


Un modèle spatialement explicite pour un effet Allee : Pourquoi les loups recolonisent si lentement le Grand Yellowstone

 ELSEVIER	Available online at www.sciencedirect.com		Theoretical Population Biology
	Theoretical Population Biology 70 (2006) 244–254		www.elsevier.com/locate/tpb
<h2>A spatially explicit model for an Allee effect: Why wolves recolonize so slowly in Greater Yellowstone</h2>			
<p>Amy Hurford^{a,b,*}, Mark Hebblewhite^{a,1}, Mark A. Lewis^{a,b,c}</p>			
<p>^aDepartment of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alta., Canada T6G 2E9</p>			
<p>^bCentre for Mathematical Biology, University of Alberta, Edmonton, Alta., Canada T6G 2E9</p>			
<p>^cDepartment of Mathematical and Statistical Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alta., Canada T6G2E9</p>			
<p>Received 3 January 2005</p>			
<p>Available online 29 June 2006</p>			

Résumé

La probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité est un mécanisme fréquemment avancé pour expliquer l'**effet Allee**. À de faibles densités, les disperseurs ont moins de chances de trouver des partenaires et d'établir de nouvelles unités de reproduction. Cependant, de nombreux modèles mathématiques de l'**effet Allee** ne font pas de distinction entre l'établissement de groupes de reproduction et la croissance ultérieure de la population. Notre objectif est de dériver un modèle mathématique spatialement explicite, où les disperseurs ont une probabilité réduite de trouver des compagnons à de faibles densités, et de paramétrer le modèle pour la recolonisation des loups dans le Greater Yellowstone Ecosystem (GYE). Dans ce modèle, seule la probabilité d'établir de nouvelles unités de reproduction est influencée par la probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité. Nous résolvons analytiquement et numériquement le modèle pour déterminer l'effet d'une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité sur le taux de propagation et la densité de la population. Nos résultats suggèrent qu'une probabilité réduite de trouver des partenaires à de faibles densités peut ralentir le taux de recolonisation.

1. INTRODUCTION

La théorie de l'invasion biologique prédit que les populations ayant un taux de reproduction élevé et une dispersion sur de longues distances se répandent rapidement (Fisher, 1937). Dans le Greater Yellowstone Ecosystem (GYE, MT et WY, USA), la population réintroduite de loups gris (*Canis lupus*) a augmenté de 65% entre 1996 et 1997 (Smith, 1998). Les loups peuvent également se disperser sur des distances supérieures à 800 km (Ballard et al., 1983 ; Fritts, 1983 ; Boyd et Pletscher, 1999). Pourtant, les loups ne recolonisent pas aussi rapidement que le prédit la théorie de l'invasion biologique. En supposant une croissance logistique de la population et une distribution gaussienne des distances de dispersion, le **modèle de Fisher** (1937) prévoit un taux de recolonisation de 93,9 km/an (voir annexe A) par les loups dans le GYE. Le taux de recolonisation du GYE observé entre 1997 et 2002 est d'un ordre de grandeur inférieur, avec seulement 9,78 km/an (Tableau 3). Cette propagation plus lente que prévue suggère un possible **effet Allee** (Lewis et Kareiva, 1993 ; Kot et al., 1996 ; Veit et Lewis, 1996 ; Wang et al., 2002). Une probabilité réduite de trouver des partenaires à de faibles densités est un mécanisme fréquemment

supposé pouvant provoquer un **effet Allee** (Boukal et Berec, 2002 ; Bessa-Gomes et al., 2004 ; et références). Notre objectif est de déterminer l'effet d'une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité sur le taux de propagation d'une population envahissante se reproduisant sexuellement.

Des travaux récents définissent un **effet Allee de composante** comme une relation positive entre une composante de *fitness* individuelle et la densité ou l'effectif de la population (Stephens et al., 1999 ; Boukal et Berec, 2002) et un **effet Allee démographique** comme une relation positive entre la *fitness* totale et la densité ou l'effectif de la population (Stephens et al., 1999). De nombreux mécanismes ont été identifiés qui peuvent donner lieu à un **effet Allee** dans une composante de la valeur adaptative (Dennis, 1989 ; Courchamp et al., 1999 ; Stephens et Sutherland, 1999 ; Møller et Legendre, 2001). **Chez les canidés, des effets Allee peuvent apparaître lorsque la chasse est coopérative, comme cela a été démontré pour le lycaon africain *Lycaon pictus*** (voir Courchamp et al., 2000). Cependant, ceci est peu probable pour les loups si les petites meutes sont capables de sécuriser plus de proies par individu que les grandes meutes (Schmidt et Mech, 1997, mais voir Vucetich et al., 2004). Plusieurs études rapportent la mortalité de loups qui se dispersent sur de longues distances vers des régions à faible densité de loups (Nowak, 1983 ; Licht et Fritts, 1994 ; Mech et al., 1995 ; Boyd-Heger, 1997). **Nous suggérons que la source la plus probable d'un effet Allee chez les loups est une probabilité réduite de trouver des compagnons à de faibles densités pendant la phase de dispersion.**

D'excellentes revues des approches utilisées pour modéliser les **effets Allee** se trouvent dans Boukal et Berec (2002) et Taylor et Hastings (2005). De nombreuses études ont examiné l'effet d'une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité sur la dynamique des populations (Engen et al., 2003 ; Bessa-Gomes et al., 2004 ; Berec et Boukal, 2004 ; et de nombreuses autres) et certaines ont examiné l'effet d'une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité sur la vitesse de propagation des populations (par exemple Wang et al., 2002 ; Veit et Lewis, 1996). Nous modélisons une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité comme influençant uniquement la composante de la valeur adaptative associée à la probabilité d'établir de nouvelles unités de reproduction. La dérivation de notre modèle suppose un **effet Allee** et notre analyse détermine comment cet **effet Allee** présumé influence le taux de recolonisation. Nous **modélisons** la croissance de la population comme deux processus distincts : (1) l'établissement de nouvelles unités de reproduction et (2) le changement annuel net de la taille/densité des groupes de reproduction par l'immigration, l'émigration, les naissances et les décès. Même lorsqu'elle est décomposée en ces deux processus distincts, la diminution du succès dans la recherche d'un partenaire à faible densité doit toujours être considérée comme une composante de **l'effet Allee**, puisqu'il existe une relation positive entre la densité des partenaires et la probabilité de trouver un partenaire. Cette distinction entre l'établissement et la croissance ultérieure donne un modèle biologiquement réaliste qui peut être paramétré et validé par des données empiriques.

Pour modéliser la formation de couples, il est nécessaire de comprendre comment les organismes recherchent leurs partenaires. Étant donné que l'on sait peu de choses sur les endroits où les loups ou d'autres mammifères recherchent leurs partenaires par rapport au début et à la fin de leurs trajets de dispersion, nous considérons les possibilités extrêmes (recherche des partenaires au tout début et à la toute fin). Nous déterminons les taux de dispersion prédits par les stratégies de recherche extrêmes et les utilisons comme estimations supérieure et inférieure du taux de dispersion prédit.

Le modèle est validé en comparant la gamme prédite des taux de propagation pour le modèle paramétré à une estimation empirique du taux de recolonisation des loups dans le GYE.

2. DERIVATION DU MODELE

2.1. Formation de couples avant la dispersion

2.2. Formation de paires après la dispersion

2.3. Modèle général

2.4. Formes fonctionnelles

2.5. Estimation des paramètres : loups du GYE

2.6. Validation du modèle : trouver le taux de propagation observé

3. ANALYSE ET RESULTATS

Nous analysons un modèle général (Eq. (16)) dont les modèles (Eq. (14) et (15)) sont des cas particuliers. Nous analysons le modèle pour deux conditions initiales. Étant donné la condition initiale 1 (représentée à la figure 1A et définie à l'annexe A), la région de l'espace occupée par le disperseur produisant la population Ω_t est $(-\infty, 1 x_t)$. Si l'on évalue les équations (14) et (15) dans la région $x > x_t$, on obtient

$$N_{t+1}(x) = rN_t(x) + A \exp(-w\alpha(x - x_t)), \quad (16)$$

où $w = 1$ pour le modèle de formation de paires avant la dispersion, $w = 2$ pour le modèle de formation de paires après la dispersion et $A = \sigma\psi\phi y^2(4w)$. Dans l'annexe A, nous montrons que pour la condition initiale 1, Eq. (16) peut être résolue de telle sorte que

$$N_{t+1}(x) = \exp(-w\alpha(x - x_0)) \left(r + \frac{A}{N_c} \right)^t \quad \text{for } x > x_{t+1}. \quad (17)$$

L'équation (17) est représentée graphiquement sur la figure 1A. Pour la condition initiale 2, les solutions numériques de l'équation (16) ($w = 2$) sont présentées à la figure 1B. Pour les deux conditions initiales, le taux de propagation pour le modèle spatialement explicite de l'effet Allee (Eq. (16)) a la même forme,

$$c = \frac{1}{w\alpha} \log \left(r + \frac{A}{N_c} \right) \quad (18)$$

(Voir annexe A). Une fois paramétré, l'équation (18) prédit un taux de propagation de 41,11 km/an pour le modèle de formation de paires avant la dispersion et de 20,00 km/an pour le modèle de formation de paires après la dispersion (Tableaux 2 et 3). Pour estimer le taux réel de recolonisation du GYE par les loups introduits dans le YNP, nous avons calculé la zone occupée par les meutes de loups de densité supérieure à N_c de 1997 à 2002 (Fig. 2A). La zone occupée par les meutes de loups d'une densité supérieure à N_c est passée de 6542 km² en 1997 à un maximum de 29,093 km² en 2002. En supposant une zone approximativement circulaire, nous avons calculé que les rayons de portée des meutes dont la densité dépasse le seuil critique étaient de 45,631 km en 1997 et de 96,230 km en 2002. La régression linéaire des rayons en fonction du temps était significative, rayons = 25,02 + 9,78 (années depuis la réintroduction), $F_{1,4} = 142,62$, $p = 0,0003$, $R^2 = 0,97$ (Figure 2B). La pente de la régression linéaire (9,78 km/an) est le taux de propagation moyen, avec $SE(\hat{c}) = 3,43$, ce qui donne un intervalle de confiance à 95% de 7,51-12,05 km/an (Tableau 3).

Tableau 3. Prédications de deux modèles comparées au taux de propagation observé pour les loups recolonisant le GYE

Model	Spread rate (km/year)
Pair formation prior to dispersal	41.11
Pair formation following dispersal	20.00
Observed spread rate (95% CI upper limit)	12.05
Observed spread rate	9.78
Observed spread rate (95% CI lower limit)	7.51

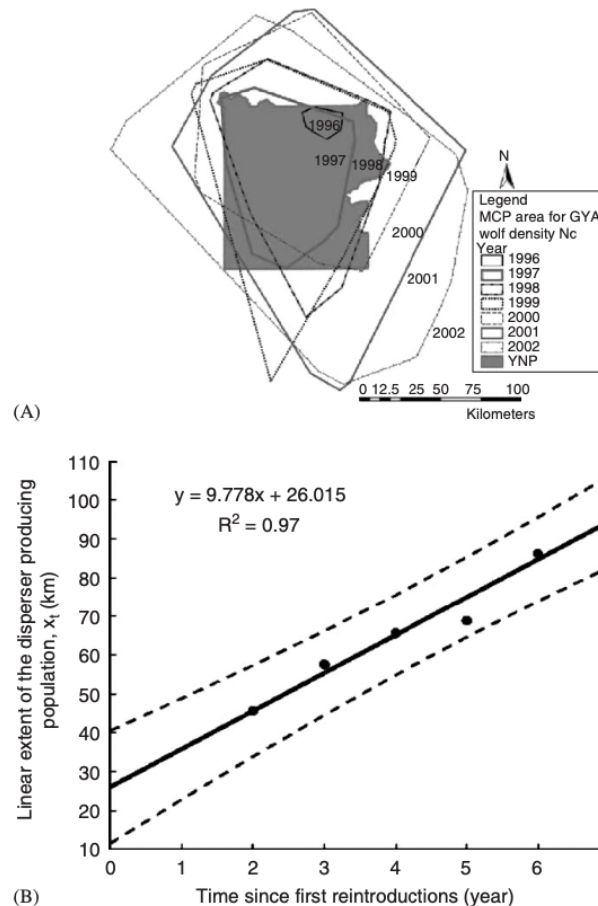


Fig. 2. Recolonisation du loup dans le GYE. (A) Pour chaque année, la zone occupée par toutes les meutes de loups de densité N_c ou supérieure est calculée sous forme de polygone convexe minimal (PCM). Le fichier de forme du parc national de Yellowstone a été fourni par le Spatial Analysis Center du parc national de Yellowstone. (B) La zone recolonisée du MCP est supposée circulaire avec un rayon égal à x_t , l'étendue linéaire de la recolonisation par les meutes de densité N_c ou supérieure (points). Le taux de propagation de la population est égal à la pente de la régression linéaire. L'intervalle de confiance à 95% pour la régression linéaire est représenté par des lignes pointillées

4. DISCUSSION

Nos résultats établissent un lien entre un mécanisme pouvant provoquer un **effet Allee** et la vitesse de propagation de la population. Pour comprendre la dynamique des populations à la pointe du front d'invasion, nous dérivons un modèle d'effet Allee (équations (14) et (15)) avec des paramètres biologiquement significatifs qui décrivent la densité de population lorsque la probabilité de trouver un partenaire diminue avec la densité décroissante des partenaires potentiels. Nous montrons que pour les loups du GYE, une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité ralentit le taux de recolonisation prédit.

Le **modèle à effet Allee** prédit un taux de propagation compris entre 20,00 et 41,11 km/an, ce qui est plus lent que le taux de propagation prédit par le modèle de Fisher (voir annexe A). Un modèle d'intégrodifférence avec un noyau de dispersion de Laplace mais sans effet Allee composant prédit un taux de propagation plus rapide que le modèle de Fisher, puisque le taux de propagation d'une équation d'intégrodifférence avec un noyau de dispersion de Laplace est plus rapide qu'un modèle d'intégrodifférence avec le noyau de dispersion gaussien équivalent (Kot et al., 1996). Le modèle de Fisher et les modèles d'intégrodifférence pour les invasions biologiques supposent généralement que tous les disperseurs ont la même probabilité de se reproduire. Pour une population à reproduction sexuée où les individus doivent chercher pour trouver des partenaires (comme les loups), cela implique que la probabilité de trouver un partenaire est indépendante de la densité des partenaires. **Par conséquent, nous concluons qu'une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité ralentit le taux de propagation de la population de loups du GYE.**

En outre, le taux de propagation pour le modèle spatialement explicite de l'effet Allee (Eq. (18)) est une fonction croissante du rapport A/N_c . La constante A peut être interprétée comme une mesure de la densité des nouvelles meutes formées dans un seul intervalle de temps (voir le deuxième terme à droite de l'équation (16)). C'est le rapport sans dimension de cette mesure de densité A sur le seuil de densité de dispersion N_c (au-dessus duquel les loups se dispersent) qui apparaît dans la formulation du taux de propagation (Eq. (18)). Pour comprendre l'effet des composantes comportementales sur la propagation de la population, la constante A peut être décomposée en ses paramètres composants $A = \sigma\psi\phi\gamma^2(4w)$. Par conséquent, A , ainsi que le taux de propagation correspondant (Eq. (18)), est une fonction croissante de la taille de la meute nouvellement formée (σ), de la probabilité de formation d'une paire (ψ), du rayon de détection d'un partenaire (ϕ) et de la densité de disperseurs produits (γ). Le paramètre A est réduit lorsque la formation de couples est post-dispersion ($w = 2$), plutôt que pré-dispersion ($w = 1$). De cette façon, le taux de dispersion avec effet Allee est connecté explicitement aux composantes comportementales qui donnent lieu à l'effet Allee.

Le tableau 3 montre que lorsque la formation de couples a lieu avant la dispersion, la population se propage plus rapidement que si la formation de couples a lieu après la dispersion. Cela est dû au fait que les différentes stratégies de formation de couples donnent lieu à des densités différentes de nouvelles unités de reproduction ou de couples. La figure 3 compare la densité des paires pour les stratégies de formation de paires avant la dispersion (Eq. (3)) et de formation de paires après la dispersion (Eq. (7)). Dans les deux cas, la proportion de disperseurs qui trouvent des compagnons est la même, mais la localisation des paires est influencée par la stratégie de formation des paires. **En outre, l'Eq. (18) fournit également une règle empirique utile : si tous les individus recherchent des partenaires au début de leur trajet de dispersion, la population se répandra deux fois plus vite qu'une population où tous les individus recherchent des partenaires à la fin de leur trajet de dispersion.** Cette règle empirique s'applique aux loups du GYE et à toutes les populations où $A = N_c$ est beaucoup plus grand que r (voir Eq. (18)).

Cependant, bien que les modèles d'effet Allee ralentissent le taux de propagation prédit, celui-ci reste plus rapide que le taux de recolonisation des loups observé dans le GYE (Tableau 3). Nous pensons que le principal mécanisme expliquant l'estimation plus élevée du taux de propagation basée sur le modèle par rapport au taux de propagation empirique est dû aux différences de dynamique de la population de loups entre les zones **sources** (à l'intérieur du YNP) et les zones **puits** (à l'extérieur du YNP). Nos modèles ont été paramétrés avec les données de population des loups au cours des sept premières années suivant la réintroduction, lorsqu'une grande partie des

loux habitaient une zone protégée. Au fil du temps, la population s'est étendue à des zones non protégées. Nous pensons que r est une surestimation du taux de croissance géométrique en dehors du YNP. Par conséquent, selon l'équation (18), la surestimation de r produira une surestimation de c au fur et à mesure que la population se répand en dehors du YNP. Quoi qu'il en soit, la correspondance raisonnable entre le modèle et les estimations empiriques soutient le rôle important des effets Allee dans la formation de couples chez les loups disperseurs.

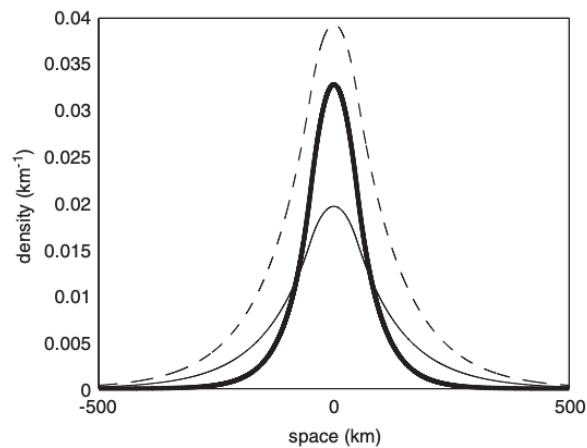


Fig. 3. Étant donné une distribution initiale de disperseurs (en pointillés), nous calculons la densité de disperseurs réussis pour (1) la formation de paires avant la dispersion (ligne fine, Eq. (3)) et (2) la formation de paires après la dispersion (ligne en gras, Eq. (7)). Dans la figure, la proportion de disperseurs totaux qui réussissent (ρ) est la même pour les deux stratégies de formation de paires. Les valeurs des paramètres sont : $\alpha = 0,01$, $\phi = 20$ (formation de paires préalable), $\phi = 84,83$ (formation de paires après dispersion), $\psi = 1$, $\gamma = 0,1$ et $x_r = 50$

Bien que nous ayons montré qu'une probabilité réduite de trouver des partenaires à de faibles densités peut ralentir la vitesse de propagation, la séparation des deux processus qui conduisent à la croissance de la population (établissement d'unités de reproduction et croissance ultérieure après l'établissement de groupes de reproduction) peut donner lieu à différents résultats de modèles (par exemple, scénarios d'extinction inconditionnelle, de survie inconditionnelle ou d'extinction-survie, Boukal et Berec, 2002) qui peuvent, à leur tour, suggérer différentes stratégies pour contrôler au mieux l'abondance des espèces cibles (Taylor et al., 2004). Alors que l'Eq. (18) décrit précisément la relation entre les paramètres du modèle et le **taux de propagation**, elle n'est valable que lorsque la population se propage (c'est-à-dire lorsque le **taux de propagation** est supérieur à zéro). Dans cet article, nous n'avons pas déterminé toute la gamme des résultats du modèle, ce que nous laissons pour des travaux futurs. Un autre domaine de travail futur consiste à dériver un modèle similaire pour la formation de paires en cas de dispersion sexuée, ce qui se produit chez les grands mammifères et les oiseaux (Pusey, 1987).

Notre étude fournit plusieurs résultats significatifs : (1) la dérivation d'un modèle spatialement explicite pour une probabilité réduite de trouver des partenaires à de faibles densités, (2) une probabilité réduite de trouver des partenaires à de faibles densités peut ralentir les taux d'invasion et (3) une formule pour le taux de propagation de la population qui est une fonction des paramètres démographiques, de dispersion et de formation de couples (Eq. (18)). Bien que d'autres études aient examiné les **effets Allee** causés par une probabilité réduite de trouver des partenaires à faible densité (voir Introduction), l'utilité de notre travail réside dans le réalisme supplémentaire obtenu en séparant l'établissement du groupe reproducteur et les changements de taille/densité de la population après l'établissement par l'immigration, l'émigration, les naissances et les décès.