

Examen de l'interaction entre la prédation liée à l'âge et une maladie chronique dans le Greater Yellowstone Ecosystem

Received: 18 August 2021 | Accepted: 28 December 2021

DOI: 10.1111/1365-2656.13661

RESEARCH ARTICLE

Journal of Animal Ecology 

Examination of the interaction between age-specific predation and chronic disease in the Greater Yellowstone Ecosystem

Ellen E. Brandell^{1,2}  | Paul C. Cross³  | Douglas W. Smith⁴ | Will Rogers⁵  |
Nathan L. Galloway⁶  | Daniel R. MacNulty⁷  | Daniel R. Stahler⁴ | John Treanor⁴ |
Peter J. Hudson¹

¹Center for Infectious Disease Dynamics and Department of Biology, Huck Institutes of the Life Sciences, Pennsylvania State University, University Park, PA, USA; ²Wisconsin Cooperative Wildlife Research Unit, Department of Forest and Wildlife Ecology, University of Wisconsin-Madison, Madison, WI, USA; ³U.S. Geological Survey, Northern Rocky Mountain Science Center, Bozeman, MT, USA; ⁴Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, WY, USA; ⁵Department of Ecology, Montana State University, Bozeman, MT, USA; ⁶Biological Resources Division, National Park Service, Fort Collins, CO, USA and ⁷Department of Wildland Resources, Utah State University, Logan, UT, USA

Résumé

1. Les prédateurs peuvent créer des populations de proies plus saines en éliminant sélectivement les individus malades. Les prédateurs préfèrent généralement certains âges de proies à d'autres, ce qui peut, ou non, correspondre à l'âge des proies les plus susceptibles d'être malades.
2. L'interaction entre l'infection et la prédation en fonction de l'âge n'a pas été étudiée auparavant et a probablement des effets importants sur la dynamique de la maladie. Nous supposons que les effets sanitaires des prédateurs seront plus importants lorsque la maladie et la prédation se produisent dans les mêmes groupes d'âge de proies.
3. Nous examinons l'effet sanitaire par les prédateurs à l'aide d'un modèle où la vulnérabilité aux prédateurs et la prévalence des agents pathogènes varient avec l'âge. Nous adaptons ce modèle à la **maladie du dépérissement chronique** (CWD) dans les populations de cerfs muets et d'élan dans le Greater Yellowstone Ecosystem, avec des données empiriques provenant des loups gris et des cougars de Yellowstone.
4. Les résultats du modèle suggèrent que sous une pression de prédation modérée, mais réaliste, exercée indépendamment par les cougars et les loups, les prédateurs peuvent réduire considérablement la taille de l'épidémie de CWD et retarder l'accumulation de cerfs et de wapitis symptomatiques. **L'ampleur de cet effet dépend de la capacité des prédateurs à éliminer sélectivement les infections de l'encéphalopathie des cervidés à un stade avancé, qui sont probablement les plus responsables de la transmission, mais ce n'est peut-être pas la classe d'âge qu'ils sélectionnent habituellement.** Ainsi, les prédateurs qui sélectionnent les jeunes adultes infectés plutôt que les jeunes non infectés ont un effet sanitaire plus fort, et ces effets sont renforcés lorsque les taux de transmission augmentent avec la morbidité des proies. Il existe également des **compromis** du point de vue de la gestion, c'est-à-dire que l'augmentation des taux de prédateurs des prédateurs peut entraîner des forces opposées sur l'abondance des proies et la prévalence de la CWD.
5. Notre exploration de modélisation montre que les prédateurs ont le potentiel de réduire la prévalence dans les populations de proies lorsque l'âge des proies et la gravité de la maladie sont pris en compte, mais la **force** de cet effet est influencée par la sélection des prédateurs pour la démographie ou la condition corporelle. La gestion actuelle de l'encéphalopathie des cervidés se concentre sur l'augmentation de la chasse aux cervidés comme principal outil de gestion, et nos résultats suggèrent que les prédateurs peuvent également être un outil utile dans certaines

conditions, mais pas nécessairement sans impacts supplémentaires sur l'abondance et la démographie des hôtes. Les zones protégées avec des populations de prédateurs joueront un rôle important pour éclairer le débat sur l'impact des prédateurs sur la maladie.

« **L'encéphalopathie des cervidés** est causée par l'accumulation dans le cerveau et d'autres tissus de protéines anormales infectieuses, appelées prions, qui entraînent la mort. Elle fait partie de la même famille de maladies que la tremblante du mouton, l'encéphalopathie spongiforme bovine (ESB) (aussi appelée « maladie de la vache folle ») et la maladie de Creutzfeldt-Jakob chez l'humain ».

1. INTRODUCTION

Les schémas d'infections parasitaires chez les hôtes sauvages ont souvent une composante d'âge. Par exemple, la prévalence des infections chroniques tend à pencher vers les individus plus âgés qui ont été exposés plus longtemps (par exemple, Heisey et al., 2006). À l'inverse, la prévalence des infections par des parasites intestinaux est orientée vers les individus plus jeunes (par exemple, Cattadori et al., 2005). Les prédateurs peuvent améliorer la santé des populations de proies en éliminant sélectivement les individus infectieux (Packer et al., 2003), et leur comportement de recherche de nourriture et leur impact sur l'abondance des proies varient souvent en fonction de l'espèce, de l'âge, du sexe et de la condition des proies (par exemple, Gervasi et al., 2012 ; Hoy et al., 2021). Cependant, on sait peu de choses sur la façon dont la variation de la prévalence des parasites en fonction de l'âge au sein des populations de proies modifie l'effet sanitaire des prédateurs qui préfèrent certaines classes d'âge. Alors que l'infection et la prédation spécifiques liées à l'âge sont bien étudiées, leur intersection n'a pas été explorée auparavant et est probablement très importante pour la dynamique de la maladie. Nous supposons que l'effet sanitaire des prédateurs sera plus efficace dans les systèmes où la maladie et la prédation se produisent dans les mêmes groupes d'âge de proies. Nous testons cette hypothèse à l'aide d'un modèle mathématique basé sur les données de prédation et de structure d'âge des cougars *Puma concolor*, des loups *Canis lupus*, des cerfs wapitis *Cervus canadensis* et des cerfs muets *Odocoileus hemionus* dans le parc national de Yellowstone.

La maladie du dépérissement chronique (CWD), **une maladie à prion mortelle**, a été associée à des déclin de population chez les cerfs muets et les wapitis (DeVivo et al., 2017 ; Edmunds et al., 2016 ; Monello et al., 2014), menaçant les populations de cervidés dans l'ouest de l'Amérique du Nord (Mysterud & Edmunds, 2019). **En tant qu'infection chronique, les adultes jeunes ou d'âge mûr sont les plus susceptibles d'être testés positifs** (Miller & Conner, 2005 ; Monello et al., 2014). Les cerfs muets ont tendance à avoir une prévalence plus élevée et une plus grande sensibilité au niveau de la population à l'infection par la CWD, mais la CWD peut également limiter la croissance de la population de wapitis (Monello et al., 2014 ; Sargeant et al., 2011 ; Williams et al., 2014). Les prédateurs ont été proposés comme un mécanisme potentiel de contrôle biologique de la CWD dans les populations de cervidés, et il existe des preuves que les cougars sélectionnent les cerfs muets infectés par la CWD (Krumm et al., 2010 ; Miller et al., 2008). **Néanmoins, Miller et al. (2008) ont constaté que la prévalence de la CWD chez les cerfs muets restait élevée même en présence de taux élevés de prédation sélective par les cougars.**

Nous explorons ici les conditions dans lesquelles la prédation sélective par les cougars et les loups pourrait réduire la prévalence de l'encéphalopathie des cervidés dans les populations de cerfs muets et de wapitis tout en tenant compte de l'âge de l'hôte, de la prédation sélective et de la progression de la maladie. Le Greater Yellowstone Ecosystem (GYE) offre une excellente opportunité d'étudier ces processus car les proies comme les cervidés, y compris les wapitis et les cerfs muets, et les

prédateurs tels que les loups et les cougars font l'objet d'une surveillance intensive tout au long de l'année. La CWD se propage chez les wapitis et les cerfs dans le GYE depuis 2018 (Montana Fish, Wildlife, & Parks, 2020 ; National Park Service, 2018, 2020). À Yellowstone, les loups tuent principalement des wapitis, tandis que les cougars tuent des wapitis et des cerfs muets à des taux à peu près égaux, nous soupçonnons donc que les cougars limiteront le mieux l'invasion de l'encéphalopathie des cervidés chez les cerfs muets, et les loups chez les wapitis (Metz, Hebblewhite, et al., 2020 ; Stahler et al., 2020).

Les prédateurs réduisent l'encéphalopathie des cervidés lorsqu'ils réduisent le taux de croissance de l'infection à un point tel que la population de proies échappe à la limitation de la maladie (c'est-à-dire en réduisant R_0). Cela se produit par le biais d'au moins trois mécanismes interactifs : (a) la réduction de la durée de vie des individus infectés, qui réduit la durée de l'infectiosité, (b) l'élimination sélective des proies les plus infectieuses, qui réduit le taux de transmission et (c) la diminution de la taille de la population de proies sensibles, qui peut réduire le nombre de contacts infectieux potentiels. Plus de 25 ans de preuves sur le terrain dans le nord du GYE montrent que les loups tuent sélectivement les proies en mauvaise condition corporelle, en particulier les adultes sénescents, les nouveau-nés et les adultes dont les réserves de graisse sont épuisées (MacNulty et al., 2020 ; Metz et al., 2012 ; Metz, Hebblewhite, et al., 2020), alors que les cougars sélectionnent moins en fonction de la condition corporelle et plus en fonction de la taille du corps (Husseman et al., 2003 ; Ruth et al., 2019). Dans le Yellowstone, les cougars s'attaquent principalement aux wapitis juvéniles et aux cerfs muets juvéniles et adultes (Ruth et al., 2019).

L'encéphalopathie des cervidés se propage lentement et n'a envahi que récemment les régions habitées par de grands prédateurs abondants, comme le GYE. Dans l'intervalle, les modèles peuvent fournir une **prévision mécaniste** pour le GYE et les écosystèmes similaires, qui peut être comparée aux données empiriques à l'avenir. Nous avons développé un modèle mécaniste de population hôte structuré par sexe et par âge pour deux types de systèmes prédateurs-proies : cougar-cerf muet et loup-wapiti, avec des paramètres validés empiriquement (Annexes S1 et S2). Notre modèle va plus loin que les modèles précédents de prédateurs et CWD en considérant que la sélection des proies est fonction de l'âge de la proie et de la gravité de l'infection. De plus, notre modèle tient compte de la relation dynamique entre les populations de prédateurs et de proies et de l'influence de la progression de la CWD sur les taux de transmission à l'hôte. Nous présentons des résultats déterministes de scénarios potentiels, tout en reconnaissant qu'il existe un niveau élevé d'incertitude dans de nombreux paramètres du modèle. Notre intention est d'utiliser le modèle pour comprendre les interactions des paramètres plutôt que de créer des prédictions spécifiques à la CWD dans le GYE. Par conséquent, notre recherche contribue à une meilleure compréhension de la dynamique de la maladie dans de multiples classes d'âge d'hôtes et niveaux trophiques, met en évidence des considérations écologiques importantes lors de la construction de modèles de maladie et de protocoles de gestion et fournit des conseils pour la collecte de données futures.

2 | MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Nous avons utilisé un **modèle déterministe** des systèmes cougar-cerf et loup-wapiti qui peut être paramétré pour d'autres systèmes (Equation 1). Nous résumons ci-dessous les principales composantes et hypothèses de notre modèle - voir Cross et Almborg (2019), les annexes et le code R (v3.6.3, R Core Team, 2020) pour le code et les dérivées des paramètres. Le Tableau S1 (Annexe S1) précise la valeur et la source de chaque paramètre.

- 2.1 | Modèle CWD-hôte...
- 2.2 | Modèle de prédation sélective...
- 2.3 | Simulations et initialisation...

3 | RÉSULTATS

Les résultats du modèle sont cohérents avec les données empiriques sur la croissance de la CWD observées en Amérique du Nord (Annexe S1, Figure S1, Tableau S2) et les données de prédation du GYE (Annexe S1, Figures S7-S11). Dans les simulations sans CWD, les taux de mortalité des loups, la composition et l'abondance des proies correspondent aux données empiriques, tout comme la démographie des wapitis, la pression de prédation, l'abondance de la prévalence de la CWD et le pourcentage de mortalité due à la prédation. En cas de faible prédation, l'encéphalopathie des cervidés augmente lentement au cours des cinq premières années suivant l'introduction, puis augmente de façon constante jusqu'à la 30^{ème} année (Figure 2c, f). L'abondance du cerf muet finit par décliner lorsque la pression de prédation est faible, car les taux de mortalité dus à la CWD dépassent les taux de croissance de la population (Figure 2b). La même tendance est observée pour la population de wapitis, mais sur une échelle de temps plus longue (Figure 2e). Dans la plupart des scénarios, on observe une réduction importante (souvent près de 50 %), puis une stabilisation, de l'abondance des proies après l'introduction d'un prédateur. Cette tendance a également été observée dans le parc national de Yellowstone après la réintroduction du loup en 1995-1996, sous l'effet combiné de la prédation, de la chasse et de la mortalité naturelle non liée à la prédation (MacNulty et al., 2020). Dans certains scénarios de pression de prédation élevée et faible, la population de proies décline jusqu'à des niveaux presque équivalents à l'année 30 après l'introduction de prédateurs, mais la CWD est considérablement réduite ou éliminée en cas de pression de prédation élevée (Annexe S2, Figure S13).

Les prédateurs dont les taux de prédation, la sélection et l'abondance sont plausibles peuvent réduire la CWD dans les populations de proies. Trois paramètres décrivant les habitudes de prédation sont particulièrement importants pour réduire les épidémies de CWD : (a) la sélection des proies adultes (c'est-à-dire $b_i = \text{adulte}, j = 10 : b_i = \text{juvénile}, j = 0$), (b) la sélection des proies infectées (s_{ij} , fonction de r) et (c) le taux de prédation maximal par habitant (K).

1. Les épidémies sont réduites le plus lorsque les adultes sévèrement infectés ($j = 8-10$) sont sélectionnés à un taux plus élevé que les juvéniles non infectés (Figures 3 et 4 ; Annexe S2, Figure S19E, F). Cependant, l'abondance des hôtes diminue lorsque les jeunes adultes (c'est-à-dire avant la sénescence) sont hautement préférés puisqu'ils sont responsables de presque toute la reproduction.
2. Le niveau auquel les prédateurs éliminent sélectivement les proies infectées, par rapport aux proies non infectées, a un effet important sur la dynamique de la CWD et des proies. L'augmentation de la sélection des individus infectés est le moyen le plus efficace de réduire la prévalence de la CWD et de maintenir l'abondance des proies avec relativement moins de prédateurs. Il est important de noter qu'un prédateur hautement sélectif élimine la CWD et maintient approximativement la même abondance de la population initiale de proies sans CWD (Figure 5 : lignes rouges en pointillés et lignes bleues en pointillés).
3. La prévalence de la CWD et l'abondance des proies sont sensibles à l'abondance des prédateurs et au taux de prédation (Annexe S2, Figures S17 et S19C, D). Les grandes populations de prédateurs avec de faibles taux de prédation et les petites populations de prédateurs avec des taux de prédation

élevés réduisent la prévalence de la CWD. Cependant, il existe un compromis tel que des taux de prédation élevés entraînent une baisse de l'abondance des proies avec une faible prévalence (Figure 2). Dans nos simulations, le taux de mortalité induit par la CWD est inférieur au taux de mortalité induit par les prédateurs, de sorte que l'abondance des proies pourrait en fait être plus importante, bien que plus infectée, lorsque le taux de prédation est faible.

Lorsque nous augmentons la pression des prédateurs à des niveaux suffisants pour contrôler l'épidémie de CWD (prévalence maximale $\leq 5\%$), les populations de prédateurs et de proies se stabilisent à des niveaux plausibles pour des systèmes prédateur-proie uniques, et les prédateurs sont capables de contrôler la CWD pendant des décennies (Figures 2c, f et 5). L'éradication de la CWD nécessite des taux de prédation mensuels maximums par habitant modérés ($K \geq 1,5$), une forte sélection pour les hôtes infectés en phase terminale ($r \geq 0,3$, ou $>10\times$ supérieur à celui des individus non infectés de la même classe d'âge) et une forte abondance de prédateurs ($\geq 40/1\ 000\ \text{km}^2$). Il est important de noter que les **analyses de sensibilité** suggèrent que les changements des paramètres de prédation individuels - dans une fourchette raisonnable - peuvent ne pas être suffisants pour éradiquer l'encéphalopathie des cervidés ; des réponses multiples de prédation agissant à l'unisson sont plus efficaces pour contrôler l'invasion de l'encéphalopathie des cervidés (par exemple, augmenter r et K simultanément ; Annexe S2).

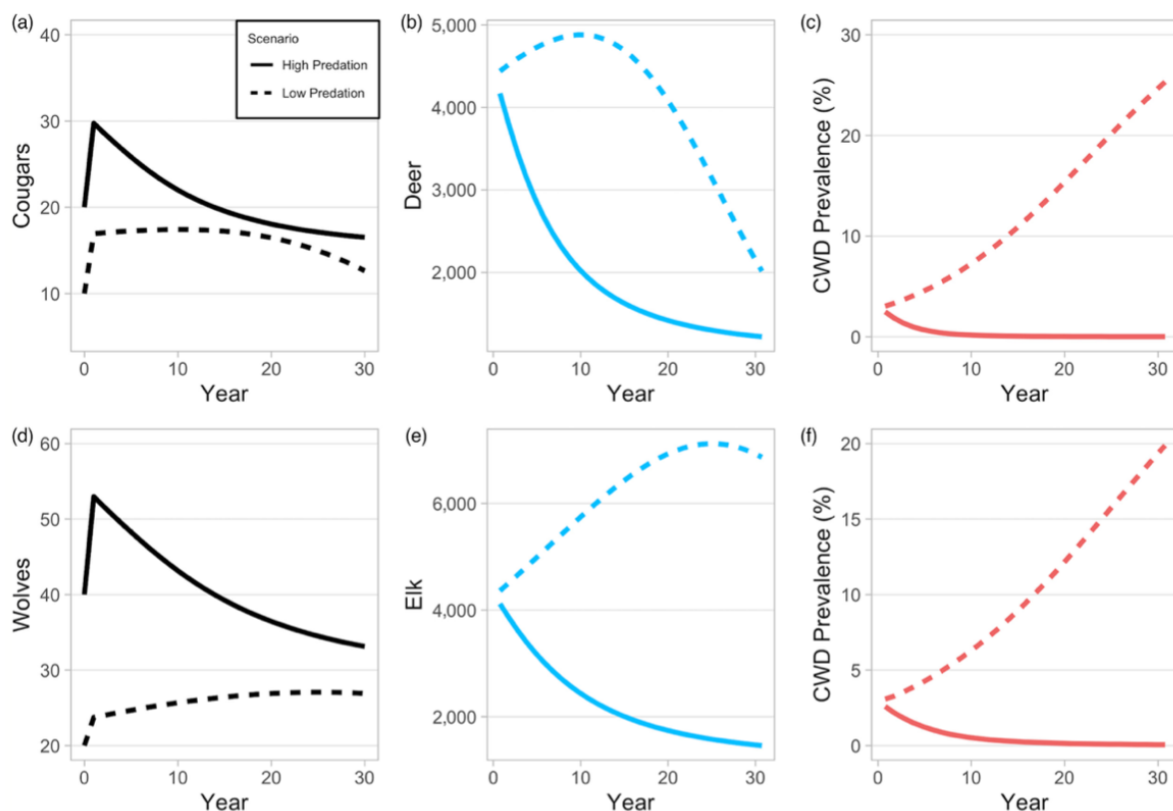


FIGURE 2. (a, d) Abondance des prédateurs, (b, e) abondance des proies et (c, f) prévalence de l'encéphalopathie des cervidés selon deux scénarios : faible prédation (lignes pointillées ; $r = 0,1$, $K_{\text{wolf}} = 0,2$, $K_{\text{cougar}} = 1$) et forte prédation (lignes pleines ; $r = 0,35$, $K_{\text{wolf}} = 1$, $K_{\text{cougar}} = 3$) dans le temps

Les résultats de la modélisation indiquent que les systèmes CWD cougar-cerf peuvent être plus « en dents de scie » que les systèmes CWD loup-wapiti. Par exemple, la prévalence de l'encéphalopathie des cervidés augmente plus rapidement dans les populations de cerfs, mais la prévalence diminue également plus rapidement que dans les systèmes loup-wapiti (Figures 2 et 4).

De plus, les cougars peuvent retarder l'accumulation de cerfs symptomatiques avec moins de prédateurs que dans un système loup-cerf (Annexe S3, Figure S24).

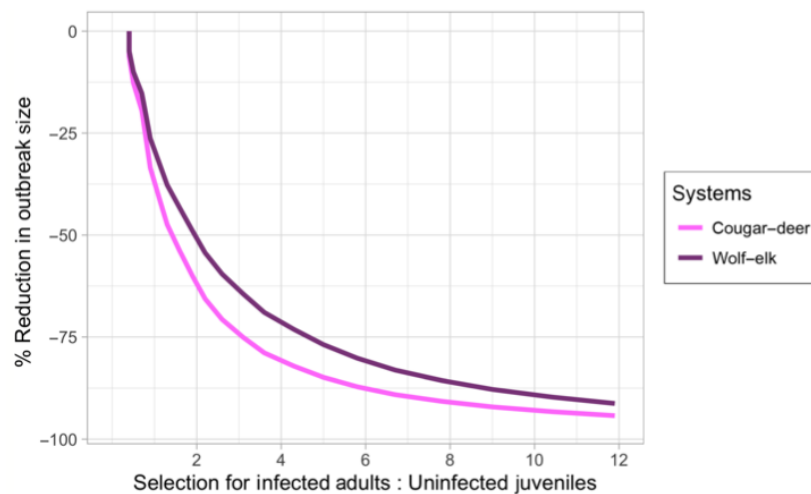


FIGURE 3. Réduction en pourcentage de la taille de l'épidémie (nombre cumulé de décès dus à la MDC sur une simulation de 20 ans) lorsque la sélection des jeunes adultes infectés augmente par rapport aux jeunes non infectés, proies sélectionnées par les prédateurs ($b_i = \text{adulte}, j = 10 / b_i = \text{juvénile}, j = 0$) ; par exemple, une valeur de 10 signifie que les jeunes adultes par exemple, une valeur de 10 signifie que les jeunes adultes infectés en phase terminale ($j = 10$) sont sélectionnés à un taux 10 fois supérieur à celui des jeunes non infectés ($r = 0,01-0,5, P_{\text{cougar}} = 30, P_{\text{loup}} = 50$)

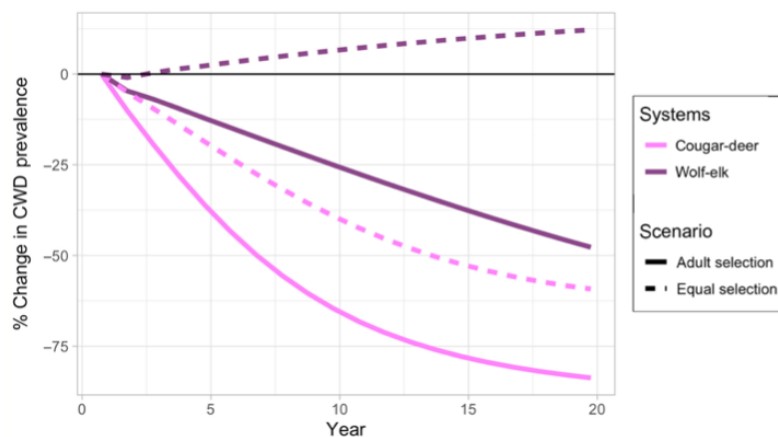


FIGURE 4. Variation en pourcentage de la prévalence de l'encéphalopathie des cervidés sur une simulation de 20 ans lorsque toutes les classes d'âge sont sélectionnées au même taux ($b_i = \text{juvénile} = b_i = \text{adulte} = b_i = \text{sénéscent}$, lignes pointillées) ou que les **adultes** sont sélectionnés à un taux plus élevé ($b_i = \text{juvénile} = 1, b_i = \text{adulte} = 10$, lignes pleines). La pression de prédation exercée par les cougars (rose) et les loups (violet) était modérée ($r = 0,2, K_{\text{cougar}} = 2, K_{\text{wolf}} = 1, P_{\text{cougar}} = 30, P_{\text{wolf}} = 50$).

4 | DISCUSSION

De nombreux auteurs ont proposé la prédation comme mécanisme potentiel de contrôle biologique pour réduire la prévalence de la CWD dans les populations de cervidés et la maladie en général (DeVivo et al., 2017 ; Krumm et al., 2010 ; Miller et al., 2008 ; Monello et al., 2014 ; Mysterud & Edmunds, 2019). Nous avons développé un **modèle hôte-prédateur** qui inclut la structure d'âge de l'hôte et les modèles de maladie et de prédation spécifiques à l'âge pour examiner les effets sanitaires des prédateurs. **Les résultats de notre modèle indiquent que l'interaction entre la sélection des proies et la distribution des maladies dans les classes d'âge des hôtes est essentielle à l'efficacité des prédateurs agissant comme agents sanitaire dans les systèmes de grands mammifères.** Nous nous attendons à ce que les prédateurs aient les plus grands effets

d'amortissement sur l'invasion de la maladie lorsqu'ils affichent une forte sélectivité pour les proies gravement infectées, des taux de mortalité modérés et au moins une abondance modérée. Dans le GYE, cela correspond approximativement à un taux de prédation d'au moins 1,5 proie/prédateur/mois, à une sélection $>10\times$ plus importante pour les proies infectées en phase terminale que pour les proies non infectées et à une densité de prédateurs d'au moins 40/1 000 km², ce qui correspond bien à nos paramètres empiriques dérivés et observés (Annexe S1, Tableau S1 ; Smith et al., 2004). Nous développons ci-dessous les mécanismes qui sous-tendent ces résultats et les pistes de travail à venir.

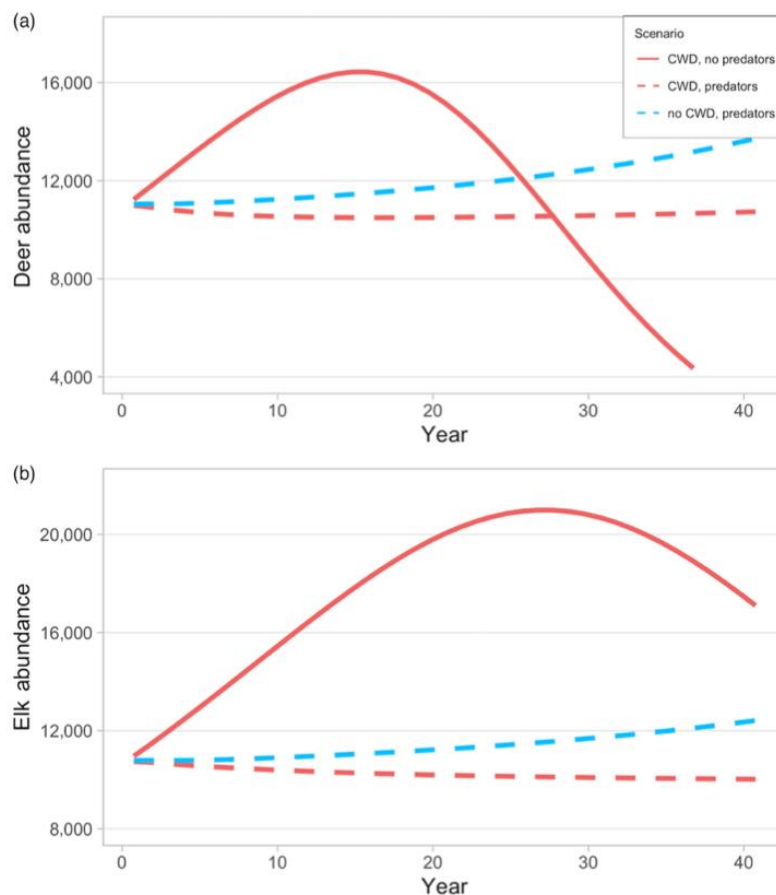


FIGURE 5. (a) Abondance des cerfs et (b) des wapitis lorsque l'encéphalopathie des cervidés est présente (rouge) ou absente (bleu), et que les prédateurs sont présents (lignes pointillées) ou absents (ligne continue). ($K_{\text{cougar}} = 1,8$, $P_{\text{cougar}} = 40$, $K_{\text{wolf}} = 0,43$, $P_{\text{wolf}} = 130$, $r = 0,45$). Dans le scénario « CWD et prédateurs », la prévalence de la CWD tombe à $< 3\%$ à l'année 20

La probabilité d'une infection par la maladie du dépérissement chronique augmente avec l'âge des hôtes et, dans les contextes endémiques, les adultes jeunes ou d'âge mûr sont les plus susceptibles d'être testés positifs (Miller & Conner, 2005 ; Monello et al., 2014). D'un point de vue mécanique, l'élimination des proies adultes est importante car les adultes sont responsables de la plupart des événements de transmission (une combinaison de l'abondance et de la nature chronique de l'infection). Cependant, les loups et les cougars ont tendance à sélectionner les proies juvéniles et sénéscentes (Hoy et al., 2021 ; MacNulty et al., 2020 ; Ruth et al., 2019 ; Annexe S1), mais ils réduiront la CWD plus rapidement si la sélection des adultes infectés surpasse celle des juvéniles. Notre modèle suggère que la sélection pour les adultes gravement infectés doit être trois fois plus élevée que la sélection pour les juvéniles (lorsque la sélection des juvéniles reste inchangée après l'invasion de la CWD) afin de réduire la prévalence de la CWD d'environ 50 % chez les wapitis et

75 % chez les cerfs muets (Figure 3). La compréhension de la sélection des prédateurs pour les proies infectées est essentielle pour prévoir les effets des prédateurs et devrait être une priorité dans les programmes de surveillance.

Le taux de prédation a également joué un rôle important dans l'effet des prédateurs sur la CWD. Nous pensons que le taux de prédation pourrait être la réponse la plus sensible des prédateurs, en particulier pour les loups, qui peuvent augmenter considérablement leur taux de prédation avec des proies facilement disponibles (Mech et al., 2001). Même des populations de prédateurs très régulées peuvent éliminer l'encéphalopathie des cervidés et maintenir l'abondance des proies dans des conditions potentiellement plausibles (Figure 5). Cependant, le maintien de densités de prédateurs suffisamment élevées pour réduire l'encéphalopathie des cervidés dépend non seulement de la productivité des proies, mais aussi de la tolérance de l'homme. En outre, l'interaction entre le taux de prédation et la sélection des proies infectées produit une gamme de résultats allant de populations de proies relativement plus importantes avec une prévalence de la maladie plus élevée, à des populations de proies relativement plus petites avec une faible prévalence de la maladie ou aucune maladie (Annexe S2, Figures S17 et S19). Par conséquent, nous mettons en garde contre l'interprétation selon laquelle des populations de prédateurs plus importantes (équivalent fonctionnellement à des taux de prédation plus élevés) sont plus susceptibles d'éliminer une infection chronique d'une population de proies. Il sera important d'examiner la dynamique de l'encéphalopathie des cervidés dans des zones où la pression des prédateurs, les taux de prédation et les densités de proies varient au fur et à mesure que l'encéphalopathie des cervidés se répand.

De manière plus générale, notre objectif était de mieux comprendre à quel moment nous pouvions nous attendre à observer des effets sanitaires relativement forts ou faibles des prédateurs sur une population de proies. Nos résultats indiquent que les effets sanitaires sont amplifiés lorsque, au sein d'une même classe d'âge, il y a simultanément sélection par les prédateurs et agrégation de l'infection. Inversement, lorsque la sélection par les prédateurs et l'infection ne sont pas adaptées, la prédation ne pourra pas réduire de manière substantielle les **taux de transmission**. Certains parasites modifient le comportement de l'hôte, le rendant plus vulnérable à la prédation - lorsque le prédateur est l'hôte définitif, ce processus peut permettre la persistance du parasite ; par exemple, les hyènes *Crocuta crocuta* infectées par *Toxoplasma gondii* ont des taux de mortalité plus élevés suite aux attaques du lion africain *Panthera leo* (hôte définitif) (Gering et al., 2021). Lorsque le prédateur n'est pas l'hôte définitif, la **vulnérabilité** accrue à la prédation est une impasse pour le parasite et peut réduire la prévalence de la population. **Les prédateurs sélectifs en termes de taille, tels que les cougars, pourraient avoir des effets plus prévisibles sur la dynamique de la maladie car leur stratégie de prédation est moins flexible, tandis que les prédateurs opportunistes, tels que les loups, pourraient être plus enclins à tuer des hôtes atteints de maladies graves lorsqu'ils sont vulnérables et faibles.** Nous avons examiné les interactions entre la **vulnérabilité** des proies, la **sélection** par les prédateurs et l'âge des proies, mais d'autres interactions potentiellement importantes devraient être examinées à l'avenir (par exemple, la diminution des matières infectieuses environnementales par la digestion des prédateurs, la dynamique multi-hôtes).

Enfin, nos résultats ont des implications potentiellement importantes pour la surveillance et la gestion des prédateurs et des proies. Nous suggérons d'aborder la surveillance des systèmes prédateur-proie-pathogène en renforçant la surveillance de la population de proies, qui est plus abondante que les prédateurs et souvent plus facile à capturer et à surveiller sur le plan logistique. Par exemple, le suivi des taux de survie des proies et des causes de mortalité en fonction du statut

de la maladie peut fournir des informations sur la sélection des prédateurs (Krumm et al., 2010 ; Miller et al., 2008). Cependant, cette méthode peut s'avérer coûteuse et produire des échantillons de petite taille, en particulier lorsqu'elle intègre des sous-ensembles de la population de proies tels que la classe d'âge (c'est-à-dire qu'un individu mort = un échantillon dans une classe démographique), ce qui rend difficile la détection des changements à court terme (Viljugrein et al., 2019). Une approche complémentaire à l'augmentation de l'échantillonnage est le développement **d'indicateurs** de la CWD dans les populations de cervidés qui révèlent les relations avec les prédateurs. **Par exemple, notre modèle démontre que les changements dans le ratio des proies adultes tuées par rapport aux juvéniles peuvent suggérer un changement dans la vulnérabilité des adultes, potentiellement due à la maladie** - cela pourrait être amélioré en recueillant des informations sur les proies, telles que l'état corporel et le statut de la maladie des proies ante- et post-mortem. Si possible, une surveillance accrue de la population de prédateurs, en particulier des habitudes de prédation telles que les taux de prédation, permettra d'augmenter ces données sur les proies. Bien que le suivi des interactions prédateur-proie-pathogène puisse être complexe, les méthodes de détection des pathogènes s'améliorent (par exemple, RT-QuIC pour les prions (Cheng et al., 2016) et les approches moléculaires (DeCandia et al, 2018)), et dans certains contextes, il pourrait être fructueux de collecter des échantillons biologiques pouvant être utilisés pour les tests dès qu'ils sont disponibles afin d'augmenter la taille des échantillons, les capacités de détection de l'encéphalopathie des cervidés et d'améliorer/tester de nouvelles méthodes (par exemple, les excréments des prédateurs et les excréments/tissus des proies peuvent être collectés sur les sites de mise à mort des proies, les lieux de recherche de nourriture et les captures vivantes ; voir l'annexe S3 pour une discussion plus approfondie sur la gestion).

Nous avons simplifié la structure du modèle afin que nos résultats restent applicables à d'autres systèmes et pour réduire l'incertitude des paramètres supplémentaires. Par exemple, le contrôle de l'accumulation d'hôtes infectieux a probablement des implications sur la contamination de l'environnement, et un réservoir environnemental dynamique pourrait être incorporé dans les futurs modèles de la CWD dès que l'on disposera de données empiriques pour la paramétrisation. **Néanmoins, les prédateurs réduiront probablement l'accumulation de la contamination environnementale s'ils éliminent sélectivement les hôtes plus rapidement qu'une maladie ne les tue, même si les prédateurs transmettent temporairement des agents infectieux après ingestion (par exemple les prions : Nichols et al., 2015). En outre, la transmission de l'encéphalopathie des cervidés a été décrite comme un intermédiaire entre la fréquence et la densité dépendante** (Almberg et al., 2011 ; revue dans Ketz et al., 2019). Souvent, cette distinction entre les modèles de transmission dépend de l'échelle spatiale du modèle ou de l'analyse, ainsi que de la façon dont les modèles de regroupement des hôtes sont associés aux changements de la taille de la population. Nous avons supposé qu'au niveau de la population, la taille du groupe de proies, les taux de contact et les taux de transmission peuvent être relativement constants lorsque les prédateurs réduisent la taille de la population de proies. Notre modèle dépendant de la fréquence démontre probablement un effet conservateur des prédateurs sur la dynamique de la CWD. **La taille de la population de wapitis dans le GYE n'est pas corrélée à la taille moyenne des groupes, mais les plus grands groupes de wapitis deviennent plus grands avec l'augmentation des populations et la brucellose a été corrélée à la densité des wapitis** (Brennan et al., 2015 ; Cross et al., 2010 ; Proffitt et al., 2015). **Il est donc probable qu'il existe une certaine dépendance à la densité dans la transmission de la CWD par les wapitis à l'échelle de la population.** Les grands rassemblements de wapitis sur les aires d'alimentation complémentaire sont également susceptibles d'augmenter la transmission de la maladie (NAS, 2017). **D'autre part, certaines populations d'ongulés ont montré une diminution de**

la taille des groupes lorsque la densité diminue, alors que le nombre de groupes dans la population reste constant (McLellan et al., 2010). Notre cadre de modélisation peut prendre en compte un **gradient de transmission** dépendant de la fréquence et de la densité, ce qui le rend adaptable à de nombreux systèmes et types d'exploration. En outre, la coévolution de l'agent pathogène (par exemple, la souche de la maladie du dépérissement chronique, Velásquez et al., 2020) et des hôtes (par exemple, le gène PRNP, wapiti : Monello et al., 2017 ; cerf muet : LaCava et al., 2021) élargit l'application du modèle.

Comme tout modèle, nous avons fait des hypothèses sur les relations entre prédateurs et proies, ainsi que sur les hôtes et l'infection par des agents pathogènes. **La mortalité due à la maladie et à la prédation était partiellement compensatoire, mais ces causes de mortalité étaient additives par rapport à la mortalité naturelle et à la récolte.** Ce domaine devrait faire l'objet d'une validation empirique future ; par exemple, les cerfs muets mâles infectés par la CWD peuvent être plus sensibles à la récolte (c'est-à-dire une mortalité partiellement compensatoire ; Conner et al., 2000). **Les gestionnaires peuvent également contrôler ce phénomène, par exemple en délivrant moins de vignettes de chasse pour les femelles lorsque la population est en déclin.** Compte tenu de la complexité du modèle, nous avons considéré que la dynamique des agents pathogènes et de la prédation fonctionnait de la même manière pour les proies mâles et femelles, ce qui devrait être approfondi par des modèles et une validation empirique à l'avenir. **Par exemple, les cerfs muets mâles ont tendance à avoir une prévalence de la CWD plus élevée que les cerfs muets femelles (par exemple, Miller & Conner, 2005), bien que les mécanismes sous-jacents soient actuellement inconnus.** L'ajout de taux de transmission spécifiques au sexe pourrait expliquer cette observation, ce qui pourrait avoir des répercussions ultérieures sur les taux de prédation spécifiques au sexe. De même, dans notre système, la prédation des loups par classe démographique change de façon saisonnière (Metz, Hebblewhite, et al., 2020), ce qui pourrait influencer la dynamique de la maladie si les infections étaient en plus agrégées par sexe, comme mentionné ci-dessus. Dans notre modèle, le taux de transmission augmente fortement avec le temps écoulé depuis l'infection, mais nous soulignons la nécessité d'une quantification empirique des paramètres de l'infection par la CWD, tels que le taux de transmission et le taux d'excrétion de prions, tout au long de la maladie. Les zones protégées où les populations de prédateurs sont largement conservées serviront de comparaison importante pour comprendre les interactions entre les prédateurs, les proies et les maladies dans les années et décennies à venir.

5 | CONCLUSIONS

Les infections parasitaires chez les hôtes sauvages et la sélection des proies par les prédateurs sont souvent spécifiques à l'âge. Nous avons examiné les effets potentiels des prédateurs sélectifs en fonction de l'âge sur les populations de proies en cas d'invasion imminente de la CWD dans le GYE. **Nos résultats suggèrent que les épidémies de CWD sont réduites lorsque les prédateurs augmentent leur sélection pour les jeunes adultes, qui est la classe d'âge avec la plus forte prévalence de la maladie, mais pas nécessairement la classe que les prédateurs sélectionnent généralement.** De plus, les prédateurs qui étaient très sélectifs pour les hôtes infectés ont favorisé des populations de proies saines tout en maintenant l'abondance des proies dans certaines circonstances. Nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'effet sanitaire par les prédateurs sera plus efficace dans les systèmes où la maladie et la prédation ciblent les mêmes groupes d'âge de proies, ce qui pourra être évalué empiriquement dans les années à venir alors que les distributions de la CWD et des prédateurs se chevauchent de plus en plus.

