

Effets non linéaires de la taille du groupe sur le succès des loups chassant le wapiti

Behavioral Ecology
doi:10.1093/beheco/arr159

Original Article

Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk

Daniel R. MacNulty,^a Douglas W. Smith,^b L. David Mech,^c John A. Vucetich,^d and Craig Packer^a

^aDepartment of Ecology, Evolution, and Behavior, University of Minnesota, 1987 Upper Buford Circle, St. Paul, MN, 55108, USA, ^bYellowstone Center for Resources, PO Box 168, Yellowstone National Park, WY, 82190, USA, ^cU.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street SE, Jamestown, ND, 58401, USA, and ^dSchool of Forest Resources and Environmental Science, 1400 Townsend Dr., Houghton, MI, 49931, USA

Résumé

Malgré l'idée reçue selon laquelle les prédateurs sociaux vivent en groupe parce que la chasse en groupe facilite la capture des proies, la tendance apparente à ce que le succès de la chasse atteigne son maximum lorsque les groupes sont de petite taille suggère que la formation de grands groupes n'est pas liée à la pré-capture. Cependant, peu d'études empiriques ont testé l'existence de relations non linéaires entre le succès de la chasse et la taille du groupe, et aucune n'a démontré pourquoi le succès s'essouffle après avoir atteint son maximum. Ici, nous utilisons un ensemble unique de données d'observations de loups (*Canis lupus*) connus individuellement et chassant le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) dans le parc national de Yellowstone pour montrer que la relation entre le succès et la taille du groupe est en effet non linéaire et que les individus retenant leur effort (free riding) sont la raison pour laquelle le succès n'augmente pas à travers les grandes tailles de groupe. Au-delà de 4 loups, le succès de la chasse s'est stabilisé et la performance individuelle (une mesure de l'effort) a diminué pour des raisons qui ne sont pas liées à l'interférence de chasseurs inaptes, à l'âge de l'individu ou à la taille du groupe. Cependant, la performance a diminué plus rapidement chez les loups ayant une incitation à se retenir, c'est-à-dire les non-reproducteurs sans progéniture dépendante, ceux effectuant des tâches prédatrices dangereuses, c'est-à-dire saisissant et retenant une proie, et ceux faisant partie de groupes de chasseurs compétents. Ces résultats suggèrent que la diminution des performances est due au freeride et que c'est la raison pour laquelle le succès s'est stabilisé dans les groupes de >4 loups qui semblaient superficiellement coopérer. Il s'agit de la première preuve directe que les tendances non linéaires dans le succès de la chasse en groupe reflètent un passage de la coopération au parasitisme. Elle met également en évidence le fait que le succès de chasse en soi n'est pas susceptible de promouvoir la formation et le maintien de grands groupes.

INTRODUCTION

L'amélioration de la capacité à capturer des proies est un avantage bien connu de la vie en groupe chez les prédateurs sociaux et une explication classique de l'évolution de la socialité chez les prédateurs vivant en groupe (Alexander 1974 ; Kruuk 1975 ; Pulliam et Caraco 1984 ; Clark et Mangel 1986). Les données provenant d'une gamme de prédateurs sociaux suggèrent que le succès augmente initialement, puis se stabilise, ou même décline avec la taille du groupe malgré une coopération apparente entre les chasseurs (revue par Packer et Ruttan 1988 ; voir

aussi Boesch C et Boesch H 1989 ; Boesch 1994 ; Rose 1997 ; Kim et al. 2005). Ce modèle est illustré par les grands carnivores sociaux, qui ont fait l'objet de nombreuses recherches sur le comportement de chasse en groupe. De nombreuses études montrent que le succès de chasse des carnivores atteint son maximum entre 2 et 5 chasseurs et reste constant ou diminue avec des groupes de plus grande taille (Eaton 1970 ; Kruuk 1972 ; Schaller 1972 ; Van Orsdol 1984 ; Mills 1985 ; Stander 1992 ; Fanshawe et Fitzgibbon 1993 ; Holekamp et al. 1997 ; Funston et al. 2001). Ainsi, le succès de la chasse en groupe peut ne pas jouer de rôle dans la formation et le maintien de grands groupes comme on le suppose souvent. D'autre part, le pic réel de succès dans les petits groupes est incertain car les études sur le succès de la chasse en groupe ont rarement testé des relations non linéaires entre le succès et la taille du groupe (cf. Holekamp et al. 1997), et aucune n'a démontré pourquoi le succès s'est estompé après avoir atteint un pic.

Deux hypothèses prévalent pour expliquer la non-linéarité du succès de chasse spécifique à la taille du groupe (H_n). **L'hypothèse de l'interférence** propose que H_n soit limité dans les grands groupes parce que les prédateurs individuels se gênent mutuellement. Cela prédit que le taux de déclin de H_n est le plus élevé lorsque les chasseurs individuels sont inaptes parce qu'ils sont les plus susceptibles de se gêner mutuellement. Il existe des preuves que les prédateurs inaptes (par exemple, les juvéniles) réduisent l'ampleur de H_n (Creel S et Creel NM 1995 ; Funston et al. 2001), mais la mesure dans laquelle ils modifient sa pente (c'est-à-dire de la pente positive à la pente négative) n'a pas encore été testée. Il est également possible que la simple surpopulation de prédateurs, même très habiles, puisse réduire le succès. Si tel est le cas, le temps de latence avant une chasse réussie devrait augmenter avec la taille du groupe, étant donné que la surpopulation implique des interactions chronophages entre les prédateurs, qu'il s'agisse de chasseurs habiles ou inaptes. Ceci est bien démontré dans les expériences de pilotage impliquant des groupes homogènes de robots (Balch et Arkin 1994 ; Beckers et al. 1994 ; Lerman et Galstyan 2002).

L'hypothèse du parasitisme stipule que H_n est limité dans les grands groupes parce que les prédateurs individuels ne font pas d'efforts et ne participent que pour rester à proximité afin d'avoir accès à la mise à mort. Dans ce cas, le « parasitisme » est l'acte de ne pas contribuer à la réalisation d'une proie (un bien collectif), tout en bénéficiant de l'effort des autres (Nunn et Lewis 2001). On s'attend à ce que le parasitisme se produise indépendamment du fait qu'un individu soit un chasseur compétent ou non. La prédiction centrale est que les chasseurs, indépendamment de leur capacité à chasser, réduisent leur effort au-delà de la taille du groupe à partir de laquelle H_n se stabilise ou diminue. Selon la théorie, les chasseurs commencent à se retenir à partir de cette taille de groupe parce que c'est là que les coûts de la chasse (par exemple, le risque de blessure et la perte d'énergie) dépassent les améliorations décroissantes du succès de la chasse en groupe avec chaque chasseur supplémentaire (Packer et Rutman, 1988). Scheel et Packer (1991) ont trouvé que les lions individuels (*Panthera leo*) se déplacent librement dans les grands groupes, mais ils ont observé trop peu d'animaux tués pour relier cela à des changements dans H_n .

Ici, nous utilisons un nouvel ensemble de données dérivées d'observations directes de loups (*Canis lupus*) connus individuellement et chassant le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) dans le parc national de Yellowstone pour **1**) quantifier les effets non linéaires de la taille du groupe sur le succès de la chasse en utilisant des techniques statistiques modernes et **2**) tester si la non-

linéarité dans H_n est une conséquence de l'interférence de chasseurs inaptes ou de la resquille. Étant donné qu'une chasse réussie est le produit de la réussite de chacune des phases qui la composent (Lima et Dill 1990), nous évaluons la non-linéarité de H_n en mesurant l'influence de la taille du groupe sur l'accomplissement par un groupe de chacune des 3 tâches prédatrices (attaquer, sélectionner et tuer) correspondant aux transitions entre les 4 comportements (approche, attaque du groupe, attaque de l'individu et capture ; voir le Tableau 1 pour les définitions) qui comprennent la séquence prédatrice typique des carnivores chasseurs d'ongulés sociaux. (MacNulty et al. 2007). Nous examinons ensuite le comportement de loups connus individuellement et testons comment la taille du groupe affecte la **performance** d'un individu dans chaque tâche après avoir contrôlé son âge et sa masse corporelle, qui sont des déterminants clés de la capacité de chasse des loups (MacNulty, Smith, Mech, et al. 2009 ; MacNulty, Smith, Vucetich, et al. 2009).

Si l'interférence de chasseurs inaptes limite H_n , nous nous attendions à ce que la diminution de la capacité collective des groupes réduise le succès avec l'augmentation de la taille du groupe à chaque phase de la chasse. Inversement, si le parasitisme limite H_n , la performance individuelle - une mesure de l'effort de chasse - devrait chuter au-delà de tout pic de H_n , quelle que soit la capacité du groupe. Et si ce déclin est dû au parasitisme en réponse à des coûts de chasse élevés, nous avons prédit que le taux de déclin suivrait le fait de tuer > de sélectionner > d'attaquer car cela reflète les différences entre les tâches dans le risque de blessure (MacNulty, Smith, Vucetich, et al. 2009). Étant donné que les loups vivent dans des groupes familiaux se reproduisant en coopération (Mech et Boitani 2003), nous nous attendions également à ce que la performance décline plus rapidement chez les loups non reproducteurs que chez les loups reproducteurs car les non reproducteurs n'ont pas de progéniture dépendante (c'est-à-dire de petits), ce qui devrait décourager l'effort de chasse anallergique.

MÉTHODES

Zone d'étude

Le parc national de Yellowstone s'étend sur 891 000 ha d'un plateau principalement boisé dans le nord-ouest du Wyoming, aux États-Unis, dont l'altitude varie de 1500 à 3300 m. Les grandes prairies montagnardes offrent d'excellents points de vue sur la faune. Les observations de loups chassant ont été faites principalement dans un complexe de prairies de 100 000 ha dans le quart nord-est de Yellowstone, appelé Northern Range. Cette zone est caractérisée par une série de vallées ouvertes, de crêtes et de plateaux mineurs. Les faibles altitudes (1500-2000 m) créent les conditions les plus chaudes et les plus sèches de Yellowstone pendant l'hiver, ce qui constitue une aire d'hivernage essentielle pour les ongulés, notamment les wapitis (Houston 1982). Une route entretenue traverse la Northern Range sur toute sa longueur et permet aux véhicules d'y accéder toute l'année.

Population étudiée

Un total combiné de 41 loups marqués par radio a été réintroduit dans le parc national de Yellowstone en 1995-1997 (Bangs et Fritts 1996). Les loups observés dans le cadre de cette étude étaient soit des membres soit des descendants de la population originale réintroduite. Chaque année après la réintroduction, environ 30-50% des petits nés ont été capturés et marqués par radio (Smith et al. 2004) en suivant les directives de manipulation des animaux

de l'American Society of Mammalogists (Animal Care and Use Committee 1998). Dans cette étude, nous nous sommes principalement concentrés sur 5 meutes de loups : Druid Peak, Geode Creek, Leopold, Mollie's et Rose Creek. Au moins 2 individus de chaque meute ont été radiomarqués. 94 loups au total ont été identifiés individuellement par une combinaison de fréquence radio, de couleur de pelage, de forme corporelle et/ou de taille. Ces loups ont fait l'objet de notre analyse de la chasse au niveau individuel (voir ci-dessous) et ont été observés pendant 1 à 8 ans (1995-2003).

Nous avons classé chaque année le statut de reproduction (reproducteur/non reproducteur) de chaque loup selon qu'il mettait bas ou générait des petits au printemps (avril). Les loups reproducteurs comprenaient le mâle et la femelle socialement dominants de chaque meute et occasionnellement \geq une femelle subordonnée (vonHoldt et al. 2008). Les loups non reproducteurs comprenaient les descendants matures (≥ 2 ans) et immatures (jeunes d'un an) des portées précédentes ainsi que des adultes non apparentés aux reproducteurs. Un seul non reproducteur (5F) a été socialement dominant (Mech et al. 1996). L'âge moyen (\pm SE) des reproducteurs et des non-reproducteurs était respectivement de $4,87 \pm 0,09$ (intervalle = 1,06-9,64) et de $1,86 \pm 0,04$ (intervalle = 0,54-7,85).

Échantillonnage du comportement

Différents assistants et 2 des auteurs (DRM et DWS) ont observé des loups chassant le wapiti pendant des suivis bisannuels de 30 jours de 3-14 meutes depuis le sol et des avions au début (mi-novembre à mi-décembre) et à la fin (mars) de l'hiver et pendant des enquêtes opportunistes pendant le reste de l'année (Smith et al. 2004). Les loups chassent principalement le wapiti (MacNulty et al. 2007), et 97% des 469 rencontres loups-wapitis utilisées dans cette étude ont été directement observées depuis le sol dans le Northern Range. La plupart des rencontres (84%) concernaient des groupes de wapitis.

Lorsque les loups rencontraient des wapitis, c'est-à-dire lorsqu'au moins un loup s'orientait et se déplaçait (en marchant, en trottant ou en courant) vers le wapiti, nous suivions le déroulement de la rencontre en notant l'état de recherche de nourriture (approche, surveillance, attaque de groupe, attaque individuelle et capture) de l'individu ou des individus le(s) plus proche(s) de la mise à mort. Nous avons donc enregistré l'occurrence séquentielle de l'état le plus élevé ainsi que le nombre et l'identité des loups participant à cet état. Un loup a été noté comme participant à un état de recherche de nourriture s'il présentait les actes comportementaux caractérisant cet état particulier (Tableau 1). Nous avons considéré qu'un loup ne participait pas à un état donné lorsqu'il était en vue mais qu'il était engagé dans un autre état de recherche de nourriture ou dans un comportement non prédateur, par exemple au repos. Nous avons appelé « groupe de chasse » les loups participant à un état de recherche de nourriture.

Nous avons noté le succès de la chasse en groupe et la performance individuelle selon que les loups avaient accompli chacune des 3 tâches de prédation qui correspondaient aux 3 transitions comportementales suivantes : approche \rightarrow attaque-groupe = « attaquer » ; attaque-groupe \rightarrow attaque-individu = « sélectionner » ; et attaque-individu \rightarrow capture = « tuer ». Si un loup individuel a participé à un certain nombre d'états de recherche de nourriture consécutifs qui comprenaient une tâche donnée, il a été noté comme ayant

effectué cette tâche. L'absence de performance était constatée lorsqu'un individu ne parvenait pas à effectuer une transition spécifique à une tâche (par exemple, attaque-groupe → approche). Un groupe de chasseurs a accompli une tâche, et a donc été considéré comme « **réussi** », si la tâche a été accomplie par au moins un membre du groupe. Dans le cas contraire, nous avons considéré que le groupe avait « **échoué** » dans cette tâche. Ce schéma a généré un score binaire pour un groupe et chacun de ses membres dans chaque état séquentiel de recherche de nourriture.

Analyse des données...

RÉSULTATS

Succès de chasse en groupe

L'influence de la taille du groupe sur le succès de la chasse au loup n'est pas linéaire (Figure 1a-c). Les modèles les plus parcimonieux d'attaque, de sélection et de mise à mort incluent une spline linéaire pour la taille du groupe (voir Tableau complémentaire S1), indiquant un **seuil** à partir duquel l'effet de la taille du groupe sur le succès de chasse change soudainement. Les preuves contre un modèle décrivant une simple relation linéaire entre la taille du groupe et le succès sont raisonnablement forte pour l'attaque ($\Delta AIC_c = 5,93$) et la mise à mort ($\Delta AIC_c = 2,46$) mais quelque peu faible pour la sélection ($\Delta AIC_c = 1,12$; voir le Tableau supplémentaire S1). **Ainsi, nous sommes moins certains d'un seuil dans la sélection que dans l'attaque et la mise à mort.** De plus, le modèle d'interception s'ajuste étonnamment bien aux données de mise à mort ($\Delta AIC_c = 0,42$; voir Tableau supplémentaire S1c), ce qui implique que l'influence globale de la taille du groupe sur la mise à mort n'est pas très forte. Ce n'est pas le cas pour l'attaque ou la sélection (modèle d'interception : $\Delta AIC_c = 5,36$; voir Tableaux supplémentaires S1a, b).

La taille du groupe seuil était relativement petite. L'ensemble des modèles splines de confiance ($\Delta AIC_c < 2$) pour chaque tâche de prédation (voir Tableau supplémentaire S1) indique que la taille seuil du groupe était de 4-7 loups pour l'attaque et de 2-6 loups pour la sélection et la mise à mort. **Les modèles les plus parcimonieux de l'ensemble comprennent un seuil de 4 loups pour attaquer et tuer et un seuil de 3 loups pour sélectionner** (Figure 1a-c). Le produit des valeurs ajustées moyennes de ces modèles et des intervalles de confiance ponctuels à 95%, qui représente l'effet net de la taille du groupe à travers toutes les tâches (sensu MacNulty, Smith, Mech, et al. 2009), révèle que le succès global de la chasse [P(kill/encounter)] atteint son maximum à 4 loups (Figure 1d). Il faut noter que la multiplication des intervalles de confiance à travers les tâches exagère probablement la variabilité du succès global en raison des corrélations positives entre les tâches. Les intervalles de confiance de la Figure 1d sont donc conservateurs.

Il est important de noter que le succès de la chasse ne s'est pas amélioré de façon mesurable au-delà de 3-4 loups. Selon les modèles les mieux adaptés, la taille du groupe n'a pas d'effet significatif sur le succès une fois qu'elle a dépassé chaque seuil spécifique à l'espèce ($P = 0,12-0,48$; Figure 1). En dessous de ces seuils, chaque loup supplémentaire améliore le succès de chasse du groupe de 45% (odds ratio [OR] = $1,45 \pm 0,17$, $P = 0,002$), 43% (OR = $1,43 \pm 0,23$, $P = 0,023$), et 44% (OR = $1,44 \pm 0,72$, $P = 0,053$) en attaquant, sélectionnant, et tuant, respectivement. Les résultats étaient les mêmes pour un sous-ensemble d'observations

comprenant des données sur la taille du groupe de wapitis ; le succès s'est stabilisé à 3-4 chasseurs, quelle que soit la taille du groupe de wapitis.

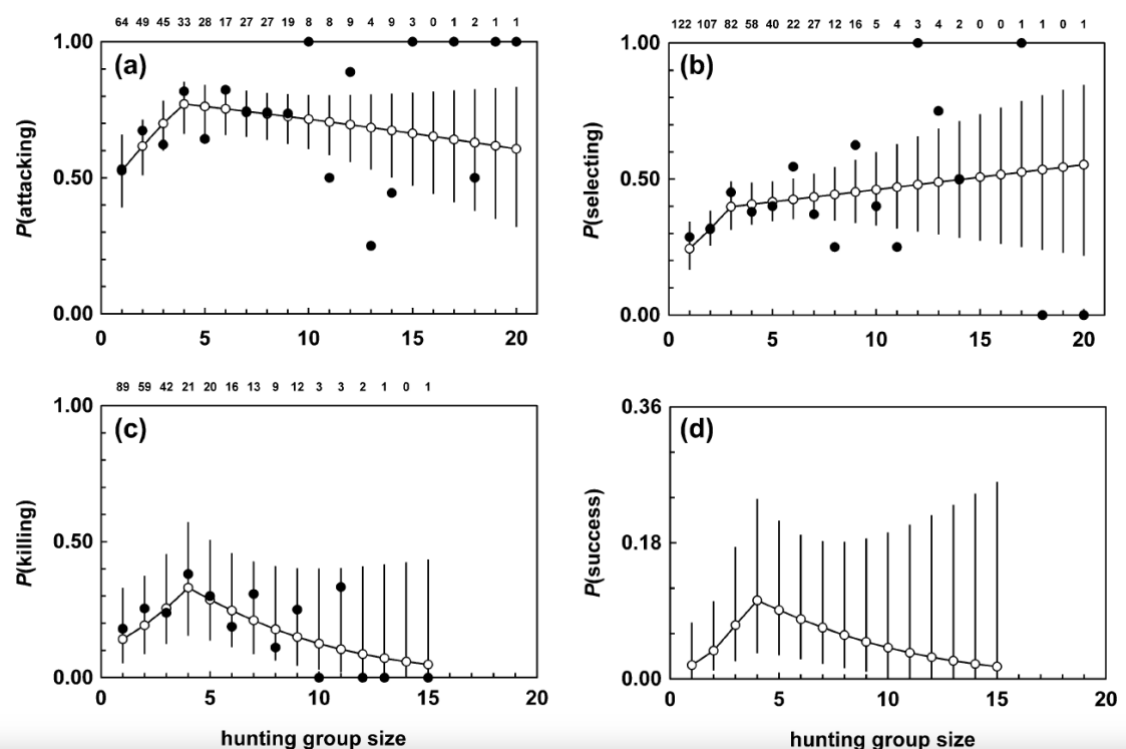


Figure 1. Effets principaux de la taille du groupe de chasse sur la probabilité que les meutes de loups attaquent (a), sélectionnent (b) et tuent (c) les cerfs wapiti. Les cercles ouverts représentent les valeurs ajustées moyennes de la population avec des intervalles de confiance de 95% provenant des modèles GLMM les mieux ajustés du succès de la chasse au niveau de la meute (Tableau supplémentaire S1). Les coefficients estimés avant et après chaque point de rupture sont $0,37 \pm 0,12$ ($P = 0,002$) et $20,05 \pm 0,05$ ($P = 0,281$) (a) ; $0,36 \pm 0,16$ ($P = 0,023$) et $0,04 \pm 0,05$ ($P = 0,467$) (b) ; $0,36 \pm 0,19$ ($P = 0,053$) et $20,21 \pm 0,13$ ($P = 0,124$) (c). Le nombre de rencontres loup-wapiti incluses dans chaque analyse est de 355 (a), 376 (b), et 235 (c). Les cercles remplis représentent les fréquences observées, la taille de l'échantillon étant indiquée au-dessus de chaque point. Les analyses ont été effectuées sur les données binaires brutes et non sur les points de données illustrés, qui sont fournis à titre d'aide visuelle. Le produit des lignes de valeur ajustées et des intervalles de confiance associés en (a), (b) et (c), représentant la probabilité globale de succès lors d'une rencontre avec un élan et donc l'effet net de la taille du groupe sur le succès de la chasse en groupe, est illustré en (d)

L'asymptote du succès de la chasse en groupe n'était apparemment pas liée à l'interférence de chasseurs inaptes ou à des retards dans l'accomplissement de la tâche. Les valeurs χ^2 du rapport de vraisemblance et les valeurs P associées (à partir de comparaisons de modèles emboîtés) ne sont pas significatives pour les interactions entre la taille du groupe et l'aptitude du groupe au-delà de chaque seuil spécifique à une tâche (attaque : $\chi^2_1 = 0,90$, $P = 0,34$; sélection : $\chi^2_1 = 0,01$, $P = 0,94$; et mise à mort : $\chi^2_1 = 0,12$, $P = 0,73$). La capacité du groupe était généralement élevée : pour chaque tâche, le rang médian de chasse du groupe était de 7 (intervalles interquartiles = 2,75-4,00). Les données sur le temps nécessaire pour accomplir chaque tâche sont mieux ajustées par un modèle d'interception (voir Tableau supplémentaire S2), indiquant qu'il n'y a pas d'effet de la taille du groupe sur le temps de latence pour une chasse réussie. Pour chaque tâche, un modèle linéaire simple décrivant une augmentation du temps de latence avec la taille du groupe fournit le meilleur ajustement suivant aux données (ΔAIC_c 0,27-1,98 ; voir Tableau supplémentaire S2) ; cependant, dans chaque cas, le coefficient pour la taille du groupe n'est pas significatif ($P = 0,16-0,75$).

Performance individuelle

Nous avons d'abord construit un ensemble de modèles de « taille de groupe » dans lesquels seule la taille du groupe (c'est-à-dire les compagnons du sujet 1) décrit la performance individuelle après contrôle de l'âge et de la masse corporelle de l'individu. Dans l'ensemble, cette analyse révèle que la performance individuelle diminue avec l'augmentation de la taille du groupe, et ce à une taille proche de celle à laquelle le succès de chasse du groupe s'est stabilisé. Par exemple, un loup individuel avait de moins en moins de chances de sélectionner et de tuer un wapiti au-delà de 3 et 4 loups, respectivement (Figure 2b, c), ce qui correspond aux pics de sélection et de mise à mort au niveau du groupe (Figure 1b, c). Les preuves contre les modèles alternatifs de sélection et de mise à mort au niveau individuel sont raisonnablement fortes ($\Delta AIC_c > 2,00$; voir Tableau supplémentaire S4a et S5a), à l'exception d'un modèle de mise à mort avec un seuil à 5 loups ($\Delta AIC_c = 1,35$; voir Tableau supplémentaire S5a). Et bien qu'un modèle linéaire simple corresponde le mieux aux données d'attaques individuelles (Figure 2a), le meilleur modèle suivant inclut un seuil à 4 loups ($\Delta AIC_c = 1,35$; voir Tableau supplémentaire S3a), ce qui correspond au seuil de succès d'attaques en groupe (Figure 1a). Le pic de performance individuelle globale (Figure 2d) correspond également au pic de succès de chasse en groupe (Figure 1d). En général, ces résultats indiquent que la diminution de la performance individuelle est responsable de l'absence d'amélioration du succès de chasse en groupe dans les groupes de 4 loups.

Le fait que la diminution de la performance individuelle soit le résultat de l'arrêt de l'effort de chasse des loups en réponse aux coûts de la chasse est démontré par les différences entre les tâches dans le taux de diminution de la performance. Plus précisément, le taux de déclin était le plus rapide pour la tâche la plus dangereuse (tuer : $-0,41 \pm 0,09$, $P < 0,001$; Figure 2c) et le plus lent pour la tâche la plus sûre (attaquer : $-0,13 \pm 0,02$, $P < 0,001$; Figure 2a). En combinant les données spécifiques à chaque tâche et en testant les interactions entre le type de tâche et la taille du groupe au-delà de 0,3-4 loups, le taux de déclin était significativement plus rapide pour tuer que pour attaquer ($\zeta = -3,14$, $P = 0,002$) ou pour sélectionner ($\zeta = -2,70$, $P = 0,007$). Le déclin de l'insélection ($-0,17 \pm 0,05$, $P = 0,001$; Figure 2b) était plus rapide que celui de l'attaque, mais la différence n'était pas statistiquement significative ($\zeta = -1,26$, $P = 0,21$).

Afin de déterminer si le statut reproducteur de l'individu (c'est-à-dire éleveur/non éleveur) ou l'âge influencent la relation entre la taille du groupe et la performance individuelle, nous avons testé si l'effet de la taille du groupe varie en fonction du statut reproducteur ou de l'âge de l'individu. Pour ce faire, nous avons ajouté des termes d'interaction (taille du groupe \times éleveurs, taille du groupe \times âge) aux modèles « taille du groupe » (voir Tableaux supplémentaires S3a-S5a) afin de produire un ensemble de modèles « variant selon l'éleveur » (voir Tableaux supplémentaires S3b-S5b) et « variant selon l'âge » (voir Tableaux supplémentaires S3c-S5c). Ensuite, nous avons comparé les modèles des trois ensembles pour chaque tâche. Les meilleurs modèles globaux d'attaque et de mise à mort incluent une interaction positive entre la taille du groupe et l'éleveur, mais sont par ailleurs identiques à ceux identifiés dans l'ensemble « taille du groupe » (voir Tableaux supplémentaires S3b-S5b). Ces modèles de « variation de l'éleveur » s'adaptent mieux aux données que leurs analogues de « taille de groupe » (attaque : $\chi^2_2 = 14,07$, $P < 0,001$ et mise à mort : $\chi^2_2 = 7,58$, $P = 0,023$) et indiquent qu'un loup reproducteur était plus susceptible d'attaquer et de tuer dans de grands groupes qu'un non-reproducteur. Un modèle de sélection similaire variant d'un

éleveur à l'autre a obtenu de bons résultats ($\Delta AIC_c = 0,38$; voir le Tableau supplémentaire S4b), mais il n'était pas significativement différent de son analogue de taille de groupe ($\chi^2_2 = 4,76, P = 0,093$). Aucun des modèles variant en fonction de l'âge n'a obtenu de bons résultats (attaque : $\Delta AIC_c > 7,40$, voir le Tableau supplémentaire S3c ; sélection : $\Delta AIC_c > 3,30$, voir Tableau complémentaire S4c ; et tuer : $\Delta AIC_c > 3,50$, voir Tableau supplémentaire S5c), ce qui indique que la baisse des performances avec l'augmentation de la taille du groupe est indépendante de l'âge de l'individu.

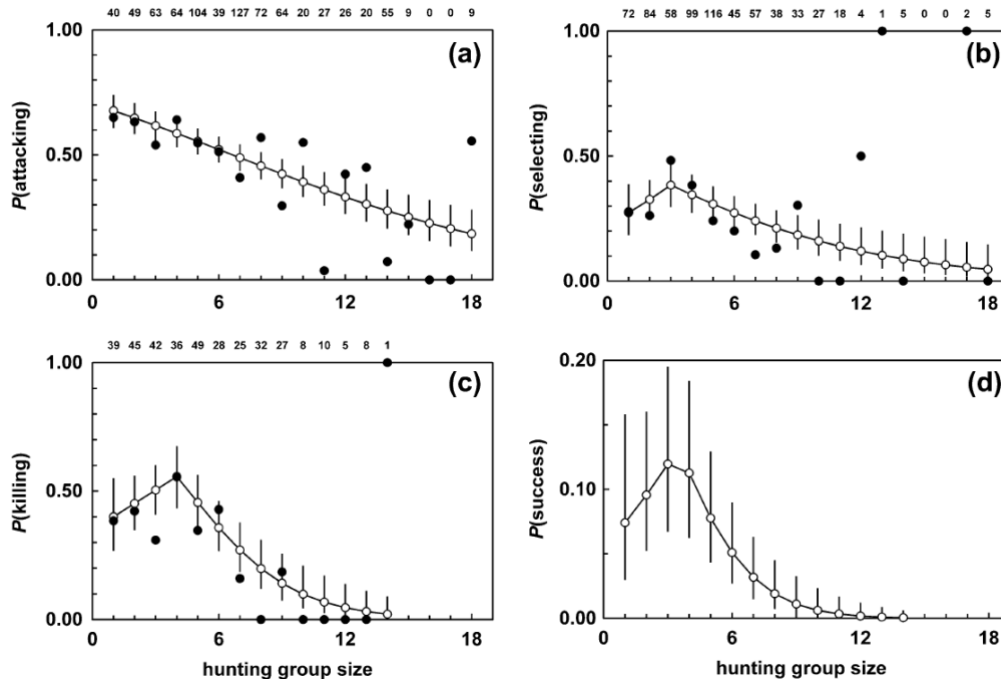


Figure 2. Effets principaux de la taille du groupe de chasse sur la probabilité que les loups attaquent (a), sélectionnent (b) et tuent (c) les wapitis. Les cercles ouverts représentent les valeurs ajustées moyennées sur la population avec des intervalles de confiance à 95% provenant des meilleurs modèles GLMM « taille du groupe » de la performance prédatrice au niveau individuel (Tableau supplémentaire S3a-S5a). Les coefficients estimés sont $-0,13 \pm 0,02$ ($P < 0,001$) (a) ; $0,25 \pm 0,16$ ($P = 0,121$) et $-0,17 \pm 0,05$ ($P = 0,001$) (b) ; $0,21 \pm 0,13$ ($P = 0,115$) et $-0,41 \pm 0,09$ ($P < 0,001$) (c). Le nombre de loups et de rencontres loups-wapitis inclus dans chaque analyse est le suivant : 86 et 254 (a) ; 81 et 278 (b) ; 70 et 153 (c). Les analyses ont été effectuées sur les données binaires brutes et non sur les points de données illustrés, qui sont fournis à titre d'aide visuelle. Le produit des lignes de valeur ajustées et des intervalles de confiance associés en (a), (b) et (c), représentant la probabilité globale qu'un individu tue un élan lors d'une rencontre et donc l'effet net de la taille du groupe sur la performance prédatrice au niveau individuel, est illustré en (d)

L'interférence des chasseurs inaptes n'a eu que peu, voire pas d'influence sur la baisse de la performance individuelle en fonction de la taille du groupe. Pour un sous-ensemble d'observations pour lesquelles nous disposons d'informations sur la capacité du groupe, nous avons comparé les meilleurs modèles globaux d'attaque, de sélection et de mise à mort (voir les Tableaux supplémentaires S3-S5) avec des modèles similaires qui incluent une interaction entre la taille du groupe et la capacité du groupe. Bien que cette interaction tende à améliorer l'ajustement du modèle (attaquer : $\chi^2_1 = 4,17, P = 0,041, N$ individus/rencontres = 48/83 ; sélectionner : $\chi^2_1 = 3,61, P = 0,057, N = 50/92$; et tuer : $\chi^2_1 = 3,76, P = 0,052, N = 34/45$), elle est significativement négative dans 2 tâches (attaquer : $\beta = -0,05 \pm 0,03, \zeta = 22,03, P = 0,042$ et sélection : $\beta = -0,08 \pm 0,04, \zeta = -2,02, P = 0,044$), indiquant que les individus dans les groupes incompetents étaient plus susceptibles d'être performants dans les grands groupes que les individus dans les groupes compétents. En revanche, l'hypothèse de l'interférence prédit que les individus sont moins susceptibles d'être performants en raison de l'incompétence de leurs compagnons. Pour la mise à mort, cependant, l'interaction entre

la taille du groupe \times l'aptitude du groupe était positive, mais pas de manière significative ($\beta = 0,45 \pm 0,26$, $\zeta = 1,76$, $P = 0,079$), ne fournissant que des preuves marginales que la performance individuelle a souffert dans les grands groupes en raison de l'interférence des chasseurs inaptes.

Enfin, nous avons vérifié si la sous-performance était due au fait que les individus modifiaient leur effort de chasse au sein d'une même chasse ou d'une chasse à l'autre. Il est concevable que les individus aient été moins performants parce qu'ils étaient épuisés par leur performance antérieure dans la même chasse ou dans une chasse différente le même jour. Ces données étant peu nombreuses, nous avons regroupé les observations quotidiennes et évalué la **performance précédente** pour chaque tâche en fonction du fait qu'un individu ait ou non effectué la tâche à un moment quelconque plus tôt dans la même journée. Nous avons testé cette variable en utilisant nos modèles de performance les mieux adaptés (voir Tableaux supplémentaires 3-5) pour un sous-ensemble d'observations comprenant des informations sur la performance précédente. Contrairement à **l'hypothèse de l'effort alternatif**, un loup était plus susceptible de réaliser une tâche s'il l'avait réalisée plus tôt le même jour (attaque : OR = $3,27 \pm 1,37$, $P = 0,005$, $N = 44/49$; sélection : OR = $2,52 \pm 1,17$, $P = 0,047$, $N = 30/67$; et tuer : OR = $6,79 \pm 7,20$, $P = 0,071$, $N = 16/27$).

DISCUSSION

Contrairement à l'idée reçue selon laquelle l'augmentation de la taille du groupe améliore généralement le succès de la chasse (par ex. Creel S et Creel NM 2002 ; Sand et al. 2006), les loups chassant le cerf wapiti dans le parc national de Yellowstone n'ont pas obtenu de meilleurs résultats dans des groupes de >4 loups. Nos données sont cohérentes avec les résultats de nombreux autres groupes chassant des prédateurs, y compris des insectes, des oiseaux, des primates et d'autres carnivores (Packer et Ruttan 1988 ; Boesch Cand Boesch H 1989 ; Boesch 1994 ; Rose 1997 ; Kim et al. 2005). Dans la plupart des études sur les carnivores, par exemple, le succès de la chasse semble se stabiliser au-delà de 2 à 5 chasseurs (Eaton 1970 ; Kruuk 1972 ; Schaller 1972 ; Van Orsdol 1984 ; Mills 1985 ; Stander 1992 ; Fanshawe et Fitzgibbon 1993 ; Holekamp et al. 1997 ; Funston et al. 2001). Mais comme très peu d'études empiriques ont réellement testé les relations non linéaires entre la taille du groupe et le succès de la chasse (cf. Holekamp et al. 1997), on suppose souvent que les grands groupes ont plus de succès que les groupes de 2 à 5 individus.

Nos résultats fournissent un aperçu empirique unique des mécanismes comportementaux qui empêchent l'augmentation du succès de la chasse dans les grands groupes. L'évaluation de ces mécanismes est difficile car elle nécessite des observations répétées d'individus connus, une connaissance complète de la composition du groupe et une observation fréquente des chasses réussies. Par conséquent, les analyses précédentes des effets des chasseurs inaptes sur H_n (succès de chasse spécifique à la taille du groupe) sont limitées à la mesure des impacts des chasseurs juvéniles (Creel S et Creel NM 1995 ; Funston et al. 2001), qui sont facilement identifiables en raison de leur plus petite taille. Pourtant, la variation de la capacité de chasse est connue pour inclure une variation substantielle parmi les adultes ; dans certains cas, les adultes sont même moins capables que les juvéniles en raison de la sénescence (MacNulty, Smith, Vucetich et al. 2009). Cette constatation a motivé notre classement des capacités de chasse individuelles selon des modèles de performance

spécifiques à l'âge qui contrôlent les déclinés liés à l'âge (MacNulty, Smith, Vucetich et al. 2009).

Il est important de noter que le nombre de chasseurs inaptes dans un groupe de chasseurs de loups n'explique pas pourquoi H_n diminue dans les grands groupes : le taux de déclin de H_n est indépendant de notre mesure de la compétence de chasse du groupe. Il s'agit d'un résultat important car l'interférence de chasseurs inaptes est une hypothèse classique, bien que non vérifiée, pour expliquer la diminution de H_n dans les grands groupes (Packer et Rutan 1988).

L'interférence entre les chasseurs compétents pourrait-elle avoir limité le H_n dans les groupes de grande taille ? Un tel effet est évident dans les expériences de forçage impliquant des groupes homogènes de robots, où l'efficacité de la tâche de groupe (c'est-à-dire le temps nécessaire à l'accomplissement de la tâche) est réduite dans les groupes de >4 robots en raison de l'augmentation du nombre de collisions qui prennent du temps (Balch et Arkin 1994 ; Beckers et al. 1994 ; Lerman et Galstyan 2002).

Bien que les robots et les loups montrent une correspondance notable dans les performances maximales dans des groupes de 4 individus, nous n'avons détecté aucun effet de la taille du groupe de loups sur le temps nécessaire pour accomplir une tâche de prédation. Cela était vrai même pour la mise à mort, où la compétition pour l'espace était la plus probable étant donné qu'il s'agissait d'un seul animal. Les collisions entre loups étaient probablement moins probables lors de l'attaque et de la sélection des wapitis que lors de la mise à mort ; cependant, la relation entre le succès et la taille du groupe était similaire pour les trois tâches. Ainsi, aucun de nos résultats n'est cohérent avec l'hypothèse selon laquelle H_n est limité par l'interférence dans les grands groupes.

Nous avons pu étayer l'hypothèse selon laquelle le free riding limite H_n dans les grands groupes. Conformément à l'hypothèse selon laquelle H_n est limité dans les grands groupes parce que les individus ne font pas d'efforts, nous avons constaté que H_n atteignait son maximum à la taille du groupe où la performance individuelle diminuait. Plusieurs éléments suggèrent que la baisse de la performance individuelle résulte d'une diminution de l'effort en réponse à des coûts de chasse élevés. Tout d'abord, la performance d'un individu diminue avec l'augmentation de la taille du groupe, indépendamment de son âge ou de la capacité de chasse de ses compagnons. Ainsi, nous ne pouvons pas attribuer la baisse de performance à l'incompétence propre d'un individu ou à l'incompétence collective de son groupe de chasse.

Deuxièmement, la vitesse à laquelle les performances d'un individu diminuent pour une tâche donnée est corrélée au danger associé à cette tâche. Le risque de blessure dû à un coup de pied, un piétinement ou un coup de couteau avec les bois augmente au fur et à mesure que les loups passent de l'attaque à la sélection puis à la mise à mort et que la proximité du wapiti augmente (MacNulty, Smith, Vucetich, et al. 2009). En raison du coût élevé des blessures, l'incitation à l'arrêt de l'effort augmente également lorsque les loups passent de l'attaque à la sélection puis à la mise à mort. Ainsi, le déclin plus rapide de la performance individuelle dans les grands groupes lors de la transition de l'attaque à la sélection puis à la mise à mort (Figure 2a-c), suggère que les loups retiennent leur effort de chasse afin de réduire ou de minimiser les coûts de la chasse.

Troisièmement, la vitesse à laquelle la performance d'un individu diminue avec l'augmentation de la taille du groupe est liée au fait d'avoir ou non une progéniture dépendante. Si l'avantage de fournir une progéniture dépendante dépasse souvent le coût de la chasse, les membres reproducteurs devraient être moins susceptibles de s'abstenir de chasser que les membres non reproducteurs. **En effet, les performances individuelles dans les grands groupes diminuent plus lentement chez les reproducteurs que chez les non-reproducteurs, indépendamment de l'âge ou du poids. Ceci est en accord avec les conclusions générales selon lesquelles les reproducteurs sont généralement en tête pendant la chasse** (Mech et Boitani 2003).

Enfin, les **performances individuelles** en matière d'attaque et de sélection diminuent plus rapidement avec l'augmentation de la taille du groupe dans les groupes compétents que dans les groupes inaptes. Ceci contredit l'hypothèse de l'interférence mais soutient l'hypothèse du parasitisme dans la mesure où les individus sont censés ne pas faire d'effort de chasse en présence de compagnons compétents qui sont susceptibles de réussir eux-mêmes (Packer et Rutan 1988).

CONCLUSION

Notre étude suggère que les loups en grands groupes (>4 chasseurs) ont retenu leur effort, limitant ainsi l'augmentation du succès de chasse spécifique à la taille du groupe ; ces individus ont probablement participé uniquement pour être à portée de main lorsqu'une mise à mort a eu lieu. Une augmentation similaire du parasitisme avec l'augmentation de la taille du groupe est évidente chez les chiens (*Canis lupus familiaris*) impliqués dans des concours intergroupes (Bonanni et al. 2010). Ceci est également apparent chez les oiseaux, où le regroupement - qui est analogue au parasitisme - augmente avec la taille du groupe (Coolen 2002). La coopération pourrait être plus évidente lorsque les loups chassent des proies plus grandes, comme on le voit chez les lions africains (Scheel et Packer 1991). Par exemple, les loups pourraient coopérer plus régulièrement lorsqu'ils chassent le bison - qui est plus grand et plus redoutable que le wapiti (Smith et al. 2000 ; MacNulty et al. 2007) - si le succès de la chasse en solitaire est suffisamment faible pour laisser une marge de manœuvre pour une amélioration par la coopération (Packer et Rutan 1988).

Le fait que H_n n'ait apparemment pas réussi à s'améliorer en raison de l'augmentation des niveaux de parasitisme est cohérent avec l'hypothèse selon laquelle les tendances non linéaires de H_n reflètent un passage de la coopération au parasitisme avec l'augmentation de la taille du groupe (Packer et Rutan 1988). Quel que soit le(s) mécanisme(s) impliqué(s), la tendance généralisée au plafonnement du succès de chasse avec l'augmentation de la taille des groupes suggère que l'influence de la taille du groupe sur le succès de chasse en soi n'est pas susceptible de promouvoir la formation et le maintien de grands groupes de prédateurs.