

## Effets Allee médiés par les prédateurs dans les systèmes multi-proies

*Ecology*, 91(1), 2010, pp. 286–292  
© 2010 by the Ecological Society of America

### Predator-mediated Allee effects in multi-prey systems

BRUCE N. McLELLAN,<sup>1</sup> ROBERT SERROUYA,<sup>1,2</sup> HEIKO U. WITTMER,<sup>3,4</sup> AND STAN BOUTIN<sup>2</sup>

<sup>1</sup>British Columbia Ministry of Forests and Range, RPO #3, P.O. Box 9158, Revelstoke, British Columbia V0E 3K0 Canada

<sup>2</sup>Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9 Canada

<sup>3</sup>Wildlife, Fish, and Conservation Biology, University of California, One Shields Ave., Davis, California 95616 USA

#### Résumé

Les effets Allee peuvent avoir des conséquences importantes pour les petites populations et il est important de comprendre les mécanismes de causalité de ces effets pour orienter les actions de conservation. L'un des mécanismes proposés est celui de la prédation, dans lequel une réponse fonctionnelle de type II entraîne une augmentation des taux de prédation à mesure que le nombre de proies diminue. Cependant, les modèles qui soutiennent ce mécanisme n'ont intégré qu'une seule espèce proie en déclin dans la réponse fonctionnelle, ce qui est probablement une simplification excessive. Nous avons réévalué le potentiel des effets Allee médiés par les prédateurs dans un système multi-proies en utilisant l'équation du disque de Holling. Nous avons également utilisé des données empiriques sur un grand herbivore pour examiner comment le comportement de groupement peut influencer le potentiel d'effets Allee médiés par la prédation. Les résultats basés sur une expression multi-proies de la réponse fonctionnelle prédisent que les effets Allee causés par la prédation sur des proies secondaires relativement rares ne peuvent pas se produire parce que le temps de manipulation de la proie abondante domine la réponse fonctionnelle, de sorte que les proies secondaires sont en grande partie des « prises accessoires ». Cependant, un effet Allee médié par les prédateurs peut se produire si les proies secondaires vivent en groupes et si, au fur et à mesure que la population diminue, la taille moyenne de leur groupe diminue (une relation observée chez plusieurs espèces). Dans ce cas, la vitesse à laquelle le nombre de groupes diminue est inférieure à la vitesse à laquelle la population diminue. Ainsi, le taux auquel un prédateur rencontre un groupe reste relativement stable, mais lorsqu'un prédateur tue un animal d'un groupe plus petit, le taux de prédation augmente. Ces résultats soulignent la nécessité d'évaluer les risques associés aux changements potentiels de la taille des groupes lors du déclin des populations.

#### INTRODUCTION

La compréhension des mécanismes affectant les petites populations est essentielle à la mise en œuvre d'actions de conservation efficaces. Les éventuels effets Allee (ou dépendance inverse de la densité), qui entraînent une diminution du taux de croissance par habitant au fur et à mesure que les populations se réduisent, sont particulièrement importants pour la conservation (Allee et al. 1949, Courchamp et al. 1999, Stephens et al. 1999). Les effets Allee exacerbent considérablement le risque d'extinction, à moins qu'une gestion appropriée ne soit appliquée.

Les mécanismes documentés à l'origine des effets d'allée comprennent un nombre insuffisant de congénères pour une reproduction efficace ou l'évitement des prédateurs (Courchamp et al. 1999, 2008, Stephens et al. 1999). Plusieurs études ont conclu qu'un effet Allee médié par un prédateur peut être courant lorsqu'un prédateur présente une réponse fonctionnelle de type II en combinaison avec, ou en particulier sans, une réponse numérique aux diminutions de la densité de l'espèce rare de proie (Sinclair et al. 1998, Cantrell et al. 2001, Gascoigne et Lipcius 2004, Wittmer et al. 2005b, Angulo et al. 2007, Courchamp et al. 2008). L'absence de **réponse numérique** de la part du prédateur pourrait se produire lorsque l'espèce proie rare est en déclin, mais parce qu'elle est un élément mineur du régime alimentaire du prédateur, ce dernier ne montre pas de changement de nombre associé à son déclin. **Il a été suggéré que dans un tel scénario, la réponse fonctionnelle de type II est capable à elle seule de créer un taux de mortalité croissant des proies au fur et à mesure que leur nombre diminue, provoquant ainsi un effet Allee** (Sinclair et al. 1998, Gascoigne et Lipcius 2004).

Dans leur récent ouvrage intitulé : « Allee effects in ecology and conservation », Courchamp et al. (2008 : 109) soulignent que « bien que les modèles monospécifiques aient été très utiles pour comprendre les effets Allee, leur incapacité à prendre en compte les relations interspécifiques constitue dans de nombreux cas une simplification excessive ». Nous sommes d'accord pour dire que c'est le cas lorsque l'on considère les effets Allee médiés par les prédateurs. **Bien que les implications de diverses combinaisons de réponses fonctionnelles et numériques aient été discutées en détail (par exemple Holling 1959a, Oaten et Murdoch 1975, Messier 1995), ces recherches étaient basées sur des systèmes à une seule proie ou, du moins, se concentraient sur l'espèce proie dominante dans le système.** Cependant, la possibilité d'un effet Allee n'est pertinente que pour les proies qui représentent une petite partie de la biomasse totale disponible pour le prédateur dans le **système multi-proies**. Dans le cas contraire, le prédateur présenterait probablement une réponse numérique conventionnelle, ce qui annulerait la possibilité d'un effet Allee.

Nos objectifs sont doubles. **Premièrement**, nous réévaluons les prédictions impliquant des effets Allee médiés par les prédateurs (Messier 1995, Sinclair et al. 1998, Gascoigne et Lipcius 2004) en incluant plusieurs espèces de proies dans la réponse fonctionnelle. Nous nous intéressons à la situation dans laquelle les prédateurs se nourrissent de proies rares en déclin (c'est-à-dire de proies secondaires) mais passent la majorité de leur temps à manger des proies primaires plus abondantes (Bergerud et Elliot 1986, Seip 1992, Robinson et al. 2002, Wittmer et al. 2005b). D'autres ont reconnu que la relation entre les prédateurs et les proies ne dépend pas seulement de leur abondance, mais aussi de l'organisation sociale des différentes espèces impliquées (par exemple, Hamilton 1971, Fryxell et al. 2007). Par conséquent, notre deuxième objectif était d'examiner comment la taille des groupes évolue en fonction de la densité de la population et comment cela affecte les taux de prédation dans le cadre de scénarios de déclin des proies secondaires. Nous avons utilisé des données provenant de l'écotype montagnard du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), en voie de disparition, dont le nombre est en baisse dans la majeure partie de son aire de répartition (Wittmer et al. 2005a).

## METHODE

### Modèle de réponse fonctionnelle

---

Si les proies ne vivaient pas en groupes et faisaient partie d'un système prédateur unique-proie unique, la réponse fonctionnelle de type II de ce prédateur suivrait le « discernement » de Holling (1959*b*) :

$$y_t = \frac{aNT}{1 + aNT_h} \quad (1)$$

où  $y_t$  est le nombre total de proies tuées par prédateur sur une période totale de temps  $T$ ,  $a$  est le taux de recherche du prédateur,  $N$  est la densité des proies, et  $T_h$  est le temps de manipulation qui comprend la poursuite, la mise à mort, la consommation et la digestion d'une proie. Le taux de mortalité des proies causé par la prédation (c'est-à-dire le taux de prédation) peut alors être déterminé à partir du nombre de proies tuées divisé par la taille de la population de proies (Messier 1994). Le nombre de proies tuées est appelé « réponse totale » et est simplement le produit de la réponse fonctionnelle et de la réponse numérique (Holling 1959*a*, Messier 1994).

S'il y a plus d'une espèce de proie (dans l'exemple suivant, nous utilisons deux espèces de proies) et, pour simplifier, toutes les espèces de proies ont le même temps de manipulation,  $N$  devient la somme du nombre de chaque espèce (sensu Abrams 1990), et

$$y_t = \frac{a(N_1 + N_2)T}{1 + a(N_1 + N_2)T_h} \quad (2)$$

où  $y_t$  est maintenant le nombre total des deux espèces de proies tuées par prédateur. Si, pour ce modèle simple, nous supposons que le prédateur rencontre des proies proportionnellement à leur abondance et qu'une fois qu'il les a rencontrées, la probabilité de les tuer est la même pour chaque espèce, nous pouvons alors diviser  $y_t$  en  $y_1$  et  $y_2$ , les nombres de chaque espèce de proie tuée, sur la base de leur abondance relative.

### Proies vivant en groupes

Si l'une des espèces se trouve en groupe, alors  $N_i$  est le nombre de groupes et non d'individus. Ce qui est essentiel dans la composante taille des groupes de notre modèle, c'est que nous supposons que la probabilité qu'un prédateur en quête rencontre un groupe est égale à celle qu'il rencontre un individu (voir Huggard 1993) et que le prédateur ne tue qu'un seul membre du groupe à la fois. Ces hypothèses ne sont probablement pas vraies pour tous les systèmes prédateur-proie, mais sont plus susceptibles de se vérifier lorsque les proies secondaires sont rares et existent en petits groupes (où les effets Allee s'expriment) et que le temps de traitement est suffisamment long pour permettre aux membres survivants du groupe de s'échapper efficacement (par exemple, Huggard 1993, Hebblewhite et Pletscher 2002, Fryxell et al. 2007, Coleman 2008). Pour la taille des groupes et donc le nombre de groupes ( $N_i$ ) utilisé dans l'équation 2 pour estimer les taux de prédation à différentes tailles de population, nous avons d'abord utilisé la relation entre la taille moyenne de la population déterminée par Wittmer et al. (2005*a*) et la taille des groupes de caribous de montagne observés en été (voir Données de terrain).

Pour tous les modèles, nous utilisons un temps de manipulation de 5 jours par proie et un taux de recherche de  $1 \text{ km}^2/\text{j}$ ,  $T$  est de 30 jours et la densité de proies est le nombre

d'individus/1000 km<sup>2</sup>. Dans les modèles à une seule proie, nous faisons varier leur nombre entre 1 et 300. Pour les modèles multi-proies, nous faisons varier le nombre de proies secondaires entre 1 et 300 tout en maintenant le nombre de proies primaires à 1000. Nous utilisons d'abord une réponse numérique de type 0 (c'est-à-dire aucune réponse) parce que nous nous intéressons aux effets Allee des petites populations. Pour permettre d'autres comparaisons et parce que nous avons fait varier considérablement le ratio proies primaires/proies secondaires dans nos modèles, nous avons également incorporé une réponse numérique simple de type I. La réponse numérique de type I est basée sur le ratio proies primaires/proies secondaires et sur le ratio proies secondaires. La réponse numérique de type I est basée sur un prédateur pour 50 groupes de proies (c'est-à-dire une réponse linéaire à la densité de proies ; par exemple, Fuller 1989).

Pour étudier les implications de la taille des groupes d'animaux au-delà des données disponibles sur le caribou, nous avons utilisé l'équation 2, mais nous avons modifié la pente et la forme de la relation entre la taille du groupe et la taille de la population de proies secondaires, tout en maintenant le nombre de proies primaires stable à 1 000 animaux solitaires. Pour des raisons de simplicité et parce qu'il s'agissait de la relation suggérée pour certaines espèces, nous avons modifié la pente ( $b$ ) de la ligne (taille du groupe =  $1 + bN_2$ ) pour avoir des tailles de groupe de 1, 2, 5 et 10 animaux lorsqu'il y avait 300 proies secondaires, mais toujours de 1 lorsqu'il restait le dernier animal.

### Données de terrain

Le caribou de montagne vit dans un **système multi-proies-multi-prédateurs** dans le sud-est de la Colombie Britannique, au Canada, qui comprend jusqu'à sept autres espèces d'ongulés qui sont la proie de jusqu'à cinq espèces de carnivores (pour une carte détaillée de la zone d'étude et une description de l'environnement physique, voir Wittmer et al. 2005a). Le caribou de montagne est étudié par radio-télémetrie depuis 1984 et les individus de 18 populations ont été suivis ; cependant, quatre populations étaient si petites et si peu observées en été que les données sur la taille des groupes étaient insuffisantes et les données d'une population n'étaient pas disponibles pour notre analyse. Les données de 13 populations étaient donc disponibles pour déterminer la relation entre la taille de la population et la taille du groupe.

Les populations ont été recensées à partir d'hélicoptères en mars et début avril, lorsque les caribous se trouvent dans des habitats ouverts de haute altitude et peu après la chute de neige (Wittmer et al. 2005a). La relation entre la taille moyenne de la population et la taille moyenne des groupes a été faite pour la saison estivale lorsque l'habitat du caribou chevauche des proies alternatives et des prédateurs et que la prédation est la plus importante (Wittmer et al. 2005a).

Pour déterminer si la relation entre la taille de la population et la taille du groupe est limitée au caribou de montagne et n'a donc pas d'utilité plus large, nous avons également utilisé des données sur l'original (*Alces alces* ; échantillonné dans la partie centrale de l'aire de répartition du caribou de montagne) et le wapiti (*Cervus elaphus* ; échantillonné dans le parc national voisin de Banff, Alberta, Canada). Pour ces deux espèces, les recensements hivernaux par hélicoptère ont fourni des estimations de la taille des groupes et des populations qui ont varié dans le temps. Nous n'avons pas utilisé les données sur les orignaux et les wapitis pour notre

modélisation, mais plutôt pour déterminer si la relation entre la taille des groupes est valable pour les caribous.

## RESULTATS

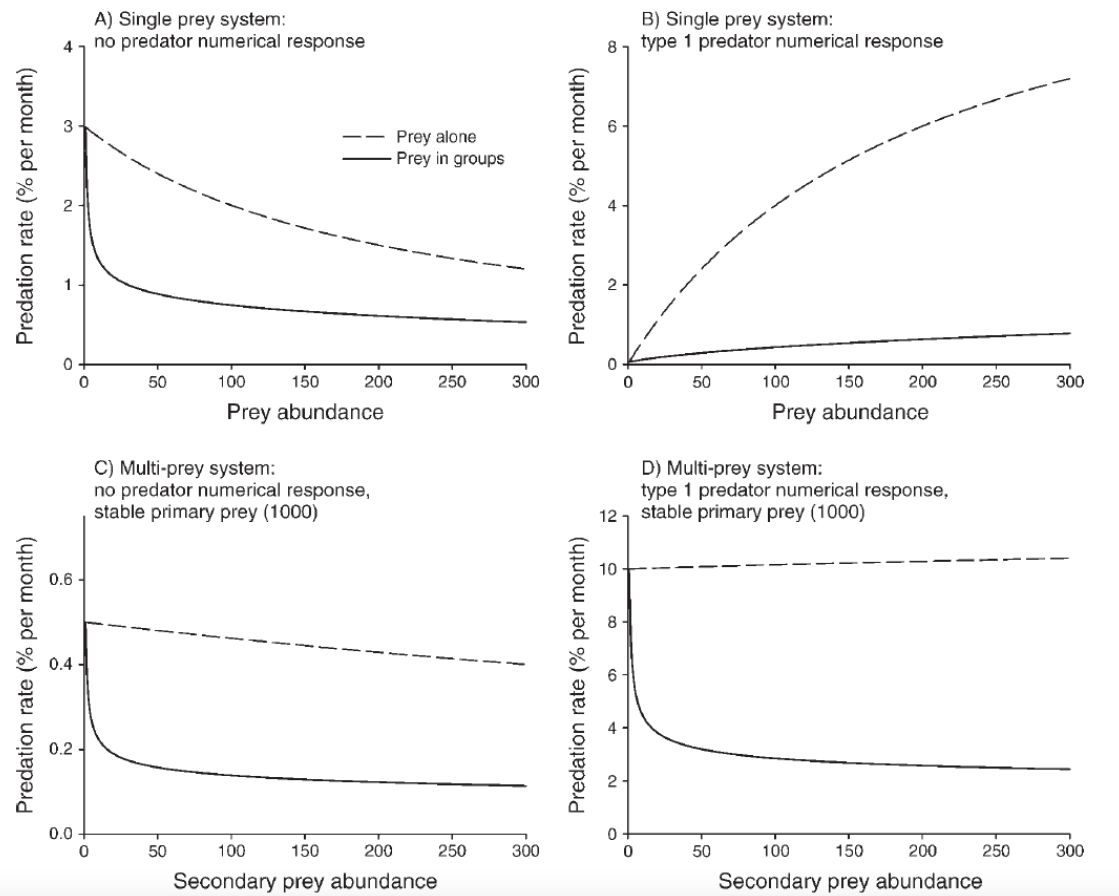
### Modélisation des taux de prédation avec des proies vivant seules

Dans un système à une seule proie, le modèle de réponse fonctionnelle de type II montre un effet Allee si la proie vit seule et que le prédateur n'a pas de réponse numérique (Fig. 1A, proie seule). Lorsque nous avons ajouté une réponse numérique de type I à la réponse fonctionnelle de type II, l'effet Allee a disparu (Figure 1B, proie seule), c'est-à-dire que le taux de prédation a diminué au fur et à mesure que la population diminuait parce qu'il y avait moins de prédateurs. Dans un système multi-proies avec des proies primaires stables et abondantes (1000) et des proies secondaires plus rares (0-300), en déclin et sans réponse numérique des prédateurs à l'une ou l'autre des proies, l'effet Allee sur les proies secondaires était plus faible que dans le scénario à une seule proie (Fig. 1A vs. C, proies seules). **Le taux de prédation a en fait très peu changé au fur et à mesure que la proie rare diminuait.** L'ampleur de cet effet Allee étant proportionnelle au rapport entre les proies secondaires et la somme des proies secondaires et primaires, elle aurait été encore plus faible si les proies primaires avaient été plus abondantes. Si une réponse numérique de type était ajoutée (pour les deux proies), le faible effet Allee sur les proies secondaires disparaîtrait (Fig.1D, proies seules).

### Proies vivant en groupe : données de terrain et modèles de taux de prédation en groupe

Pour faire des prédictions de modèle avec des organismes vivant en groupe, nous avons d'abord dû déterminer comment la taille du groupe évolue avec la taille de la population et nous avons utilisé des données de terrain pour obtenir cette relation empirique. Entre 1984 et 2006, 541 caribous ont été munis de colliers émetteurs et 2099 groupes ont été observés durant la saison estivale, alors que la taille moyenne des groupes était de 3,8 individus et que 95% des groupes comptaient <10 membres. La taille moyenne des groupes de caribous de montagne était significativement plus grande dans les populations les plus importantes, bien que la relation soit logarithmique (GLM caribou :  $R^2 = 0,64$ ,  $F_{1,11} = 19,15$ ,  $P = 0,001$  ; Fig. 2A). Les orignaux, largement solitaires, montrent une tendance similaire (les IC à 95% bootstrapped ne se chevauchent pas ; Fig. 2B). L'ampleur du changement était la plus forte pour les wapitis (Fig. 2C, D ; GLM Eastern Banff :  $R^2 = 0,79$ ,  $F_{1,22} = 80,42$ ,  $P = 0,001$  ; GLM Banff Ouest :  $R^2 = 0,59$ ,  $F_{1,22} = 31,35$ ,  $P = 0,001$ ). L'orignal et le wapiti n'ont pas été utilisés dans les scénarios du modèle, mais simplement pour s'assurer que la relation n'est pas limitée au caribou.

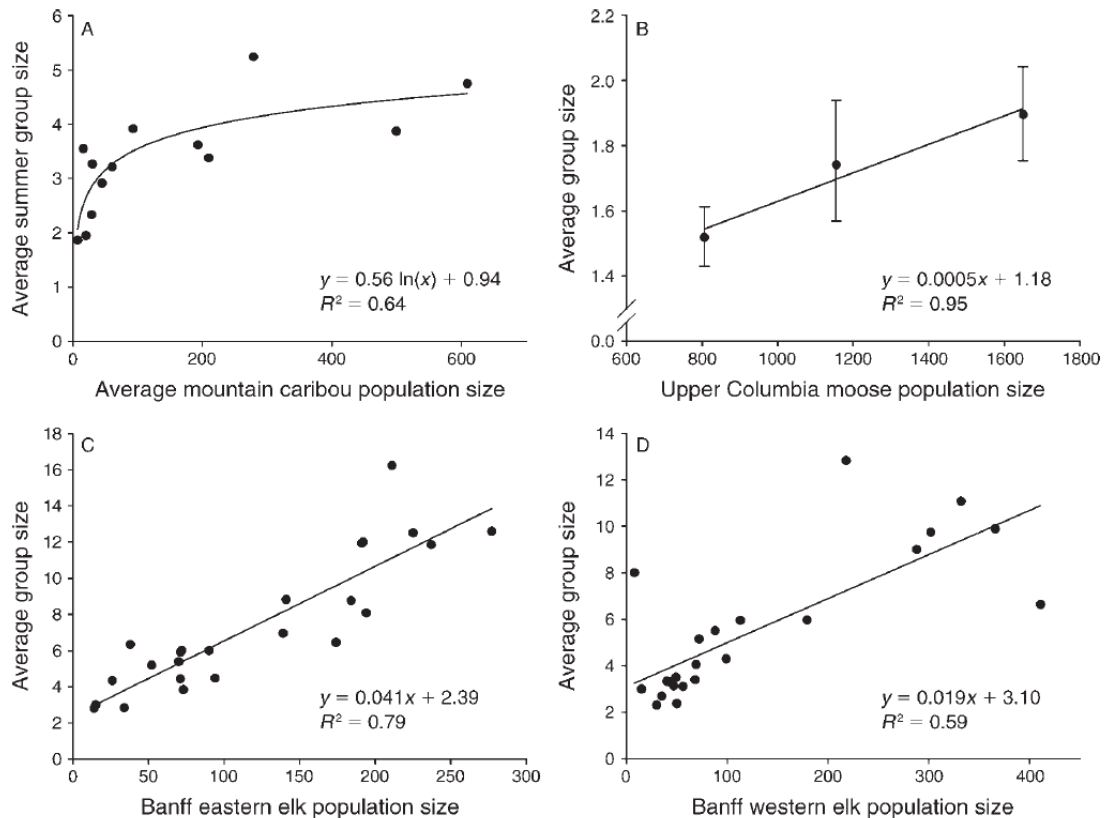
**Dans tous les cas, le scénario de vie en groupe a entraîné des taux de prédation plus faibles** (Fig. 1). Avec une seule proie vivant en groupe et sans réponse numérique, il y avait un effet Allee qui devenait plus prononcé à 50 animaux (Fig. 1A, groupes). Lorsque nous ajoutons la réponse numérique, l'effet Allee disparaît à nouveau (Fig. 1B, groupes). Dans le scénario multi-espèces, cependant, l'effet Allee existait indépendamment du fait que le prédateur présentait ou non une réponse numérique (Fig. 1C, D, groupes). **L'intensité de l'effet Allee augmente au fur et à mesure que la taille des groupes diminue avec la taille de la population** (Fig. 3).



**FIG. 1.** Taux de prédation (pourcentage de la population attaquée chaque mois) pour les proies vivant seules (lignes pointillées) ou en groupes (lignes pleines) pour (A) une seule espèce de proie à différents niveaux d'abondance (1-300 individus) avec une réponse fonctionnelle de type II et une réponse non numérique du prédateur ; (B) espèces proies uniques à différents niveaux d'abondance (1-300 individus) avec une réponse fonctionnelle de type II et une réponse non numérique du prédateur ; (C) espèces proies secondaires (1-300 individus) avec une réponse fonctionnelle de type II et une réponse numérique du prédateur de type I ; (D) espèces proies secondaires (1-300 individus) avec une réponse fonctionnelle de type II, mais lorsque la population primaire de proies du prédateur est stable (1000), et sans réponse numérique du prédateur ; (E) espèces proies secondaires (1-300 individus) avec une réponse fonctionnelle de type II et une réponse numérique de type I, mais lorsque la population primaire de proies du prédateur est stable (1000)

## DISCUSSION

Il est désormais courant de trouver des situations dans lesquelles des espèces de proies rares en déclin sont soumises à des taux de prédation élevés parce que les prédateurs sont soutenus par d'autres proies primaires (par exemple, Seip 1992, Holt et Lawton 1994, Sweitzer et al. 1997, Sinclair et al. 1998, Norbury 2001, Robinson et al. 2002). Dans certains cas, la proie en déclin semble être sujette à un effet Allee (Sinclair et al. 1998, Wittmer et al. 2005b). Les modélisations théoriques précédentes des effets Allee médiés par les prédateurs ne prenaient en compte que les espèces proies rares et secondaires dans la réponse fonctionnelle du prédateur. Avec une seule espèce proie et aucune réponse numérique au nombre de proies, nos résultats, comme ceux de Gascoigne et Lipcius (2004), prédisent un fort effet Allee. Cependant, les conditions de ce scénario seraient rares et pourraient être limitées à des situations telles que celles où des prédateurs exotiques s'attaquent à une espèce qui n'a pas développé de stratégie d'évitement des prédateurs. Dans ce cas, un prédateur peut tuer rapidement tous les individus de l'espèce sans passer à d'autres espèces proies. Cependant, il est probablement plus courant que les proies rares ne soient qu'une espèce parmi d'autres, et c'est dans ce cas que les prédictions de notre modèle de réponse fonctionnelle diffèrent de celles de Messier (1995), Sinclair et al. (1998), et Gascoigne et Lipcius (2004).



**FIG. 2.** Relation entre la taille des populations et la taille moyenne des groupes. (A) Taille des populations de caribou de montagne et taille moyenne des groupes observés en été. (B) Taille de la population et taille moyenne des groupes de la population d'orignaux de la Haute-Colombie (les barres d'erreur représentent l'IC à 95%, indiqué ici parce qu'il n'y a que trois points de données). (C) Taille de la population et taille moyenne des groupes de la population de wapitis de l'Est de Banff. (D) Taille de la population et taille moyenne des groupes de la population de wapitis de l'ouest de Banff (adapté de Hebblewhite et Pletscher [2002])

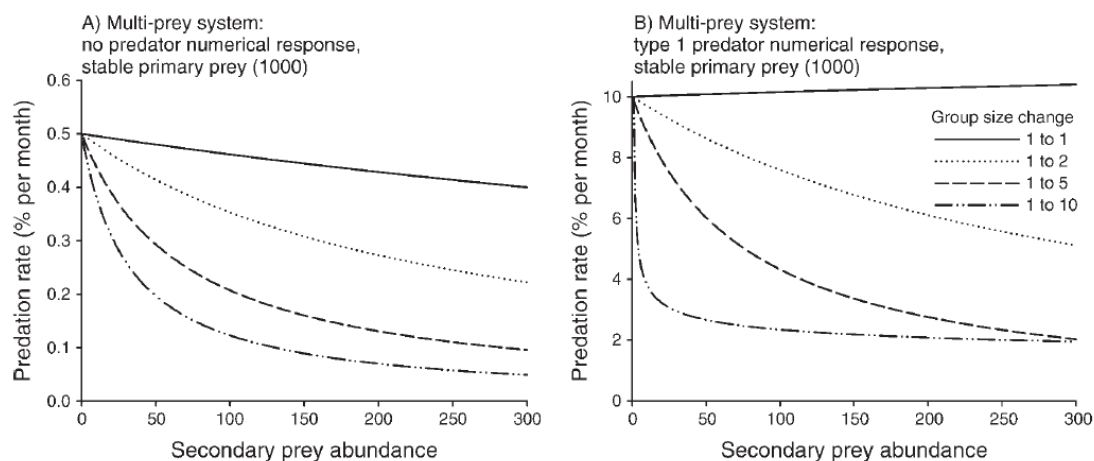
### Plusieurs espèces de proies dans la réponse fonctionnelle

Étant donné que la base de l'équation du disque est la variation du temps qu'un prédateur passe à manipuler et à rechercher des proies à différentes densités de proies (Holling 1959*b*), toutes les espèces de proies devraient être incluses. Limiter la réponse fonctionnelle à la seule espèce rare qui subit un effet d'allègement suppose que les prédateurs passent suffisamment de temps à manipuler cette espèce pour affecter les taux de prédation de manière significative. Cela suppose également qu'un changement dans le nombre de proies primaires n'affectera pas le nombre de ces espèces secondaires qu'un prédateur individuel tuera, ce qui n'est manifestement pas vrai. Si le nombre de proies primaires augmente fortement, chaque prédateur passera moins de temps à chercher et plus de temps à manipuler les proies primaires qu'auparavant. **En combinant toutes les espèces de proies dans l'équation du disque, les proies les plus communes dominent la réponse fonctionnelle, c'est-à-dire le temps qu'un prédateur consacre à la manipulation et à la recherche de ses proies.** Cette modification n'a nécessité que l'addition des valeurs des deux espèces de proies pour la densité et le temps de manipulation exprimés dans l'équation du disque de Holling (1959*b*).

Lorsque nous avons modifié la réponse fonctionnelle pour inclure une proie primaire abondante mais stable, notre modèle a prédit un effet Allee très faible en cas de réponse non numérique et aucun effet Allee en cas de réponse de type numérique. Dans les deux cas, s'il y a une abondance de proies primaires, le taux de prédation sur ces proies secondaires est



essentiellement indépendant de la densité (c'est-à-dire qu'il s'agit de « prises accessoires »). En d'autres termes, les changements de densité de ces espèces de proies secondaires ont peu d'effet sur le taux de prédation qu'elles subissent. Ce résultat diffère de ceux de Messier (1995 : Fig. 4b), Gascoigne et Lipcius (2004) et Sinclair et al. (1998), qui n'ont utilisé qu'une seule espèce dans la réponse fonctionnelle et diverses manières de rendre compte d'une réponse numérique. Cependant, il est important de souligner que les « prises accessoires » de proies secondaires peuvent toujours entraîner la disparition de prédateurs qui sont soutenus par des proies primaires abondantes (c'est-à-dire une concurrence apparente ; Holt et Lawton 1994) malgré l'absence d'un effet Allee.



**FIG. 3.** Effet de diverses relations linéaires entre la taille du groupe et la taille de la population (taille du groupe =  $1 + bN_2$ , où  $b$  est la pente) sur le taux de prédation prévu d'une espèce proie secondaire avec une réponse fonctionnelle de type II, mais lorsque la population proie primaire du prédateur est stable et maintenue à 1000 animaux. Le taux de prédation est le pourcentage de la population prédatée chaque mois. La relation linéaire varie de 1 animal par groupe quelle que soit la taille de la population (espèce solitaire) à 1 à 2, 1 à 5 et 1 à 10 animaux par groupe lorsque la population compte 300 individus. En (A), la réponse n'est pas numérique. En (B), il y a une réponse numérique du prédateur de type I au nombre de groupes.

### Proies vivant en groupes dont la taille varie

Tous nos modèles montrent que le comportement de regroupement réduit les taux de prédation, ce qui est cohérent avec les nombreux travaux théoriques et empiriques (par exemple, Hamilton 1971, Clutton-Brock et al. 1999, Mooring et al. 2004, Fryxell et al. 2007). Cependant, le mécanisme qui a été révélé est la façon dont un effet Allee pourrait se produire en incluant l'effet de la diminution de la taille du groupe avec la diminution de la taille de la population. La raison sous-jacente de ce type d'effet Allee est que le nombre de groupes décline plus lentement que la taille totale de la population. Ainsi, le taux de rencontre des groupes peut rester relativement stable, mais lorsqu'un animal est tué dans les petits groupes, le taux de prédation augmente. Par conséquent, tout individu appartenant à un petit groupe est plus susceptible d'être tué par un prédateur affrontant le groupe. Cette explication explique probablement une partie de l'effet Allee observé chez le caribou dans le sud-est de la Colombie-Britannique (Wittmer et al. 2005b), où le déclin des populations a entraîné une réduction de la taille des groupes (l'effet Allee n'est probablement pas dû à la difficulté de trouver des partenaires, car les taux de gestation sont élevés (92%) et invariants pour toutes les densités [Wittmer et al. 2005a]). Étant donné qu'une variété d'espèces semble se retrouver dans des groupes plus petits lorsque la taille des populations diminue (e.g., Vincent et al. 1995, Borkowski 2000, McConville et al. 2009), ce mécanisme peut être commun mais semble avoir été négligé dans la littérature Allee. Par exemple, Courchamp et al. (200 : 40)



ont rapporté que les caribous étudiés par Wittmer et al. (2005*b*) étaient des proies « sans comportement grégaire », même si Wittmer et al. (2005*b* : 265) posent ce mécanisme : « parce que les caribous des bois qui se nourrissent de lichens arboricoles vivent en groupes [...] le taux de prédation sur les populations plus petites avec des groupes plus petits serait plus élevé ».

Bien que nos modèles reposent sur plusieurs hypothèses simplificatrices, cette approche a été délibérée pour permettre des comparaisons directes avec des travaux antérieurs qui reposaient sur des hypothèses similaires (c.-à-d.  $a$  et  $T_h$  constants pour toute une gamme de densités de proies et une réponse numérique simple et instantanée). Nous faisons l'hypothèse supplémentaire que le taux de rencontre des animaux vivant en groupe est le même que celui des animaux vivant seuls. Il est peu probable que cette hypothèse soit correcte pour une large gamme de tailles de groupes (Hebblewhite et Pletscher 2002). Cependant, l'ampleur du changement de la taille du groupe dans notre système n'est que de 4,5 à 1, et dans un écosystème forestier, il est peu probable que cela ait une influence sur les taux de rencontre, en particulier pour une espèce rare. A l'appui de cette approche, Fryxell et al. (2007 : 1041) soulignent que « chaque doublement de la densité des proies conduit à une augmentation beaucoup plus modeste de la fréquence des rencontres avec les groupes ».

En résumé, nos modèles suggèrent que, **contrairement** à la théorie précédente, les effets Allee sur les proies relativement rares en déclin sont **faibles ou inexistantes** dans les systèmes multi-proies où les réponses fonctionnelles du prédateur sont dominées par la manipulation de la proie primaire. Cependant, si les proies vivent en groupes et que la taille des groupes diminue avec la densité des proies, cela peut contribuer à un effet Allee. Ces résultats soulignent la nécessité d'évaluer les risques associés aux changements potentiels de la taille des groupes lors du déclin des populations. En outre, les augmentations de population pourraient être utilisées comme outil pour accroître la taille des groupes des populations résidentes d'ongulés sociaux à des niveaux qui réduisent l'effet potentiel des prédateurs (Mooring et al. 2004). Par ailleurs, le niveau de gestion des prédateurs requis pour rétablir les espèces vivant en groupe peut être différent de celui des espèces vivant seules ou si la taille du groupe n'est pas liée à la taille de la population. D'autres études empiriques sont nécessaires pour vérifier notre prédiction de la relation entre les taux de déclin et la taille du groupe chez les animaux sociaux, y compris les ongulés.

## LITERATURE CITED

- Abrams, P. A. 1990. The effects of adaptive behavior on the type-2 functional response. *Ecology* 71:877–885.
- Allee, W. C., O. Park, A. E. Emerson, T. Part, and K. P. Schmidt. 1949. Principles of animal ecology. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Angulo, E., G. W. Roemer, L. Berec, J. Gascoigne, and F. Courchamp. 2007. Double Allee effects and extinction in the island fox. *Conservation Biology* 21:567–577.
- Bergerud, A. T., and J. P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64:1515–1519.
- Borkowski, J. 2000. Influence of the density of a sika deer population on activity, habitat use, and group size. *Canadian Journal of Zoology* 78:1369–1374.
- Cantrell, R. S., C. Cosner, and W. F. Fagan. 2001. How predator incursions affect critical patch size: the role of the functional response. *American Naturalist* 158:368–375.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. Maccoll, R. Kinsky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner, and P. N. M. Brotherton. 1999. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68:672–683.
- Coleman, R. A. 2008. Overestimations of food abundance: Predator responses to prey aggregation. *Ecology* 89:1777–1783.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne. 2008. Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press New York, New York, USA.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. 1999. Inverse density-dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14:405–410.
- Fryxell, J. M., A. Mosser, A. R. E. Sinclair, and C. Packer. 2007. Group formation stabilizes predator–prey dynamics. *Nature* 449:1041–1044.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105.
- Gascoigne, J. C., and R. N. Lipcius. 2004. Allee effects driven by predation. *Journal of Applied Ecology* 41:801–810.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295–311.
- Hebblewhite, M., and D. Pletscher. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Canadian Journal of Zoology* 80:800–809.
- Holling, C. S. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European sawfly. *Canadian Entomologist* 91:293–320.
- Holling, C. S. 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91:385–398.
- Holt, R. D., and J. H. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural predators. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 25:495–520.
- Huggard, D. J. 1993. Prey selectivity of wolves in Banff National Park I. Prey species. *Canadian Journal of Zoology* 71:130–139.
- McConville, A. J., Iu. A. Grachev, A. Keane, T. Coulson, A. B. Bekenov, and E. J. Milner-Gulland. 2009. Reconstructing the observation process to correct for changing detection probability of a critically endangered species. *Endangered Species Research* 6:231–237.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478–488.
- Messier, F. 1995. On the functional and numerical responses of wolves to changing prey density. Pages 187–198 in L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, editors. *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada.
- Mooring, M. S., T. A. Fitzpatrick, T. T. Nishihira, and D. D. Reising. 2004. Vigilance, predation risk, and the Allee effect in desert bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management* 68:519–532.
- Norbury, G. 2001. Conserving dryland lizards by reducing predator-mediated apparent competition and direct competition with introduced rabbits. *Journal of Applied Ecology* 38:1350–1361.
- Oaten, A., and W. W. Murdoch. 1975. Functional response and stability in predator–prey systems. *American Naturalist* 109:289–298.
- Robinson, H. S., R. B. Wielgus, and J. C. Gwilliam. 2002. Cougar predation and population growth of sympatric mule deer and white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology* 80:556–568.
- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70:1494–1503.
- Sinclair, A. R. E., R. P. Pech, C. R. Dickman, D. Hik, P. Mahon, and A. E. Newsome. 1998. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology* 12:564–575.
- Stephens, P. A., W. J. Sutherland, and R. P. Freckleton. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 87:185–190.
- Sweitzer, R. A., S. H. Jenkins, and J. Berger. 1997. Near-extinction of porcupines by mountain lions and consequences of ecosystem change in the Great Basin Desert. *Conservation Biology* 11:1407–1417.
- Vincent, J. P., E. Biedeau, A. J. M. Hewison, and J. M. Angibault. 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range, and winter grouping in female roe deer. *Oecologia* 103:302–308.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, D. R. Seip, J. A. Young, T. A. Kinley, G. S. Watts, and D. Hamilton. 2005a. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83:407–418.
- Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair, and B. N. McLellan. 2005b. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257–267.