

Composants de l'effet Allee démographique chez les loups gris du sud du lac Supérieur

 PLOS ONE

 OPEN ACCESS

Citation: Stenglein JL, Van Deelen TR (2016) Demographic and Component Allee Effects in Southern Lake Superior Gray Wolves. PLoS ONE 11 (3): e0150535. doi:10.1371/journal.pone.0150535

Editor: Joseph K. Bump, Michigan Technological University, UNITED STATES

RESEARCH ARTICLE

Demographic and Component Allee Effects in Southern Lake Superior Gray Wolves

Jennifer L. Stenglein^{1*}, Timothy R. Van Deelen

Department of Forest and Wildlife Ecology, University of Wisconsin–Madison, Madison, Wisconsin, United States of America

¹ Current address: Bureau of Science Services, Wisconsin Department of Natural Resources, Madison, Wisconsin, United States of America

* jennifer.stenglein@wisconsin.gov

Résumé

Les populations de carnivores en voie de rétablissement souffrant **d'effets d'Allee** risquent l'extinction car une croissance positive de la population nécessite un nombre minimum d'individus coopérants. Les défenseurs de la nature prennent rarement en compte ces questions dans la planification de la reconstitution des carnivores en raison du manque de données, **mais ignorer les effets Allee pourrait conduire à des prévisions de croissance trop optimistes et à une sous-estimation du risque d'extinction**. Nous avons utilisé des splines bayésiennes pour documenter un **effet Allee démographique** dans la série temporelle des comptages de population de loups gris (*Canis lupus*) (1980-2011) dans la région du sud du lac Supérieur (SLS, Wisconsin et péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis) dans chacune des quatre mesures de la croissance de la population. Nous avons estimé que la population a franchi le **seuil d'Allee** à environ 20 loups répartis en quatre ou cinq meutes. La croissance maximale de la population par individu s'est produite au milieu des années 1990, lorsque la population de SLS comptait environ 135 loups. Pour déduire les mécanismes à l'origine de **l'effet Allee démographique**, nous avons évalué une composante potentielle de **l'effet Allee** à l'aide d'un modèle individuel spatialement explicite pour les loups gris de la région de SLS. **Nos simulations ont fait varier les quartiers de perception pour la recherche de partenaires et les distances moyennes de dispersion des loups**. Les simulations de loups avec des dispersions à longue distance et des voisinages de perception réduits étaient les plus susceptibles de s'éteindre ou de subir des **effets Allee**. Ces phénomènes ont probablement limité la croissance de la population au cours des premières années de rétablissement de la population de loups du SLS.

INTRODUCTION

L'effet Allee menace d'extinction les petites populations lorsque le **taux de croissance** (effet Allee démographique) ou une composante de **l'aptitude individuelle** (effet Allee de composante) est **lié positivement à la taille ou à la densité de la population** [1, 2]. La démonstration d'un effet Allee contredit les attentes selon lesquelles l'abondance des ressources est le principal déterminant de la croissance de la population, quelle que soit sa taille ou sa densité. Un effet Allee démographique est une forme de dépendance à la densité en forme de bosse, dans laquelle la croissance à faible densité relative présente une dépendance à la densité positive avant de passer à une dépendance à

la densité négative à une densité relative plus élevée [3]. Les effets Allee démographiques forts présentent une croissance négative de la population aux tailles de population les plus faibles, tandis que les effets Allee démographiques faibles présentent un modèle de taux de croissance de la population réduit (mais toujours positif) aux tailles de population faibles. Les conséquences des effets Allee démographiques forts sont plus graves que celles des effets Allee faibles, car une croissance négative de la population peut conduire directement à l'extinction plutôt que de contribuer aux risques stochastiques des petites populations par une croissance de la population plus lente que prévue (un effet Allee faible). Un effet Allee de composante se produit lorsqu'une composante de la croissance (par exemple, la survie, la reproduction) présente une dépendance de densité positive similaire à une faible densité relative [3]. L'observation d'un effet Allee démographique indique la présence d'au moins un effet Allee de composante, bien que l'inverse puisse ne pas être vrai en raison des interactions compensatoires entre les composantes de la croissance [2, 4].

Les effets Allee sont un phénomène propre aux petites populations et peuvent donc être particulièrement influents dans les populations de carnivores réintroduites, nouvellement établies ou en difficulté, car les carnivores existent généralement à de faibles densités, ont des structures sociales élaborées et sont sensibles aux activités humaines [5-10]. En outre, les petites populations peuvent être particulièrement vulnérables à la variation stochastique des variations intrinsèques (par exemple, la structure d'âge) et extrinsèques (par exemple, l'habitat). Les petites populations de carnivores qui présentent de longues périodes de croissance négative ou lente suivies d'une augmentation soudaine de croissance peuvent indiquer la présence d'un effet Allee, bien que celui-ci soit souvent non identifié ou confondu avec d'autres sources de variation. Les exemples d'effets Allee identifiés dans de petites populations de carnivores comprennent : Le chien sauvage africain (*Lycaon pictus*) [6], le renard des îles (*Urocyon littoralis*) [5] et le loup gris en Scandinavie [9] et dans le parc national de Yellowstone, aux États-Unis [7].

Étant donné la difficulté à détecter les effets Allee démographiques dans les populations de faune sauvage, la recherche s'est concentrée sur les mécanismes influençant les composants de l'effets Allee. La meilleure preuve d'un effet Allee est l'identification à la fois des effets démographiques et des mécanismes des composantes, mais ces cas sont rares [11]. Dans une méta-analyse de 20 études sur les effets Allee dans les populations de mammifères, cinq études n'ont pas pu confirmer les effets Allee, six ont examiné à la fois les effets Allee démographiques et les composants de l'effets Allee, une étude a examiné uniquement les effets Allee démographiques et huit études ont examiné uniquement les composants de l'effet Allee [11]. Les conséquences des effets Allee sont une réduction de la croissance de la population, un risque d'extinction élevé et un biais potentiel dans l'estimation des paramètres de la population ; par conséquent, l'identification des populations sujettes aux effets Allee peut améliorer les efforts de conservation de la faune [10, 12]. La connaissance des effets Allee démographiques aide à prédire les seuils numériques critiques des populations et le risque élevé d'extinction à faible densité relative, et la connaissance des composants de l'effet Allee aide à comprendre et potentiellement à atténuer les effets Allee.

La réduction des interactions de reproduction à faible densité est la composante la plus souvent citée de l'effet Allee et se manifeste généralement par un manque de rencontres avec des partenaires réceptifs à faible densité [13, 14]. La recherche d'un partenaire est le résultat de comportements et de décisions individuels dans le paysage, et le voisinage perçu par un individu (la zone dans laquelle un individu peut trouver un partenaire) est une composante de la recherche d'un partenaire [13].

Par conséquent, la modélisation basée sur l'individu est utile pour étudier la recherche de partenaires et d'autres mécanismes à l'origine des **effets Allee** [13, 15-17].

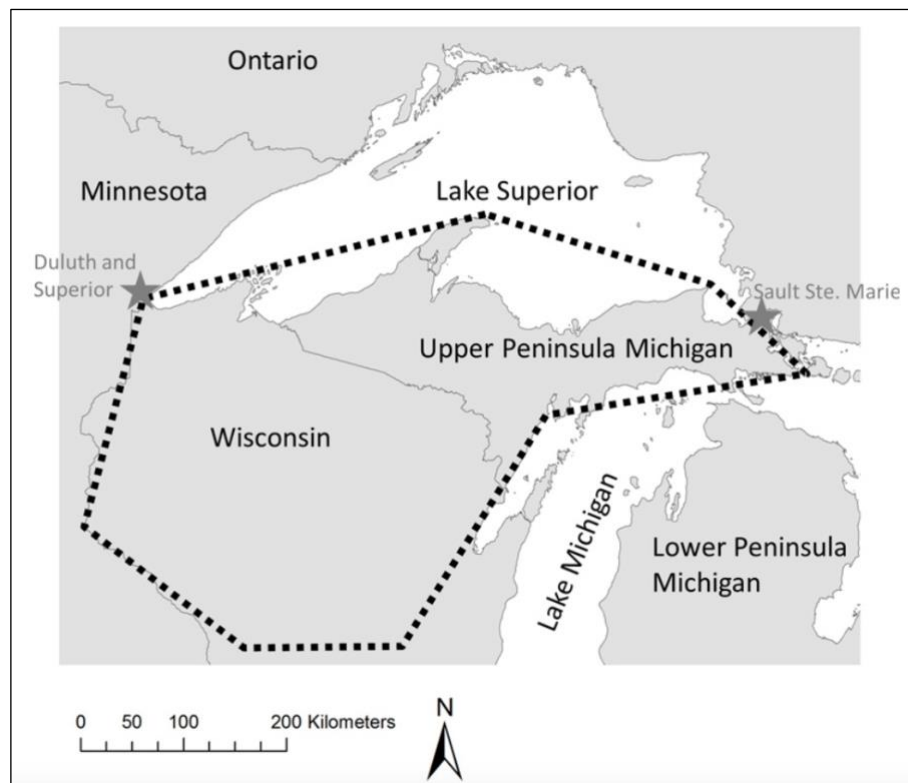


Fig. 1. Carte de l'emplacement de la population de loups du sud du lac Supérieur. Le polygone en pointillés noirs délimite la principale aire de répartition des loups du sud du lac Supérieur, composée du Wisconsin et de la péninsule supérieure du Michigan (chacun comptant actuellement environ 600 à 800 loups) et les étoiles indiquent les principales villes limitant la connectivité avec le Minnesota et l'Ontario [26, 27]

Population de loups du sud du lac Supérieur (SLS)

Nous avons étudié la population de loups de la région sud du lac Supérieur (SLS) (nord du Wisconsin et péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis), qui fait partie de la plus grande population occidentale de loups des Grands Lacs. La région SLS est dominée par une forêt mixte et présente un habitat de qualité modérée à élevée pour les loups [18, 19]. **Les loups de la région SLS sont pour la plupart isolés des populations de loups du Minnesota et de l'Ontario car les couloirs étroits qui relient l'habitat des loups sont entourés d'agriculture ou d'eau (lacs Supérieur et Michigan) et sont interrompus par le développement humain** (Superior et Duluth dans le Wisconsin et le Minnesota, Sault Sainte-Marie dans le Michigan et l'Ontario ; Fig. 1) [18, 19]. Malgré cela, des immigrants sont périodiquement échangés avec la population plus large (en particulier le Minnesota) et la population de SLS s'établit par recolonisation naturelle du Minnesota au Wisconsin puis au Michigan [20-22]. La recolonisation a commencé au milieu des années 1970 et en 1979, cinq meutes de loups ont été détectées dans la partie nord-ouest du Wisconsin [22]. Au milieu des années 1980, les loups avaient recolonisé la péninsule supérieure du Michigan et, au milieu des années 1990, la région forestière centrale du Wisconsin [23]. Avant cela, la population de loups n'a que très peu augmenté et a même diminué certaines années [24]. **Depuis le milieu des années 1990, la population du SLS a augmenté à un taux médian de 14% par an pour atteindre >1500 loups en 2011. Une période prolongée de croissance faible ou nulle au début du rétablissement est incompatible avec une simple dépendance négative à la densité pour toutes les densités et peut suggérer un effet Allee.** Nous avons émis l'hypothèse que l'interaction entre les capacités de dispersion et de recherche de partenaires des loups variait avec la densité et pouvait produire un

effet Allee similaire à celui observé chez les loups en recolonisation dans le parc national de Yellowstone, aux États-Unis [7]. Lorsque la taille de la population est faible, des taux et des distances de dispersion élevés peuvent entraver le rétablissement d'une population si la recherche de partenaires est restreinte en raison de la capacité limitée à détecter à distance des partenaires peu nombreux, et cette combinaison peut conduire à un effet Allee [17, 25]. Inversement, un taux élevé de dispersion associé à une capacité accrue de détection des partenaires sauve une population de l'effet Allee et favorise son rétablissement [17].

Nous nous sommes intéressés à une hypothèse biologique particulière concernant la perception du voisinage par les loups dans un paysage dominé par l'homme, car il s'agit d'une composante mal comprise du comportement des loups. Nos objectifs étaient de vérifier l'existence d'un effet Allee démographique au début de la reconstitution des loups de SLS et, le cas échéant, de vérifier si la forte dispersion des loups colonisateurs exacerbait un effet Allee de recherche de partenaires lorsque la taille de la population était faible et que les disperseurs étaient peu dispersés. Nous avons émis l'hypothèse que les loups dispersés avaient des difficultés à trouver des partenaires lors de la recolonisation parce que les partenaires potentiels se trouvaient principalement en dehors du voisinage perçu par le disperseur à faible densité.

MATERIEL ET METHODES

Effet Allee démographique....

Composant de l'effet Allee....

Nous avons évalué les mécanismes hypothétiques [7] conduisant à un effet Allee en simulant la croissance de la population sous différentes distances de recherche de partenaires et fonctions de distance de dispersion pour les loups dans un modèle spatialement explicite basé sur l'individu (IBSE) de la population de loups SLS [37]. Nous avons dérivé les paramètres du modèle à partir de recherches empiriques spécifiques à la population de loups des Grands Lacs [22] en utilisant NetLogo (version 4.1) [38]. Notre modèle est décrit en détail dans le document de Stenglein et Gilbert (37), selon le protocole ODD (Overview, Design, and Details) [39, 40]. Nous en donnons ici un bref aperçu (Tableau 1 ; Figure 2).

Dans notre modèle IBSE, les loups adultes mâles et femelles non accouplés vivaient un cycle annuel d'événements du cycle de vie dont l'objectif était de trouver un partenaire et d'établir un territoire pour devenir une meute reproductrice (Tableau 1). Les loups simulés non accouplés pouvaient se déplacer dans le paysage modèle lors de la recherche d'un partenaire, de la dispersion en hiver et de la dispersion en automne. Les loups peuvent mourir à la suite d'efforts de contrôle légal ciblés, de la mortalité due à la dispersion automnale, du risque de mortalité variant dans l'espace en fonction de l'activité humaine et du vieillissement (Tableau 1). Les loups pouvaient entrer dans la simulation chaque année par la reproduction et par un événement de dispersion hivernale en remplaçant un nombre d'immigrés égal au nombre d'émigrants qui se sont dispersés au-delà des limites du paysage simulé (Tableau 1 ; Fig 2). Chaque répétition a commencé avec 20 couples reproducteurs dans des territoires du Minnesota et a duré 40 ans ou jusqu'à la mort de tous les loups. Nous avons fait varier les voisinages de perception au niveau individuel (5 catégories) et les distances de dispersion (tirées d'une distribution log-normale avec des paramètres de moyenne logarithmique variables (3 catégories ; Tableau 1) et avons effectué 100 répétitions pour chacune des $3 \times 5 = 15$ simulations pour un total de 1500 répétitions.

Tableau 1. Événements du cycle de vie et séquence d'événements pour les loups simulés du sud du lac Supérieur dans un modèle spatialement explicite basé sur l'individu [37]

| Séquence d'histoire de vie | Séquence | Événement |
|-----------------------------|----------|--|
| Recherche de partenaire | 1,3 | Un loup reproducteur d'un territoire ^a , s'il n'est pas accouplé (son compagnon est mort l'année précédente), cherche un loup non apparenté du sexe opposé, d'abord dans son propre territoire, puis dans son voisinage de perception, jusqu'à 1, 2, 3, 4 ou 5 territoires de distance, selon la simulation. Ensuite, tous les loups non reproducteurs qui ne sont pas apparentés à d'autres loups de leur territoire ou qui sont situés en dehors de leur zone de reproduction ^b se cherchent dans leur voisinage de perception, se mettent en couple s'ils ne sont pas apparentés et du sexe opposé, se déplacent vers le territoire le plus proche et s'établissent comme couple reproducteur s'il n'y a pas d'autres reproducteurs dans ce territoire. |
| Dispersion hivernale | 2 | Tous les loups qui ne sont pas reproducteurs et qui n'ont pas d'autres loups à proximité se dispersent pour augmenter leurs chances de trouver un partenaire en choisissant une direction aléatoire et en se déplaçant d'une distance tirée d'une distribution log-normale dont la moyenne logarithmique est égale à 3,23, 3,92 ou 4,61 selon la simulation et dont l'écart-type logarithmique est égal à 1,01. |
| Reproduction | 4 | Toutes les femelles reproductrices donnent naissance à un nombre de petits tiré d'une distribution normale dont la moyenne est égale à 5,41 et l'écart-type à 0,79. et arrondi au nombre entier le plus proche. Le sexe de chaque petit est choisi au hasard. |
| Contrôle léthal ciblé | 5 | Pour simuler le contrôle léthal des loups afin d'atténuer la déprédation du bétail pendant les mois d'été, les loups sont tués dans un rayon de 5 km des zones où des déprédations du bétail ont été signalées au Wisconsin à la fin des années 2000. Au total, 10 % des loups recensés au cours du dernier hiver dans le Wisconsin sont tués dans ces zones à forte déprédation lorsque la population simulée atteint 350 loups dans le Wisconsin. |
| Dispersion d'automne | 6 | Pour simuler la limitation des ressources, les loups non reproducteurs d'une meute de plus de 10 loups se dispersent hors de leur meute natale en choisissant une direction aléatoire et en se déplaçant d'une distance tirée d'une distribution log-normale dont la moyenne logarithmique est égale à 3,23, 3,92 ou 4,61 selon la simulation et l'écart-type logarithmique égal à 1,01. Si ces loups ne se dispersent pas assez loin pour quitter la meute, ils meurent. |
| Risque spatial de mortalité | 7 | Les loups survivent avec une probabilité prescrite par le risque de mortalité spatiale déterminé par la densité des routes locales et la quantité d'agriculture [37]. |
| Age | 8 | Les loups vieillissent chaque année et meurent s'ils atteignent l'âge de 12 ans. |

^a 225 km² qui accueillent jusqu'à 1 meute et existent dans des zones à faible risque de fond. Il existe 363 territoires potentiels, dont 151 dans le Wisconsin.

^b Zones du Minnesota, du Wisconsin et de la péninsule supérieure du Michigan où le risque spatial de mortalité est <0,75.

Le voisinage perçu par les loups pour la détection des compagnons est largement inconnu. Nous avons fait varier ce paramètre dans le modèle IBSE par incréments basés sur les territoires, d'un voisinage perçu d'un territoire (15 km) à cinq territoires (75 km ; Fig 3). La distance de dispersion est mieux comprise pour les loups des Grands Lacs, mais de nombreuses incertitudes subsistent quant à la définition d'un événement de dispersion et à la manière de traiter le biais associé aux loups porteurs de colliers radio qui peuvent s'être dispersés mais qui sont perdus par le contact radio. Nous avons ajusté une distribution log-normale à 110 observations de distances de dispersion de loups des Grands Lacs [20] et utilisé les estimations du maximum de vraisemblance pour la moyenne, d_{ave} , et l'écart-type, s : $\ln(d_{ave}) = 3,92$ et $\ln(s) = 1,01$. Nous avons considéré que d_{ave} était notre meilleure estimation de la distance de dispersion moyenne réelle, puis nous avons envisagé d'autres fonctions de distance de dispersion où la distance de dispersion moyenne était la moitié de d_{aves} , d_{low} , et où la distance de dispersion était le double de d_{aves} , d_{high} (Fig 3).

Pour vérifier si les limitations de la recherche de partenaires conduisent à un effet Allee démographique, nous avons cherché des preuves d'effets Allee dans la relation entre la croissance simulée de la population par individu et la taille de la population SLS. Pour chaque répétition, nous avons calculé pgr_t et tracé pgr_t versus $\ln(N_t)$ pour $t = 2,3,\dots, T$ où T est le nombre d'années de la série temporelle et N_2 est la taille de la population la première année. La population SLS simulée était de ≥ 15 loups car il s'agit du nombre minimum de loups détectés dans la population SLS depuis la récupération des loups dans la région SLS [22]. Pour chaque parcelle, nous avons ajusté un spline de lissage cubique avec six nœuds en utilisant la fonction « smooth.spline » avec ses valeurs par

défaut dans le programme R. Nous avons classé chaque résultat de simulation comme suit : 1) « éteint » lorsque nous n'avons pas pu l'évaluer parce que les simulations n'ont jamais atteint 15 loups ou ≥ 10 points de données, 2) « effet Allee fort » lorsque la courbe spline a commencé avec une pente positive et des valeurs négatives pour la croissance par habitant, 3) « effet Allee faible » lorsque la courbe spline a commencé avec une pente positive et des valeurs positives pour la croissance par habitant, ou 4) « aucune preuve d'un effet Allee » lorsque la courbe spline a commencé avec une pente négative.

Nous avons exploré comment la probabilité de preuve d'un effet Allee, p_i , où $i = 1, 2, \dots, 1500$ indexe la répétition, était affectée par le choix du voisinage de perception et la distance moyenne de dispersion avec un modèle de régression logistique :

$$Y_i \sim \text{Bernoulli}(p_i)$$

$$\text{logit}(p_i) = \beta_0 + x_1 \times \beta_1 + x_2 \times \beta_2 + \dots + x_K \times \beta_K$$

La réponse $Y_i = 1$ s'il existe des preuves d'un effet Allee fort ou faible. Les prédicteurs x_k pour $k = 1, 2, \dots, K$ pour K prédicteurs totaux étaient des variables muettes pour les différentes combinaisons de perception de voisinage et de distance de dispersion. Nous avons envisagé d'agréger certaines catégories selon qu'il semblait y avoir une interaction entre le voisinage de perception et la distance de dispersion. Nous avons attribué des priors vagues aux paramètres, $\beta_k \sim \text{normal}(0, 100^2)$. Nous avons exécuté ce modèle dans un cadre bayésien en suivant les méthodes décrites ci-dessus.

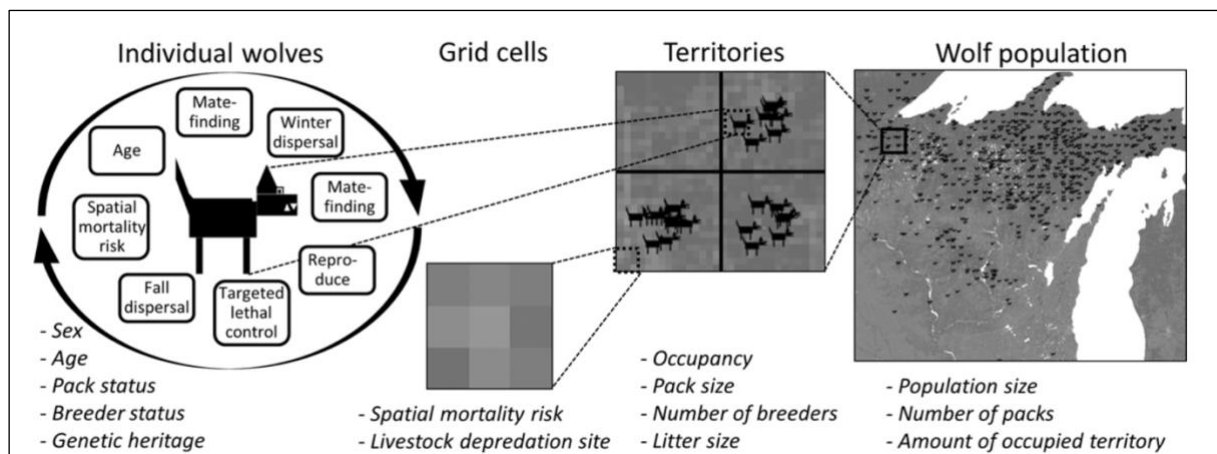


Fig. 2. Représentation d'un modèle spatialement explicite basé sur l'individu pour la croissance de la population de loups du sud du lac Supérieur [37]. Les niveaux hiérarchiques d'organisation sont les loups individuels, les cellules de la grille qui constituent le paysage, les territoires et la population de loups et les listes (par exemple, le sexe, l'âge, le statut de la meute) sont les variables qui caractérisent chaque niveau

RESULTATS

Effet Allee démographique

Les algorithmes MCMC ont convergé de manière adéquate pour tous les modèles (les estimations supérieures de 97,5% de R étaient inférieures à 1,04 pour tous les paramètres, et les statistiques R^2 globales étaient inférieures à 1,02 pour tous les modèles). De forts effets Allee démographiques étaient évidents pour tous les modèles, car les splines ajustées aux données étaient toutes en forme de bosse et la spline passait de taux de croissance négatifs à positifs à une taille de population faible

(c'est-à-dire des seuils Allee positifs ; Fig. 4). Aucun modèle n'avait de splines ajustées qui passaient à des taux de croissance négatifs à une taille de population élevée, **ce qui aurait fourni une estimation de la capacité de charge** (Fig. 4). Les valeurs ajustées postérieures moyennes de l'ensemble de données de la population de SLS et de l'ensemble de données de la population du Wisconsin présentaient toutes deux un **seuil Allee** vers 1987-1988, lorsque ces populations comptaient environ 20 loups. Les valeurs ajustées postérieures moyennes ont atteint une croissance maximale dans la population SLS en 1994-1995 avec environ 135 loups et en 1996-1997 dans la population du Wisconsin avec environ 111 loups. Pour l'ensemble de données sur les meutes, on estime que le **seuil Allee** s'est produit légèrement plus tôt, en 1985-1986, lorsqu'il y avait quatre à cinq meutes de loups, et que la croissance maximale s'est produite en 1995-1996, lorsqu'il y avait 26-27 meutes de loups dans le Wisconsin. Le **seuil Allee** le plus tardif a été estimé dans l'ensemble des données sur le territoire en 1990-1991, alors qu'il y avait environ 1 100 km² de territoire de loup occupé dans le Wisconsin, et la croissance maximale a été atteinte en 1993-1994, alors qu'il y avait environ 2 705 km² de territoire de loup occupé.



Fig. 3. Simulations d'un modèle spatialement explicite basé sur l'individu pour les loups du sud du lac Supérieur. Nous avons fait varier les voisinages de perception où les loups simulés pouvaient chercher des compagnons à 1, 2, 3, 4 et 5 territoires de distance (cercles concentriques) et le paramètre de moyenne logarithmique dans la distribution log-normale utilisée pour calculer la distance de dispersion individuelle avec des distances de dispersion moyennes de 25, 50 et 100 kilomètres (secteurs) sur un paysage simulé

Composant de l'effet Allee

Sur les 1500 répétitions du modèle IBSE, 33 (2,2%) d'entre elles se sont éteintes de manière fonctionnelle, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas pu être évaluées parce que la population n'a pas augmenté jusqu'à ≥ 15 loups ou n'a pas persisté pendant ≥ 10 ans avec ≥ 15 loups. Toutes les extinctions ont eu lieu lorsque le voisinage de perception était simulé à un territoire de distance, et l'extinction était >4 fois plus fréquente dans les simulations avec une distance de dispersion élevée par rapport aux distances de dispersion moyennes ou faibles (Tableau 2). **Il y avait 545 (36,3%) répétitions avec un effet Allee probable et il y avait environ deux fois plus d'effets Allee faibles que d'effets Allee forts.** Un tiers des effets Allee forts se sont produits en cas de dispersion élevée, lorsque le quartier de perception était à un territoire de distance. Parmi les effets Allee forts, 72,1% se sont produits lorsque le quartier de perception était à un territoire de distance et 48,1% d'entre

eux se sont produits lorsque la distance de dispersion était élevée (Tableau 2). Il y avait peu de différence dans le nombre d'effets Allee probables pour les simulations qui avaient des voisinages de perception à ≥ 3 territoires de distance (Tableau 2).

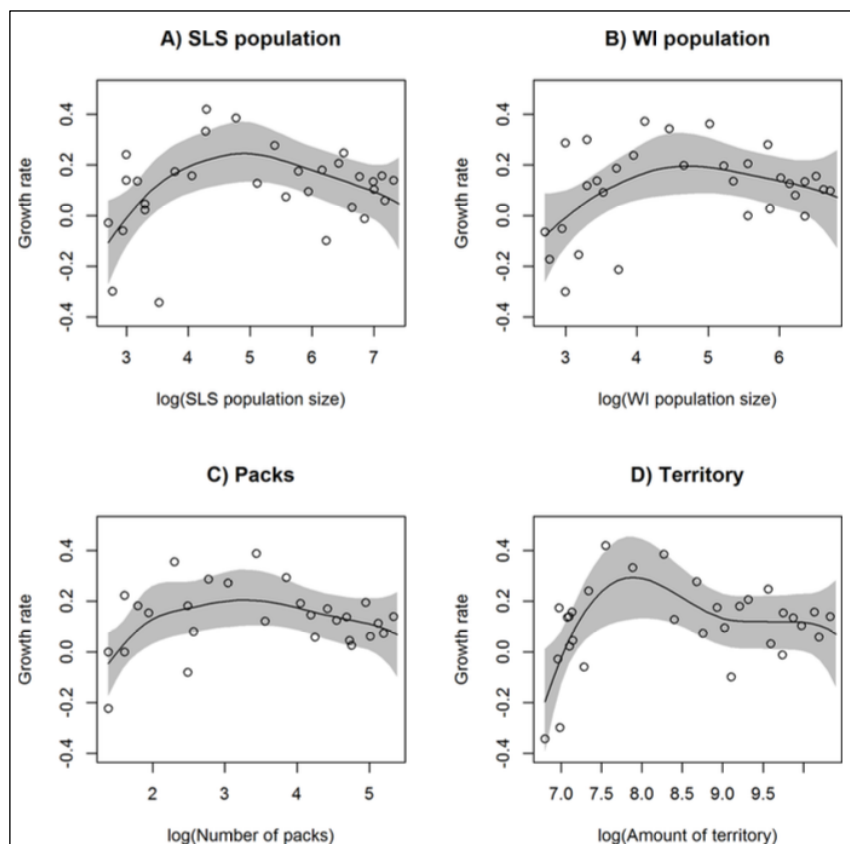


Fig. 4. Ajustement par splines de la croissance en fonction de la taille de la population de la population de loups du sud du lac Supérieur de 1980 à 2011. Courbes ajustées avec intervalles crédibles à 95 % provenant de l'ajustement de splines à la relation entre la croissance par habitant et quatre mesures de la taille de la population de loups gris dans la population de loups du sud du lac Supérieur (SLS) (A) et du Wisconsin (B), y compris le nombre de meutes (C) et la proportion du territoire occupé au Wisconsin (D)

Tableau 2. Nombre de répétitions avec évidence d'effets Allee à partir de simulations d'un modèle spatialement explicite basé sur l'individu pour les loups gris [37] dans la région sud du lac Supérieur

| Perception neighborhood (territories) | Mean dispersal distance | Extinct | Allee effect | | |
|---------------------------------------|-------------------------|---------|--------------|------|-------------|
| | | | Strong | Weak | No evidence |
| 1 | Low | 1 | 31 | 24 | 44 |
| 1 | Ave | 6 | 38 | 17 | 39 |
| 1 | High | 26 | 63 | 3 | 8 |
| 2 | Low | 0 | 8 | 26 | 66 |
| 2 | Ave | 0 | 4 | 21 | 75 |
| 2 | High | 0 | 15 | 35 | 50 |
| 3 | Low | 0 | 3 | 32 | 65 |
| 3 | Ave | 0 | 7 | 25 | 68 |
| 3 | High | 0 | 7 | 27 | 66 |
| 4 | Low | 0 | 2 | 19 | 79 |
| 4 | Ave | 0 | 1 | 28 | 71 |
| 4 | High | 0 | 2 | 24 | 74 |
| 5 | Low | 0 | 1 | 28 | 71 |
| 5 | Ave | 0 | 0 | 30 | 70 |
| 5 | High | 0 | 1 | 23 | 76 |

La perception du voisinage pour les compagnons variait de 1 à 5 territoires de distance et la distance moyenne de dispersion de la fonction de dispersion était soit faible (25 km), moyenne (50 km) ou élevée (100 km). Veuillez consulter le texte pour la description des catégories

Par conséquent, dans la régression logistique, nous avons regroupé les simulations avec des voisinages de perception distants de ≥ 3 territoires. Les algorithmes MCMC ont convergé de manière adéquate pour tous les modèles et les estimations à 97,5% de R et R^p étaient de 1. Les simulations avec des voisinages de perception de ≥ 3 territoires pour des distances de dispersion faibles, moyennes ou élevées et les simulations avec un voisinage de perception de deux territoires pour des distances de dispersion faibles et moyennes étaient les moins susceptibles de montrer des preuves d'un effet Allee (Fig. 5). Les simulations de distances de dispersion élevées avec un voisinage de perception de deux territoires éloignés étaient tout aussi susceptibles de présenter un effet Allee que de ne présenter aucune preuve d'un effet Allee. Les simulations avec des voisinages de perception d'un territoire éloigné et des distances de dispersion faibles et moyennes étaient plus susceptibles d'avoir un effet Allee que de ne pas en avoir (Fig. 5). Enfin, la simulation la plus susceptible de s'éteindre avec un voisinage de perception d'un territoire éloigné et une dispersion élevée était également la simulation avec la plus forte probabilité d'effets Allee (Fig. 5).

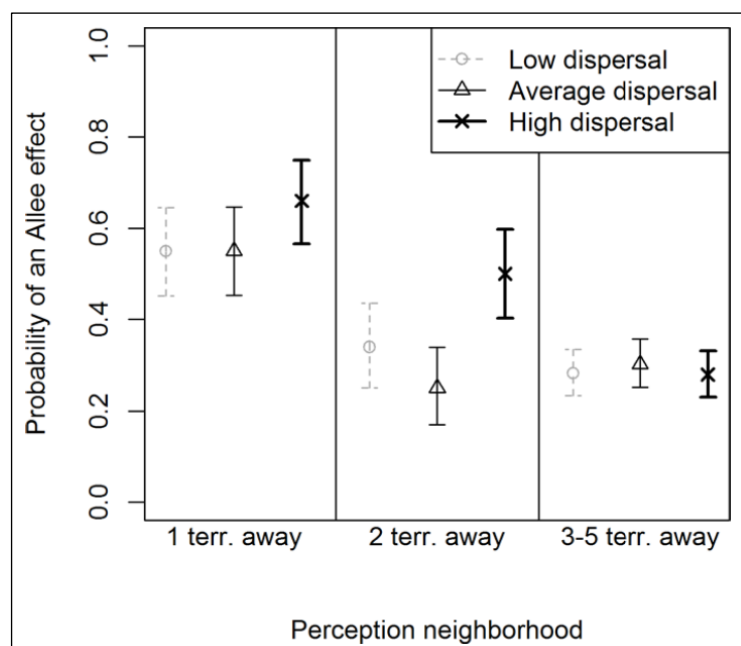


Fig. 5. La probabilité d'un effet Allee à partir de simulations d'un modèle spatialement explicite basé sur l'individu. Moyenne postérieure et intervalles crédibles à 95 % de la probabilité d'un effet Allee à partir de simulations faisant varier le voisinage de perception pour la recherche de partenaires à 1, 2 ou >3 territoires (terr) et les distances moyennes de dispersion à faible (25 km), moyenne (50 km) et élevée (100 km) dans un modèle spatialement explicite basé sur l'individu pour les loups gris dans la région sud du lac Supérieur [37]

DISCUSSION

Nous avons détecté un fort effet Allee démographique dans la population de loups de SLS. Les simulations d'un modèle IBSE suggèrent que l'effet Allee pourrait résulter de la dispersion des loups loin des centres de population et dans des territoires vacants, ce qui les empêche de trouver des partenaires [7]. En outre, les scénarios de simulation qui produisaient des effets Allee étaient associés à une augmentation des échecs de simulation (extinctions des populations simulées). La combinaison d'un potentiel de dispersion élevé et d'un voisinage de perception restreint pour la recherche de partenaires peut avoir limité la croissance de la population au cours des premières années de rétablissement de la population de loups SLS. Les carnivores sociaux peuvent être particulièrement vulnérables aux effets Allee en raison de leur besoin de congénères pour la chasse et l'élevage des jeunes et parce qu'ils existent souvent à de faibles densités [5, 8]. Par conséquent, la reconstitution des carnivores nécessite probablement une prise en compte attentive des effets Allee

en raison des nombreux facteurs interdépendants qui influencent la dynamique de la population liée à sa taille et à sa densité [8, 12, 25].

Les effets Allee démographiques sont notoirement difficiles à détecter en raison de la nécessité de disposer d'un ensemble de données à long terme de comptages de population couvrant une gamme de densités et des complications potentielles de l'erreur de l'observateur et de la stochasticité démographique qui peuvent être prévalentes à de faibles tailles de population [14, 25, 41, 42]. Il est donc particulièrement remarquable que nous ayons détecté un effet Allee démographique dans la population de loups du SLS. De plus, nous avons détecté un fort effet Allee démographique qui nous a permis d'estimer le **seuil** Allee dans cette population. D'après la relation entre la croissance par individu et la taille de la population de loups, nous avons estimé que le **seuil** Allee a été franchi entre le milieu et la fin des années 1980, soit près d'une décennie après le rétablissement de la population. **Par conséquent, la population de loups de SLS était probablement au niveau ou en dessous du seuil Allee pendant la première décennie de rétablissement et aurait pu tout aussi bien s'éteindre que recoloniser avec succès pendant cette période.** Il se peut que l'immigration en provenance du Minnesota ou de l'Ontario ait empêché l'extinction en complétant suffisamment la croissance de la population pour dépasser le **seuil** Allee [20]. La population a atteint une croissance maximale et est passée d'une dépendance positive à une dépendance négative à l'égard de la densité au milieu des années 1990, ce qui coïncide avec la colonisation de la région forestière centrale du Wisconsin et de la péninsule supérieure du Michigan, les dernières parcelles restantes d'habitat de haute qualité [18, 23] et peut confirmer l'interprétation selon laquelle la croissance à une densité relative élevée était limitée par la disponibilité d'un habitat de haute qualité ou de territoires vacants.

Les exemples d'effets Allee de recherche de partenaire conduisant à un effet Allee démographique pour une espèce qui a développé des stratégies d'histoire de vie pour améliorer la probabilité de recherche de partenaire sont rares [14]. Nous avons trouvé des preuves irréfutables que les loups, une espèce territoriale et vagile dotée de capacités de communication à longue distance qui facilitent vraisemblablement la recherche de partenaires (hurlements, marquage olfactif), **subissent des effets Allee de recherche de partenaires et démographiques.** La capacité des loups à détecter des partenaires par la communication et la recherche a probablement évolué parce que, jusqu'à récemment, les loups étaient les espèces terrestres les plus largement distribuées, sans beaucoup de limitations à leurs déplacements ou à leur établissement [43]. Actuellement, les populations de loups sont réduites à des fragments de leur aire de répartition historique. Dans la région de SLS, la probabilité de mortalité due à l'activité humaine a limité l'expansion de la population à un corridor de la partie forestière nord du Wisconsin et de la péninsule supérieure du Michigan où l'influence humaine est relativement réduite (petite partie de l'aire de répartition historique) [22]. Les facteurs anthropiques ont donc exclu les loups d'une région où la croissance de la population n'aurait pas été aussi limitée. Dans un paysage dominé par l'homme, l'utilisation de l'espace par les loups interagit avec les risques de mortalité d'origine humaine qui varient dans l'espace [44], **de telle sorte qu'une faible densité ou une densité non naturelle inhibe probablement la capacité à trouver des partenaires.**

Le rétablissement précoce de la population de loups du SLS n'a probablement pas été ralenti par le manque de territoire (1547 loups dans la région du SLS en 2011) ou le manque de nourriture [24]. Nous avons évalué le potentiel d'un effet Allee de recherche de partenaires dans la population de loups SLS en cours de recolonisation, car il s'agit du mécanisme d'effet Allee le plus cité [13] et d'autres populations de loups ont documenté ou suspecté des effets Allee de recherche de

partenaires [7, 9]. De plus, nous avons évalué les changements dans la fécondité et la proportion de loups solitaires au fil du temps (Stenglein non publié) dans les données de la population de loups du Wisconsin [22] et n'avons trouvé aucune preuve d'autres mécanismes d'effet Allee. Nous n'avons pas trouvé de réduction de la fécondité des louveteaux par meute ou de la proportion de femelles reproductrices dans la population avant 1995 par rapport à 1995-2007 (Stenglein non publié). **Cependant, la proportion de loups solitaires avant 1995 (environ 10% de la population) était plus élevée par rapport à la période 1995-2007 où seulement 4% des loups étaient solitaires** [22]. La différence dans la proportion de loups solitaires pourrait être due à des problèmes d'échantillonnage et de détection ; cependant, une différence réelle apporte un soutien à l'effet Allee du composant de recherche de partenaires au début de la reconstitution, car elle suggère que les loups ont eu des difficultés à trouver des partenaires à de faibles densités, ce qui a entraîné un plus grand nombre de loups solitaires.

Les agents pathogènes présentant des cycles d'infection longs ou des réservoirs stables peuvent persister dans les petites populations et entraver leur croissance [45]. Une population affectée par les agents pathogènes et les effets Allee peut être plus encline à l'extinction qu'une population souffrant uniquement des effets Allee et ces effets peuvent être plus prononcés chez les espèces sociales, comme les loups [8, 46-48]. Nous n'avons pas modélisé explicitement les agents pathogènes comme source de mortalité pour les loups simulés dans notre modèle basé sur l'individu, bien que nous suggérions cette possibilité comme extension si des données empiriques sur les effets de population dépendants de la densité chez les carnivores sociaux devenaient disponibles. Les agents pathogènes du loup identifiés dans la région de SLS comprennent le parvovirus canin, le virus de la maladie de Carré, la gale, la blastomycose, la maladie de Lyme, l'anaplasmose, l'ehrlichiose canine et le ver du cœur [49-51]. Au début du rétablissement de la population, au milieu des années 1980, le parvovirus canin a été détecté dans la population de loups du Wisconsin et pourrait avoir réduit la survie des louveteaux [52]. Dans le Minnesota, une corrélation négative entre le nombre de louveteaux capturés et la séroprévalence du parvovirus canin a été trouvée pendant cette même période, suggérant également une réduction de la survie des louveteaux [53, 54]. **Cependant, aucun effet au niveau de la population n'a été détecté pendant l'épidémie de parvovirus canin, ce qui suggère des interactions compensatoires avec d'autres mortalités** [54]. Dans les populations de loups sauvages, la parvovirose canine a un impact négligeable sur la survie des adultes et la taille de la population malgré une mortalité élevée des petits [51, 54, 55].

Des facteurs autres que les mécanismes de l'effet Allee pourraient être à l'origine des observations d'une croissance négative de la population suivie d'une augmentation soudaine de la croissance. Les erreurs des observateurs dans l'estimation des quatre mesures de croissance de la population que nous avons utilisées pourraient avoir contribué à l'apparition d'un effet Allee. Lorsque la population de loups était petite, il a pu être plus difficile de compter les loups, les meutes et les territoires occupés. Dans le cas de petites populations, le fait de ne pas compter une seule meute, puis de la retrouver et de la compter l'année suivante, peut donner l'impression d'une croissance substantielle de la population, qui serait due à une erreur de l'observateur plutôt qu'à une croissance réelle. La stochasticité démographique dans les petites populations peut donner l'impression d'un effet Allee [56]. **Cependant, la stochasticité démographique elle-même est parfois considérée comme un mécanisme d'effet Allee lorsqu'un rapport de masculinité asymétrique survenant par hasard entraîne une limitation des accouplements et une diminution ultérieure de la valeur adaptative** [57, 58]. Notre modèle basé sur l'individu incorpore les stochasticités démographiques en tirant la taille

des portées, l'assignation des sexes des petits, les distances de dispersion et la survie à partir de distributions de probabilité caractéristiques, ce qui fait que certaines répétitions dans une simulation montrent des preuves d'un effet Allee et d'autres non. Malgré cela, un modèle général est apparu dans les simulations, soutenant un effet Allee de recherche de partenaires.

Une amélioration potentielle de notre modèle serait d'incorporer un processus de recherche de partenaire plus sophistiqué pour les loups. Nous avons traité la recherche de partenaires de manière simple dans notre modèle basé sur l'individu ; les loups peuvent rechercher des partenaires jusqu'à deux fois par an, mais seulement à une distance maximale de leur emplacement actuel et pas pendant les événements de dispersion. La zone de recherche des partenaires était donc circulaire et ne reposait pas sur des informations relatives au paysage. Les loups se déplacent le plus souvent selon des itinéraires longs et linéaires [59]. De même, les loups et d'autres mammifères peuvent se déplacer par des chemins de moindre résistance ou choisir des chemins qui traversent un habitat préféré [20, 60]. Cependant, à notre connaissance, personne n'a mesuré la forme du voisinage de perception d'un loup. Si la perception est basée sur des indices auditifs (hurlements), elle pourrait être relativement indépendante de l'habitat et donc circulaire, surtout si les hurlements peuvent être détectés par les loups à de grandes distances. Au fur et à mesure que la compréhension du processus de recherche de partenaires pour les loups s'améliore, les modélisateurs peuvent concevoir et paramétrer un processus de recherche de partenaires plus sophistiqué qui pourrait intégrer des mesures de résistance du paysage pour permettre aux loups simulés de localiser des partenaires de manière plus informée [60].

La confluence d'ensembles de données à long terme et de la puissance de calcul pouvant prendre en charge des modèles individuels a élargi les possibilités d'étudier et de comprendre la dynamique des populations. Les splines constituent une amélioration par rapport aux modèles paramétriques lors de la recherche de preuves d'un effet Allee démographique, car ils offrent une flexibilité utile en laissant les données déterminer les relations fonctionnelles [25, 30]. Une fois qu'un effet Allee démographique est détecté, les mécanismes hypothétiques conduisant à l'effet Allee doivent être évalués, et les modèles basés sur les individus offrent un cadre utile pour tester ces hypothèses. Un modèle basé sur l'individu bien paramétré peut être utilisé pour étudier des mécanismes spécifiques ainsi que les propriétés émergentes de la population auxquelles ils contribuent [44] et peut éclairer d'importantes questions de conservation telles que la viabilité de la population à long terme, ou la façon dont de nouvelles mortalités qui varient dans l'espace et le temps (par exemple, la chasse, l'abattage illégal, les maladies infectieuses) affecteront la population [37, 61, 62].

La taille de la population de loups du SLS est 60 fois supérieure au seuil d'Allee que nous avons détecté ; il est donc très peu probable que la taille de la population de loups du SLS soit réduite à un niveau où elle serait sujette à des effets d'Allee dans un futur proche [26, 29]. Cependant, à mesure que les loups s'établissent dans la région du SLS, ils se déplacent vers d'autres régions, notamment la péninsule inférieure du Michigan, le sud du Wisconsin et les États voisins [22, 26, 63]. Si la conservation et l'expansion des loups constituent un objectif dans ces régions, les défenseurs de l'environnement devront peut-être surveiller les données relatives à la croissance de la population dans les populations nouvellement établies afin de déduire si des effets Allee se produisent. Comprendre si un seuil d'Allee existe (et à quelle taille de population) aidera à prédire la croissance de la population et les probabilités d'expansion dans de nouvelles zones. De plus, un modèle IBSE a le potentiel de tester des hypothèses sur des dynamiques autres que les effets Allee

dans les petites populations, comme l'effet de la stochasticité démographique dans les populations nouvellement établies et l'effet de la consanguinité dans les petites populations [64, 65].

La difficulté de détecter les effets Allee ne diminue pas l'importance qu'ils peuvent jouer dans la dynamique des petites populations et des populations en voie de rétablissement, et en particulier dans le cas des carnivores sociaux où la facilitation sociale est une caractéristique clé de la reproduction [6-8, 14]. Les techniques de simulation rigoureuses (par exemple, les approches MCMC bayésiennes, les modèles basés sur les individus) peuvent offrir une stratégie optimale pour intégrer les données de terrain et les données publiées sur la dynamique des populations. Notre analyse des complexités de la croissance en fonction de la densité de la population de loups du SLS suggère que des approches similaires pourraient fournir de nouvelles informations sur la dynamique des petites populations éparses.