

# Décomposition du risque : la structure du paysage et le comportement des loups génèrent différents modèles de prédation chez deux ongulés sympatriques

*Ecological Applications*, 23(7), 2013, pp. 1722–1734  
© 2013 by the Ecological Society of America

## Decomposing risk: Landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates

VINCENZO GERVASI,<sup>1,4</sup> HÅKAN SAND,<sup>2</sup> BARBARA ZIMMERMANN,<sup>3</sup> JENNY MATTISSON,<sup>1</sup> PETTER WABAKKEN,<sup>3</sup>  
AND JOHN D. C. LINNELL<sup>1</sup>

### Résumé

Les carnivores en voie de recolonisation peuvent avoir un impact important sur l'état des ongulés sauvages, qui ont souvent modifié leur comportement en l'absence de prédation. Donc, comprendre la dynamique des **systèmes prédateurs-proies** rétablis est crucial pour prédire les effets potentiels sur l'écosystème. Nous avons décomposé la structure spatiale de la prédation des loups (*Canis lupus*) en voie de recolonisation sur deux ongulés sympatriques, l'orignal (*Alces alces*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*), en Scandinavie au cours d'une étude de 10 ans. Nous avons surveillé 18 loups avec des colliers GPS, répartis sur 12 territoires, et collecté des enregistrements à partir des événements de prédation. En utilisant une régression logistique conditionnelle, nous avons évalué les contributions de trois facteurs principaux : **les patrons d'utilisation de chaque territoire de loups, la répartition spatiale des deux espèces de proies, et la structure paysagère à échelle précise**, pour déterminer la structure spatiale du risque de prédation de l'orignal et du chevreuil. Le système prédateurs-proies rétabli a montré une variation spatiale remarquable dans l'occurrence des mises à mort au niveau intra-territorial, avec des probabilités de tuer variant de plusieurs ordres de magnitude à l'intérieur du même territoire. La variation du risque de prédation était évidente. La probabilité spatialement homogène pour un loup de rencontrer une proie a été simulée. Même à l'intérieur d'un même territoire, avec la même structure de paysage, et lorsqu'il est exposé à la prédation par les mêmes loups, les deux espèces proies ont connu une distribution spatiale opposée au risque de prédation. En particulier, **le risque accru de prédation pour l'orignal était associé aux zones ouvertes**, notamment les coupes à blanc et les jeunes peuplements forestiers, **alors que le risque a été abaissé pour le chevreuil dans le même type d'habitat**. Ainsi, la structure du paysage à échelle précise peut générer un modèle de risque de prédation contrasté chez deux ongulés sympatriques, de sorte qu'ils peuvent connaître de grandes différences dans l'espace, dans la distribution des **zones à risque et de refuge** lorsqu'elles sont exposées à la prédation par un prédateur recolonisant. **Les territoires ayant une recolonisation antérieure n'étaient pas associés à un succès de chasse inférieur**. Une telle efficacité constante dans la prédation des loups pendant le processus de recolonisation est en ligne avec des découvertes antérieures sur la nature naïve de l'orignal Scandinave face à la prédation du loup. Ainsi, la nature de l'écosystème scandinave dominée par l'homme, semble limiter la possibilité pour les loups d'avoir des effets importants sur l'écosystème et d'établir une cascade trophique en Scandinavie.

### INTRODUCTION

Le retour des grands prédateurs dans la plupart des régions d'Europe et d'Amérique du Nord est l'un des changements écologiques importants dans ces régions durant les dernières décennies (Ray et al., 2005, Terborgh et Estes 2010). Bien que ce processus soit généralement pris en charge comme moyen efficace de promouvoir la biodiversité et de restaurer la complexité des interactions trophiques à l'intérieur des écosystèmes (Treves et Karanth 2003), il pose aussi une

série de menaces potentielles sur le statut des populations d'ongulés préexistantes, qui ont souvent vécu en l'absence de prédation naturelle depuis plusieurs générations, et sont donc souvent considérés comme plus vulnérable (Berger et al., 2001, Sand et al., 2006). De plus, le changement global et l'impact des activités humaines sur la nature et les écosystèmes changent rapidement les caractéristiques de l'environnement dans lesquels ces processus de recolonisation se produisent

(Karl et Trenberth 2003). Ainsi, les ongulés natifs sont dans la plupart des cas confrontés à la combinaison d'un nouveau risque de mortalité inconnu et d'une modification rapide de leur environnement.

Les théories écologiques et un grand nombre de données empiriques ainsi que plusieurs études suggèrent que le paysage peut jouer un rôle clé dans les interactions prédateurs-proies (Gorini et al., 2012), et que la **structure du paysage** peut amortir l'impact de la prédation sur la démographie des espèces proies en créant une mosaïque de zones à risque et de refuge dans lesquelles les prédateurs ont des probabilités de tuer différentes proies (Kareiva et Wennegren 1995, Ellner et al. 2001, Kauffman et al. 2007). Les possibilités pour les ongulés indigènes de bénéficier de variation spatiale de risque de prédation, après recolonisation par un grand prédateur, dépendent de leur capacité à déplacer leur sélection de ressources en faveur de ces types d'habitats où le risque de prédation est plus faible (Lima et Dill 1990). Quand un tel changement se produit, **le succès de chasse d'un nouveau prédateur** établi (ci-après appelé **capturabilité**) peut diminuer avec le temps, les proies s'adaptant à leurs présences, ou après un effet de compétition accrue entre les prédateurs avec l'augmentation de leurs densités (Kauffman et al., 2007). Les modifications progressives dans la distribution des proies et l'utilisation de l'habitat peut également affecter les déplacements des prédateurs à l'intérieur de leurs domaines, avec l'espoir qu'ils passeront plus de temps dans les endroits où les proies sont plus vulnérable ou présentes à des densités plus élevées (Bergman et al. 2006). La **structure du paysage** peut également affecter le succès de chasse des prédateurs sur les proies de différentes classes d'âge (Gorini et al., 2012), influençant ainsi la composition des individus tués et la démographie résultante de l'impact de la prédation (Gervasi et al., 2012).

La plupart des interventions que les humains font sur la forêt et les écosystèmes consistent à manipuler les densités animales et leur distribution à travers les prélèvements, ou en modifiant la structure du paysage (par le développement d'infrastructures et l'exploitation forestière). Par conséquent, décomposer la structure spatiale de la prédation en évaluant la contribution de chacun de ces trois composants (distribution spatiale des proies, utilisation de l'espace par le prédateur et structure du paysage) est essentiel non seulement pour comprendre le potentiel des effets des prédateurs en cours de colonisation sur les espèces indigènes, mais également pour évaluer l'impact des activités humaines sur les prédateurs et leurs proies. Néanmoins, quelques études sur les **systèmes prédateurs proie-unique** ont révélé certains aspects cruciaux des interactions spatiales entre carnivores recolonisateurs, proies indigènes, et structure du paysage (Kunkel et Pletscher 2000, Kauffman et al. 2007), mais le plus souvent, les prédateurs ne comptent pas exclusivement sur une seule proie, mais plutôt sur une variété d'espèces proies, chacune d'elles présentant une relation différente avec le paysage. De plus, bien que l'on sache beaucoup sur le rôle de la structure du paysage dans la médiation du risque de prédation à une large échelle géographique (Kauffman et al., 2007), les informations disponibles sont très limitées sur ce type d'effet

à une échelle plus fine, celle qui joue un rôle à l'intérieur de chaque domaine vital du prédateur.

La population « *recolonisante* » de loups Scandinaves offre une occasion spéciale d'explorer ces questions. (1) Les loups Scandinaves comptent presque entièrement sur deux ongulés indigènes, l'original (*Alces alces*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*), en tant que proie (Wikenros et al., 2009). Cela offre l'opportunité d'évaluer la structure spatiale de leur prédation dans un contexte **multi-proies**, où les modèles de sélection des ressources des espèces spécifiques et le comportement des prédateurs peuvent potentiellement générer des modèles de risque de prédation contrastés chez les ongulés sympatriques. (2) Le Sud-centre de la Scandinavie, où la population de loups est rétablie, est dominée par une gestion extensive, mais intensément gérée de la forêt boréale, qui est dans une large mesure homogène à une grande échelle, mais présente un haut niveau de variation spatiale de types d'habitats à une échelle fine, principalement résultant des pratiques de gestion forestière par les humains. Cela permet de tester si la structure du paysage à échelle précise a un rôle important dans la détermination de la distribution spatiale du risque de prédation dans chaque territoire de loup. (3) Les loups Scandinaves ont été intensivement étudiés depuis le début de leur processus de recolonisation par le suivi sur la neige (Wabakken et al., 2001), complétée par l'utilisation de la très haute fréquence (VHF) et du système de positionnement mondial (GPS) à partir de 1998 et au-delà (Sand et al., 2005, 2012). Un grand nombre de données de hautes résolutions sur les déplacements individuels, les densités de proies et les modèles de prédation est donc disponible pour une importante partie du processus de recolonisation.

Compte tenu de ces prémisses théoriques et de la disponibilité d'un cas d'étude approprié, nous avons décomposé la structure de l'espace des orignaux et des chevreuils tués par les loups en Scandinavie pendant l'hiver et la contributions de trois facteurs principaux, à savoir **les modes d'utilisation du territoire de chaque loup, la distribution spatiale des deux espèces proies, et la structure du paysage** à fine échelle au niveau intraterritorial. Nous avons comparé les résultats de la structure spatiale du risque de prédation pour chacune des espèces proies à l'intérieur de chaque territoire de loup, et avons exploré plusieurs questions de recherche:

1) Est-ce que l'original et le chevreuil vivent différents modèles de risque, lorsqu'ils sont exposés à la prédation par les mêmes loups à l'intérieur d'un même territoire?

2) La structure du paysage joue-t-elle un rôle dans la modulation de la répartition spatiale des zones à risque et de refuge des deux espèces de proies?

3) Existe-t-il un compromis entre la qualité de l'habitat et le risque de prédation pour les deux espèces proies?

4) Les facteurs environnementaux influent-ils le risque de prédation parmi les classes d'âge des proies?

5) L'efficacité de la prédation des loups sur l'original a-t-elle changé au cours du processus de recolonisation ?

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Suivi GPS et suivi des sites de capture des loups (*wolf kill sites*)

Pendant les hivers 2002 à 2011, nous avons surveillé 18 loups avec des colliers GPS, répartis sur 12 territoires (moyenne taille de territoire 1017 km<sup>2</sup>; Mattisson et al. 2013), avec certains territoires suivis pendant plus d'un an. Compte tenu de la population en expansion, certains territoires étaient nouvellement établis lors de l'étude, alors que d'autres avaient été occupés pendant 21 ans avant le démarrage de l'étude. Toutes les données ont été collectées via un calendrier d'une localisation GPS toutes les 30 ou 60 minutes. Dans un cas particulier, nous avons utilisé un calendrier de 30 minutes pour les meutes chassant une grande proportion de chevreuils, pour éviter le risque de non détection des carcasses des juvéniles. Entre février et avril, nous avons identifié tous les regroupements (*Cluster*) de deux localisations ou plus situées à moins de 200 m l'une de l'autre (Sand et al., 2005, 2008), et les avons visités pour rechercher des parties du corps, du sang ou d'autres restes qui pourraient confirmer un événement de prédation. Quand une carcasse d'ongulé a été trouvée, nous avons identifié l'espèce, et autant que possible son sexe et sa classe d'âge (veau/faon vs individu plus âgé). Ainsi, 333 **kill sites** ont été confirmés (239 orignaux et 94 chevreuils). Dans la majorité des territoires, l'orignal était l'espèce proie dominante (60-100%), à l'exception de deux territoires (Hasselfors et Riala), dans lesquels le chevreuil constituait 70% et 95% de tous les ongulés tués. La procédure pour capturer et manipuler les loups, et pour l'identification des groupes, sont décrits dans Sand et al. (2005, 2006, 2008) et Zimmermann et al. (2007). Les détails sur les territoires de loups inclus dans l'étude sont fournis à l'annexe A.

## RÉSULTATS

### Modèles de densité pour l'orignal et le chevreuil

Le modèle de densité concernant l'orignal le mieux supporté comprenait un effet polynomial de second ordre sur la densité d'orignal par rapport à un pourcentage de forêt à l'intérieur de chaque parcelle (tableau 1). Inversement, un effet négatif significatif a émergé pour l'altitude, les zones urbaines, les champs agricoles, les zones humides et les routes principales. Chaque territoire de loup a également exposé une interception spécifique résumant les différences de densité d'orignaux entre les territoires, qui ne sont pas expliquées par l'effet des variables citées. Les effets de l'altitude et de la proportion de terres forestières dans chaque parcelle sont illustrés avec la figure 1.

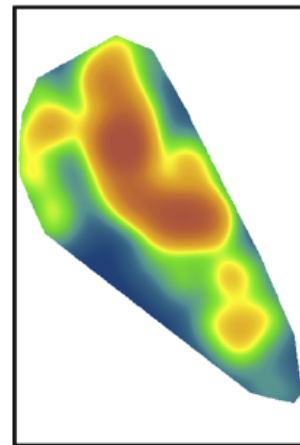
Le modèle mieux soutenu de chevreuil RSF, dans sa partie binomiale, décrit une probabilité croissante de présence de chevreuils avec une proportion croissante de terres agricoles. Il comprenait également un effet positif de la densité de route forestière sur la présence de chevreuils, et **un effet négatif de l'augmentation de l'altitude et de la pente** (Tableau 2). La partie binomiale négative du modèle a également inclus une relation positive entre terres agricoles, densité de routes forestières et densité de chevreuils, **alors qu'une densité réduite de chevreuils était observée à plus haute altitude**, dans

et autour des zones humides, avec une pente croissante (tableau 2).

### Modèle de kill site (Site de capture) pour l'orignal

Comme prévu, la répartition spatiale des sites de mise à mort a été fortement influencée à la fois par l'utilisation de Distribution (UD= modélisation des concentrations de localisations GPS) du loup et par la distribution de la densité d'orignal à l'intérieur de chaque territoire. Parmi les quatre modèles de départ, le «**taux de rencontre**» a surpassé tous les autres, **montrant que les loups ont tué des orignaux à un taux plus élevé dans les zones où la densité d'orignaux est plus élevée et dans les parties de leur territoire dans lequel ils ont passé plus de temps lors de la recherche de proies** (Tableau 3). L'effet UD sur la répartition dans l'espace des *kill sites* a été mieux décrit par une fonction logarithmique, alors que la densité d'orignaux par une relation linéaire avec la probabilité de tuer (figure 2a, b).

Wolf UD



L'inclusion de la **structure du paysage** dans le modèle de *kill site* a considérablement amélioré la performance du modèle. Le meilleur modèle «*paysage + rencontre*» exposé  $\Delta AIC = 27,96$  par rapport au modèle «*taux de rencontre*», montrant qu'une structure de paysage à fine échelle détermine fortement les endroits où les loups étaient plus susceptibles de tuer des orignaux à l'intérieur de leur territoire (tableau 3). En particulier, le modèle le mieux soutenu (modèle 1 du tableau 3) a montré 10-20 fois plus de probabilité de tuer dans et autour des coupes à blanc de forêts et des jeunes plantations forestières, qui ont émergé comme zones particulièrement dangereuses pour l'orignal. Tous les modèles, y compris l'effet «*temps écoulé depuis l'établissement du loup*» étaient moins soutenus par les données que ceux excluant un tel effet (tableau 3). **Ainsi, les données ne suggèrent aucun changement avec le temps du risque de prédation dans l'espace.**

Pour évaluer les prédictions du modèle de site de mise à mort, nous avons utilisé une approche de validation croisée par *k-fold* (Boyce et al. 2002). Nous avons divisé l'ensemble des données en cinq bacs égaux, équipés le modèle en utilisant 80% des données, et utilisé le reste des 20% pour évaluer sa performance. La validation fournit une corrélation de Spearman's moyenne de  $\rho = 0,85$  à travers les cinq itérations,

correspondant à un bon ajustement du modèle aux données (Boyce et al., 2002).

L'analyse de régression logistique de l'âge des orignaux prédatés a montré que la **profondeur de la neige** a influencé la probabilité qu'un orignal tué soit un veau par rapport à un adulte. Le modèle le mieux soutenu a montré un risque de prédation accrue pour les veaux dans les zones de neige profonde (figure 2c). Pour des conditions d'enneigement moyennes (35 cm de profondeur de neige), les loups ont tué en moyenne 65% de veaux, mais le pourcentage a augmenté près de 90% dans les zones où la profondeur moyenne de neige était de 60 cm (figure 2c).

### Modèle de kill site pour le chevreuil

Contrairement à ce que nous avons observé pour l'orignal, la distribution des sites de mises à mort pour le chevreuil n'était pas la meilleure expliquée par le modèle «taux de rencontre», parmi les quatre modèles initiaux possibles. Le « modèle du loup » a exposé le plus bas AIC, montrant que les loups étaient plus susceptibles de tuer un chevreuil dans les zones où ils ont passé plus de temps à la recherche d'une proie, mais pas en proportion de la distribution géographique de la densité de chevreuils (tableau 4). Également, l'effet UD sur la probabilité de tuer était le meilleur décrit par une fonction linéaire sur l'échelle logit (figure 2a). Pour confirmer la robustesse de ce résultat, nous avons répété l'analyse, y compris les données provenant uniquement des deux territoires où les loups ont choisi le chevreuil comme leur proie principale. Les résultats ne sont pas différents, confirmant que la densité de chevreuil n'a pas déterminé les endroits où les loups étaient plus susceptibles de tuer un chevreuil dans leur territoire.

De même que ce que nous avons trouvé pour les mises à mort d'orignal, la structure du paysage a émergé comme un fort prédicteur de la répartition géographique des *kill sites* au niveau intrarégional, mais dans une direction différente de celle observée pour l'orignal. Le modèle le mieux soutenu («paysage + rencontre») (modèle 1 dans le tableau 4), qui montre  $\Delta AIC = 20.0$  avec respect au modèle « loup », une probabilité réduite de tuer dans et autour des zones ouvertes et des jeunes plantations forestières. Par conséquent, ces caractéristiques du paysage ont émergé comme **zones refuge** pour le chevreuil, contrairement à ce qui a été observé pour l'orignal.

Aussi pour l'analyse du chevreuil, les modèles comprenant un effet «temps écoulé depuis l'établissement du loup» n'a pas été pris en charge par les données. Aucun changement n'a émergé avec le temps depuis la colonisation des loups dans la distribution spatiale du chevreuil. La procédure de validation croisée *k-fold* pour le modèle de destruction du chevreuil fourni une corrélation de Spearman's moyenne de  $p = 0,89$ , montrant un bon ajustement entre les données réelles et les prédictions. La structure spatiale différente dans la probabilité de la présence de l'orignal et du chevreuil est illustrée Fig. 3

### Risque individuel et capturabilité

Après avoir généré les modèles «risque de proie» «capturabilité», et «paysage», nous les avons comparés pour

évaluer les facteurs qui étaient les plus pertinents pour déterminer le risque de prédation et la probabilité relative qu'un loup capture une proie (**capturabilité**), et de tester si la contribution relative de ces facteurs était différente pour l'orignal et le chevreuil. Pour chaque territoire et chaque espèce proie, nous avons signalé une gamme de risque de prédation, comme prédit par les modèles «risque de proie» et «paysage». En outre, nous avons calculé un indice de corrélation de Spearman's de risque de prédation entre l'orignal et le chevreuil à l'intérieur de chaque territoire de loup, afin d'estimer le degré de chevauchement dans la distribution spatiale des deux les modèles de risque. Les résultats du modèle «risque de proie» indiquaient une variation beaucoup plus élevée du risque de prédation pour l'orignal que pour le chevreuil. Le risque de prédation des orignaux variait d'environ 0 à plus de 100, ce qui implique un risque de prédation 100 fois plus élevé que la moyenne pour certaines parties du territoire, alors que le risque le plus élevé pour le chevreuil était seulement 8,2 fois plus élevé que la moyenne (Tableau 5), correspondant à une répartition spatiale du risque beaucoup plus uniforme. Seulement entre 8% et 38% du risque de prédation de l'orignal s'explique par l'effet de la structure du paysage, tandis que chez le chevreuil le pourcentage était 67-95%. La répartition du risque de prédation de l'orignal et du chevreuil a montré une forte corrélation négative (Tableau 5), avec les indices de Spearman's allant de  $p = -0,38$  à  $-0,81$ .

Afin d'illustrer les différents types de risque de prédation pour l'orignal et le chevreuil dans chaque territoire de loup, nous avons également exploré le lien entre la probabilité d'occurrence d'une mise à mort, de la densité des proies et du risque de prédation pour chaque individu proie dans la population. Deux processus interagissent pour déterminer la probabilité qu'une proie soit tuée par un loup: (1) la probabilité qu'un acte de prédation se produise sur un site donné, comme décrit par le site de modèle de kill site; (2) **l'effet de dilution**, c'est-à-dire la probabilité que chaque proie individuelle est celle réellement tuée, parmi tous les conspécifiques occupant la même zone. Pour explorer cette question, nous avons d'abord tracé la probabilité prédite de la mort d'un orignal ou d'un chevreuil en fonction de la densité des proies (Fig. 4a, c). Ensuite, nous avons divisé une telle probabilité par notre indice de densité de proies, générant ainsi une relation entre la densité des proies et le risque de prédation individuelle (figure 4b, d). Le plus faible risque de prédation individuel pour l'orignal a été observé à **densité intermédiaire**, avec des valeurs de risque plus élevées à des densités inférieures et supérieures (figure 4b). En revanche, le risque le plus élevé pour les chevreuils a été observé à faible densité de chevreuils, parce que l'effet de dilution a généré une diminution rapide du risque de prédation pour l'individu dès que la densité de chevreuils a augmenté (Fig. 4d).

Enfin, pour approfondir la question du changement d'efficacité de prédation au cours du processus de recolonisation, nous avons testé si la probabilité moyenne de réussir une capture à l'intérieur de chaque territoire, comme décrit par le modèle de «capturabilité», a montré une relation négative ou positive avec le temps écoulé depuis l'occupation d'un territoire donné par des loups. Un modèle de régression



linéaire entre ces deux variables a montré que la pente de la relation n'était pas significativement différente de zéro. Comme le montre la figure 5, la **capturabilité** moyenne des loups est restée constante pendant le processus de recolonisation, malgré une large inter-territoriale variation de **capturabilité** moyenne, certaines meutes ayant une efficacité de prédation autres.

## DISCUSSION

Le système prédateur-proie (loup-orignal-chevreuil) rétabli au centre-sud de la Scandinavie a présenté un niveau remarquable de variations spatiales intra-territoriales, avec des probabilités de tuer relatives variant de plusieurs ordres de grandeur à l'intérieur du même territoire. Cela montre que le risque et les zones refuge existent à une échelle spatiale fine dans les territoires de loups Scandinaves, avec le potentiel d'affecter à la fois l'espace utilisé par les loups et les modèles de sélection des ressources par leurs proies ongulés natives. Parce que la variation du risque de prédation était évident en se imitant à un espace homogène pour que la probabilité qu'un loup rencontre une proie, nous pouvons en déduire qu'à une fine échelle de structure de paysage de forêt boréale Scandinave, peut y avoir une grande variation de risque de prédation, indépendamment de l'effet des densités locales de prédateur et de proies.

En outre, nous avons constaté que même à l'intérieur d'un même territoire, avec la même structure paysagère, et exposés à la prédation par les mêmes loups, les deux espèces proies ont connu une distribution spatiale différente du risque de prédation (figure 3). D'abord, l'orignal avait d'avantage de risques dans les zones où la densité d'originaux était plus élevée (fig. 2b), alors que la probabilité qu'un loup tue un chevreuil n'était pas du tout affecté par la densité locale de chevreuils. Deuxièmement, le risque de prédation de l'orignal n'a cessé d'augmenter avec le temps passé par les loups dans une partie donnée de leur territoire, considérant que le risque de prédation des chevreuils était beaucoup moins important corrélé avec l'intensité de la présence du loup dans une zone (figure 2a). Enfin, la relation entre la structure du paysage et le risque de prédation était opposée pour les deux espèces de proies. Le temps consacré aux espaces ouverts a augmenté le risque de prédation pour l'orignal, en particulier dans les coupes à blanc et les jeunes peuplements forestiers, mais a diminué pour le chevreuil, qui se nourrissent souvent dans les champs agricoles plus proche de l'homme et des établissements humains (Torres et al., 2011). Bien que le mécanisme derrière l'effet de la structure du paysage sur le risque de prédation du chevreuil soit probablement lié à leur capacité accrue à détecter les prédateurs et s'enfuir rapidement (Andersen et al. 1998), le lien entre les zones ouvertes et le risque de prédation de l'orignal est moins simple. La détection améliorée par les loups peuvent être une explication, comme suggéré par le comportement d'alerte accru de l'orignal lors de l'alimentation éloigné de couverture (Molvar et Bowyer 1994), mais d'autres sont plus liée à la possibilité que les originaux se défendent eux-mêmes des attaques de loups. Ainsi, il peut y avoir un choix délibéré fait par les loups d'attendre pour attaquer jusqu'à ce qu'ils

atteignent une zone plus ouverte. Wikenros et al. (2009) ont trouvé que les originaux Scandinave ont une chance plus élevée d'éviter la prédation loup quand ils sont en mesure de fuir avant que la poursuite ne commence; donc, il semble raisonnable que l'effet de la structure du paysage sur le risque de prédation fonctionne principalement en modulant la **processus de détection** prédateur-proie.

L'orignal était la proie la plus commune dans la majorité des territoires de loup, de sorte que l'interprétation des différences de risque de prédation observées entre les deux espèces proies doivent être vues à la lumière du comportement de prédation des loups dans le sud de la Scandinavie étant principalement orienté vers l'orignal plutôt que le chevreuil. Compatible avec de tels modèles, le risque de prédation de l'orignal présentait une structure spatiale principalement conduite par l'effet **des taux de rencontre** prédateur-proie (tableau 5), ce qui implique que les loups ont activement essayé de maximiser leurs chances de tuer un orignal en cherchant dans les zones où la densité d'originaux est plus élevée, en patrouillant intensivement les zones où les événements de prédation étaient plus susceptibles de se produire, et en profitant des caractéristiques du paysage (**zones ouvertes**) dans lesquelles une attaque était plus susceptible d'avoir du succès. En revanche, la prédation sur le chevreuil ne diffère que légèrement d'un processus aléatoire, et a été dans une large mesure conduit par l'effet de la structure du paysage. Cela indique que les loups n'ont pas tué de chevreuils où ils étaient présents à des niveaux de densité plus élevés, mais ils ont plutôt tué des chevreuils par opportunisme, chaque fois qu'une situation favorable s'est produite (dans une zone boisée et loin des champs agricoles).

Bien que la densité des prédateurs ait traditionnellement été utilisée comme prédicteur principal de risque de prédation (Creel et Winnie 2005), plusieurs études ont remis en question la valeur générale de cette affirmation, suggérant que la composante numérique de la prédation (combien de prédateurs occupent une zone donnée) dans la plupart des cas pourrait être moins pertinent que sa **composante spatiale** (dans quel type de paysage un prédateur rencontre une proie potentielle). Kauffman et al. (2007) ont trouvé que la **structure du paysage**, plus que la densité locale des prédateurs, a été le principal moteur de risque de prédation des wapitis (*Cervus elaphus*) dans le Nord de Yellowstone. De même, Hebblewhite et al. (2005) ont trouvé une variation quadruple du risque de prédation des wapitis, simplement en raison de l'effet des attributs du paysage, à Banff national Parc, au Canada. En développant ces précédentes études à un contexte multi-proies et en incluant une variation de densité spatiale de proies, nous montrons ici que même dans la même structure de paysage, les modèles de sélection de proies et les différents comportements de prédation par le même carnivore vers deux espèces proies sympatriques, peuvent générer des distributions remarquablement différentes du risque de prédation.

Les compromis entre les opportunités de recherche de nourriture et le risque de prédation sont censés conduire fondamentalement la répartition spatiale des grands herbivores dans les zones où ils sont sujets à la prédation (Hebblewhite et Merrill 2009). La nécessité de maximiser

l'apport énergétique tout en minimisant le risque de prédation a le potentiel de conduire la formation de la taille des groupes d'herbivores (Fortin et al., 2009), le modèle de sélection des ressources (Kittle et al., 2008), la variation spatiale de leur densité (Creel et Winnie 2005), mais la mesure dans laquelle l'évitement de la prédation peut jouer un rôle dans la mise en forme spatiale des ongulés, et donc induire des effets sur les écosystèmes, est encore débattu. Les wapitis de l'écosystème de Yellowstone ont montré avoir modifié leurs habitudes de déplacements (Fortin et al., 2005) et l'utilisation de l'habitat (Mao et al., 2005) en réponse à la prédation des loups, mais comment un tel changement pourrait également induire des effets en cascade est loin d'être clarifié (Mech 2012, Winnie 2012). L'accumulation d'études sur ce sujet révèle progressivement que les cascades trophiques induites par le comportement ne sont pas omniprésentes des trait d'écosystèmes, mais plutôt le résultat de complexes interactions spécifiques au système de multiples facteurs (Kauff-man et al., 2010). Le simple **compromis** entre le risque de prédation et l'acquisition de ressources peut mener à la fois à des effets positifs et négatifs indirects des prédateurs sur les plantes (ressources) et ne peut donc pas prédire le signe et la force de leurs effets possibles sur l'écosystème (Schmitz et al., 2004). Faire des prédictions nécessiterait au moins une connaissance de l'utilisation de l'habitat et des ressources par les proies en présence des prédateurs, utilisation de l'habitat et le mode de chasse par d'autres prédateurs concurrents (Schmitz et al., 2004, Schmitz 2008). Par conséquent, lors de l'exploration du potentiel pour les loups Scandinaves d'affecter également le comportement des proies et leur distribution spatiale, en générant des effets sur l'écosystème, nous devons tenir compte des caractéristiques de ce système spécifique prédateur-proie. La caractéristique la plus évidente est la nature dominée par l'homme de tous les niveaux trophiques de l'écosystème Scandinave. À première vue, si nous regardons seulement la distribution spatiale induite par le risque de prédation du loup, qui génère des risques bien définis et des zones refuge, un potentiel pour une médiation de cascade trophique par les prédateurs existerait en Scandinavie, si la prédation par le loup a été en mesure d'induire un changement dans le comportement des proies et la sélection des ressources. En ce sens, l'orignal et le chevreuil présentent clairement un potentiel différent pour la description des précédents compromis. Comme le montre la figure 4b, un compromis potentiel entre un habitat convenable et le risque de prédation existe pour l'orignal, dont le meilleur équilibre devrait être trouvé à densités d'originaux intermédiaires. Un tel compromis entraîne une pression sélective apparente pour un orignal individuel d'éviter les deux zones avec des habitats d'aptitude très faible et très élevés, en présence de la prédation par le loup. En revanche, contrairement à l'orignal, aucun fort compromis entre la sélection des ressources et le risque de prédation n'est apparu pour le chevreuil. Comme le risque de prédation du chevreuil a diminué de façon spectaculaire avec l'augmentation de sa

densité (figure 4d), une pression sélective vers la vie dans des zones à habitat élevé ont émergé, **montrant aucun conflit évident entre la nécessité de maximiser la disponibilité des ressources et celle de minimiser le risque de prédation**. Cependant, lors de l'évaluation du compromis entre « **quête de nourriture et survie** » nous devons tenir compte de tous les risques de mortalité existants, et l'écosystème Scandinave la nature modifiée par l'homme, **ce qui limite fortement une réponse numérique du prédateur à la densité des proies**, et réduit considérablement leur potentiel d'affecter la démographie et l'écologie comportementale de leur proie et d'initier des cascades trophiques. Les prélèvements humains en Scandinavie représentent >90% de la mortalité des originaux globalement (Sand et al., 2012), et toujours >50% de la mortalité à l'intérieur des territoires de loups (Wikenros et al., 2010), considérant que 70% de la mortalité des chevreuils est due à la prédation des loups, parmi lesquels représentent une constante alimentaire du lynx eurasiens (*Lynx lynx*; Gervasi et al. 2012). Cela suggère clairement que, même en présence de prédation par les loups, minimiser le risque de mortalité est probablement le meilleur choix comportemental pour les ongulés Scandinaves, même au prix d'une augmentation du risque de prédation lié au loup. Soutenant cela, **l'orignal n'a pas montré de changement significatif dans la sélection des ressources après la recolonisation des loups dans le centre de la Suède** (Milleret 2012), **et n'ont pas modifié leur mobilité** (Balogh 2012) **ou leurs modèles d'activité** (Eriksen et al., 2011). Par conséquent, même si l'arrangement spatial du risque de prédation prédit le potentiel pour les loups d'établir un « **paysage de peur** » (Laundre et al., 2001) en Scandinavie, l'évaluation de tous les facteurs de mortalité laisse supposer que le principal «paysage de la peur des humains». Avec une telle attente, nous n'avons trouvé aucune preuve que les territoires avec une histoire antérieure de recolonisation de loups ont montré une capturabilité inférieure de l'orignal pour les loups.

Bien que notre étude ne nous permette pas de révéler pleinement le mécanisme sous-jacent générant une telle tendance dans l'efficacité de la prédation, il prend toujours en charge les précédentes conclusions (Sand et al., 2006) sur la nature naïve de l'orignal Scandinave et sur le manque de comportement d'ajustement de l'orignal en réponse à la prédation par le loup, **et la constatation plus générale que les ongulés de grande taille ont une réponse comportementale réduite lorsqu'ils sont exposés à la prédation par les prédateurs cursiaux** (Thacker et al. 2011). D'autres explications possibles sont disponibles, mais moins susceptibles d'être les principaux moteurs de l'ensemble du processus. Les animaux proies sous limitation nutritionnelle, en particulier en vivant en hardes, ont montrés une forte réduction de leur réponse aux prédateurs (Mao et al., 2005, Winnie et Creel 2007, Vijayan et al. 2012), mais les originaux dans notre zone d'étude ne sont pas susceptibles de connaître une contraintes nutritionnelles (Sand et al., 2012) ou de densité dépendance (Sand et al., 2006, Grøtan et al., 2009).

**Système de proie-unique, système multi-proies, structure du paysage, capturabilité, kill site, taux de rencontre, effet dilution, zone refuge, processus de détection**

Les territoires ayant une recolonisation antérieure n'étaient pas associés à un succès de chasse inférieur = les proies ne sont pas devenues plus prudentes.

La profondeur de neige, conditionne la capture des jeunes orignaux plutôt que des adultes.

Les loups étaient plus susceptibles de capturer un chevreuil dans les zones où ils ont passé du temps, mais pas en fonction de la densité de chevreuils.

La relation entre la structure du paysage (milieu ouvert ou non) et le risque de prédation était opposée pour les deux espèces.

Aucun compromis important entre la sélection des ressources et le risque de prédation n'est apparu pour le chevreuil.

De même pour l'orignal, qui n'a pas montré de changement significatif dans la sélection des ressources après la recolonisation des loups, et n'ont pas modifié leur mobilité ou leur modèles d'activité.