

Prévision de la dynamique des populations de proies à partir du taux de capture, du taux de prédation et des rapports prédateur-proie dans trois systèmes loup-ongulés

Journal of Animal Ecology



Journal of Animal Ecology 2011, **80**, 1236–1245

doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01855.x

Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator–prey ratios in three wolf-ungulate systems

John A. Vucetich^{1,*}, Mark Hebblewhite², Douglas W. Smith³ and Rolf O. Peterson⁴

¹*School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, MI 49931, USA;* ²*Wildlife Biology Program, College of Forestry and Conservation, University of Montana, Missoula, MT, 59812;*

³*Yellowstone Center for Resources, Wolf Project, PO Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA;* and ⁴*School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, MI 49931, USA*

Résumé

1. Le **taux de prédation** (PR) et le **taux de capture** (Kill-rate) sont deux statistiques fondamentales pour comprendre la prédation. Cependant, on sait relativement peu de choses sur la façon dont ces statistiques sont liées les unes aux autres et comment elles sont liées à la dynamique des populations de proies. Nous évaluons ces relations dans trois systèmes où la dynamique loup-proie a été observée pendant 41 ans (Isle Royale), 19 ans (Banff) et 12 ans (Yellowstone).

2. Pour fournir un contexte à cette évaluation empirique, nous avons développé des prédictions théoriques de la relation entre le Kill-rate et le RP dans le cadre d'une large gamme de modèles prédateur-proie, y compris les dynamiques prédateur-dépendant, ratio-dépendant et Lotka-Volterra.

3. Les prédictions théoriques indiquent que le Kill-rate peut être lié au PR de diverses façons (p. ex., positif, négatif, sans rapport) qui dépendent de la nature de la dynamique prédateur-proie (p. ex., la structure de la **réponse fonctionnelle**). Ces simulations ont également suggéré que le rapport prédateur-proie est un bon prédicteur du taux de croissance des proies. Ce résultat nous a motivés à évaluer la relation empirique entre le ratio et le taux de croissance des proies pour chacun des trois sites étudiés.

4. Les relations empiriques indiquent que le PR n'est pas bien prédit par le Kill-rate, mais qu'il est mieux prédit par le ratio prédateur/proie. Le Kill-rate est également un mauvais prédicteur du taux de croissance des proies. Cependant, le PR et le rapport prédateur/proie expliquent chacun une part significative de la variation du taux de croissance des proies pour deux des trois sites étudiés.

5. Nos analyses offrent deux perspectives générales. **Premièrement**, Isle Royale, Banff et Yellowstone sont similaires dans la mesure où ils comprennent tous des loups s'attaquant à de grands ongulés. Cependant, ils diffèrent également par la diversité des espèces des communautés de prédateurs et de proies, l'exploitation par les humains et le rôle de la dispersion. **Même avec le bénéfice de notre analyse, il reste difficile de juger s'il faut être plus impressionné par les similitudes ou les différences.** Cette difficulté illustre joliment une propriété fondamentale des communautés écologiques. **Deuxièmement**, le Kill-rate est la statistique principale de nombreux modèles traditionnels de prédation. Cependant, notre travail suggère que le Kill-rate et le PR sont tout aussi importants pour comprendre pourquoi la prédation est un processus si complexe.

INTRODUCTION

La prédation et les autres relations consommateur-ressource sont parmi les plus fondamentales de toutes les relations écologiques et sont au centre de l'écologie depuis ses débuts. La biologie des populations de la prédation est composée de deux éléments de base : le Kill-rate et le taux de prédation (PR) (Holling 1959 ; Taylor 1984). **Le Kill-rate (KR) est le nombre de proies tuées par prédateur par unité de temps et représente l'approvisionnement en nourriture du prédateur.** En ce sens, le KR est le point de vue de la population de prédateurs sur la prédation. **Le taux de prédation est la proportion de la population de proies tuées par la prédation et représente la pression de la prédation sur la population de proies.** En ce sens, le PR est le point de vue de la population de proies sur la prédation. Pour comprendre la dynamique de la prédation, il faut comprendre le taux d'acquisition de nourriture du prédateur (KR) et **le taux de mortalité des proies qui résulte de la prédation (PR)**. Malgré le rôle fondamental que KR et PR jouent chacun, KR semble recevoir plus d'attention (Dale, Adams & Bowyer 1994 ; Bergstrom & Englund 2004 ; Nilsen et al. 2009). Certaines études soulignent la difficulté de comprendre la dynamique de la prédation à partir d'évaluations qui se concentrent sur le KR et négligent le PR (Marshall & Boutin 1999 ; Jost et al. 2005).

La tendance à se concentrer sur le KR peut être due en grande partie à la tradition, établie par les écologistes fondateurs, d'exprimer les modèles prédateur-proie en termes de Kill-rate par habitant (Lotka 1925 ; Volterra 1926 ; Holling 1959 ; Rosenzweig & MacArthur 1963). **En d'autres termes, la dynamique des proies est supposée découler en grande partie des processus qui déterminent le Kill-rate (c'est-à-dire la réponse fonctionnelle), et la dynamique des prédateurs est en grande partie considérée comme une fonction du Kill-rate (c'est-à-dire la réponse numérique (NR), par laquelle nous entendons la relation entre le KR et la croissance du prédateur [voir May 1981 ; Bayliss & Choquenot 2002] :**

$$dN/dt = f(N) - kr(\bullet) \times P \quad \text{eqn 1a}$$

$$dP/dt = g(kr(\bullet)) \times P, \quad \text{eqn 1b}$$

où $f(N)$ est une fonction de la densité des proies et éventuellement d'autres arguments qui représentent la croissance des proies en l'absence de prédation, $kr(\bullet)$ est une fonction qui représente le Kill-rate, et $g(\bullet)$ est la NR, une fonction dont les arguments incluent le Kill-rate, et P est l'abondance des prédateurs. De cette façon, le Kill-rate, en particulier sa relation avec la fonction et la NR, est conventionnellement considéré comme le principal déterminant de la dynamique prédateur-proie. Cette convention est probablement responsable de la confiance apparente quant à la mesure dans laquelle les évaluations empiriques de la réponse fonctionnelle et numérique peuvent, à elles seules, expliquer la dynamique prédateur-proie (par exemple, Messier 1994). La pertinence de traiter le KR comme le processus fondamental de la prédation est encore renforcée dans la mesure où le PR peut être exprimé en termes de KR. Plus précisément, $PR = (KR \times P) / N$, où P est le nombre total de prédateurs et N le nombre total de proies. Cette relation apparemment simple entre KR et PR obscurcit ce qui est en réalité une relation beaucoup plus complexe entre les deux processus.

Ici, nous passons d'abord en revue les modèles théoriques pour montrer comment la relation entre le KR et le PR dépend de la nature de la dynamique prédateur-proie, par exemple, si la dynamique est plus influencée par des **processus descendants ou ascendants**. Ces résultats **théoriques** donnent des raisons de penser que le KR est un mauvais prédicteur de PR. Nous testons ensuite les prédictions théoriques à l'aide d'observations **empiriques** provenant de trois sites d'étude nord-

Américains - le parc national d'Isle Royale (IRNP), le parc national de Yellowstone (YNP) et le parc national de Banff (BNP) - où des observations à long terme ont été faites sur la dynamique des loups (*Canis lupus*) et des ongulés.

Pour de nombreuses populations réelles, les estimations du KR ou du PR ne sont pas disponibles, mais celles du ratio prédateur/proie le sont. Bien que ce ratio soit parfois considéré comme un indicateur utile de l'effet de la prédation sur la dynamique des populations de proies (Eberhardt 1997), ces ratios ont été critiqués comme des indicateurs trompeurs de la prédation (Theberge 1990 ; Abrams 1993 ; Person, Bowyer & Van Ballenberghe 2005). Ici, nous montrons comment, pour nos sites d'étude, ces ratios sont d'assez bons indicateurs du taux de prédation et du taux de croissance des proies.

MATERIELS et METHODES

Zones d'étude

Le parc national d'Isle Royale (48°00'N, 89°00'W) est une île (544 km²) du lac Supérieur, en Amérique du Nord, couverte de forêts boréales de transition (*Abies balsamea*, *Picea glauca*, *Betula spp.*) avec une variation d'altitude relativement faible (200-400 m). La vallée de la Bow du parc national de Banff (PNB) est une zone montagnarde (1 801 km²) sur le versant Est de la topographie extrême (1400-3400 m) des Rocheuses Canadiennes (51°15'N, 116°30'W), avec des hautes terres densément boisées (*Pinus contorta*, *Picea engelmannii*) et des prairies herbeuses et arbustives entrecoupées de vallées montagnardes boisées (*Pinus*, *Picea*, *Populus tremuloides*). La chaîne septentrionale du YNP est également une zone montagneuse (1 531 km²) dans la partie centrale des Rocheuses (44°50'N, 110°30'W), avec des hautes terres boisées (*Pseudotsuga menziesii*, *Pinus contorta*, *Picea engelmannii*), des vallées couvertes d'herbe et des élévations allant de 1 500 à 2 200 mètres.

Chaque site d'étude a fait l'objet de recherches à long terme sur les loups (*Canis lupus*), leurs proies, et des détails supplémentaires peuvent être trouvés ailleurs (Hebblewhite, Pletscher & Paquet 2002 ; Vucetich, Peterson & Schaefer 2002 ; Smith et al. 2004). Les loups de IRNP s'attaquent aux orignaux (*Alces alces*), qui interagissent essentiellement comme un **système isolé à prédateur unique** et à **proie unique** (Peterson et al. 1998). Ces loups sont le seul prédateur de l'orignal, qui représente plus de 90% de la biomasse dans l'alimentation des loups (Peterson & Page 1988), et le reste de l'alimentation est composé de castor (*Castor canadensis*). Bien que le YNP et le PNB soient des **systèmes multi-proies**, le wapiti représente environ 90% du régime alimentaire des loups dans le YNP et environ 50% dans le PNB (Hebblewhite et al. 2004 ; Smith et al. 2004). La taille des wapitis adultes correspond à environ 80% de celle des orignaux (114, 261 et 330 kg pour les mâles, les femelles et les faons d'hiver ; 113, 223 et 262 kg pour les mâles, les femelles et les faons). De plus, les wapitis sont des ongulés sociaux, alors que les orignaux du IRNP sont **solitaires**. Le reste du régime alimentaire des loups pour ces sites d'étude est largement composé de bisons (*Bison bison* ; YNP), de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), de wapitis, de cerfs muets (*O. hemionus*), de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) et de chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*). Le YNP et le PNB sont également des **systèmes à prédateurs multiples**, où les principales causes de mortalité des wapitis sont les couguars (*Felis concolor*), les coyotes (*Canis latrans*), les grizzlis (*Ursus arctos*) et les ours noirs (*Ursus americanus*).

Dans l'IRNP, l'homme ne chasse pas l'orignal ou le loup. Dans le PNB, l'homme est une cause importante de mortalité chez les wapitis et les loups. Dans le YNP, l'homme est une cause

importante de mortalité pour les wapitis (Vucetich & Peterson 2004) et une cause mineure de mortalité pour les loups. Comparativement, les densités de loups et de proies étaient plus importantes dans le YNP (27-48 loups par 1000 km², 5-8 wapitis / km²), 1150-1760 kg de wapitis km²), intermédiaires dans l'IRNP (32-51 loups par 1000 km², 1,4-2,4 orignaux km²), 380-650 kg d'orignaux par km² [les fourchettes sont des fourchettes interquartiles] et le plus bas dans le PNB (6-11 loups par 1000 km², 0,4-1,4 wapitis km²), 42-355 kg de wapitis km²).

Les trois systèmes sont caractérisés par des hivers froids et enneigés et des étés chauds, humides (IRPN) ou secs (PNB, YNP). De plus, les variations climatiques interannuelles ont une influence importante sur la dynamique loup-proie de ces trois systèmes (Vucetich & Peterson 2004 ; Hebblewhite 2005 ; Vucetich, Smith & Stahler 2005).

Prédictions théoriques...

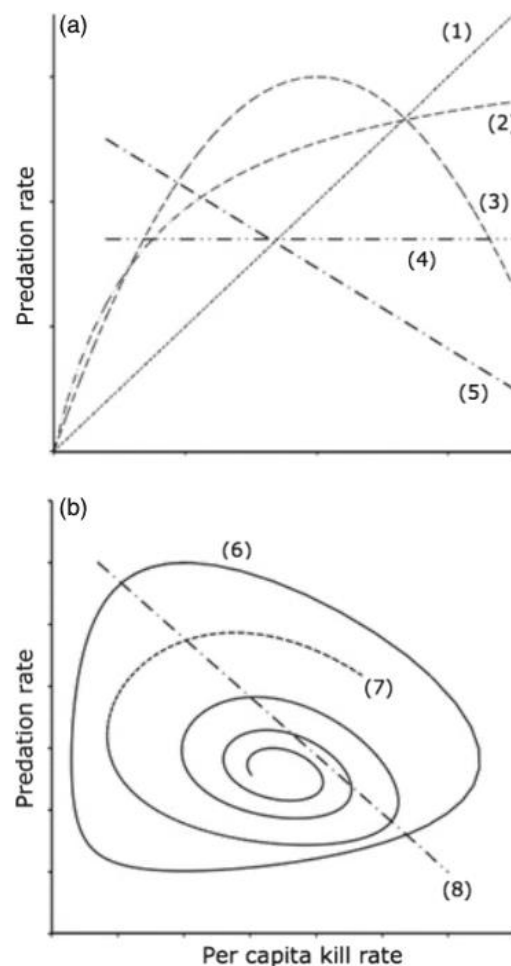


Fig. 1. La relation entre le Kill-Rate (tués / prédateur / unité de temps) et le taux de prédation (proportion de proies tuées par prédation par unité de temps) dépend de la structure du modèle prédateur-proie et de la nature de la réponse numérique (NR) et de la réponse fonctionnelle (FR). Le panneau (a) représente les modèles où la densité des prédateurs est une fonction de l'abondance des proies, et le panneau (b) représente les modèles où le taux de croissance des prédateurs est une fonction de l'abondance des proies. Les différentes courbes sont caractérisées par un NR linéaire et un FR dépendant des proies (1), un NR asymptotique et un FR linéaire dépendant des proies (2), un NR asymptotique et un FR asymptotique dépendant des proies (3), un FR linéaire dépendant du rapport (4), un FR asymptotique dépendant du rapport (5), une dynamique Lotka-Volterra classique (6), un FR asymptotique dépendant des proies et une croissance des proies dépendant de la densité (7), et un FR asymptotique dépendant du rapport et une croissance des proies dépendant de la densité (8). Ces modèles sont précisés dans la section Modèles théoriques. Les valeurs P pour chaque relation sont $<0,01$, sauf lorsque cela est indiqué

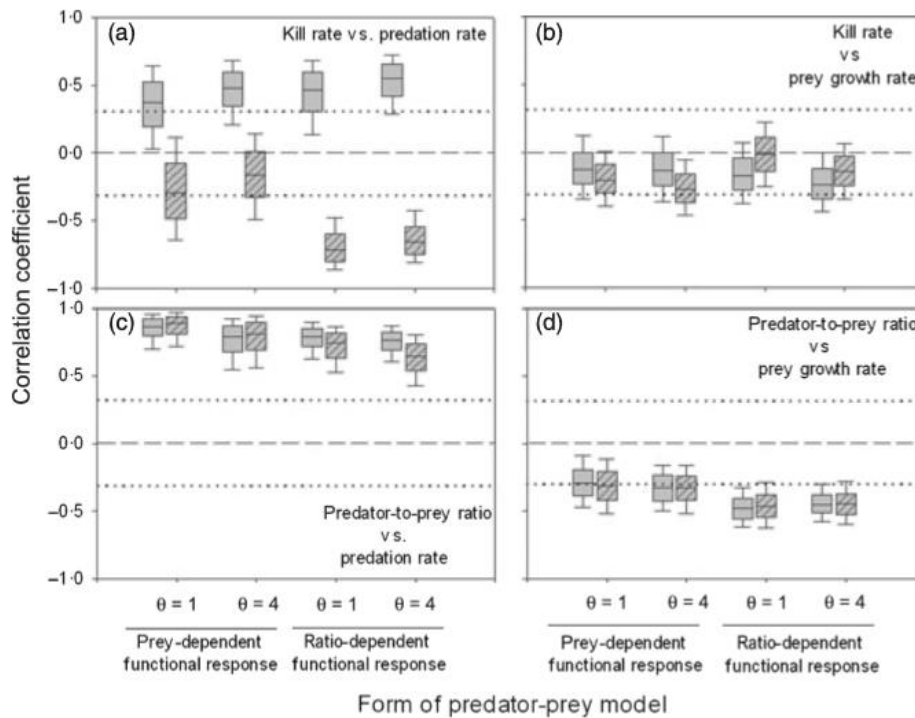


Fig. 2. La distribution des coefficients de corrélation entre divers paramètres de population pour 1000 systèmes prédateur-proie simulés (eqn 4), chacun représenté par des séries temporelles avec 25 observations annuelles consécutives. Chaque panneau décrit la corrélation entre une paire différente de paramètres. Chaque paire de barres (hachurées et non hachurées) dans chaque panneau correspond à un modèle prédateur-proie avec une croissance des proies qui dépend de la densité de façon linéaire ($\theta = 1$) ou non linéaire ($\theta = 4$), et avec une réponse fonctionnelle dépendante du ratio ou dépendante de la proie. Les barres non hachurées représentent des simulations où la réponse fonctionnelle est une source relativement mineure de stochasticité, et les barres hachurées représentent des simulations où la réponse fonctionnelle est une source importante de stochasticité. Les lignes à l'intérieur des cases sont des médianes, les cases indiquent l'écart interquartile et les moustaches indiquent les 10e et 90e percentiles. Les lignes pointillées représentent un coefficient de corrélation de zéro, et les lignes en pointillés représentent les valeurs du coefficient qui sont statistiquement significatives à la valeur critique de 0,05

Relations empiriques entre le taux de capture (Kill-rate) et le taux de prédation

Compte tenu de ces prédictions sur la nature de la relation entre le taux de capture et le taux de prédation selon différents modèles prédateur-proie, nous avons ensuite testé les prédictions en comparant les relations empiriques de l'IRPN, du PNB et du YNP. Les données empiriques sont des estimations du taux de capture par habitant (KR_t , dont les unités sont le nombre de proies tuées par unité de temps), de l'abondance des loups (P_t) et de l'abondance des proies (N_t) pour une période de 41 ans dans l'IRNP (1971-2011), 11 ans sur une période de 12 ans dans le YNP (1997-2008) et 17 ans sur une période de 19 ans dans le PNB (1986-2005). À partir de ces données, nous avons également calculé le taux de croissance des proies comme $r_t = (N_{t+1} - N_t) / N_t$ et le taux de croissance des prédateurs comme $PR_t = (KR_t - P_t) / N_t$. Bien que les estimations de KR_t , P_t et N_t utilisées ici aient toutes été publiées ailleurs (BNP : Hebblewhite, Pletscher & Paquet 2002 ; YNP : Smith et al. 2004 ; Vucetich, Smith & Stahler 2005 ; IRNP : Vucetich, Peterson & Schaefer 2002), nous passons brièvement en revue ces méthodes dans les sections suivantes. Les modèles de régression que nous avons construits ont été évalués sur la base des valeurs P_t , du R^2 et du critère d'information d'Akaike (AIC_C).

Isle Royale

Nous avons compté l'ensemble de la population de loups chaque année à partir d'un avion à voilure fixe en janvier et février (Peterson et al. 1998). L'exactitude du recensement a été confirmée par la

visibilité fréquente de meutes entières de loups à un même endroit et à un même moment, et par la réalisation de plusieurs comptages complets au cours de chaque relevé hivernal. L'abondance des orignaux a été estimée chaque année de 1997 à 2011 par un relevé aérien et un plan stratifié qui consiste à compter les orignaux sur quatre-vingt-onze parcelles de 1 km² à partir d'un avion (Peterson & Page 1988). De 1971 à 1996, l'abondance des orignaux a été estimée par une méthode d'analyse de cohorte similaire à celle décrite par Solberg et al. (1999). Chaque janvier et février entre 1971 et 2011, nous avons observé le nombre d'orignaux tués par les loups pendant une période de 44 jours (médiane 44 jours, écart inter-quartile = [38, 47 jours]). Les sites où les orignaux avaient été tués ont été détectés à partir d'avions par observation directe et en suivant les traces laissées dans la neige par les meutes de loups (Mech 1966 ; Peterson 1977).

Yellowstone

L'abondance des loups et les Kill-rate dans le YNP ont été estimés par des méthodes similaires à celles utilisées dans l'IRNP. Dans le YNP, l'abondance des loups a été estimée entre la mi-novembre et la mi-décembre (Smith et al. 2004). Les dénombrements sont basés sur des observations aériennes fréquentes durant cette période (>10 observations/meute) et des comptages quasi quotidiens (>20 observations par meute) à partir d'observations au sol. Les Kill-rate ont été estimés chaque hiver à partir d'environ 60 jours d'observation durant deux périodes, de la mi-novembre à la mi-décembre et durant le mois de mars (Smith et al. 2004). Pendant ces périodes, chaque meute a été localisée, à l'aide de la radio-téléométrie, par des observateurs aériens ou terrestres. Nous avons estimé le nombre de proies prédatées pendant la période d'observation comme étant celles observées depuis l'air ou le sol. Les estimations annuelles de l'abondance des wapitis sont basées sur les observations de quatre avions survolant différentes parties de l'aire de répartition des wapitis le même jour. Les vols étaient généralement effectués au début de l'hiver (mi-décembre). Voir Lemke, Mack & Houston (1998), pour plus de détails.

Banff

Nous avons estimé les Kill-rate des loups, l'abondance des loups et l'abondance des proies à partir de 1986, date à laquelle les loups ont recolonisé la Bow Valley du PNB (Hebblewhite, Pletscher & Paquet 2002). Les loups ont fait l'objet d'une étude intensive par radiotéléométrie après la capture et l'équipement radio de 1 à 4 loups par an avec des colliers-radio VHF ou, plus récemment, avec des colliers-radio GPS dans la meute de loups de la vallée de la Bow ; les loups ont été capturés à l'aide de pièges à pied, de fléchettes aériennes ou de tirs au filet (Hebblewhite et al. 2004). Les loups munis de colliers ont été utilisés pour étudier la prédation par l'ensemble de la meute de la vallée de la Bow. Les Kill-rate des loups en hiver (du 1^{er} novembre au 30 avril) ont été estimés à l'aide d'un estimateur de ratio mis au point à partir de l'observation des loups dans la neige sur des périodes continues, d'une durée moyenne de 7 jours (Hebblewhite et al. 2004). **En moyenne, 31% de chaque hiver a été estimé de façon continue, et les kills-rate étaient en moyenne de 0,33 proies tuées jour par meute, et 0,23 wapitis jour par meute.** Nous avons déterminé l'abondance annuelle des loups dans la vallée de la Bow en utilisant une combinaison de suivi au sol, de téléométrie aérienne et d'observations pour enregistrer la taille maximale des meutes. Les biologistes de Parcs Canada ont déterminé l'abondance des wapitis en effectuant des relevés aériens par hélicoptère à la fin de l'hiver dans les aires d'hivernage à faible altitude. Les relevés ont été effectués le long de routes systématiques à 80-120 m au-dessus du sol, tôt le matin, par des observateurs formés. Les dénombrements aériens ont été ajustés pour tenir compte d'un biais de visibilité de 11% en moyenne, à l'aide d'un modèle de visibilité développé par le PNB (Hebblewhite 2000). Voir Hebblewhite et al. (2004) et Hebblewhite, Pletscher & Paquet (2002) pour plus de détails.

Taux de prédation annuels

Pour les trois sites, nous avons estimé les PR pour les périodes échantillonnées pendant l'hivernage. Ces estimations représentent la proportion de proies tuées pour chaque période d'observation. Pour estimer la prédation annuelle à partir des PR d'hiver, il faut comprendre et prendre en compte la façon dont les PR ont tendance à fluctuer selon les saisons. Les données les plus générales suggèrent que les Kills-rate de proies recrutées (c'est-à-dire les orignaux âgés de plus de 6 mois) par les loups pendant les périodes non hivernales (mai-octobre) représentent 71% de ceux observés pendant les mois d'hiver (Messier 1994). Puisque des données plus spécifiques du YNP suggèrent que ce facteur de conversion est approprié pour les systèmes loup-wapiti (voir Informations complémentaires), nous l'avons utilisé pour estimer les PR annuels à partir des PR hivernaux observés pour le PNB et le YNP. Des informations plus spécifiques suggèrent un facteur de conversion de 50% pour l'IRNP (voir Informations complémentaires). La conversion des PR saisonnières en PR annuels a pour but de fournir une base de comparaison visuelle des graphiques représentant les PR pour chacun des sites étudiés (voir Figures 3 et 4) et d'offrir une idée approximative de ce que pourrait être l'PR annuelle totale du loup.

Il est essentiel de comprendre que ces facteurs de conversion n'affectent pas les inférences que nous faisons dans cet article, qui consistent à comparer la capacité de KR à prédire le PR entre les sites étudiés. Plus précisément, nos conclusions ne sont pas faussées par l'utilisation d'un facteur d'échelle, car la corrélation entre KR et PR est identique à la corrélation entre KR et $PR \times X$, où X est une constante d'échelle.

RESULTATS

L'objectif des **modèles théoriques** est de fournir une base pour anticiper et interpréter les relations empiriques entre KR et PR. Le KR est un mauvais prédicteur du PR pour les trois sites étudiés (Fig. 3a, b, c). Plus précisément, le KR ne présente aucune relation avec le PR pour l'IRNP ($P = 0,27$, $R^2 = 0,17$, $n = 41$), une relation positive légèrement significative avec le PR pour le PNB ($P = 0,13$, $R^2 = 0,15$, $n = 17$), et une relation positive légèrement significative avec le PR pour le YNP ($P = 0,10$, $R^2 = 0,27$, $n = 11$). Cependant, le rapport prédateur/proie était un indicateur fort du PR pour les trois sites étudiés (Fig. 3d, e, f ; $P < 0,001$, $R^2 = 0,63$ pour IRNP ; $P = 0,009$, $R^2 = 0,49$ pour PNB, et $P < 0,001$, $R^2 = 0,89$ pour YNP).

Ensuite, nous avons évalué dans quelle mesure le taux de croissance des proies était associé au KR et au PR. **Le KR était également un mauvais prédicteur du taux de croissance des proies** (Fig. 4a, b, c). Plus précisément, le KR et le taux de croissance des proies n'étaient pas liés pour le YNP ($P = 0,82$) et le BNP ($P = 0,66$), et faiblement liés pour le IRNP ($P = 0,05$, $R^2 = 0,11$). Le manque de signification des relations entre le YNP et le PNB peut être attribuable à la plus petite taille de leurs échantillons.

Le PR était un bon prédicteur du taux de croissance des proies pour l'IRNP (Fig. 4d, $P < 0,01$, $R^2 = 0,67$), un prédicteur plus faible pour le PNB (Fig. 4f, $P = 0,02$, $R^2 = 0,31$), et ne présentait aucune relation statistiquement significative pour le YNP (Fig. 4e, $P = 0,35$, $R^2 = 0,11$). Les différences dans la taille de l'échantillon et dans la gamme observée des PR peuvent être une explication importante de cette tendance entre les sites.

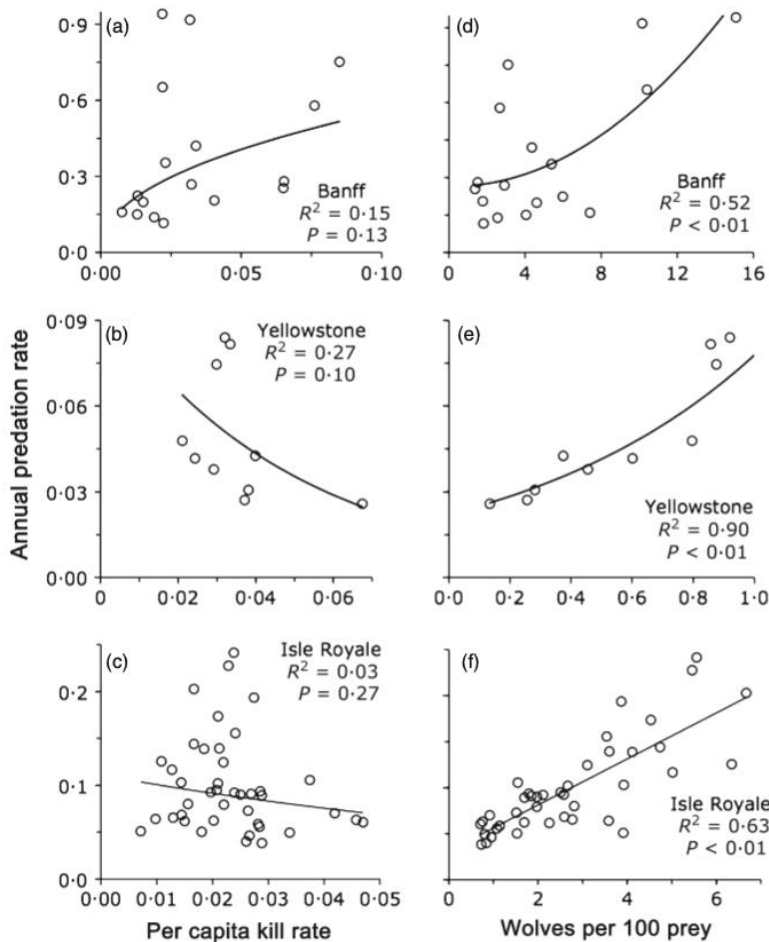


Fig. 3. Associations entre le taux de capture (Kill-Rate) (proie tuée par loups par jour) et le nombre de loups pour 100 proies avec le taux de prédation (proportion de proies tuées par les loups) pour trois sites d'étude en Amérique du Nord. Les lignes dans chaque panneau représentent le modèle le mieux ajusté, selon le critère AICc, parmi ceux testés (linéaire, quadratique, logarithmique, exponentiel et puissance ; voir Informations complémentaires). Le panneau **a** est une fonction de puissance, les panneaux **b**, **c** et **e** sont des modèles exponentiels, et les panneaux **d** et **f** sont des fonctions linéaires. Notez que les taux de prédation pour Banff étaient relativement élevés parce que le ratio de loups pour cent proies dans était relativement élevé à Banff

Le rapport entre l'abondance des loups et des proies a donné des résultats similaires à ceux du PR en termes de capacité à prédire le taux de croissance des proies (Fig. 4g, h, i). C'est-à-dire que la relation était la plus forte pour l'IRNP ($P < 0,01$, $R^2 = 0,56$), intermédiaire pour le PNB ($P = 0,03$, $R^2 = 0,23$) et la plus faible pour le YNP ($P = 0,33$, $R^2 = 0,12$). Le ratio loup/proie et le PR sont également similaires dans le sens où, pour l'IRNP et le PNB, le ratio prédit le taux de croissance des proies à peu près aussi bien que le PR.

DISCUSSION

Les observations empiriques semblent indiquer que le KR observé, qui représente le point de vue de la population de prédateurs sur la prédation, est un mauvais prédicteur du PR, qui représente le point de vue de la population de proies sur la prédation (Fig. 3a-c). Nos analyses théoriques complémentaires d'une grande variété de modèles prédateur-proie donnent une bonne raison théorique de s'attendre à ces résultats empiriques (Figs 1 et 2). Différents modèles théoriques de la dynamique prédateur-proie (dépendant de la proie, dépendant du ratio, etc.) ont fourni un éventail diversifié de prédictions sur la relation prédite entre le KR et le PR (Fig. 1). Compte tenu de ces modèles empiriques et théoriques, il n'est pas surprenant que levKR soit également un mauvais prédicteur du taux de croissance des proies (Fig. 4a, d, g). Bien que les estimations empiriques de

KR soient essentielles pour comprendre la biologie des populations de prédateurs (c'est-à-dire la NR, eqn 1b), les résultats théoriques et empiriques montrent que le KR n'est pas très utile pour comprendre comment les proies sont affectées par la prédation. En d'autres termes, le KR n'est pas un indicateur utile de la pression de prédation. Cependant, les analyses théoriques présentées ici donnent des raisons de penser que le ratio prédateur/proie serait un bon prédicteur du PR et du taux de croissance des proies (Fig. 3d, e, f), et nos analyses empiriques suggèrent que le ratio est le meilleur prédicteur de ces statistiques (Fig. 4g, h, i).

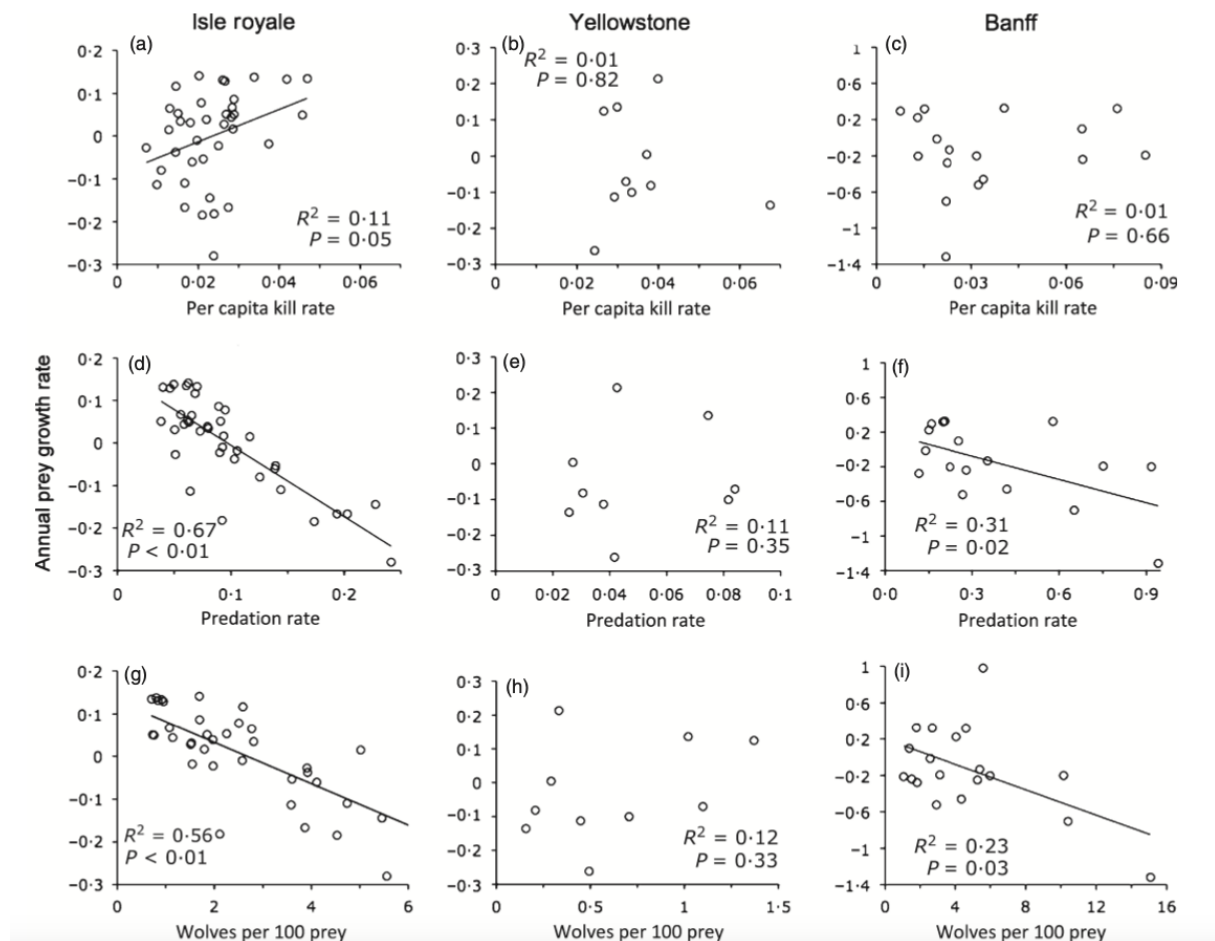


Fig. 4. Association entre le taux de croissance annuel de la population des proies et diverses statistiques de prédation montrant la relation entre le KR des loups (a, b, c), le taux de prédation (d, e, f) et le rapport prédateur-proie (g, h, i) pour l'Isle Royale (a, d, g), le parc national de Yellowstone (b, e, h) et le parc national de Banff (c, f, i)

L'explication des capacités contrastées des estimations empiriques du KR et du rapport prédateur/proie à prédire le KR est liée à la relation fondamentale entre le KR et le PR (c'est-à-dire $PR = KR[P/N]$). Le fait que le PR soit bien prédit, dans les systèmes réels, par P/N mais pas par KR (Fig. 3) suggère qu'une grande partie de la variation de PR est attribuable à la variation de P/N , et non du KR. Une telle logique explique également pourquoi les corrélations KR-PR diffèrent entre les populations simulées en ce qui concerne les contributions relatives du KR et du taux de croissance de la population à la stochasticité (c'est-à-dire les valeurs relatives des s_1 , s_2 et s_3 dans l'éqn 4 ; voir la Figure 2a). De plus, la faible relation positive KR-PR pour le PNB (Fig. 3a) suggère que KR peut être une source relativement faible de stochasticité pour le système PNB, comparé à YNP et IRNP, où les relations KR-PR étaient négatives (Fig. 3b, c).

L'IRNP et l'YNP étaient similaires dans la mesure où le PR présentait une relation forte et positive avec le nombre de loups par proie et une relation faible et négative avec le KR (Fig. 1). De plus, le PNB différait de l'IRNP et de l'YNP dans la mesure où le PR présentait une relation positive plus faible avec le nombre de loups par proie, et une relation positive (bien que statistiquement non significative) avec le KR (Fig. 1a, d). Ces différences entre les sites sont cohérentes avec la proposition selon laquelle le nombre de loups par proie est une source de variation du PR plus importante (par rapport au KR) pour l'IRNP et l'YNP que pour le PNB.

La relation entre le taux de croissance des proies et les différentes statistiques de prédation était également la plus forte pour l'IRNP et la plus faible pour l'YNP (Fig. 4). La **force** des relations dans l'IRNP (Fig. 4b, c) peut correspondre au fait que l'IRNP est le seul site des trois où le loup est le seul prédateur de l'original, et que l'original représente environ 90% du régime alimentaire du loup. Les relations un peu plus faibles observées dans le PNB (Fig. 4h, i) peuvent correspondre au fait que les loups ne sont qu'un prédateur parmi d'autres pour les wapitis dans ce système et à l'importance des prélèvements humains sur les wapitis et les loups. La faiblesse des relations du YNP (Fig. 4d-f) correspond probablement au fait que les PR et les loups par proie ont été faibles et ont peu varié pendant la période d'observation (cf. les axes x des Fig. 4b, e, f et comparez les étiquettes des axes des Fig. 4c, f, i). **Comparé aux autres sites, YNP est probablement le plus éloigné de son équilibre car les loups ne sont présents dans ce système que depuis le milieu des années 1990.**

L'IRNP, l'YNP et le PNB sont fondamentalement similaires dans la mesure où ils impliquent des loups s'attaquant à de grandes proies dans des climats tempérés. **Cependant, ils sont aussi fondamentalement différents sur des points importants, notamment la **dispersion** à l'intérieur et à l'extérieur des sites étudiés,** la diversité des espèces des communautés de prédateurs et de proies, et l'exploitation humaine. Il est très difficile de savoir comment ces différences se traduisent dans les différences que nous avons observées dans les schémas de prédation (Figs 3 et 4). Plus généralement, il est difficile de juger ce qui est le plus frappant, les similitudes dans les patrons de prédation entre les trois sites, ou les différences. Cette difficulté représente l'un des défis permanents de l'écologie.

Bien que les ratios prédateur-proie aient constitué une base importante pour prédire l'effet des prédateurs sur les proies (par exemple, Keith 1983 ; Fuller 1989 ; Gasaway et al. 1992), leur utilisation à cette fin a été critiquée (Theberge 1990 ; Abrams 1993 ; Person, Bowyer & Van Ballenberghe 2005), et des considérations théoriques de base offrent des raisons supplémentaires pour justifier cette critique (Theberge 1990 ; Abrams 1993 ; Person, Bowyer & Van Ballenberghe 2005). Bien que nos résultats empiriques suggèrent que les ratios prédateurs-proies sont de relativement bons prédicteurs de la croissance des proies, ils suggèrent également comment ces ratios peuvent être inadéquats pour prédire ou contrôler de manière fiable les systèmes prédateurs-proies. **Même dans le meilleur des cas (IRNP, Fig. 4g), le ratio prédateur-proie ne représente que 56% de la variance du taux de croissance des proies.** Bien que l'on s'attende à ce que le taux de croissance de la population de proies soit nul lorsqu'il y a 2,9 loups pour 100 originaux sur l'IRNP, l'intervalle de confiance de 80% pour le rapport prédateur-proie correspondant à $r_{\text{prey}} = 0$ est [0,8, 4,9]. **En d'autres termes, une population de proies **stationnaire** (au sens statistique) semble être associée à une très large gamme de rapports prédateurs-proies.** La connaissance du rapport prédateur-proie, même dans le meilleur des cas, n'offre qu'une vague idée de la croissance des proies, probablement trop vague pour être d'une grande utilité pour contrôler ou prédire

précisément la dynamique prédateur-proie. L'incapacité à prédire de manière fiable la croissance des proies à partir du rapport prédateur-proie est probablement due à des facteurs tels que les variations interannuelles du climat, la structure d'âge des proies et la mesure dans laquelle la prédation est **compensatoire**.

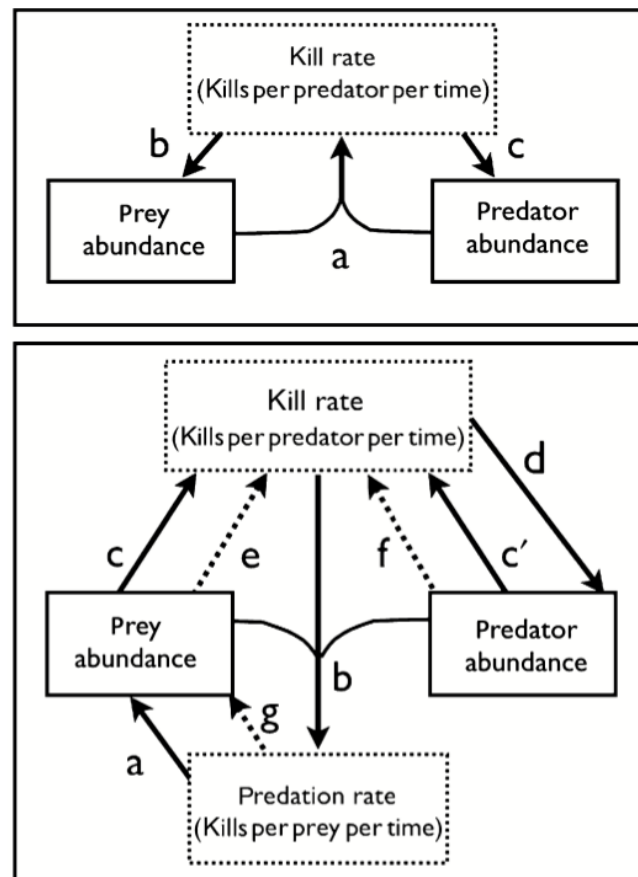


Fig. 5. Deux modèles conceptuels issus de nombreux modèles mathématiques de la prédation. Les processus sont représentés par des cases à contour pointillé, les états du système par des cases à contour plein et les relations causales par des flèches. Plus précisément, dans le panneau supérieur, la lettre **a** représente la réponse fonctionnelle ou les causes potentielles du taux de capture, **b** représente la réponse de la proie à la prédation, ou le second terme de l'équation 1a, et **c** représente la réponse numérique (NR) ou la séquence immédiate du taux de mortalité (c'est-à-dire l'équation 1b). Dans le panneau inférieur, la lettre **a** représente les modèles empiriques présentés dans la deuxième rangée de la Figure 4, **b** montre comment les trois facteurs alimentant le taux de prédation le rendent très différent du Kill-Rate (c'est-à-dire $PR = (KR \times P) / N$), **c** et **c'** représentent la réponse fonctionnelle, et **d** représente le NR. Les lignes en pointillés illustrent la façon dont la prédation est affectée, non seulement par l'abondance, mais aussi par d'autres propriétés dynamiques d'une population de proies (par exemple, la structure d'âge, la condition corporelle moyenne et les effets non létaux de la prédation). Ces effets ajoutent une complexité supplémentaire qui tend à ne pas être prise en compte par les modèles mathématiques conventionnels de la prédation. Pour des raisons de simplicité, aucun des deux modèles conceptuels ne tient compte de l'influence des processus abiotiques tels que le climat

De plus, le fait de savoir que le rapport prédateur-proie est corrélé avec le PR ou le taux de croissance des proies n'indique pas, en soi, que la prédation est **additive**, et donc la cause ultime de la dynamique des proies. Les corrélations que nous avons observées ici sont également compatibles avec la perspective qu'un autre processus (par exemple, la stochasticité environnementale sous la forme d'un hiver rigoureux) provoque à la fois le déclin des proies et un PR élevé. En d'autres termes, une corrélation entre le PR et le taux de croissance des proies ne permet pas, sans informations supplémentaires, de distinguer si la prédation est une source **additive** ou **compensatoire** de mortalité des proies, ni de conclure que la prédation est responsable de la baisse de la densité des proies. Dans la plupart des cas, les données sur le ratio proie-prédation ou même sur le PR ne permettront pas de déduire de manière fiable si la prédation

est à l'origine du déclin des populations de proies. Néanmoins, ces déductions sont celles qui sont généralement utilisées pour juger de la pertinence du contrôle des prédateurs (Theberge 1990 ; Abrams & Ginzburg 2000). La valeur limitée de ces déductions suggère la nécessité de développer des stratégies alternatives pour porter de tels jugements.

Les résultats présentés ici n'indiquent pas que le Kill-Rate est sans importance pour comprendre la dynamique prédateur-proie. Au contraire, la compréhension du KR - c'est-à-dire de ses causes et de ses conséquences - est importante pour comprendre l'énergétique et la dynamique des populations de prédateurs (Scheel 1993 ; Fuller & Sievert 2001 ; Vucetich, Peterson & Waite 2004 ; Packer et al. 2005). Néanmoins, nos résultats peuvent être ressentis comme un revers pour ceux qui espéraient qu'une statistique de prédation facilement mesurable, comme le KR, pourrait indiquer de manière fiable le taux de croissance d'une population de proies ou l'impact de la prédation sur la dynamique des proies.

Cependant, nos résultats représentent une opportunité de développer la façon dont nous pensons communément à la prédation. En d'autres termes, les modèles mathématiques conventionnels de la prédation (par exemple, les équations 1a, b) sont généralement exprimés d'une manière qui semble générer des modèles conceptuels (c'est-à-dire les pensées que nous entretenons dans nos esprits au sujet de la prédation) où le KR est le processus central de la prédation (Fig. 5a). Nos résultats suggèrent qu'un meilleur modèle conceptuel représenterait le KR et le PR, chacun étant un processus fondamental (Fig. 5b). Bien que ce deuxième modèle conceptuel soit nettement plus complexe, les deux découlent des mêmes modèles mathématiques (par exemple, l'équation 1). Les deux modèles conceptuels ne sont que des façons différentes de penser au même ensemble d'équations. Le modèle conceptuel plus complexe devrait inciter à déployer davantage d'efforts pour comprendre les causes de la variation du PR et ses conséquences. La complexité supplémentaire du modèle conceptuel inférieur permet également de mieux comprendre comment une dynamique complexe peut découler d'un ensemble d'équations relativement simple.