. **Premièrement**, le taux de déclin était corrélé à la difficulté de la tâche (la demande physique), qui a suivi : **sélection** > mise à mort > attaquer [la sélection était 30% plus difficile que tuer ( $P = 0,057$ ), qui était deux fois plus difficile que d'attaquer ( $P < 0,001$ )]. Pour chaque année après le début du déclin, la capacité individuelle a diminué de 31% ( $P = 0,001$ ), 17% ( $P = 0,032$ ) et 10% ( $P = 0,013$ ) dans la sélection, la mise à mort et l'attaque, respectivement. **Ainsi, la tâche la plus difficile était aussi la plus sensible au vieillissement.**

**Deuxièmement**, l'apparition d'une baisse de la performance globale (Fig. 1d) a coïncidé avec une baisse de la concentration d'albumine sérique (Fig. 2). Un modèle avec un point d'arrêt à 3,75 ans a fourni le meilleur ajustement aux données sériques par rapport aux modèles d'interception ( $\Delta AICc = 13,51$ ), au modèle linéaire simple ( $\Delta AICc = 12,83$ ), au modèle quadratique ( $\Delta AICc = 2,16$ ), et aux autres modèles de spline avec des points d'arrêt uniques ( $\Delta AICc = 2,52-6,88$ ) (tableau S2). Mais parce que la plupart de notre échantillon était collecté à la fin de chaque augmentation annuelle d'âge, il est possible que les niveaux d'albumine sérique aient chuté plus près de l'âge de 3 ans que nos résultats l'indiquent. Un seul modèle à 2 points d'arrêt (âges 2,75 et 3,75) a obtenu de bons résultats ( $\Delta AICc = 1,61$  ; tableau S2), ce qui soutient la conclusion selon laquelle l'albumine sérique n'a pas décliné après 3,75 ans. Il n'y avait aucune preuve d'une différence globale de concentration d'albumine sérique entre mâles et femelles ( $\chi^2 = 0,11$ , d.f. = 1,  $P = 0,74$ ) ou une différence intersexuelle du taux de déclin après 3,75 ans ( $\chi^2 = 2,49$ , d.f. = 1,  $P = 0,12$ ).

**Troisièmement**, les loups vieillissants ont connu une diminution de leur survie (Fig. 3a) et un risque de mortalité croissant (Fig. 3b). La durée de survie médiane était de 5,94 ans (IC à 95% = 4,7, 7,2 ans). La fonction de risque cumulatif de Nelson-Aalen lissée, illustre une augmentation progressive du risque de mortalité entre les âges 0,75 et 5,0, ans suivis d'une augmentation brutale jusqu'à 8 ans (Fig. 3b). La baisse ultérieure du danger a été apparemment liée au petit échantillon dans la queue de distribution, ce qui est attesté par l'important intervalle de confiance. L'ajustement du jeu de données aux modèles paramétriques a confirmé que cette mortalité augmentait avec l'âge ; les modèles Weibull et Gompertz ont surpassé le modèle de risque constant ( $\Delta AICc = 5,48$  ; Tableau S3), et le paramètre



**Figure 1** Effets de l'âge (années) sur la capacité des loups à **attaquer** (a), **sélectionner** (b) et **tuer** (c) les wapitis dans le parc national de Yellowstone, 1995–2003. Le nombre de rencontres entre loups et wapitis inclus dans chaque analyse est le suivant : 87 et 258 (a) ; 81 et 281 (b) ; 74 et 189 (c), respectivement. Les analyses de mise à mort concernaient principalement des wapitis adultes (92% des 189 rencontres). Les lignes continues sont des lignes de valeur ajustée moyenne de la population des modèles GLMM les mieux adaptés avec des lignes pointillées indiquant des intervalles de confiance ponctuels à 95%. Les coefficients estimés avant et après chaque **point de rupture** sont :  $2,47 \pm 0,93$  ( $P = 0,008$ ) et  $0,11 \pm 0,04$  ( $P = 0,013$ ) (a) ;  $0,34 \pm 0,16$  ( $P = 0,030$ ) et  $0,37 \pm 0,11$  ( $P = 0,001$ ) (b) ;  $0,79 \pm 0,34$  ( $P = 0,020$ ) et  $0,19 \pm 0,09$  ( $P = 0,032$ ) (c). Les points sont des fréquences observées pour chacune des 15 catégories d'âge déterminées par *k*-means analyse en grappes avec la taille de l'échantillon indiquée au-dessus de chaque point. Les analyses ont été effectuées sur les données binaires brutes et non sur les points qui sont fournis comme aide visuelle. Le produit des lignes de valeurs ajustées et des intervalles de confiance associés en (a), (b) et (c), représentant la probabilité globale de succès en cas de rencontre avec un wapiti et donc l'effet net de l'âge sur la capacité de prédation, est indiqué en (d).

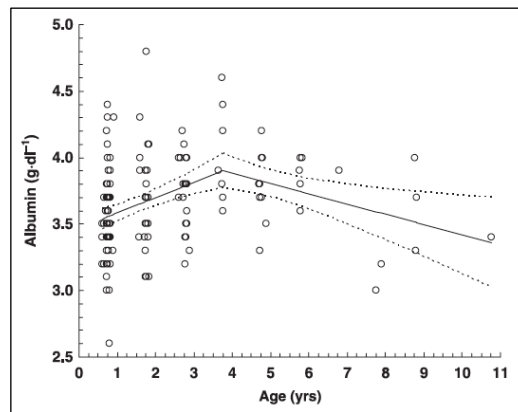
sans dimension qui contrôle la forme de chaque fonction était significativement supérieure à sa valeur nulle respective ( $h = 1,57 \pm 0,22$ ,  $z = 3,26$ ,  $P = 0,001$ ;  $c = 0,15 \pm 0,05$ ,  $z = 2,82$ ,  $P = 0,005$ ). Le modèle Gompertz a fourni une forme légèrement meilleure que le modèle de Weibull ( $\Delta AICc = 0,20$ ) qui était non affecté par le sexe ( $\chi^2 = 0,22$ , d.f. = 1,  $P = 0,64$  ; Tableau S3).

Nous n'avons trouvé peu de preuves que la baisse des performances de prédation reflétait une plus grande prudence avec l'âge, plutôt qu'une détérioration physique. Les différences dans le taux de déclin entre les différentes tâches reflétaient des différences de risque de blessures dans la mesure où les loups étaient  $3,57 \pm 1,38$  ( $P = 0,001$ ) et  $4,44 \pm 1,38$  ( $P < 0,001$ ) fois plus susceptibles d'être frappés par les wapitis lors de la sélection et de la mise à mort que lors de l'attaque, respectivement. Mais la grande différence de risque de blessure entre attaquer et tuer a démenti la différence relativement faible du taux de déclin entre ces tâches (-0,11 vs. -0,19). De plus, les probabilités de blessures lors de la sélection étaient inférieures à celles de la mise à mort (odds ratio =  $0,80 \pm 0,32$ ,  $P = 0,57$ ) même si le taux de déclin de la sélection était près de deux fois celui de tuer (-0,37 vs. -0,19). Pris ensemble, ces résultats suggèrent que les baisses des performances de prédation liées à l'âge n'étaient pas attribuables à une aversion élevée pour le risque de blessure chez les loups plus âgés.

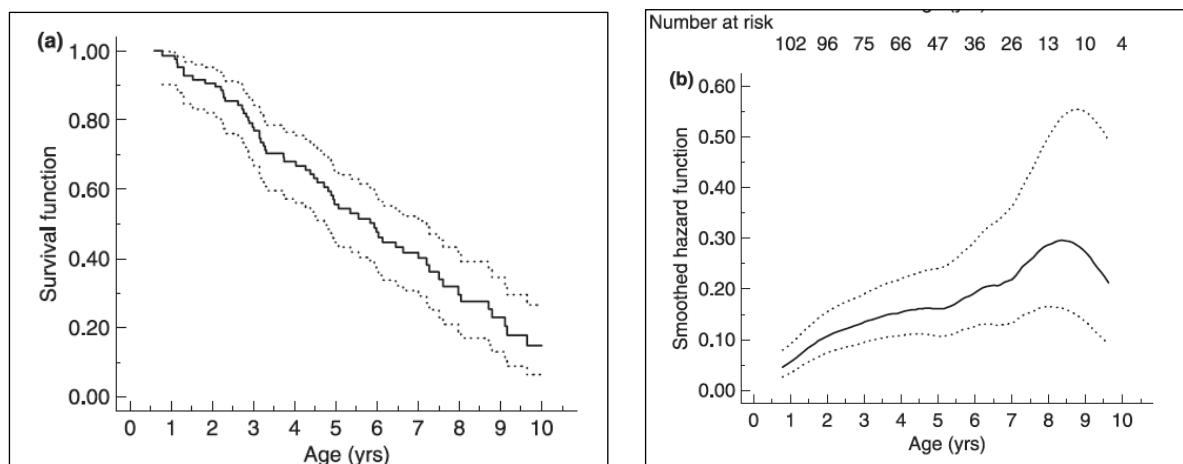
### Influence des chasseurs sénescents sur le taux de capture des proies

Quelle que soit la façon dont le taux de capture des loups a été calculé, il a diminué à mesure que le ratio de population des chasseurs sénescents (loups > 3,0 ans) a augmenté (Fig. 4). Pour être clair, un chasseur sénescence a été défini comme tout loup survivant  $\geq 1$  jour après son 3<sup>e</sup> anniversaire comme

illustré sur la Fig. 1d. Une analyse multivariée des effets de différents facteurs sur le taux de prédation par les loups de NR a confirmé que la structure d'âge sénescence était un top prédicteur du taux de mortalité. Quand les meutes constituaient l'unité de mesure, le modèle le mieux adapté ne comprenait que la structure d'âge des sénescents et a surpassé le modèle d'interception (kill/meute/jour :  $\chi^2 = 8,27$ , d.f. = 1,  $P = 0,004$  ; kg/meute/jour :  $\chi^2 = 8,50$ , d.f. = 1,  $P = 0,004$ ), tous les autres modèles **univariés** (kill/meute/jour :  $\Delta AICc = 3,47-7,47$  ; kg/meute/jour :  $\Delta AICc = 4,09-8,09$ ; Tableau 1), et tous les modèles **multivariés**, qui comprenaient toutes les combinaisons de covariables (kill/meute/jour :  $\Delta AICc = 3,32-55,09$ ; kg/meute/jour :  $\Delta AICc = 4,64-56,59$ ; Tableau S4).



**Figure 2** Effets de l'âge (années) sur la concentration d'albumine sérique (g.dl<sup>-1</sup>) pour 149 loups dans le parc national de Yellowstone, 1997–2008. La ligne continue représente les valeurs ajustées du modèle de régression linéaire simple le mieux ajusté avec des lignes pointillées indiquant 95% par point intervalles de confiance. Le coefficient estimé avant et après le point de rupture (âge 3,75) est de  $0,12 \pm 0,03$  ( $P < 0,001$ ) et  $0,08 \pm 0,03$  ( $P = 0,008$ ), respectivement

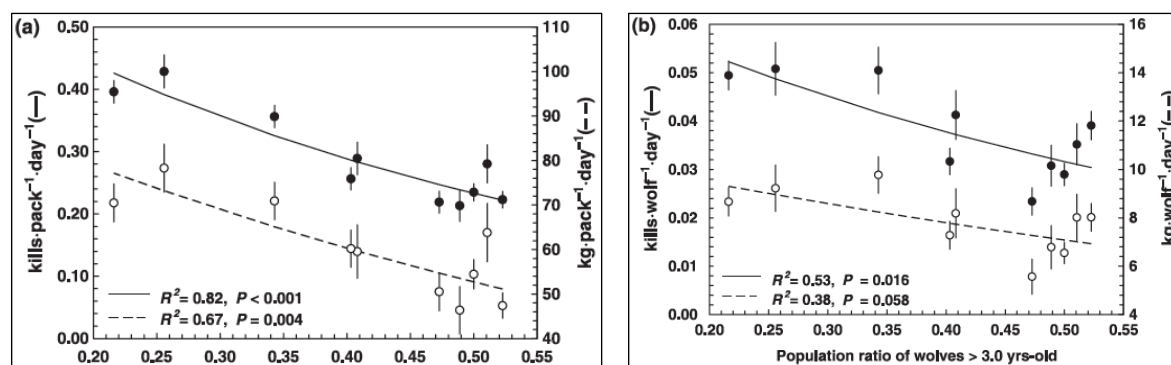


**Figure 3** Fonction de survie de Kaplan – Meier (a) et fonction lissée de danger instantané (b) pour 226 loups radiomarqués ( $\geq 0,75$  an) dans le parc national de Yellowstone, 1998–2007. La fonction de risque est le risque instantané estimé de décès en tant que fonction de l'âge du loup. Les lignes pointillées sont des bandes de confiance à 95% et le nombre à risque indique la taille de l'échantillon au début de chaque augmentation annuelle d'âge

Lorsque le taux de mortalité a été estimé par individu, la structure d'âge sénescence est restée un prédicteur important, mais il y avait des preuves que d'autres covariables étaient autant ou plus importante. Par exemple, parmi les modèles de kg/meute/jour, un modèle univarié comprenant une structure d'âge de sénescents correspond le mieux aux données et a surpassé le modèle d'interception ( $\chi^2 = 6,33$ , d.f. = 1,  $P = 0,012$ ), mais il était similaire à un modèle univarié qui incluait la neige et les modèles bivariés sénescence + neige ( $\chi^2 = 5,14$ , d.f. = 1,  $P = 0,023$ ) et sénescence + louveteaux ( $\chi^2 = 5,12$ , d.f. = 1,  $P = 0,024$ ; tableau 1). Parmi les modèles de kill/loup/jour, le modèle le mieux adapté ne comprenait que la neige, mais l'ajout du terme sénescents a amélioré l'ajustement du modèle ( $\chi^2 = 5,98$ , d.f. = 1,  $P = 0,015$ ; Tableau 1).



La plupart des covariables ont montré des niveaux de colinéarité relativement faibles (Rho de Spearman < 0,41 ; tableau S5), y compris la structure d'âge sénescence et l'abondance de loup (Spearman's rho = 0,37,  $P = 0,29$ ). Le ratio de population des chasseurs sénescents était également sans rapport avec la taille de la population de loups à travers YNP (Spearman's rho = 0,49,  $P = 0,15$ ).



**Figure 4** Effets de la structure d'âge de la population de loups (ratio de loups > 3,0 ans) sur le taux de mortalité moyen à la fin de l'hiver (mars) par meute (a) et par loup (b) dans le parc national de Yellowstone, 1998–2007 ( $n = 10$  ans). Les lignes sont des valeurs ajustées transformées à partir de régressions des taux de mortalité log-transformés sur la structure par âge. Les données des points sont des moyennes observées ( $\pm$  95% IC) calculées comme le nombre (●) ou biomasse en kg (○) d'ongulés tués. Les wapitis étaient les principales proies (90% des 694 tués).

## DISCUSSION

Les animaux à maturité et à reproduction rapides devraient vieillir plus tôt et plus rapidement que les espèces à histoires de vie lentes, parce que la sélection est trop faible pour maintenir une santé génétique tard dans la vie (Hamilton 1966 ; Charlesworth 1980). Alors qu'il est établi que cela inclut la sénescence de survie et de reproduction (Jones et al. 2008), nos résultats suggèrent que la sénescence de la capacité de prédation est similairement liée à l'histoire de vie, comme le soutiennent largement d'autres études. Par exemple, un déclin précoce de la performance des canidés est également évident dans le succès maximal de la chasse de certains autres loups (4 ans ; Sand et al. 2006) et au plus fort de la course des lévriers (2,9 ans ; Taubert et al. 2007). En revanche, le succès de la chasse des hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*), qui présente un cycle biologique plus lent (âge à la primiparité = 3–4 ans, taille de la portée = 1–2 petits ; Holekamp et coll. 2007), semble décliner beaucoup plus tard (9 à 10 ans ; Holekamp et al. 1997), tout comme les compétences des chasseurs humains autochtones (âgés de 45 à 50 ans) qui affichent une histoire de vie encore plus lente (âge à la primiparité = 17,5 ans, taille de la portée = 1 enfant ; Hill et Hurtado 1996 ; Walker et coll. 2002 ; Gurven et coll. 2006). Notez cependant, qu'aucune des études non-humaines n'étaient longitudinales et peuvent donc avoir sous-estimé le début et le taux de baisse des performances (Nussey et al. 2008). Néanmoins, le modèle émergent est que la sélection naturelle façonne la sénescence dans la capacité de prédation ainsi que la survie et la reproduction.

Notre preuve que la diminution de la capacité de chasse au loup était due à la détérioration physiologique est également compatible avec les résultats d'autres études. Par exemple, la corrélation positive entre la difficulté de la tâche et le taux d'une baisse de la performance des tâches a été observée parmi les chasseurs humains autochtones (Walker et al. 2002 ; Gurven et coll. 2006). Dans ce cas, la tâche difficile de tuer une proie diminue plus rapidement avec l'âge, que la tâche la plus facile qui consiste à trouver la proie. Et comme nos résultats pour les loups, le déclin dans la performance des autochtones commence plus tardivement, lorsque la difficulté de la tâche augmente. Ceci est apparemment dû à l'apprentissage, par lequel les chasseurs ont besoin de plus de temps pour atteindre leur niveau maximal de tâches les plus difficiles. En effet, le taux d'amélioration juvénile ralentit avec la difficulté croissante de la tâche pour les loups (voir Fig. 1) et les chasseurs autochtones.

Les mesures de force montrent clairement que le déclin de la performance des chasseurs autochtones vieillissants est dû à la condition physique (Gurven et al. 2006). Nous avons utilisé du sérum albumine pour évaluer la condition physique des loups vieillissants car une concentration

d'albumine sérique plus faible a été associée au vieillissement physiologique chez les chiens et d'autres mammifères, y compris les humains (Rall et al. 1995 ; Lane et al. 2000). L'âge auquel le sérum albumine a diminué chez les loups est similaire à certains chiens (Mundim et al. 2007 ; Lawler et al. 2008). Chez les humains vieillissants, la réduction de l'albumine sérique est liée à la perte fonctionnelle, y compris une diminution de la force (Schalk et al. 2005) et de la mobilité (Okamura et al. 2008). De même, le vieillissement des loups montre une correspondance étroite entre les pics de sérum d'albumine et les performances de pointe des tâches de prédation plus difficiles (la **sélection**).

La perte de la fonction physique chez les loups vieillissants peut également être déduit de l'augmentation du risque de mortalité liée à l'âge. L'accélération du risque suite à la baisse des performances prédatrices et de l'albumine sérique concorde avec l'attente selon laquelle le risque de mortalité augmente avec l'âge en raison des traits de maintenance sous-jacents (revus par Williams et al. 2006). Cependant, le temps écoulé entre une réduction globale des performances (3 ans) et une mortalité accélérée (5 ans) et la durée de vie médiane (6 ans) n'était pas petite. Cela pourrait être le résultat du comportement social des loups. Les meutes de loups sont des groupes familiaux qui se nourrissent en commun, il est donc possible que les jeunes chasseurs participent à la survie des individus âgés, sénescents (> 3,0 ans).

Notre constatation selon laquelle les loups adultes ( $\geq 2,0$  ans) étaient les prédateurs compétents au maximum pour une fraction de leur vie (environ 25%), remet en question l'opinion dominante selon laquelle les adultes des populations de prédateurs sont uniformément mortels. Au niveau de la population, la baisse des performances des adultes a réduit la quantité des proies tuées par les loups selon l'augmentation du ratio de chasseurs sénescents. Ces constatations sont conformes aux prédictions de Maynard Smith et Slatkin's (MSS) qui stipulent que les différences interindividuelles dans les capacités des prédateurs limitent les impacts des prédateurs sur les proies (Maynard Smith et Slatkin 1973). Mais **contrairement** au modèle MSS, la réduction des prélèvements des proies dans YNP ne résulte pas de la disparition des chasseurs à risque, mais de leur augmentation relative, c'est-à-dire un changement de **structure d'âge**. Le modèle MSS suppose que la structure d'âge converge vers une distribution stable, mais notre étude ajoute à la liste des espèces vivant en liberté dont la structure d'âge varie ; bien qu'il soit possible que les loups de YNP se rapprochent toujours d'une **distribution d'âge stable** 12 ans après la réintroduction. Néanmoins, nous pensons que c'est la première preuve qu'une structure d'âge fluctuante des prédateurs a des effets mesurables sur les prélèvements de proies. Et parce que le ratio des chasseurs sénescents variait indépendamment de la taille de population de loups, les populations de loups de taille égale mais de structure d'âge différente peuvent avoir des impacts différents sur la dynamique des proies.

La structure d'âge variable peut également affecter les effets non-consommateurs des prédateurs sur les proies. Certaines études proposent que les wapitis modifient leur comportement en réponse aux loups de façons à affecter les communautés végétales (par exemple Beyer et al. 2007 ; Ripple & Beschta 2007) assimilent le risque de prédation à la présence du prédateur, en supposant que chaque prédateur d'une population est tout aussi risqué. Mais la sénescence prédatrice combinée à une structure d'âge variable peut introduire une variation temporelle du risque de prédation. Ainsi, la libération irrégulière des plantes ligneuses en réponse apparente à la réintroduction des loups dans YNP (par exemple Beyer et al. 2007 ; Ripple & Beschta 2007) pourrait refléter, en partie, une réponse variable des wapitis selon la présence des loups les plus meurtriers. Une plus grande vigilance chez les wapitis vivant à l'extérieur de YNP par rapport à ceux à l'intérieur de YNP (Creel et al. 2008) peut refléter une réponse similaire, étant donné que les loups à l'extérieur du parc sont souvent contrôlés pour réduire la prédation du bétail, faussant ainsi la structure d'âge des loups vers des classes d'âge plus jeunes et donc plus mortelles (Sidorovich et al. 2007). Les wapitis peuvent faire la distinction entre prédateurs à faible risque, comme l'indique leurs réponses plus agressives vis à vis des coyotes adultes (*Canis latrans*) qu'aux juvéniles (Gese 1999).

En résumé, nos résultats indiquent que le vieillissement altère la performance athlétique d'un prédateur de longue durée, conformément avec son cycle de vie, et que cela limite le prélèvement de proies via les fluctuations temporelles de la structure d'âge des prédateurs. La connaissance de la **structure d'âge** des prédateurs peut donc être nécessaire afin de prédire avec précision l'impact des prédateurs sur les populations de proies.