

# La vie sociale atténue les coûts d'une maladie chronique chez un carnivore coopératif

## ECOLOGY LETTERS

Ecology Letters, (2015) 18: 660–667

doi: 10.1111/ele.12444

LETTER

### Social living mitigates the costs of a chronic illness in a cooperative carnivore

E. S. Almborg,<sup>1\*</sup> P. C. Cross,<sup>2</sup>  
A. P. Dobson,<sup>3,4</sup> D. W. Smith,<sup>5</sup>  
M. C. Metz,<sup>5,6</sup> D. R. Stahler<sup>5</sup> and  
P. J. Hudson<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology, Huck Institutes of the Life Sciences, Pennsylvania State University, University Park, PA, USA

<sup>2</sup>US Geological Survey, Northern Rocky Mountain Science Center, Bozeman, MT, USA

<sup>3</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ, USA

<sup>4</sup>Santa Fe Institute, Santa Fe, NM, USA

<sup>5</sup>Yellowstone Wolf Project, Yellowstone National Park, WY, USA

<sup>6</sup>College of Forestry and Conservation, University of Montana, Missoula, MT, USA

\*Correspondence: E-mail: esa5046@psu.edu

### Résumé

On suppose que le risque d'infection augmente avec la taille du groupe social et qu'il constitue donc un **coût** de la vie en groupe. Nous évaluons le risque et les **coûts** d'infection en fonction de la taille du groupe en utilisant les données d'une épidémie de gale sarcoptique (*Sarcoptes scabiei*) chez les loups gris (*Canis lupus*). Nous démontrons que la taille du groupe ne prédit pas le risque d'infection et que les coûts individuels de l'infection, en termes de survie réduite, peuvent être entièrement compensés par un nombre suffisant de compagnons de meute. Les individus infectés connaissent des risques de mortalité accrus avec l'augmentation de la proportion de compagnons de meute infectés, mais les individus sains ne sont pas affectés. Le soutien social de la chasse en groupe et la défense du territoire sont deux mécanismes possibles de médiation des coûts d'infection. Il s'agit probablement d'un phénomène commun à d'autres espèces sociales et aux infections chroniques, mais difficile à détecter dans des systèmes où le statut infectieux ne peut pas être mesuré de manière continue dans le temps.

### INTRODUCTION

La socialité est considérée comme un facteur de risque pour les infections directement transmises (Freeland 1976 ; Altizer et al. 2003 ; Møller et al. 1993). On pense que ce risque accru d'infection se traduit par un coût de la vie en groupe : on suppose que des taux de contact élevés au sein du groupe conduisent à davantage de transmissions, qui sont supposées entraîner davantage de morbidité et de mortalité induites par la maladie.

Si la vie en groupe est associée à une augmentation du risque d'infection, les espèces sociales devraient être sélectionnées pour des adaptations comportementales ou immunologiques qui atténuent ce risque accru (Freeland 1976 ; Loehle 1995 ; Altizer et al. 2003). Les adaptations qui servent à réduire la transmission des maladies peuvent se produire au niveau individuel, comme un investissement immunitaire accru (Altizer et al. 2003 ; Nunn et al. 2003), ou s'exprimer au niveau du groupe, notamment la territorialité (Loehle 1995), la sous-structuration sociale (Stroeymeyt et al. 2014) ou d'autres comportements antiparasitaires spécifiques qui profitent au groupe, appelés « **immunité sociale** » (Cremer et al. 2007 ; Cotter & Kilner 2010). Les espèces sociales peuvent

également atténuer les conséquences d'un risque d'infection accru en réduisant les coûts d'infection. Dans certains cas, cela peut prendre la forme de comportements antiparasitaires qui réduisent la charge pathogène, comme l'allogamie ou l'application d'antimicrobiens par les membres du groupe, comme on l'observe chez les fourmis coupeuses de feuilles (Hughes et al. 2002). Mais, nous postulons que la socialité s'accompagne d'avantages supplémentaires tels que les soins coopératifs, la recherche de nourriture et la défense du territoire qui peuvent également compenser les coûts individuels associés à une infection. Cela devrait être particulièrement vrai pour les infections chroniques ou modérément pathogènes où les coûts de l'infection sont réalisés sur une longue période, et pour les infections hétérogènes qui laissent une certaine proportion de membres du groupe en bonne santé et fonctionnels.

L'atténuation des coûts individuels de l'infection peut être un avantage sous-estimé de la vie en groupe. Renwick et al. (2007) ont suggéré que les impacts individuels d'une infection chronique par la tuberculose bovine pourraient être moins prononcés pour les lions sociaux que pour les léopards solitaires dans le parc national Kruger. Plusieurs exemples intrigants proviennent d'études d'infections humaines qui ont examiné les impacts des soins critiques sur les résultats de survie. Les épidémies humaines à grande échelle peuvent être si dévastatrices, en partie parce qu'un grand nombre d'individus malades met à rude épreuve les infrastructures de santé publique et peut réduire l'accès des individus à des soins suffisants (Sinuff et al. 2004 ; Rubinson & O'Toole 2005). En revanche, le niveau de soins par individu infecté peut être relativement élevé en dehors des périodes d'épidémie. Les « soins » ne se limitent pas aux soins médicaux ; ils peuvent également inclure l'accès aux ressources nutritionnelles, les avantages psychologiques liés au soutien des congénères et la protection contre les prédateurs ou d'autres individus lors de conflits territoriaux, autant d'éléments qui peuvent avoir un impact sur la survie des individus.

Ici, nous explorons la dynamique d'une infection chronique pendant 7 ans après son invasion initiale dans une population sensible. Nous nous demandons si la taille du groupe social covarie positivement avec le risque d'infection pour les groupes et les individus, comme le prédit généralement la théorie, et si la taille du groupe peut compenser les coûts de survie individuelle d'une infection ? Inversement, les individus infectés constituent-ils un fardeau pour les membres de leur groupe en termes de survie ? Nous abordons ces questions en utilisant les données d'une épidémie de gale sarcoptique, causée par l'acarien *Sarcoptes scabiei*, dans une population bien étudiée de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone, WY, USA. Compte tenu de l'extrême territorialité des loups, nous prédisons que le risque d'infection des meutes, et par extension des individus, est peu susceptible de présenter une association positive forte avec la taille du groupe dans notre population. De plus, nous prédisons que, puisque les loups sont coopératifs dans leur recherche de nourriture et la défense de leur territoire, les avantages de la vie en groupe devraient compenser les coûts des infections individuelles, en particulier pour les organismes chroniques ou modérément pathogènes tels que *S. scabiei*. Plus précisément, nous prédisons que les individus infectés devraient bénéficier de manière disproportionnée de l'augmentation de la taille des groupes. Bien que l'idéal serait d'évaluer les mécanismes potentiels à l'origine de tout effet de la taille du groupe sur les coûts de l'infection, nous manquons actuellement de données suffisantes sur l'acquisition de nourriture et la défense du territoire, dans le contexte des infections par la gale, pour le faire.

*S. scabiei* est principalement une infection à transmission directe ; lorsqu'il colonise un nouvel hôte, il s'enfonce dans les couches externes de la peau de son hôte (épiderme) où il se nourrit et se

reproduit, déclenchant une réaction allergique et inflammatoire qui provoque une grave irritation chez l'hôte (Pence & Ueckermann 2002). Cette réaction incite l'hôte à se gratter et à mordre, ce qui entraîne un épaissement de la peau, une perte de poils et une susceptibilité accrue aux infections cutanées secondaires. Les infections sont chroniques, dans certains cas elles durent plusieurs mois, voire plusieurs années, bien que la guérison et l'immunité acquise à court terme aient été documentées (Arlian et al. 1996 ; Pence & Ueckermann 2002 ; Jimenez et al. 2010). Pour des raisons inconnues, la **sensibilité** et la **gravité** de l'infection sont très variables entre les individus, même au sein d'un même groupe social (Almberg et al. 2012). La gale est quelque peu unique en ce sens que nous sommes en mesure de suivre visuellement le statut infectieux d'un individu en surveillant l'apparence et la taille des lésions glabres induites par la gale. Cela nous a permis d'évaluer le statut infectieux de tous les loups porteurs de colliers émetteurs au sein de la population et d'estimer la prévalence de la gale au sein des meutes sur une base mensuelle depuis que l'**acarien** a envahi la population de loups de Yellowstone en 2007.

À notre connaissance, il s'agit de la seule étude à ce jour qui démontre les avantages de la vie en groupe social pour atténuer les coûts individuels de l'infection chez un grand mammifère sauvage. La plupart des discussions sur la taille optimale des groupes de carnivores sociaux se sont concentrées sur la chasse et la consommation de nourriture (Packer et al. 1990 ; Vucetich et al. 2004 ; MacNulty et al. 2012), la territorialité (Mosser & Packer 2009), et le succès reproductif (Stahler et al. 2013). Ici, nous montrons les avantages des groupes plus grands pour atténuer certains des impacts des maladies chroniques ; nous quantifions ensuite les coûts relatifs des individus infectés sur la survie de leurs compagnons de groupe.

## MATÉRIAUX ET MÉTHODES

### Zone d'étude

Le parc national de Yellowstone s'étend sur 8991 km<sup>2</sup> de terres protégées au nord-ouest du Wyoming et dans les régions adjacentes du Montana et de l'Idaho, dans l'ouest des États-Unis (448330 N, 1108300 W). Le parc national de Yellowstone est entouré par le Grand écosystème de Yellowstone, une zone de 60 000 km<sup>2</sup> qui comprend les parcs nationaux de Yellowstone et de Grand Téton, des forêts nationales, des refuges pour la faune sauvage et une mosaïque de terres domaniales et privées. Le Yellowstone est montagneux (altitude : 1500-3500 m), et contient une couverture terrestre variée, comprenant une végétation riveraine, des arbustes, des prairies, des prairies alpines et des forêts mixtes de conifères. La région septentrionale du parc, d'une superficie de 1 000 km<sup>2</sup>, appelée « Northern Range », se caractérise par des altitudes plus faibles, un habitat d'hivernage privilégié pour les ongulés et des densités de loups traditionnellement plus élevées que dans le reste du parc.

### Suivi de la population et statut de la maladie

Depuis la réintroduction du loup gris dans le parc national de Yellowstone en 1995-1996 (Smith & Bangs 2009), le National Park Service a capturé et posé un collier émetteur sur une moyenne annuelle de 25 loups (fourchette : 14-39) couvrant toutes les meutes connues du parc (moyenne des meutes échantillonnées par an = 8 ; fourchette = 6-12). Les efforts de pose de colliers, qui ont lieu entre novembre et mars, ciblent généralement les reproducteurs et les jeunes de l'année, en mettant l'accent sur le maintien du contact avec chaque meute. Au moment de la pose du collier, les chercheurs enregistrent le sexe, la couleur du pelage (noir ou gris), le poids et la condition physique, estiment l'âge en se basant sur l'usure des dents (Gipson et al. 2000), collectent des

échantillons de sang pour des analyses génétiques et sérologiques et examinent le corps à la recherche d'ectoparasites, y compris les signes cliniques d'une infection par *S. scabiei*. L'équipe du projet radio-piste ensuite les individus sur une base quotidienne à mensuelle dans le but d'obtenir des observations visuelles de meutes entières. Lors de chaque observation aérienne ou terrestre, les chercheurs enregistrent l'emplacement, la taille de la meute, les membres, le comportement et, depuis le premier enregistrement en janvier 2007, le statut d'infection et la gravité de la gale pour chaque individu de chaque meute (Almberg et al. 2012). Un individu a été enregistré comme positif pour l'infection par *S. scabiei* sur la base de la présence de lésions visibles et glabres et du comportement de grattage. La date de la première observation d'un individu positif au sein d'un groupe est devenue la date de la première infection pour ce groupe. La gravité de l'infection a été évaluée de manière catégorique sur la base du pourcentage du corps d'un individu qui était affecté par des lésions glabres : 1-5%, 6-50% et > 50% ont été classés respectivement en gale de classe 1, 2 et 3, selon Pence et al. (1983). En classant les infections par catégorie, en effectuant des formations annuelles du personnel et en essayant de répéter les observations des loups individuels dans un délai d'un mois, nous avons cherché à minimiser la variabilité inter-observateur dans la classification du statut de la gale. Nous avons essayé d'enregistrer le statut d'infection de tous les individus munis de colliers émetteurs sur une base mensuelle. Les données manquantes et l'interpolation des données sont décrites ci-dessous, le cas échéant.

### Risque d'infection parmi les meutes et les individus

Nous avons évalué l'effet de la taille du groupe sur le risque d'infection d'une meute à l'aide d'un modèle à risques proportionnels de Cox [package *coxme* (Therneau 2012) dans le programme R (R Core Team 2012)] spécifié avec un risque de base basé sur l'étude en temps continu (Cox 1972 ; Fieberg & DelGiudice 2009). L'ensemble de risque a été défini comme étant toutes les meutes non infectées au sein du parc ; dès qu'une meute était infectée, elle était définitivement retirée de l'ensemble de risque. L'ensemble complet de données comprenait les données du 1<sup>er</sup> janvier 2007 au 1<sup>er</sup> avril 2014, et 19 événements d'infection de meute parmi 27 meutes à risque.

Nous avons évalué l'effet de la taille du groupe sur le risque d'infection d'un individu à l'aide d'un modèle de risques proportionnels de Cox avec un effet de paquet aléatoire spécifié avec un risque de base basé sur l'étude en temps continu. Outre la taille du groupe, nous avons évalué l'effet de plusieurs autres covariables au niveau du groupe et de l'individu sur le risque d'infection d'un individu. Ces covariables au niveau de la meute comprenaient le nombre de compagnons infectés et la prévalence de la gale au sein de la meute (ces deux éléments n'ont jamais été inclus dans le même modèle), qui reflètent respectivement la transmission en fonction de la densité et de la fréquence (Begon et al. 2002) (Figure S1, pour les graphiques de la taille de la meute, du nombre de loups infectés et de la **prévalence** de la gale). Les covariables individuelles comprenaient l'âge, le sexe, la couleur du pelage (noir/gris), le fait que l'individu se soit rétabli d'une précédente infection par la gale, et la sévérité de la dernière infection d'un individu ou de toute infection précédente (classe 0, 1 ou 2/3). La couleur du pelage a été considérée comme un facteur de risque d'infection car l'allèle dominant qui code pour la couleur noire du pelage est le résultat d'une délétion de 3 paires de bases au locus *K* (CBD103), un gène impliqué dans la fonction immunitaire (Candille et al. 2007). **On pense que les loups noirs porteurs de cet allèle présentent une production régulée de cette bêta-défensine, ce qui peut réduire la sensibilité à certaines infections.**

Dans l'analyse du risque d'infection d'un individu, nous avons défini l'ensemble à risque comme étant tous les individus non infectés porteurs de colliers radio au sein des meutes infectées après la

première infection détectée au sein de la meute (les individus au sein des meutes non infectées n'ont pas été considérés comme faisant partie de l'ensemble à risque, car nous avons supposé que ces meutes n'avaient jamais été exposées). Les individus qui se sont rétablis de l'infection et sont restés négatifs pendant  $\geq 90$  jours ont été réintégrés dans l'ensemble à risque ; le but de cette définition du rétablissement était d'éliminer les cas mal classés ou ceux qui étaient très probablement attribuables à une recrudescence plutôt qu'à une élimination et une réinfection réelle. Un événement d'infection se produit lorsqu'un individu passe d'un statut non infecté à la classe 1 (ou 2 s'il n'a pas été détecté pour la première fois dans la classe 1). L'ensemble complet de données comprenait les données du 1<sup>er</sup> février 2007 au 1<sup>er</sup> avril 2014 et 78 événements d'infection ou de réinfection chez 81 individus à risque (26 individus n'ont jamais été infectés et 18 individus ont été infectés plus d'une fois).

Nous manquions de données sur la taille de la meute et le nombre de compagnons de meute infectés pour 180/1078 (17%) enregistrements mensuels individuels utilisés dans notre analyse de risque proportionnelle de Cox. Nous avons effectué une interpolation de données de base en utilisant la taille de la meute et le nombre de compagnons infectés associés à l'observation la plus récente de la meute au cours des deux mois précédents. Cette approche a permis de réduire les données manquantes à 86/1078 (8%) enregistrements individuels, et comme cela n'a pas changé de manière substantielle les estimations des paramètres ou les modèles les mieux soutenus, nous faisons état de l'ensemble des données originales dans le reste du manuscrit.

## Survie

Nous avons évalué le coût de la gale en termes de survie en effectuant une analyse de survie à l'aide d'un **modèle additif généralisé** spécifié avec une fonction de liaison log-log complémentaire. Cette approche était préférable à un modèle de Cox à risques proportionnels dans ce cas car elle nous a permis d'examiner explicitement le risque de base de la mortalité dans le temps ainsi que d'évaluer les covariables liées au temps telles que la température. Le statut de survie a été évalué sur un pas de temps mensuel. Dans cette analyse, les covariables d'intérêt comprenaient le statut d'un individu vis-à-vis de la gale [infecté (classe 1-3) ou non infecté (Tableau S1)], le nombre de compagnons de meute et leur interaction. Nous avons également évalué la charge de la gale au sein de la meute en analysant l'effet du nombre de compagnons de meute infectés, ainsi que son interaction avec le statut de la gale, sur la survie des individus. Comme le nombre de compagnons de meute infectés était toujours un sous-ensemble du nombre total de compagnons de meute, cela nous a permis d'interpréter l'effet de la prévalence sur les risques de mortalité.

Comme dans les analyses précédentes, nous avons également évalué les covariables individuelles et environnementales censées influencer les probabilités de survie, notamment l'âge, le sexe, la couleur du pelage (noir/gris), la température moyenne sur 3 mois et son interaction avec l'état galeux, ainsi que le rapport entre le nombre de cerfs wapiti Range et le nombre de loups de la Northern Range comme indice d'abondance des ressources dans le parc (Houston 1982). **Nous avons pris en compte l'impact de la température sur la survie car on pense que les individus infectés présentant des lésions glabres doivent faire face aux coûts de survie les plus élevés par temps froid.**

Sur 206 individus munis de colliers émetteurs suivis du 1<sup>er</sup> janvier 2005 au 1<sup>er</sup> avril 2014, il nous manquait des données sur l'état de la gale et/ou la taille de la meute pour 32/101 (32%) mortalités et 1133/4410 (26%) enregistrements d'observations mensuelles. Pour évaluer le biais potentiel associé aux manques dans nos données, nous avons effectué une interpolation de base des données.

Si un individu n'a pas été vu au cours d'un mois donné, nous avons utilisé l'observation la plus récente de la gale au cours du mois précédent ou la taille la plus récente de la meute et le nombre de compagnons infectés au cours des deux mois précédents. Ce processus a permis de réduire les données manquantes dans notre ensemble de données à 18/101 (18%) mortalités et 522/4410 (12%) observations mensuelles. Nous avons effectué l'analyse dans les deux sens, et comme cela n'a pas modifié de manière substantielle les estimations des paramètres ou les modèles supérieurs, nous faisons état de l'ensemble de données original dans le reste du manuscrit.

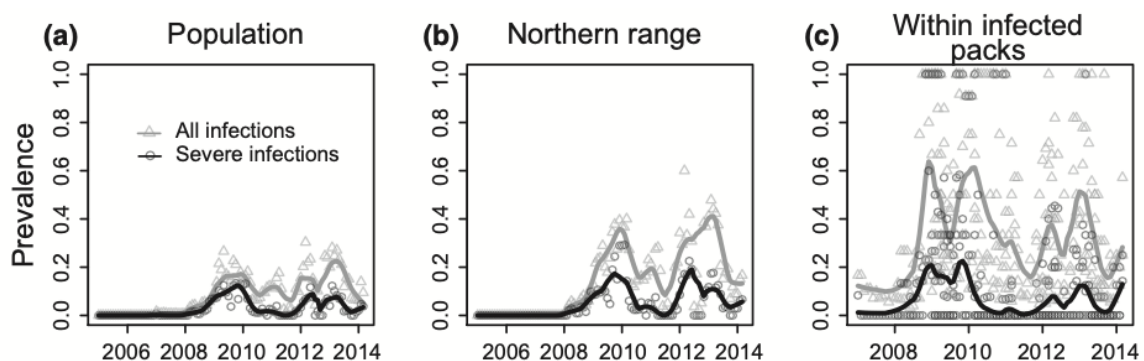
### Sélection des modèles et coefficients des paramètres

Pour les deux analyses, nous avons évalué une liste a priori de modèles comprenant diverses permutations de covariables individuelles, de groupe et environnementales et nous avons évalué l'ajustement du modèle en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC) (Burnham & Anderson 2002) (Tableaux S2 et S3). Les covariables corrélées de la gale au sein de la meute (par exemple, « nombre de compagnons de meute infectés » et « prévalence ») et de l'historique d'exposition (« guéri », « gale précédente » et « gale précédente maximale ») ont été évaluées les unes par rapport aux autres et la covariable la mieux adaptée a été utilisée dans les modèles suivants (Tableau S2). Sauf indication contraire, nous rapportons les coefficients des paramètres des modèles les mieux soutenus (< 2 unités AIC du modèle supérieur).

## RÉSULTATS

### Dynamique de l'épidémie

La gale a envahi les loups de Yellowstone en janvier 2007 et est restée dans la population depuis (Fig. 1). La **prévalence** de la gale s'est installée dans un cycle saisonnier avec des pics durant les mois d'hiver (la date moyenne du pic d'infection au niveau de la population est le 8 novembre, intervalle 3 septembre - 1<sup>er</sup> janvier ; la date moyenne du pic d'infection au sein des meutes infectées est le 8 décembre, intervalle 2 septembre - 2 février) et des creux durant les mois d'été (la date moyenne de l'infection la plus faible au niveau de la population est le 30 mai, intervalle 2 avril - 3 août ; la date moyenne de l'infection la plus faible au sein des meutes infectées est le 10 avril, intervalle 2 février - 3 juin) (Fig. 1a et c respectivement). La prévalence des infections plus sévères ( $\geq 6\%$  du corps couvert de lésions glabres) a présenté une dynamique similaire et représentait en moyenne 30% de toutes les infections.



**Figure 1.** Prévalence de toutes les infections par la gale (classes 1-3 ; gris) et des infections graves par la gale (classes 2-3 ; noir) au sein (a) de la population de loups du parc national de Yellowstone (YNP), (b) de la chaîne nord du YNP, la région où nous observons la majorité des infections, et (c) des meutes activement infectées. Les lignes représentent les ajustements aux données (lowess)

## Risque d'infection

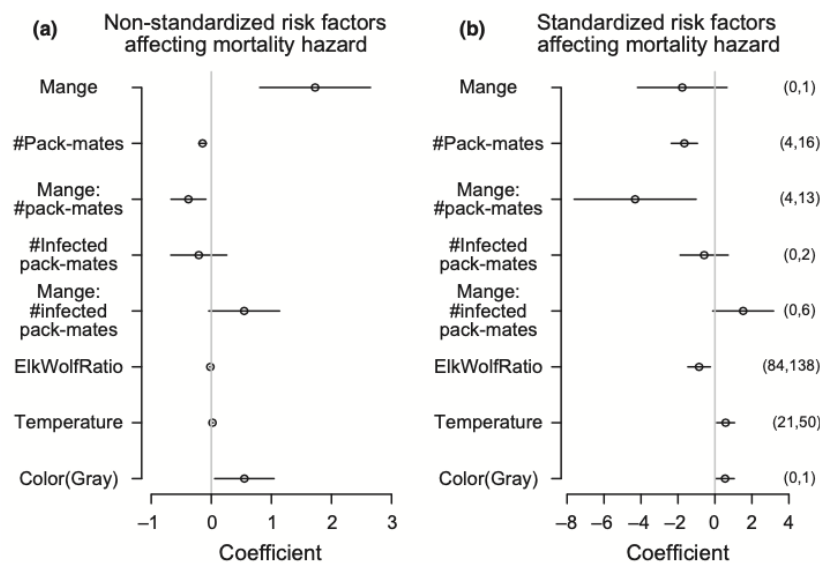
La taille de la meute n'a pas covarié de manière significative avec le risque d'infection d'une meute ( $\exp(\beta_{\text{packsize}}) = 1,02$ , IC 95% : 0,93, 1,11,  $P = 0,67$ ). Sur les 15 modèles (Tableau S2) qui examinaient le risque d'infection individuelle, nous avons trouvé très peu de soutien pour un effet de la taille de la meute (la somme des poids de modèle pour tous les modèles dans lesquels il apparaissait = 0,1), et la taille de la meute n'était pas un prédicteur significatif du risque d'infection dans le modèle le mieux classé dans lequel il apparaissait [ $\exp(\beta_{\text{packsize}}) = 1,00$ , IC à 95% : 0,92, 1,09,  $P = 0,99$ ]. Le modèle présentant le meilleur soutien incluait uniquement la prévalence comme prédicteur du risque d'infection. Le risque d'infection d'un individu augmente de 61% pour chaque augmentation de 10 % de la prévalence dans la meute [ $\exp(\beta_{\text{prev10\%}}) = 1,61$ , IC 95% : 1,43, 1,80,  $P < 0,001$ ]. Nous n'avons pas trouvé de support de modèle ou d'effets significatifs des covariables individuelles, y compris l'âge [ $\exp(\beta_{\text{age}}) = 0,94$ , IC 95% : 0,82, 1,06,  $P = 0,32$ ], le sexe [ $\exp(\beta_{\text{sex}}(\text{male})) = 1,00$ , IC 95% : 0,58, 1,73,  $P = 0,98$ ] ou la couleur du pelage [ $\exp(\beta_{\text{color}}(\text{grey})) = 1,58$ , IC 95% : 0,88, 2,81,  $P = 0,13$ ] sur le risque d'infection. **Le fait d'avoir récupéré d'une infection précédente n'a pas été associé de manière significative à une réduction du risque de réinfection** [ $\exp(\beta_{\text{recovered}}) = 0,77$ , IC 95% : 0,39, 1,53,  $P = 0,46$ ].

## Survie

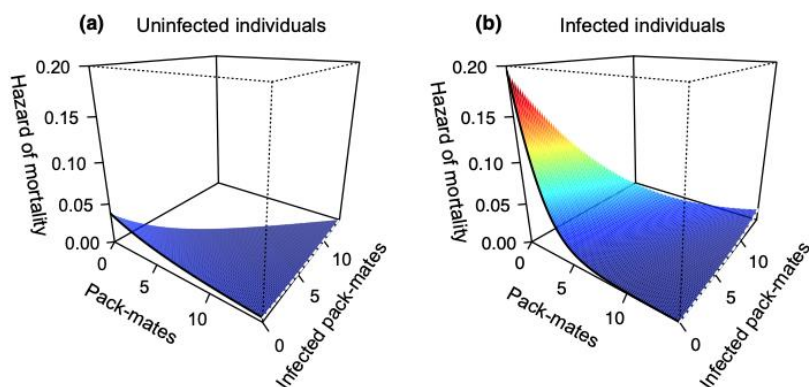
Un individu **solitaire** infecté par la gale présentait un risque de mortalité cinq fois plus élevé qu'un individu **solitaire** sain ( $\beta_{\text{mange}} = 1,73$ , IC 95% : 0,81, 2,65,  $P < 0,001$ ), mais l'effet de la gale diminuait avec l'augmentation de la taille de la meute ( $\beta_{\text{mange}*\text{packmates}} = 0,38$ , IC 95% : 0,67, 0,09,  $P = 0,01$ ) (Fig. 2a et 3). Le risque de mortalité d'un individu non infecté diminue également avec l'augmentation de la taille de la meute, mais dans une moindre mesure ( $\beta_{\text{packmates}} = 0,15$ , IC 95% : 0,21, 0,09,  $P < 0,001$ ) (Fig. 3a). Les individus infectés par la gale ont connu une augmentation marginalement significative de leur risque de mortalité avec l'augmentation de la proportion de compagnons de meute infectés ( $\beta_{\text{mange}*\text{compagnons de meute infectés}} = 0,55$ , IC 95% : 0,04, 1,14,  $P = 0,07$ ), alors que les individus sains ne semblaient pas affectés ( $\beta_{\text{infectés}*\text{compagnons de meute}} = 0,21$ , IC 95% : 0,68, 0,26,  $P = 0,39$ ) (Fig. 3). Les risques de mortalité diminuaient avec l'augmentation du ratio wapiti/loup ( $\beta_{\text{elk/loup}} = 0,02$ , IC 95% : 0,04,  $-5e-4$ ,  $P < 0,01$ ) et augmentaient avec la température moyenne sur trois mois ( $\beta_{\text{temp}} = 0,02$ , IC 95% :  $5e-4$ , 0,04,  $P = 0,02$ ). L'interaction entre la température et l'état de la gale ne figurait pas parmi les meilleurs modèles et n'était pas significative ( $\beta_{\text{temp}*\text{mange}} = 0,01$ , IC 95% : 0,03, 0,05,  $P = 0,64$ ). **Les loups dont le pelage était gris, par opposition au noir, présentaient un risque de mortalité plus élevé** [ $\beta_{\text{color}}(\text{grey}) = 0,55$ , IC 95% : 0,06, 1,04,  $P = 0,03$ ]. L'âge ( $\beta_{\text{age}} = 0,01$ , IC à 95% : 0,10, 0,11,  $P = 0,91$ ) et le sexe [ $\beta_{\text{sex}}(\text{male}) = 0,09$ , IC à 95% : 0,58, 0,39,  $P = 0,71$ ] ne figuraient pas parmi les principaux modèles et n'étaient pas des prédicteurs significatifs du risque de mortalité.

Pour illustrer l'importance relative des variables décrites ci-dessus, nous avons représenté les estimations normalisées des paramètres de notre modèle supérieur dans la Figure 2b. Les prédicteurs continus ont été normalisés en soustrayant la moyenne et en divisant par 2 SD (Gelman & Hill 2006). Les coefficients de toutes les variables normalisées sont interprétés comme les tailles d'effet associées à un déplacement de cette variable de 1 SD en dessous de la moyenne à 1 SD au-dessus de la moyenne alors que toutes les autres variables sont à leur valeur moyenne. Ainsi, dans des conditions moyennes (c'est-à-dire au sein d'une meute de taille moyenne, avec un nombre moyen de compagnons de meute infectés, une température moyenne et un rapport wapiti/loup

moyen), la gale n'a pas d'effet significatif sur la mortalité individuelle (Figure 2b). Cependant, pour des tailles de meute inférieures à la moyenne (i.e. 1 SD en dessous de la moyenne) ou un nombre de compagnons de meute infectés supérieur à la moyenne (i.e. 1 SD au-dessus de la moyenne), les individus infectés par la gale connaissent un risque de mortalité significativement accru (Fig. 2b).



**Figure 2.** (a) Tailles d'effet non normalisées et (b) normalisées des facteurs du modèle le mieux classé associés au risque de mortalité d'un individu. Les coefficients de toutes les variables normalisées sont interprétés comme les tailles d'effet associées à un déplacement de cette variable de 1 écart-type en dessous de la moyenne à 1 écart-type au-dessus de la moyenne (les limites indiquées entre parenthèses à droite), alors que toutes les autres variables sont à leur valeur moyenne. Les coefficients négatifs et positifs suggèrent des réductions et des augmentations, respectivement, des risques de mortalité. Les barres d'erreur représentent des intervalles de confiance à 95 %. Mange est l'effet d'une infection (classe 1/2/3) par rapport à l'absence d'infection ; Mange : #Pack-mates et Mange : #Pack-mates infectés font référence à l'interaction entre les deux variables ; Température fait référence à une moyenne de température sur 3 mois



**Figure 3.** Risques de mortalité mensuels prédits pour (a) les individus non infectés et (b) les individus infectés par la gale, compte tenu du nombre de compagnons de meute totaux et infectés. La rampe de couleurs reflète le risque relatif de mortalité et est comparable entre les parcelles. Les lignes noires pleines, lorsqu'elles sont comparées d'une parcelle à l'autre, mettent en évidence l'interaction entre le statut galeux et la taille de la meute, tandis que les lignes blanches pointillées mettent en évidence l'interaction entre le statut infectieux et le nombre de compagnons de meute infectés

## DISCUSSION

On suppose généralement que le risque d'infection par des agents pathogènes directement transmissibles augmente avec la taille du groupe social, et se traduit donc par un coût de la vie en groupe. En utilisant un ensemble de données à long terme sur la dynamique de la gale sarcoptique



des loups de Yellowstone, nous n'avons pas trouvé de preuves solides d'une association positive entre la taille du groupe et le risque d'infection, mais nous avons constaté que l'augmentation de la taille de la meute pouvait **compenser** les coûts individuels de l'infection par la gale sarcoptique. Nous avons également démontré que pour les individus infectés, l'augmentation de la proportion de compagnons de meute infectés était associée à une augmentation du risque de mortalité, ce qui suggère que les compagnons de meute infectés n'offrent pas les mêmes avantages à un individu infecté que leurs homologues sains. À notre connaissance, notre étude fournit la première preuve chez un mammifère sauvage des avantages de la vie en groupe pour atténuer les impacts d'une maladie chronique et est l'une des premières études non humaines à quantifier les coûts des individus infectés pour leurs compagnons de groupe. Nous pensons que la **réduction des coûts d'infection** est un avantage très répandu de la vie en groupe, en particulier chez les carnivores sociaux, mais qu'il reste sous-estimé en raison des difficultés à mesurer régulièrement le statut infectieux des animaux sauvages.

De nombreuses études ont trouvé des preuves que le risque de parasitisme augmente avec la taille du groupe social. Caillaud et al. (2006) ont constaté que les gorilles sociaux présentaient des risques d'infection par le virus Ebola plus élevés que les mâles solitaires. Ezenwa (2004) a constaté que la taille du groupe était positivement corrélée à la prévalence des parasites chez les bovidés Africains. Plusieurs méta-analyses (Cote & Poulin 1995 ; Rifkin et al. 2012 ; Patterson & Ruckstuhl 2013) ont trouvé un large soutien pour une association positive entre la taille du groupe et le risque parasitaire, bien que les tailles d'effet estimées soient souvent faibles et accompagnées de hauts niveaux d'incertitude (Rifkin et al. 2012). Bien que nous n'ayons pas réussi à trouver une relation statistiquement significative entre la taille du groupe et le risque de gale chez les loups de Yellowstone, l'incertitude de nos estimations suggère que le risque d'infection pour une meute peut augmenter jusqu'à 11%, ou diminuer de 7%, pour chaque compagnon de meute supplémentaire, sur la base des intervalles de confiance de 95%. Ainsi, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que le risque d'infection par la gale augmente légèrement avec la taille du groupe, mais il n'y a pas de preuve évidente de cet effet.

Bien que l'on ait longtemps pensé que le risque d'infection et la taille du groupe social devaient covarier positivement, de nombreuses théories et des preuves de plus en plus nombreuses suggèrent que ce n'est pas toujours le cas (Altizer et al. 2003 ; Cremer et al. 2007 ; Stroeymeyt et al. 2014). Les espèces sociales, en particulier, peuvent être soumises à une forte sélection pour des défenses antiparasitaires individuelles ou collectives qui réduisent le risque d'infection. Les insectes sociaux présentent une série de comportements, notamment la défense du territoire, l'utilisation prophylactique d'antimicrobiens dans le nid, l'allogamie et une sous-structuration sociale complexe qui génèrent une « immunité sociale » et réduisent le risque de transmission malgré des densités locales élevées d'hôtes (Cremer et al. 2007). Bien que les analogies directes avec notre système puissent être limitées, la territorialité chez les loups peut être un exemple de comportement social qui ralentit ou limite la transmission de la maladie entre les groupes, brouillant ainsi la relation mesurable entre la taille du groupe et le risque d'infection. Les taux de contact au sein d'un groupe sont généralement supposés être élevés, uniformes et indépendants de la taille du groupe au sein des meutes de loups, et conformément à cette hypothèse, nous avons constaté que la taille du groupe était un mauvais prédicteur du risque individuel au sein d'une meute infectée. Au contraire, le risque individuel au sein d'une meute infectée était mieux expliqué par la prévalence de la meute, un résultat cohérent avec les prédictions les plus basiques pour une transmission dépendante de la fréquence où la probabilité d'infection est proportionnelle au taux de contact\*prévalence de

l'infection au sein du groupe (Begon et al. 2002). Parmi les meutes plus importantes, nous observons parfois une **sous-structuration** supplémentaire au sein du groupe, qui pourrait théoriquement ralentir la transmission des agents pathogènes dans les grands groupes (Griffin & Nunn 2012), mais pour les infections chroniques, il n'est pas certain que cela réduise finalement la probabilité d'infection à long terme (Cross et al. 2005). Des travaux antérieurs menés dans notre système suggèrent que la densité régionale ou de meute, déterminée par la disponibilité des ressources (Smith & Bangs 2009 ; Smith et al. 2011), peut être un meilleur prédicteur que la taille du groupe des taux de contact entre les groupes et donc du risque individuel (Almberg et al. 2012).

La plupart des arguments en faveur de **l'hypothèse de l'immunité sociale** se présentent sous la forme de preuves de mécanismes à médiation sociale qui réduisent le risque de transmission. Notre étude soutient l'ensemble plus restreint mais croissant de preuves que la vie en groupe atténue effectivement les coûts d'infection (Hughes et al. 2002 ; Cremer et al. 2007 ; Cotter & Kilner 2010). Bien qu'une infection par la gale puisse être assez coûteuse en termes de survie individuelle réduite, ce coût peut être supprimé avec l'augmentation de la taille du groupe. Un individu infecté est confronté à un risque de mortalité équivalent à celui d'un individu non infecté lorsqu'il est entouré de 5 compagnons de meute supplémentaires ; mais ce même individu peut être confronté à un risque de mortalité mensuel près de quatre fois supérieur à celui d'un individu non infecté lorsqu'il n'a qu'un seul compagnon de meute supplémentaire (Fig. 3a). Bien que nous manquions actuellement de données pour tester explicitement les mécanismes responsables de cet effet de la taille de la meute, nous soupçonnons qu'il est en grande partie dû à l'acquisition de nourriture et à la défense du territoire. Les loups sont des **chasseurs coopératifs**, et la recherche suggère que le succès de la chasse est maximisé dans les groupes de  $\geq 4$  loups (MacNulty et al. 2012). Les individus gravement infectés peuvent soit s'abstenir consciemment de chasser de manière intensive pour conserver leur énergie (en particulier en hiver, lorsque leurs coûts d'infection sont censés être les plus élevés), soit dans certains cas être en trop mauvaise forme pour contribuer efficacement à une chasse. La taille du groupe est également connue pour être importante dans les escarmouches territoriales (Mosser & Packer 2009 ; Cassidy 2013), et les individus gravement infectés peuvent ne pas être en mesure de contribuer efficacement lors de telles rencontres.

Nous n'avons trouvé aucune preuve significative que les individus sains supportaient des coûts de survie, liés au soutien de leurs compagnons de groupe infectés, mais nous avons constaté que les individus infectés subissaient des risques de mortalité croissants associés à des proportions croissantes de compagnons de meute infectés (Fig. 3b). On peut supposer que ce risque de mortalité accru chez les individus infectés est le résultat du paiement d'un coût, en termes de réduction du succès de la chasse (MacNulty et al. 2012) ou de la défense du territoire (Mosser & Packer 2009 ; Cassidy 2013), associé au fait d'avoir proportionnellement moins de compagnons de meute pleinement fonctionnels. Les individus infectés peuvent être particulièrement sensibles aux réductions de l'acquisition des ressources ou de la défense du territoire si leurs infections augmentent leurs besoins énergétiques (Lochmiller & Deerenberg 2000 ; Bonneaud et al. 2012), les rendent moins compétiteurs au sein du groupe pour des ressources limitées, ou les rendent plus vulnérables face aux conflits territoriaux. Malgré ces nuances, les individus infectés et non infectés tirent toujours un avantage net de survie de la vie dans un groupe social, même si tous les membres de leur groupe sont infectés. Il convient de noter que nos analyses n'excluent pas la possibilité que les individus sains supportent un coût reproductif lié à l'entretien des membres infectés du groupe, mais cela reste à vérifier.

La surveillance de la dynamique de la gale sarcoptique chez les loups de Yellowstone est en cours. Compte tenu de ce que nous avons observé jusqu'à présent et du fait que nous n'avons pas été en mesure de détecter un signal fort d'immunité acquise, nous prévoyons que la gale restera endémique au sein de notre population. La mesure dans laquelle la gale affecte la dynamique globale de la population de loups dépendra de la prévalence et des coûts consécutifs de l'infection. Notre travail suggère que si des forces naturelles et/ou anthropiques conspirent pour réduire la taille des meutes, ou si la prévalence de la gale au sein des meutes augmente, les coûts relatifs de l'infection pourraient augmenter.

La gale sarcoptique chez les loups de Yellowstone est un système d'étude des maladies de la faune relativement unique dans lequel nous avons pu suivre le statut infectieux des individus de manière continue dans toute la population et dans le temps. Mais la gale peut servir d'analogie très utile à un certain nombre d'autres infections chroniques hématologiques, bactériennes, virales et fongiques ou à des blessures physiques qui sont assez courantes mais beaucoup plus difficiles à suivre. Comme pour la gale, la susceptibilité ou l'intensité de nombreuses infections ou blessures sont hétérogènes au sein des groupes, laissant souvent une partie du groupe relativement épargnée. De même, les coûts physiologiques de nombreuses infections ou blessures peuvent être supportés pendant de longues périodes, au cours desquelles les avantages de la coopération sociale entre membres du groupe peuvent contribuer à compenser les coûts individuels. L'un des défis à venir, à la fois dans notre système mais aussi dans le domaine en général, sera de peser l'importance relative de la taille du groupe dans l'atténuation des coûts d'infection par rapport aux avantages plus traditionnellement reconnus de la taille du groupe pour l'acquisition et la consommation de ressources (Vucetich et al. 2004 ; MacNulty et al. 2012), la défense contre les menaces (Mosser & Packer 2009 ; Cassidy 2013), et le succès reproductif (Stahler et al. 2013).