

Évaluation du changement de proie dans les systèmes loup-ongulé

Ecological Applications, 17(6), 2007, pp. 1588–1597
© 2007 by the Ecological Society of America

EVALUATING PREY SWITCHING IN WOLF-UNGULATE SYSTEMS

ROBERT A. GARROTT,^{1,3} JASON E. BRUGGEMAN,¹ MATTHEW S. BECKER,¹ STEVEN T. KALINOWSKI,¹ AND P. J. WHITE²

¹*Ecology Department, Montana State University, Bozeman, Montana 59717 USA*

²*National Park Service, Yellowstone National Park, Wyoming 82190 USA*

Résumé

La restauration des loups est devenue une pratique de conservation et de gestion largement acceptée en Amérique du Nord et en Europe, bien que les effets sur l'écosystème du retour des carnivores supérieurs demeurent des controverses tant scientifiques que sociétales. Les modèles mathématiques qui prédisent et décrivent les interactions entre les loups et les ongulés se limitent généralement aux proies primaires des loups, le potentiel de **changement** de proie (*switching*) dans les **systèmes loup-ongulés multiples** n'étant que suggéré ou supposé par un certain nombre de chercheurs. Nous avons utilisé les connaissances acquises lors d'expériences sur de petits taxons et les données de terrain provenant d'études en cours sur les loups et les ongulés pour construire un modèle de composition du régime alimentaire des prédateurs pour un système loup-wapiti-bison dans le parc national de Yellowstone, Wyoming, États-Unis. **Le modèle intègre explicitement la vulnérabilité différentielle des types de proies des ongulés à la prédation, la préférence des prédateurs, les différences de biomasse des proies et la possibilité d'un changement de proie.** Notre modèle démontre que le régime alimentaire des loups change en fonction des variations de l'abondance relative des deux proies, la dynamique de ce changement dépendant des influences combinées de la préférence, de la vulnérabilité différentielle, de l'abondance relative des proies et de la possibilité ou non d'un changement de proie. Les différences de **vulnérabilité** entre le cerf wapiti et le bison, ainsi que la forte préférence du loup pour le cerf, entraînent un changement brusque de régime alimentaire qui ne se produit que lorsque le cerf est très rare par rapport au bison, tandis que l'incorporation d'une commutation initie le changement de régime alimentaire plus progressivement et à des ratios bison-cerf plus élevés. Nous démontrons comment les chercheurs peuvent appliquer ces équations dans des systèmes loup-deux-proies récemment restaurés afin d'évaluer empiriquement si le changement de proie se produit. Chaque coefficient du modèle a une interprétation biologique, et la plupart peuvent être directement estimés à partir de données empiriques recueillies lors d'études sur le terrain. Étant donné que le changement de proie peut influencer de façon spectaculaire la dynamique prédateur-proie et que l'on peut s'attendre à un large éventail de types de proies et d'abondances dans certains systèmes où les loups sont présents et/ou en cours de restauration, nous suggérons qu'il s'agit d'une ligne de recherche importante et productive qui devrait être poursuivie par les écologistes travaillant dans les systèmes loup-ongulés.

INTRODUCTION

La restauration des loups (*Canis lupus*) et d'autres grands prédateurs est devenue une pratique de conservation et de gestion largement acceptée en Amérique du Nord et en Europe, bien que les effets sur l'écosystème du retour des carnivores supérieurs restent des controverses scientifiques et sociétales. Les études sur la prédation par les loups sont fortement axées sur les impacts sur les populations d'ongulés et les efforts de réintroduction doivent tenir compte de la forte influence de l'abondance des proies (Fuller 1989, Carroll et al. 2006) et de la composition des espèces (Dale et al. 1995) sur la viabilité et la dynamique des populations de loups. **Cependant, les efforts visant à appliquer des modèles mathématiques pour prédire et décrire la dynamique des loups et des ongulés sont généralement limités aux principales proies des loups (Messier 1994, Eberhardt et al. 2003, Varley et Boyce 2006), bien que la plupart des systèmes contiennent plusieurs espèces de proies.** Par conséquent, les effets des types de proies et des espèces de proies multiples constituent des lacunes importantes dans la compréhension de la dynamique des populations de loups et des interactions loups-ongulés (Fuller et al. 2003). Le potentiel de changement de proie dans les systèmes loups-ongulés a été suggéré ou supposé dans certains exercices de modélisation (par exemple, Garton et al. 1990, Boyce 1993, 1995, Messier 1995, Varley et Boyce 2006) et est généralement utilisé dans de nombreuses études pour décrire un changement dans la composition du régime alimentaire des prédateurs, plutôt qu'un véritable changement. Les résultats des expériences de changement de régime avec des taxons plus petits sont ambigus quant à la possibilité pour les loups de passer d'une proie **principale** à une proie **alternative** lorsque la proie principale est rare. Ainsi, étant donné l'influence stabilisatrice potentielle de la **commutation** sur les systèmes (Oaten et Murdoch 1975), il est nécessaire d'évaluer de manière rigoureuse la **commutation** pour les systèmes loup-ongulés (Dale et al 1994).

La **réponse fonctionnelle** (Holling 1959), qui prédit que les prédateurs modifient leurs taux d'attaque en réponse à des changements dans l'abondance des proies (Solomon 1949), fournit le fondement théorique du changement de proie, qui est censé avoir un effet stabilisateur sur les systèmes en entraînant une réponse fonctionnelle de type III (Holling 1959). D'après Murdoch (1969), le changement de proie se produit lorsque « le nombre d'attaques sur une espèce est disproportionné lorsque l'espèce est abondante par rapport aux autres proies, et disproportionné lorsque l'espèce est relativement rare ». En raison d'un intérêt théorique et pratique de longue date pour la capacité des prédateurs à contrôler les populations de proies, les recherches sur les réponses fonctionnelles et le changement de proie sont nombreuses, mais consistent principalement en des études expérimentales menées sur des complexes d'espèces d'invertébrés et de petits vertébrés traitables (Solomon 1949, Holling 1959, Hassell 1978, Akre et Johnson 1979, Elliott 2006). Alors que les concepts et les résultats de ces études ont été appliqués aux questions de conservation et de gestion des grands mammifères, l'évaluation complète de leur applicabilité aux systèmes loups-ongulés est un défi et plusieurs lignes de preuves suggèrent que les modèles développés et validés pour les petits taxons peuvent ne pas capturer de manière adéquate les interactions entre espèces dans les systèmes de grands mammifères.

En particulier, les caractéristiques du cycle biologique du prédateur et de la proie influencent fortement la force relative des forces « descendantes » et « ascendantes » (Moran et al. 1996, Denno et Peterson 2000, Denno et al. 2002, Woodward et Hildrew 2002, Rosenheim et al. 2004). Les systèmes d'invertébrés et de petits vertébrés sont typiquement caractérisés par des espèces de prédateurs et de proies à courte durée de vie, des temps de génération rapides pour les proies

(Dixon 2000, Hanski et al. 2001), et des prédateurs qui sont souvent beaucoup plus grands que leurs proies (Temple 1987). En revanche, les systèmes de loups-ongulés se composent d'espèces à longue durée de vie avec des générations qui se chevauchent, des taux vitaux variables en fonction de l'âge et des prédateurs qui sont généralement plus petits que leurs proies et capables d'une croissance démographique beaucoup plus rapide (Mech 1970, Kruuk 1972, Schaller 1972, Creel et Creel 2002).

En plus des différences fondamentales dans les caractéristiques de l'histoire de vie entre les systèmes loups-ongulés et les systèmes prédateurs-proies traditionnellement étudiés, il existe également des différences fondamentales dans les facteurs influençant les interactions comportementales de l'acte de prédation lui-même. La plupart des proies des petits taxons sont essentiellement sans défense une fois rencontrées et attaquées par un prédateur (Dixon 1958, Cooper et al. 1985, Jeffries 1988, Gerking 1994), et comptent sur le fait d'éviter la détection pour réduire leur vulnérabilité (Hanski et Henttonen 1996, Tikkanen et al. 1997, Lang et Gsödl 2001, Seitz et al. 2001). En revanche, les sabots puissants, les cornes, les bois ou les défenses de la plupart des ongulés, ainsi que les comportements complexes des troupeaux (Tener 1954, Carbyn et Trottier 1987, Prins 1996) constituent des défenses puissantes face aux prédateurs tels que les loups, les lions (*Panthera leo*), les chiens sauvages africains (*Lycan pictus*) et les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) sont constamment exposés à des risques considérables de blessures graves ou de mort lorsqu'ils attaquent des proies de grands mammifères (Mech 1970, Kruuk 1972, Schaller 1972, Creel et Creel 2002, Smith et al. 2003). Chez les prédateurs présentant une hiérarchie sociale rigide, les blessures peuvent avoir de graves conséquences sur le statut social d'un individu. Ainsi, la **vulnérabilité** individuelle des proies, évaluée en termes de capacité à repousser une attaque, peut prendre beaucoup plus d'importance que dans les systèmes prédateur-proie de petits taxons couramment étudiés. Ceci est évident dans le comportement de « test de troupeau » et la sélection des proies de nombreux carnivores sociaux, où les animaux jeunes, sénescents, blessés ou malades sont couramment sélectionnés et attaqués. Un tel comportement peut affecter de manière significative les interactions et la dynamique prédateur-proie.

De nombreux systèmes loup-ongulés contiennent également plusieurs espèces d'ongulés et la diversité de ces systèmes multi-proies est frappante. Par exemple, en Amérique du Nord, il existe des systèmes loup-ongulés **multiples** dans la région des Grands Lacs, composés de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et d'élans (*Alces alces*), tandis que dans le nord des Rocheuses, on trouve des systèmes cerf-mulet (*Odocoileus hemionus*) – cerf wapiti (*Cervus elaphus*), cerf de Virginie – cerf wapiti et caribou (*Rangifer tarandus*). Dans le parc national de Yellowstone, l'élan et le bison (*Bison bison*) sont les principaux ongulés et, à des latitudes plus septentrionales, les proies sont généralement des caribous et des élans. La composition du régime alimentaire des loups dans un tel éventail de **systèmes à deux proies** peut être influencée par une variété de facteurs, notamment les différences d'abondance des ongulés, de taille corporelle, de comportements et de défenses anti-prédateurs et de vulnérabilité, ainsi que la variabilité de la préférence des loups pour les deux types de proies. Ceci, à son tour, influencera la **réponse fonctionnelle** des loups pour chaque type de proie, la réponse numérique des loups à l'abondance combinée des deux proies, et les impacts de la prédation des loups sur les populations de proies.

Bien que la préférence pour une espèce de proie par les loups ait été notée dans de nombreux systèmes loups-ongulés, le changement de proie a été reconnu comme un processus écologique plausible (Gasaway et al. 1983, Bergerud et Elliot 1986, Dale et al. 1995, Hayes et Gunson 1995,

Forbes et Theberge 1996, Hebblewhite 2000). Boyce (1995) a conclu que « la justification de l'utilisation d'une réponse fonctionnelle logistique est basée sur le travail de Garton et al. (1990) et l'observation de L. D. Mech (communication personnelle) » que « le changement de proie se produit dans les populations de loups. . . » De même, Huggard (1993) a indiqué que les changements de **densité** des proies dans le parc national de Banff pouvaient influencer la composition du régime alimentaire des loups, soit par la préférence des prédateurs, soit par un comportement de changement de proie, tandis que Messier (1995) a suggéré que le changement de proie par les loups pouvait entraîner une réponse fonctionnelle de type III en fonction de la **rentabilité** et de la **vulnérabilité** de chaque espèce de proie. Futher, Smith et al. (2004) ont attribué la stabilité des populations de wapitis du Grand Yellowstone après le rétablissement des loups au comportement de changement de proie des loups. Bien que la possibilité d'un changement de proie dans les systèmes loups-ongulés ait été reconnue, elle a fait l'objet de peu de développements rigoureux, tant sur le plan théorique qu'empirique.

Les connaissances sur les processus de sélection des proies ne proviendront probablement pas d'expériences contrôlées, mais de la lente accumulation d'études où les chercheurs peuvent maintenir la collecte de données sur une période suffisamment longue pour saisir ces dynamiques dans des systèmes individuels. Étant donné que les systèmes à proies multiples peuvent avoir des dynamiques radicalement différentes de celles des systèmes à proie unique, et que les proies des grands mammifères ont des caractéristiques sensiblement différentes de celles des taxons plus petits, nous suggérons qu'un aperçu écologique considérable pourrait être obtenu en élargissant la perspective des études de terrain sur les loups-ongulés pour se concentrer explicitement sur la dynamique des proies multiples. La construction de modèles de réponse fonctionnelle pour les systèmes de proies loup-ongulés constituerait une première étape vers cet objectif et fournirait des indications sur les éléments clés du système pour une collecte de données ciblée. Par conséquent, nos objectifs étaient les suivants : (1) développer des modèles de réponse fonctionnelle pour un système de proies à **deux** ongulés qui incorporent explicitement les différences de vulnérabilité et de biomasse des proies, la préférence des prédateurs et la possibilité de changement de proie en utilisant une extension du coefficient de sélection de Murdoch (1969) ; (2) paramétrer les équations pour un système d'étude de cas loup-wapiti-bison dans le parc national de Yellowstone ; et (3) identifier les besoins en données spécifiques pour les enquêtes sur le changement de proie du loup et démontrer comment ces équations peuvent être appliquées par les chercheurs dans les systèmes loup-deux-proies récemment restaurés pour évaluer empiriquement si le changement se produit.

MODÈLES DE RÉPONSE FONCTIONNELLE LOUP-ONGULÉS

Il y a eu un débat long et productif sur les mérites relatifs et les propriétés des modèles de réponse fonctionnelle dépendants des proies et dépendants des ratios (Arditi et Ginzburg 1989, Matson et Berryman 1992, Abrams 1994, Akcakaya et al. 1995, Abrams et Ginzburg 2000). Les modèles dépendants des proies ont généralement été supposés pour les systèmes de loups-ongulés (Messier 1994, Varley et Boyce 2006), cependant, jusqu'à récemment, peu de preuves empiriques des systèmes de loups-ongulés étaient disponibles pour examiner les modèles **alternatifs** de réponse fonctionnelle. Vucetich et al. (2002) ont évalué une série de modèles de réponse fonctionnelle en utilisant les données des célèbres études sur les loups et les orignaux du parc national d'Isle Royale et ont conclu qu'un modèle de type II dépendant du ratio décrivait le mieux cette excellente série chronologique. Cette analyse a été plus récemment affinée et étendue par Jost et al. (2005) qui ont trouvé un soutien écrasant pour un modèle de type II dépendant du ratio. Nous avons donc choisi

d'adapter le modèle de réponse fonctionnelle RD2 de Jost et al. (2005) pour deux types de proies en suivant la structure proposée par Murdoch et Marks (1973) :

$$g_1 = \frac{\alpha_1 N_1}{P + \alpha_1 N_1 h_1 + \alpha_2 N_2 h_2} \quad (1)$$

$$g_2 = \frac{\alpha_2 N_2}{P + \alpha_1 N_1 h_1 + \alpha_2 N_2 h_2} \quad (2)$$

où les indices 1 et 2 correspondent aux types de proies 1 et 2, respectivement ; g est la réponse fonctionnelle (nombre de proies tuées par prédateur⁻¹d⁻¹) ; N est le nombre de proies disponibles ; P est le nombre de prédateurs ; α est le « taux d'attaque » (c'est-à-dire le taux instantané de découverte d'une proie par un prédateur) en d⁻¹, et h est le « temps de manipulation » (d prédateur [proie tuée]⁻¹) pris par un prédateur pour chaque proie tuée. Le rapport entre les deux types de proies mangées est donné par :

$$\frac{g_1}{g_2} = \frac{\alpha_1 N_1}{\alpha_2 N_2} = c \frac{N_1}{N_2} \quad (3)$$

où c est une constante de proportionnalité qui mesure le « biais du régime alimentaire du prédateur en faveur d'une espèce de proie » et qui relie le rapport entre les proies consommées et leur abondance relative (Murdoch 1969).

L'orientation du régime alimentaire d'un prédateur peut être assez malléable, ainsi c peut ne pas rester constant mais changer en fonction de la disponibilité relative des deux types de proies et peut-être d'autres facteurs (Elton 1927). Murdoch (1969) décrit ce phénomène de « commutation (*switching*) » lorsque « le nombre d'attaques sur une espèce est disproportionnellement grand lorsque l'espèce est abondante par rapport à l'autre type de proie, et disproportionnellement petit lorsque l'espèce est relativement rare ». La **commutation** a été démontrée expérimentalement chez une grande variété de prédateurs allant des escargots marins aux oiseaux en passant par les poissons, et peut avoir un effet stabilisateur très spectaculaire sur la dynamique des communautés prédateur-proie dans un large éventail de conditions (Murdoch 1969, Murdoch et Marks 1973, Murdoch et al. 1975). Pour capturer cette dynamique potentielle, l'équation 3 peut être modifiée pour permettre un changement dans le régime alimentaire du prédateur avec des changements dans la disponibilité relative des deux types de proies :

$$\frac{g_1}{g_2} = \left(c \frac{N_1}{N_2} \right)^b \quad (4)$$

où b est une mesure de l'étendue du changement de proie ($b > 1$) comme proposé par Greenwood et Elton (1979) et Elliott (2004). Les valeurs de b significatives >1 indiquent un changement de proie, les valeurs plus élevées indiquant une réponse de changement plus prononcée.

Murdoch (1969) a déclaré que c a deux composantes de base : (1) le comportement de la proie qui la rend disponible pour un prédateur, et (2) la préférence du prédateur. Étant donné la variété des

types de proies que l'on trouve dans les systèmes loups-ongulés, nous devons adapter le c de Murdoch afin de fournir la flexibilité nécessaire pour modéliser avec précision (1) la préférence du prédateur, (2) les différences de disponibilité des espèces de proies pour le prédateur, que nous appelons « vulnérabilité », et (3) les différences dans la quantité de nourriture (c'est-à-dire la biomasse) fournie par les différentes espèces de proies. Ainsi, pour capturer les différences inhérentes aux deux espèces de proies, nous décomposons c en trois parties et redéfinissons l'équation 4 comme suit :

$$\frac{g_1}{g_2} = \left[(s \times v \times m) \frac{N_1}{N_2} \right]^b \quad (5)$$

où s est la préférence différentielle pour un prédateur d'attaquer le type de proie 1 par rapport au type 2, v est la vulnérabilité différentielle du type de proie 1 par rapport au type 2, et m est l'alimentation relative du type de proie 1 par rapport au type 2. Notez que l'influence combinée de s , v , et m dicte la divergence de la composition du régime alimentaire du prédateur par rapport à la disponibilité des deux proies (Fig. 1A). Si les prédateurs n'ont aucune préférence entre les deux ($s = 1$), et que les deux proies sont également vulnérables ($v = 1$) et offrent la même biomasse ($m = 1$), alors la composition attendue du régime alimentaire du prédateur reflète simplement la disponibilité des deux proies (Fig. 1A).

Ensuite, nous examinons comment l'effet de la commutation peut être incorporé dans les réponses fonctionnelles dépendant du rapport. En comparant l'équation 3 à l'équation 5, on peut montrer que

$$\alpha_1 = \alpha_2 (s \times v \times m)^b \left(\frac{N_1}{N_2} \right)^{b-1} \quad (6)$$

Nous pouvons également définir l'alimentation relative des proies de type 2 par rapport à celles de type 1 comme le rapport des temps de manipulation,

$$m = \frac{h_1}{h_2} \quad (7)$$

car nous supposons que les différences de temps de manipulation sont directement proportionnelles à la biomasse relative entre les types de proies. En réécrivant l'équation 7 comme

$$h_1 = m h_2 \quad (8)$$

et en substituant les équations 6 et 8 dans les équations 1 et 2, on obtient les formules pour la réponse fonctionnelle de chaque type de proie complètement en termes de taux d'attaque et de temps de manipulation pour le type de proie 2 :

$$g_1 = \frac{\alpha_2 N_1 (s \times v \times m)^b \left(\frac{N_1}{N_2} \right)^{b-1}}{P + \alpha_2 N_1 h_2 (s \times v)^b m^{b+1} \left(\frac{N_1}{N_2} \right)^{b-1} + \alpha_2 N_2 h_2} \quad (9)$$

$$g_2 = \frac{\alpha_2 N_2}{P + \alpha_2 N_1 h_2 (s \times v)^b m^{b+1} \left(\frac{N_1}{N_2}\right)^{b-1} + \alpha_2 N_2 h_2}. \quad (10)$$

Pour simplifier, nous considérons deux scénarios pour les équations 9 et 10 que nous examinons dans le reste de l'article : le cas d'absence de commutation ($b = 1$) et le comportement de commutation extrême ($b = 2$). En l'absence de commutation, les équations 9 et 10 deviennent

$$g_1 = \frac{\alpha_2 (s \times v \times m) N_1}{P + \alpha_2 (s \times v \times m)^2 N_1 h_2 + \alpha_2 N_2 h_2} \quad (11)$$

$$g_2 = \frac{\alpha_2 N_2}{P + \alpha_2 (s \times v \times m)^2 N_1 h_2 + \alpha_2 N_2 h_2}. \quad (12)$$

Pour un comportement de commutation extrême, les équations 9 et 10 sont modifiées pour

$$g_1 = \frac{\alpha_2 (s \times v \times m)^2 N_1^2}{P \times N_2 + \alpha_2 (s \times v)^2 m^3 N_1^2 h_2 + \alpha_2 N_2^2 h_2} \quad (13)$$

$$g_2 = \frac{\alpha_2 N_2^2}{P \times N_2 + \alpha_2 (s \times v)^2 m^3 N_1^2 h_2 + \alpha_2 N_2^2 h_2}. \quad (14)$$

Nous notons que pour les équations 12 et 14 avec $N_2 \gg N_1$:

$$\lim_{N_2/P \rightarrow \infty} g_2 = \frac{1}{h_2} \quad (15)$$

qui prendra de l'importance lorsque nous estimerons les valeurs pour h_2 .

PARAMÉTRER DES MODÈLES POUR UN SYSTÈME LOUP-WAPITI-BISON

Les loups, les wapitis et les bisons de la région Madison-Firehole, au centre du parc national de Yellowstone (YNP), offrent une occasion idéale de faire progresser les modèles prédateurs-proies pour les systèmes de grands mammifères. Les loups ont été réétablis dans la région de Madison-Firehole en 1997, et le nombre de meutes et le nombre total de loups ont augmenté les années suivantes. **Les bisons sont généralement plus abondants que les wapitis dans le système (Bjornlie et Garrott 2001, Ferrari et Garrott 2002), mais les wapitis sont tués par les loups à une fréquence beaucoup plus élevée (Jaffe 2001).** Les résultats de nos recherches sur le terrain indiquent cependant que les loups commencent à tuer un nombre important de bisons en plus des wapitis, les bisons représentant 22 à 44% des proies identifiées tuées au cours des trois dernières années de travail sur le terrain (R. A. Garrott, données non publiées). Boyce (1995) a émis l'hypothèse, avant la restauration du loup, qu'un changement de proie pouvait se produire dans ce système car les bisons étaient parfois en plus grande densité que les wapitis. Nous avons donc appliqué les équations de réponse fonctionnelle développées dans la section précédente à ce système loup-wapiti-bison pour examiner les scénarios de changement de proie et de non-changement et illustrer l'utilité de notre décomposition de c en s , v et m .

Nous désignons le bison comme une proie de type 1 et le cerf wapiti comme une proie de type 2. Notre modèle suppose que le wapiti diffère du bison de trois façons. **Premièrement**, les wapitis

sont plus susceptibles que les bisons d'être attaqués (lorsqu'ils sont rencontrés) par les loups (MacNulty 2002), de sorte que les loups ont une préférence pour les wapitis. Nous supposons que

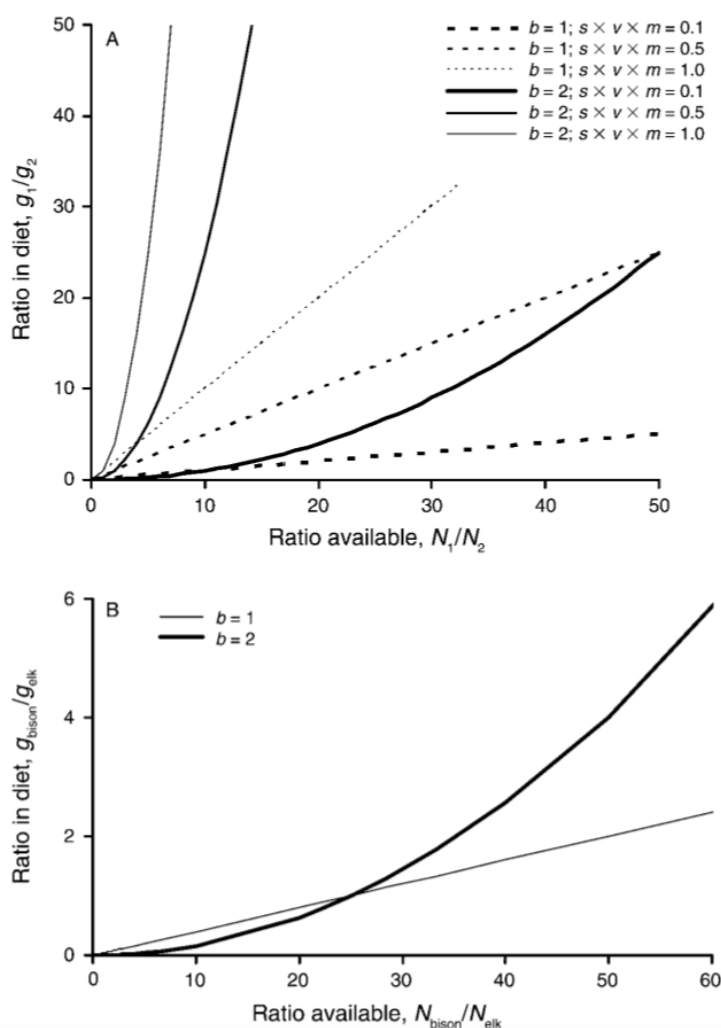


FIG. 1. (A) Graphique heuristique démontrant les effets des paramètres variables s , v et m sur la relation entre le ratio de proies dans le régime alimentaire (g_1/g_2) et le ratio de proies disponibles (N_1/N_2), et (B) le ratio bison/wapiti dans le régime alimentaire des loups par rapport au ratio bison/wapiti disponible. La variable s est la préférence différentielle pour un prédateur d'attaquer une proie de type 1 par rapport à une proie de type 2, v est la vulnérabilité différentielle de la proie de type 1 par rapport à la proie de type 2, et m est l'alimentation relative de la proie de type 1 par rapport à celle de type 2. Les courbes pour les scénarios d'absence de changement de proie ($b = 1$) et de changement de proie ($b = 2$) sont représentées dans les deux graphiques

cela peut être dû à une combinaison de la plus grande probabilité de réussite d'une attaque (vulnérabilité) et parce que le wapiti est moins dangereux pour les loups que le bison. Dans la zone nord du YNP, les bisons étaient deux fois plus susceptibles de charger les loups que les wapitis (MacNulty 2002). Notre estimation initiale de s a été dérivée de MacNulty (2002), qui a rapporté que 14% et 3% des rencontres observées entre des loups et des wapitis et des bisons, respectivement, se sont soldées par une attaque, ce qui fournit une estimation de la préférence des loups pour les wapitis et les bisons par rapport aux wapitis de $s = 0,2$. Cela peut être interprété comme une probabilité pour les bisons d'avoir cinq fois moins de chances que les wapitis d'être attaqués par les loups lorsqu'ils sont rencontrés (c'est-à-dire une forte préférence pour le wapiti). **Deuxièmement**, les wapitis sont plus faciles à tuer (lorsqu'ils sont attaqués) que les bisons. MacNulty (2002) a rapporté un taux de réussite de 20% lorsque des loups ont attaqué des wapitis dans le nord YNP, et un taux de réussite de 2% lorsque des bisons ont été attaqués, ce qui donne une estimation de $v = 0,1$. Nous soupçonnons que les causes de cette vulnérabilité différentielle du

wapiti par rapport au bison sont dues, en partie, à la taille beaucoup plus grande du bison et à sa peau épaisse et résistante qui rend plus difficile l'infliction de blessures graves. Les réactions comportementales des bisons lorsqu'ils sont attaqués contribuent à sa vulnérabilité réduite. Alors que les wapitis dépendent principalement de la fuite pour échapper aux attaques des loups, les bisons ont tendance à rester sur place, et les individus se regroupent en groupes défensifs serrés (Carbyn et Trottier 1987, MacNulty 1987). Trottier 1987, MacNulty 2002). Enfin, le bison est beaucoup plus grand que les wapitis et fournissent environ deux fois plus de nourriture aux loups lorsqu'ils sont tués, en fonction de leur masse corporelle (Murie 1951, Meagher 1973). Par conséquent, nous fixons $m = 2$ wapiti/bison de telle sorte qu'il faut que les loups tuent deux wapitis pour un bison. Nous avons obtenu les estimations du temps de manipulation des wapitis, h_{wapiti} , et du taux d'attaque, α_{wapiti} , en se basant sur les valeurs de la littérature. Nous avons obtenu une estimation de h_{wapiti} en considérant un système loup-wapiti qui a connu une forte proportion élevée de wapitis par rapport aux loups, comme c'est le cas dans le nord du YNP. D'après Smith et al. (2004), nous utilisons un taux de prédation de 0,061 wapitis par loup d⁻¹, ce qui équivaut à $h_{\text{wapiti}} = 16,39$ wapiti-loup d⁻¹ de l'équation 15. En utilisant des modèles dépendant du ratio Jost et al. (2005) ont découvert que le taux d'attaque des loups sur les wapitis variait entre 0,00067 et 0,0127 d⁻¹. Les données d'Eberhardt et al. (2003) soutiennent une réponse fonctionnelle qui augmente rapidement et atteint une asymptote, obtenue à des valeurs plus élevées de α . Par conséquent, nous avons utilisé une estimation initiale de $\alpha_{\text{wapiti}} = 0,0127$ d⁻¹.

Nous avons évalué les cas de non-commutation ($b = 1$) et de commutation ($b = 2$) en utilisant l'équation 5. Sans commutation, le ratio bison/wapiti dans le régime alimentaire des loups est directement proportionnel au ratio disponible dans la population (Fig. 1B). Avec la commutation, le bison devient l'espèce proie préférée pour des valeurs de $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}} > 1/(s \times \nu \times m) = 25$ (Fig. 1B). La Figure 1B illustre les relations linéaires et curvilignes classiques qui existent pour les scénarios de non-changement et de changement, respectivement, présentées à l'origine par Murdoch (1969). Nous illustrons davantage le phénomène de commutation dans la Fig. 2, dans laquelle la proportion de wapiti ou de bison dans le régime alimentaire des loups est représentée en fonction de la proportion de wapiti disponible dans la population de proies. Dans le scénario sans commutation, la courbe pour le wapiti est concave vers le bas tandis que celle pour le bison est concave vers le haut sur toute la gamme de valeurs (Fig. 2A). En cas de changement, cependant, les courbes du wapiti et du bison présentent des points d'inflexion et la forme sigmoïde standard caractéristique du changement de proie (Fig. 2B). Les équations prédisent que la proportion de proies dans le régime alimentaire des loups varie d'un régime dominé par le wapiti lorsque le wapiti est relativement abondant par rapport au bison, à un régime dominé par le bison lorsque le wapiti est relativement rare par rapport au bison (Fig. 2). La dynamique de ce « changement de régime alimentaire » dépend des influences combinées de la vulnérabilité différentielle et des coefficients de préférence avec ν et $s \ll 1$. Il en résulte un changement de régime alimentaire abrupt qui ne se produit pas avant que les wapitis soient très rares par rapport aux bisons (Fig. 2).

Pour les scénarios de commutation et de non-commutation, nous avons également examiné les effets de trois valeurs différentes de $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$ (1, 10, 25) sur les réponses fonctionnelles des loups par rapport aux bisons et aux wapitis (Fig. 3). Pour le wapiti, la réponse fonctionnelle du loup a augmenté plus rapidement et à des niveaux plus élevés lorsque le rapport $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$ diminuait, mais elle était relativement insensible à la variation des scénarios de commutation et de non-commutation (Fig. 3 A, B). Pour le bison, la réponse fonctionnelle du loup a augmenté plus

rapidement et à des valeurs plus élevées lorsque $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$ augmentait, et les effets des cas de non-interruption et d'interruption sur le bison dépendaient de $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$ (Fig. 3C, D). À des valeurs plus élevées de $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$, la commutation avait un effet minimal sur la g_{bison} , mais lorsque $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$ diminuait, la commutation entraînait une diminution de la g_{bison} . À $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}} = 1/4$, la commutation a eu l'effet le plus important sur la g_{bison} , les valeurs n'augmentant pas au-delà de 0,04 bison tué/loup/an (Fig. 3D).

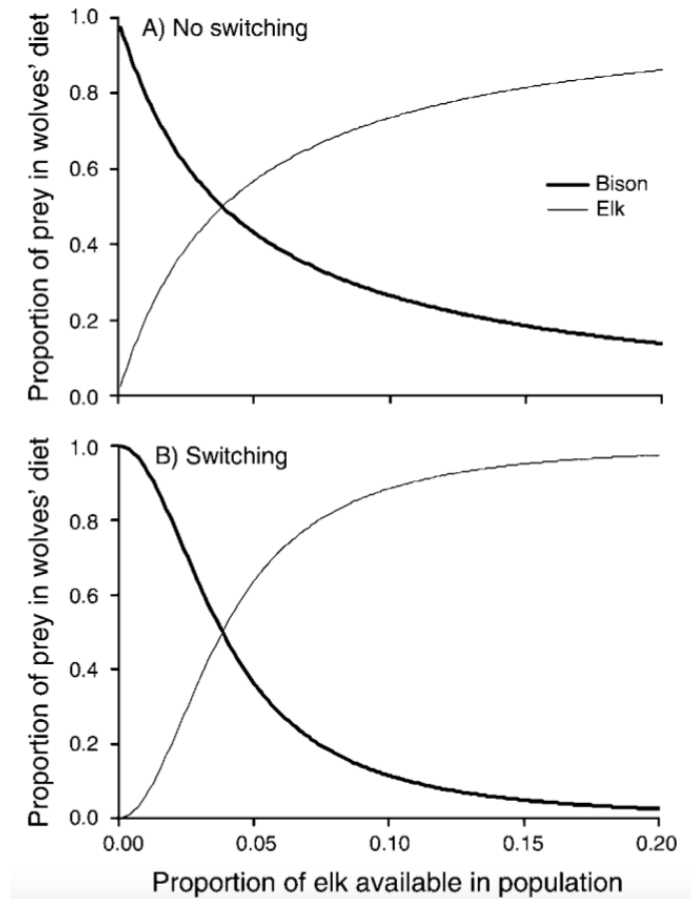


FIG. 2. La proportion de proies (wapiti ou bison) dans l'alimentation des loups en fonction de la proportion de wapiti disponibles dans la population de proies pour les cas (A) d'absence de changement de proie et (B) de changement de proie

DISCUSSION

Nous avons formulé des équations de réponse fonctionnelle liées pour un système de proies loup-deux-ongulés où des changements de régime alimentaire des loups peuvent se produire avec des changements dans l'abondance relative des proies et où la dynamique du changement dépend de l'influence combinée de cette abondance avec la préférence des loups, ainsi que de la vulnérabilité différentielle et de la taille relative des deux types de proies. Nos modèles de réponse fonctionnelle décomposent le coefficient de sélection de Murdoch (1969) en ces termes, offrant la flexibilité nécessaire pour construire et évaluer des modèles de sélection des proies du loup et des taux de prédation pour la grande variété de systèmes de proies loups-ongulés qui capture les différences dans les caractéristiques physiques respectives et les comportements anti-prédateurs des diverses espèces de proies ongulées. Ces traits confondent les évaluations de la sélection des proies et de la réponse fonctionnelle du loup basées simplement sur des mesures de l'abondance des proies et/ou des taux de rencontre (Dale et al. 1995). Avec nos modèles, la différence de vulnérabilité entre le wapiti et le bison, ainsi qu'une forte préférence du loup pour le wapiti entraînent un changement

brusque de régime alimentaire qui ne se produit que lorsque le wapiti est très rare par rapport au bison, alors que l'incorporation du changement initie le changement de régime alimentaire plus progressivement et à des ratios bison-wapiti plus élevés (Fig. 2). La comparaison de la dynamique d'un système wapiti-bison à d'autres combinaisons loup-deux-proies, où les proies diffèrent à nouveau dans leurs valeurs relatives de s , v et m , démontre les changements potentiels de dynamique possibles avec diverses combinaisons d'espèces de proies (Fig. 1) et souligne la nécessité d'incorporer ces variables dans les évaluations du changement de proie dans les systèmes loups-ongulés.

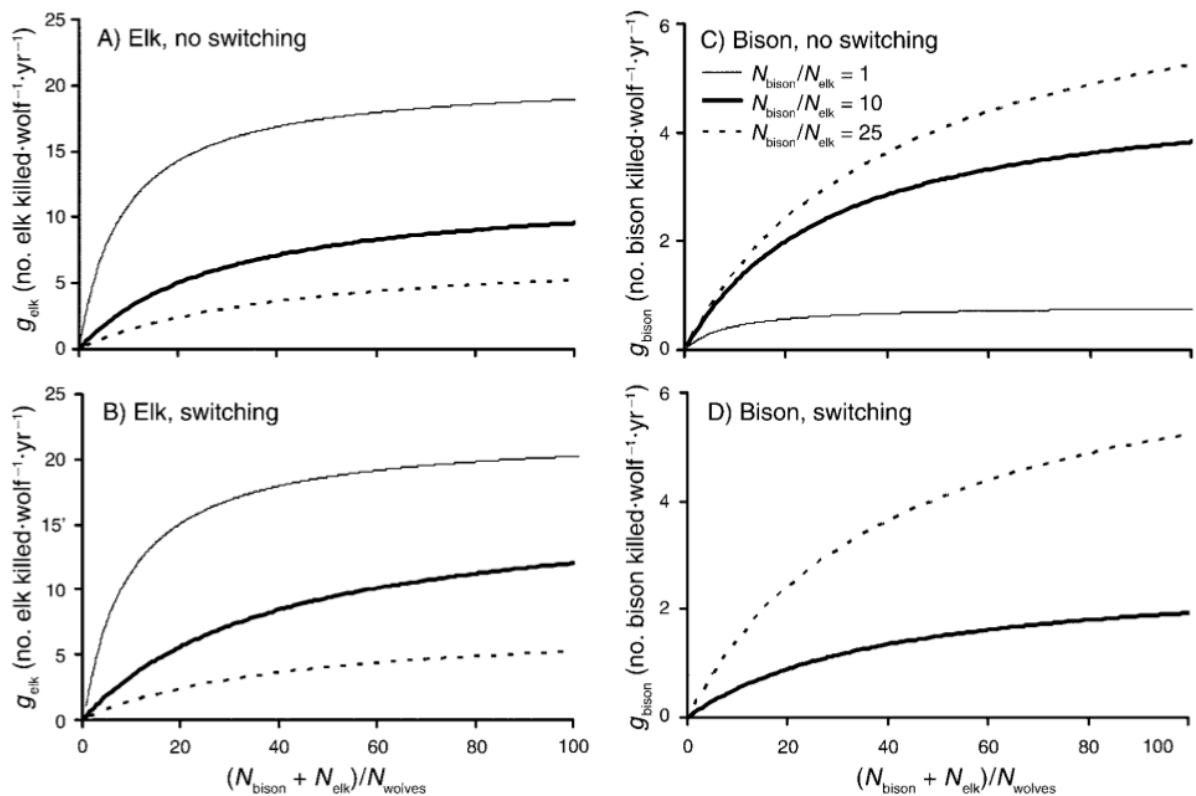


FIG. 3. La réponse fonctionnelle du loup vis-à-vis du wapiti (g_{wapiti}) et du bison (g_{bison}) en fonction du rapport entre l'abondance totale des proies et la taille de la population de loups pour différents rapports entre les tailles de population de bisons et de wapitis ($N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}}$; la clé expliquant les courbes du panneau (C) se rapporte également à tous les autres panneaux). Pour le wapiti, sont représentés les cas (A) d'absence de changement de proie ($b = 1$), et (B) de changement de proie ($b = 2$) ; pour le bison, (C) absence de changement de proie, et (D) changement de proie. Notez que pour (D), la courbe de réponse fonctionnelle pour $N_{\text{bison}}/N_{\text{wapiti}} = 1$ est parallèle à l'axe des x avec des valeurs de $g_{\text{bison}} < 0,04$ bison tué/loup/an. Notez également les différences d'échelle de l'axe des ordonnées entre les plots pour le wapiti et le bison

L'importance de la **vulnérabilité** des proies et de la préférence des prédateurs dans les systèmes loups-ongulés est reconnue depuis longtemps (Mech 1970), mais n'a généralement été abordée qu'à travers des comparaisons qualitatives de la composition du régime alimentaire des loups et des **abondances relatives** des différents types de proies, avec peu d'attention portée à l'estimation formelle de ces quantités de manière rigoureuse. La plupart des systèmes loup-ongulés comprennent de multiples types de proies et les enquêtes de terrain ont régulièrement rapporté des estimations de la composition du régime alimentaire des loups incluant de multiples espèces d'ongulés qui varient souvent de manière saisonnière et/ou annuelle (Carbyn 1983, Weaver 1994, Jedrzejewski et al. 2002, Smith et al. 2004), mais les mécanismes à l'origine de ces changements de régime alimentaire ont reçu peu d'attention. De nombreuses études rapportent également que les loups consomment plus de proies alternatives lorsque celles-ci deviennent plus abondantes ou que

les proies primaires déclinent, ces changements dans la composition du régime alimentaire étant souvent décrits et/ou interprétés en termes de changement de proie (Gasaway et al. 1983, Potvin et al. 1988, Mech et al. 1995, Forbes et Theberge 1996, Ballard et al. 1997, Kunkel et al. 2004). Cependant, comme le démontrent nos modèles, un changement dans la composition du régime alimentaire d'un prédateur lorsque l'espèce de proie alternative devient la proie prédominante peut se produire sans véritable changement de proie (voir Fig. 2A) tel que défini par Murdoch (1969). Ce changement de régime alimentaire, qui n'est pas un changement au sens écologique du terme, est simplement le résultat d'un changement de l'abondance relative des proies (c'est-à-dire qu'il existe toujours une relation linéaire entre la composition du régime alimentaire et l'abondance relative des proies). **Ce n'est pas anodin, car un changement dans la composition du régime alimentaire ne permet pas de distinguer les courbes de réponse fonctionnelle de type II et de type III et, par conséquent, ces données ne permettent guère de savoir si l'effet des loups sur le système de proies est stabilisant ou déstabilisant.**

L'évaluation empirique du changement de proie dans les systèmes loups-ongulés est entravée par l'échelle à laquelle les enquêtes sont menées et les contraintes logistiques et financières inhérentes qui en découlent. Le large éventail de facteurs environnementaux et biologiques complexes influençant toute étude de terrain, dont beaucoup sont spécifiques au site, rend les investigations encore plus confuses. Ainsi, bien que l'évaluation du changement de proie chez les loups soit loin d'être simple, notre modèle fournit une technique relativement directe pour deux systèmes de proies. Les données requises pour cette approche sont l'abondance des proies sur une large gamme de niveaux pour les deux espèces (pour estimer N_1/N_2) et des informations concomitantes sur la composition du régime alimentaire des loups (pour estimer g_1/g_2). Ces données peuvent ensuite être ajustées à l'équation 4 à l'aide de techniques de régression non linéaire (Neter et al. 1996) afin d'estimer les valeurs de c et b , et de déterminer si la relation résultante est linéaire (c'est-à-dire qu'il n'y a pas eu de commutation) ou curviligne avec b significativement >1 (c'est-à-dire qu'il y a eu commutation), comme le montre la Figure 1. Les chercheurs peuvent faire des estimations éclairées de s , v et m sur la base des caractéristiques de l'espèce de proie et/ou de la valeur résultante de c de la régression car $c = (s \times v \times m)$. **Des variables supplémentaires influençant potentiellement la prédation par les loups, telles que la profondeur de la neige (Fuller 1991) et la taille de la meute (Thurber et Peterson 1993) peuvent par la suite être incluses comme covariables de régression pour tenir compte de ces sources de variation supplémentaires.** Cela peut permettre d'étudier si l'étendue de la commutation (b) et le coefficient de sélection (c) sont modifiés dans des conditions d'hivers doux ou rigoureux et de nombre de loups. Pratiquement toutes les études sur les loups et les ongulés collectent des données sur la composition du régime alimentaire des loups et, bien qu'un large éventail de données sur l'abondance des proies soit nécessaire pour distinguer ces relations, la plupart des systèmes d'ongulés sont caractérisés par des perturbations de population potentiellement dramatiques causées par la maladie, le temps, la famine, la récolte humaine et la prédation (Young 1994), de sorte que l'on peut s'attendre à des fluctuations de l'abondance au cours d'études à long terme. En outre, la plupart des régions dans lesquelles les loups sont réintroduits disposent déjà d'ensembles de données de longue date sur l'abondance des ongulés afin de gérer efficacement les troupeaux pour l'exploitation humaine. Ainsi, les enquêteurs auront souvent accès à de vastes ensembles de données à long terme sur l'abondance des proies pour compléter les données sur la composition du régime alimentaire des loups.

Le fait de supposer **à tort** que les prédateurs ont la capacité ou la volonté de changer de proie peut également avoir des répercussions importantes sur la conservation. Un bon exemple en est le lac Mono, en Californie, où des chercheurs ont supposé que les oiseaux de rivage se tourneraient vers des types de proies invertébrées si les besoins en eau des municipalités faisaient baisser le niveau du lac et réduisaient l'abondance de leurs proies préférées (Patten et al. 1987). Cependant, des recherches ultérieures ont démontré que certaines espèces d'oiseaux de rivage étaient incapables de subsister grâce aux proies secondaires (Rubega et Inouye 1994). Bien qu'il s'agisse d'un exemple extrême, il souligne la nécessité d'évaluer les hypothèses de réponse fonctionnelle dans les systèmes loup-ongulés également. Les modèles prédisant la dynamique de recolonisation par les loups ont supposé une réponse fonctionnelle de type III (Boyce 1993), une abondance stable et élevée des proies (Haight et al. 1998), et aucune distinction entre les espèces de proies à l'exception de la biomasse (Mladenoff et Sickley 1998, Eberhardt et al. 2003). En outre, les densités « écologiquement efficaces » de loups sont censées dépendre en partie de la présence d'espèces de proies **alternatives** (Soulé et al. 2003). On ne sait pas si ces hypothèses sont appropriées. Dale et al. (1995) ont analysé les données compilées par Fuller (1989) à partir de 17 systèmes à proies multiples et ont constaté que le traitement des indices de biomasse des proies préférées et alternatives en tant que variables distinctes constituait une amélioration significative par rapport à l'indice de biomasse totale des ongulés seul pour expliquer la variation de la densité des loups. De même, dans une synthèse des recherches sur la dynamique des populations de loups, Fuller et al. (2003) ont identifié les effets des types de proies et des proies multiples comme des lacunes importantes dans les connaissances. Les expériences menées sur des taxons plus petits indiquent que les prédateurs associés à la commutation comprennent ceux qui chassent activement à vue, se repèrent dans les lieux où vit chaque espèce de proie et présentent des taux de rejet variables basés sur une certaine forme de test ou d'évaluation des proies individuelles (Murdoch et Marks 1973, Elliott 2004) - des attributs qui décrivent certainement les loups (Mech 1970, MacNulty 2002). Murdoch et Marks (1973), cependant, suggèrent également que le changement ne se produira pas lorsque la préférence pour un type de proie est forte, et cela peut également être un scénario probable dans les systèmes où les deux types de proies diffèrent considérablement dans leur susceptibilité à être tuées par les loups. De plus, il a été avancé que des proies **alternatives** peuvent maintenir la pression de prédation sur une espèce de proie plutôt que de la diminuer (Matter et Mannan 2005), une situation que l'on pense être en train de se produire dans certains systèmes loup-ongulés (Bergerud et Elliot 1986, Seip 1992, Wittmer et al. 2005).

Obtenir des données empiriques non ambiguës sur la vulnérabilité des proies, la préférence des prédateurs et le changement de proie à partir d'études de terrain est une tâche difficile (Murdoch et al. 1984, Elliott 2004) et peut être encore plus difficile dans les systèmes de grands mammifères. Cependant, étant donné le potentiel de ces phénomènes à influencer de façon dramatique la dynamique prédateur-proie, comme cela est soutenu par des preuves expérimentales solides provenant de systèmes de taxons plus petits, nous suggérons que c'est une ligne de recherche importante qui devrait être poursuivie par les écologistes travaillant dans les systèmes loup-ongulés. Bien que les comparaisons entre plusieurs études à court terme sur les loups et les ongulés soient susceptibles de fournir des informations, comme l'ont démontré Joly et Patterson (2003), les efforts de restauration des loups peuvent fournir les meilleures opportunités pour faire progresser nos connaissances. L'obtention de données adéquates sur ces phénomènes nécessitera la collecte de données sur la composition du régime alimentaire des loups sur une large gamme d'abondances des espèces proies des ongulés, à l'instar des manipulations expérimentales qui ont été menées avec les systèmes d'invertébrés. À l'exception de perturbations majeures fortuites dues aux conditions

météorologiques ou aux maladies (par exemple, à Isle Royale), il est peu probable qu'une large gamme d'abondances de proies soit expérimentée dans des systèmes loup-ongulés bien établis, à moins que des programmes de recherche à long terme ne soient soutenus. Si l'on part du principe que la prédation peut exercer une forte influence descendante sur les populations d'ongulés, les changements majeurs dans les populations d'ongulés attendus avec la restauration des loups dans les écosystèmes peuvent fournir des expériences naturelles avec un potentiel significatif pour acquérir des connaissances écologiques importantes sur la dynamique prédateur-proie dans les systèmes de grands mammifères.