

En groupe ou seul - réponse comportementale de l'élan à la recolonisation des loups

Månsson et al. *Frontiers in Zoology* (2017) 14:10
DOI 10.1186/s12983-017-0195-z

Frontiers in Zoology

RESEARCH

Open Access



Group or ungroup – moose behavioural response to recolonization of wolves

Johan Månsson^{1*}, Marie-Caroline Prima², Kerry L. Nicholson¹, Camilla Wikenros¹ and Håkan Sand¹

Résumé

Contexte : Le risque de prédation est l'une des principales raisons qui poussent les proies à se rassembler en groupes plus importants. Un grand groupe peut être bénéfique pour détecter les prédateurs, partager le risque de prédation entre les individus et causer de la **confusion** pour un prédateur qui attaque. Cependant, la formation de grands groupes présente également des inconvénients, comme des taux de détection et d'attaque plus élevés des prédateurs ou la compétition interspécifique. Avec la recolonisation actuelle des loups (*Canis lupus*) en Scandinavie, nous avons étudié si les élans (*Alces alces*) **répondent** en changeant leur comportement de regroupement comme stratégie anti-prédatrice et que ce changement soit lié à la durée de la présence du loup au sein de la population locale d'élans. En particulier, comme les femelles avec des faons sont les plus vulnérables au risque de prédation, elles devraient être plus susceptibles de modifier leur comportement.

Méthodes : Pour étudier le comportement de regroupement, nous avons utilisé des observations aériennes d'orignaux (n = 1335, où chaque observation comprenait un ou plusieurs orignaux) à l'intérieur et à l'extérieur des territoires de loups.

Résultats : Les orignaux restaient le plus souvent solitaires ou en petits groupes (82% des observations comprenaient moins de trois orignaux adultes), et ce comportement était indépendant de la présence de loups. **Les résultats n'ont pas apporté un soutien sans équivoque à notre hypothèse principale d'un changement global du comportement de regroupement de la population d'orignaux en réponse à la présence du loup.** D'autres variables telles que la densité d'orignaux, l'épaisseur de la neige et le sex-ratio des adultes du groupe ont été globalement plus influentes sur le **comportement de regroupement**. Cependant, les résultats ont montré une différence spécifique au sexe dans le regroupement social en fonction de la présence du loup, **les mâles ayant tendance à former des groupes plus importants à l'intérieur qu'à l'extérieur des territoires des loups.** Pour les orignaux mâles, les variables liées à la population et à l'environnement étaient également importantes pour le modèle de regroupement.

Conclusions : Les résultats n'ont pas permis de confirmer que la recolonisation par les loups a entraîné un changement global du comportement de regroupement des élans. Si des effets induits par le loup existent effectivement, ils peuvent être difficiles à discerner car les effets de la population

d'originaux et des facteurs environnementaux peuvent être plus forts que tout changement de comportement anti-prédateur. Nos résultats suggèrent donc qu'il faut être prudent quant à la généralisation des effets du retour des prédateurs sur le comportement de regroupement de leurs proies.

CONTEXTE

Le risque de prédation influence l'adoption de comportements anti-prédateurs potentiellement **coûteux** par les proies. **Pour éviter la prédation, les proies peuvent modifier leur vigilance, leur sélection d'habitat, leurs schémas de déplacement, leur distribution spatiale et temporelle, ou leur ségrégation sexuelle** [1-4]. Cependant, les proies ne peuvent pas se consacrer uniquement aux comportements d'évitement des prédateurs car elles sont obligées d'obtenir les ressources nécessaires à leur croissance, leur reproduction et leur survie. Les adaptations anti-prédateurs doivent donc être mises en **balance** avec le niveau de risque actuel [1]. Par exemple, une variation spatio-temporelle du risque de prédation peut conduire les proies à adopter des stratégies comportementales différentes, y compris un comportement anti-prédateur plus prononcé dans certaines zones ou pendant les périodes de risque relatif plus élevé [5].

On pense que le risque de prédation est l'une des principales motivations qui poussent les animaux à modifier leur stratégie de regroupement, par exemple en formant des groupes plus importants ou en évitant les congénères et en réduisant ainsi la taille du groupe [6-10]. **Le choix de la stratégie dépend du contexte et de l'espèce, mais il semble que les proies en terrain ouvert se regroupent davantage, tandis que les proies en milieu fermé sont plus solitaires** [9]. Lorsque la taille du groupe augmente, il y a plus d'yeux qui scrutent l'environnement, plus d'individus partagent le risque de prédation entre plusieurs membres du groupe et plus d'individus peuvent également semer la confusion dans l'esprit du prédateur lorsqu'ils sont attaqués [1, 11, 12]. Avec l'augmentation de la taille du groupe, tout individu qui s'alimente peut consacrer moins de temps à la vigilance et plus de temps à l'alimentation [13-15]. **Cependant, la formation de groupes a également des conséquences négatives** : les groupes plus importants peuvent impliquer un risque accru de **détection** et d'attaque par les prédateurs [16, 17]. La formation de groupes plus importants peut également augmenter la compétition pour les ressources critiques [18-20]. Par conséquent, une **stratégie alternative** pour minimiser le risque de prédation peut également consister à former de petits groupes qui sont rarement rencontrés par les prédateurs [17]. De plus, le gain net de la formation de groupes dépend de la condition de l'individu et de sa place dans le groupe ; par exemple, les individus de faible statut et marginaux dans le groupe peuvent avoir un risque de prédation plus élevé [10, 21]. Les individus peuvent donc **répondre** différemment à la variation du risque de prédation en fonction des coûts et des avantages associés au comportement de regroupement. On s'attend donc à ce que les individus proies présentent un comportement de regroupement différent en réponse à la présence de prédateurs, mais aussi à ce que ce comportement soit lié à la vulnérabilité de l'individu à la prédation.

La **vulnérabilité** des proies à la prédation peut être directement liée aux caractéristiques du prédateur et de la population de prédateurs (telles que l'image de recherche et la densité de population) mais aussi aux traits individuels et à la condition physique des proies ainsi qu'aux conditions environnementales [22-24]. Plusieurs études ont rapporté un risque plus élevé pour les individus de faible rang (par exemple, immatures et de petite taille) [24-26] et un risque accru pendant les périodes de conditions climatiques difficiles, comme par exemple la couverture de neige

profonde [22, 25, 27, 28]. Heard [23] a montré que la taille des groupes de bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) augmentait avec la densité des loups (*Canis lupus*), mais aussi que la taille des groupes dépendait du type de proie visé par les loups (c'est-à-dire que les groupes étaient plus grands pendant les saisons où les loups s'attaquaient davantage aux bœufs musqués). De plus, le statut ou le rang potentiel d'un individu au sein d'un groupe peut nécessiter la formation ou l'évitement d'un comportement de groupe [18]. Par exemple, les groupes formés par des individus ayant la même condition physique peuvent bénéficier de la dilution et répartir la probabilité de capture entre les membres du groupe. En revanche, un individu de rang inférieur peut bénéficier de la multiplicité des yeux et d'une vigilance générale accrue dans les groupes plus importants. Inversement, un individu de rang inférieur peut être désavantagé car il est considéré comme un individu marginal dans le groupe et peut être exposé à un désavantage compétitif pour les ressources [29, 30]. Il n'est donc pas toujours facile de prédire quel individu tirera le plus de bénéfices de la formation d'un groupe.

Chez les ongulés, la tendance à former des groupes varie d'une espèce à l'autre, en fonction de la densité de population, de la répartition de la nourriture et des habitats [31, 32]. L'élan (*Alces alces*) a été décrit comme une espèce « **quasi-solitaire** » car il présente à la fois un comportement solitaire et un comportement de vie en groupe, peut-être en réponse à un risque accru de prédation dans les habitats ouverts [2, 18, 33]. Par exemple, en Alaska, on a constaté que les élans formaient des groupes plus importants à une plus grande distance du couvert, ce qui suggère que le regroupement social chez les élans, en plus d'autres facteurs tels que le rut et la mobilité dans la neige profonde, est une adaptation au risque accru de prédation [18].

Depuis le début des années 1980, les élans ont été réexposés au risque de prédation par les loups, dans le centre-sud de la Scandinavie, lorsque les loups ont recolonisé cette région après avoir disparu pendant plus de 100 ans [34]. Ici, nous étudions si le comportement de regroupement des élans change en réponse à la recolonisation par les loups. **Les élans de Scandinavie sont liés aux zones forestières, c'est-à-dire aux environnements fermés.** Selon des études antérieures sur les cerfs brouteurs (sélecteurs concentrés) et les ongulés vivant sur des terrains couverts, ces espèces sont moins enclines à former des groupes plus importants en raison de leur comportement de recherche de nourriture et/ou d'anti-prédation [9, 10, 35]. Il n'est donc pas évident de savoir si et comment les élans doivent modifier leur comportement de regroupement lorsque le risque de prédation augmente. Cependant, si le comportement solitaire des élans s'est relâché en raison de la période sans loups, on peut s'attendre à une diminution plutôt qu'à une augmentation de la taille des groupes. Les élans peuvent déployer des stratégies de fuite et de combat pour éviter la prédation [36] mais ne forment pas de formations défensives comme les groupes de bœufs musqués et de cerfs mulets [10, 37], ce qui soutient également la prédiction que les élans ne formeront pas de plus grands groupes lorsqu'ils seront réexposés à la prédation. **Ici, nous vérifions si le comportement de regroupement des élans change en réponse à la recolonisation par les loups. Si un changement dans le comportement de regroupement existe, nous prédisons que les femelles avec des faons seraient les plus enclines à changer leur comportement parce que les faons de l'année sont la proie principale des loups en Scandinavie** [38, 39]. En outre, nous prédisons que si la présence des loups est importante pour le comportement de regroupement des élans, la **force** de ce comportement serait liée à la durée de la présence des loups (c'est-à-dire le temps écoulé depuis l'établissement du territoire). Les originaux vivant dans des territoires récemment établis peuvent donc exprimer un changement moins prononcé dans leur comportement de regroupement que les originaux qui ont été exposés aux loups pendant une plus longue période. En plus des effets potentiels du risque de

prédation par le loup, nous avons également considéré les variables démographiques et environnementales qui peuvent influencer le comportement de regroupement, telles que la densité des orignaux, le sex-ratio des adultes et l'épaisseur de la neige.

METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude couvre environ 50 000 km² dans la zone boréale du centre-sud de la Suède (Fig. 1, 58,58°-62,16°N, 13,45°-16,64°E). La zone se compose principalement de forêts mélangées à des champs agricoles, des tourbières et des lacs. Les forêts sont dominées par l'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) mélangés à des feuillus, tels que le bouleau (*Betula spp.*), le tremble (*Populus tremula*), l'aulne (*Alnus incana*) et le saule (*Salix spp.*), et sont gérées de manière intensive pour le bois et la pâte à papier. Les peuplements matures sont exploités par coupe à blanc et reboisés par plantation ou régénération naturelle, ce qui donne une mosaïque de peuplements forestiers d'âge égal. La température mensuelle moyenne varie entre +15°C et -5°C, le mois le plus froid étant janvier et le mois le plus chaud juillet [40]. Le sol est généralement recouvert de neige entre fin novembre et début avril, avec une épaisseur moyenne de 20 cm à la mi-janvier [41].

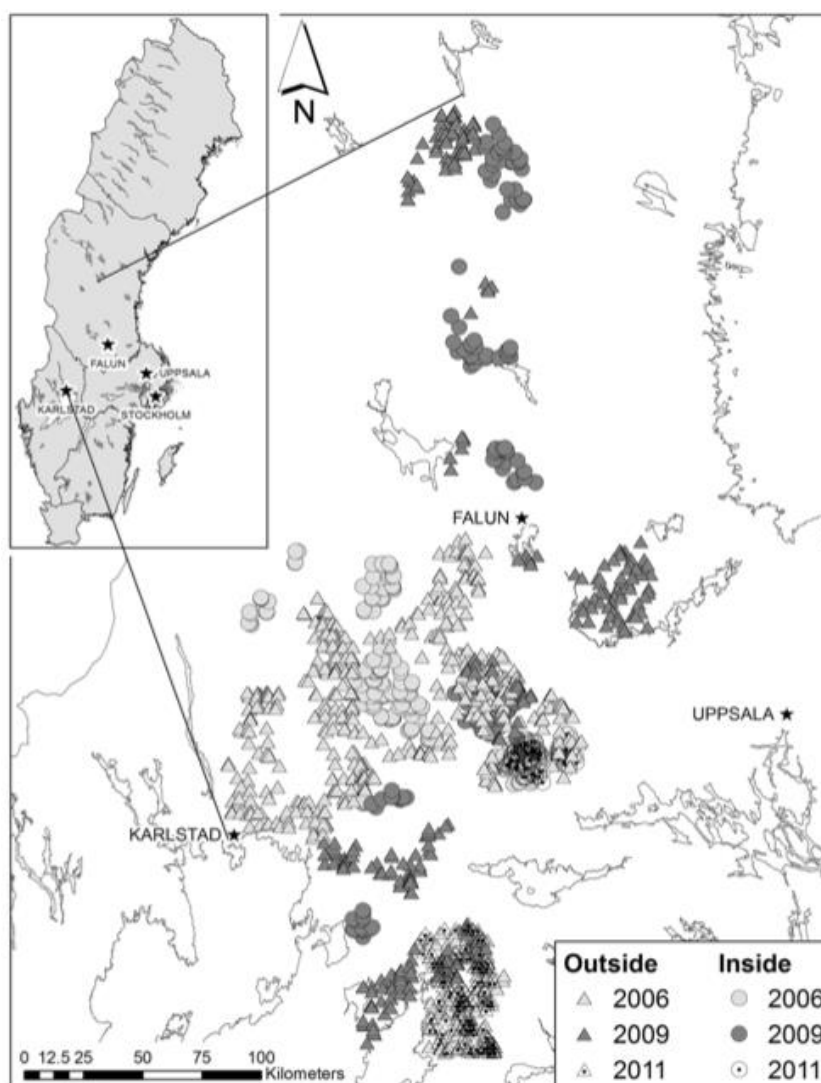


Fig. 1. La zone d'étude dans le centre-sud de la Suède avec la distribution des observations aériennes d'élan et la classification de ces observations à l'intérieur ou à l'extérieur des territoires des loups. Notez que certaines zones peuvent être considérées à la fois comme à l'intérieur et à l'extérieur en raison de l'établissement successif de nouveaux territoires de loups

Populations étudiées

Les populations d'élan sont gérées en Suède et environ 25-30% de la population est récoltée chaque année [42]. Dans de nombreuses régions, la gestion est axée sur les femelles afin de promouvoir une productivité élevée [42]. La densité des élan en hiver varie généralement entre 0,6 et 2,5 élan/km² [43, 44]. Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est réparti sur l'ensemble de la zone d'étude à des densités variables, tandis que le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) ne sont présents qu'en populations éparses dans le sud [45].

En 1983, les loups ont commencé à recoloniser la Scandinavie et leur nombre et leur répartition ont augmenté depuis le début des années 1990 [34, 46]. L'aire de répartition des loups en Scandinavie couvre actuellement environ 100 000 km² [47]. Au cours de l'hiver 2010/2011, la population était composée de 31 groupes familiaux et de 30 couples reproducteurs [48]. L'ours brun (*Ursus arctos*) est également présent à des densités variables dans notre zone d'étude et s'attaque principalement aux faons d'originaux nés au début de l'été [49].

Comptages aériens d'originaux

Nous avons utilisé des relevés aériens effectués par hélicoptère pour obtenir des données sur le nombre et la distribution spatiale des originaux dans le paysage. Ces données ont ensuite été utilisées pour estimer la taille des groupes d'originaux, la densité relative et le sex-ratio des originaux adultes. Des relevés aériens ont été effectués en 2006, 2009 et 2011 par Svensk Naturförvaltning (www.naturforvaltning.se) afin d'estimer les densités d'originaux qui pourraient être utilisées pour estimer les quotas de chasse appropriés. L'original est compté par une enquête par transects et deux méthodes différentes ont été utilisées pour sous-échantillonner la zone étudiée ; « échantillonnage carré » (782 observations) et « échantillonnage par distance » (553 observations), comprenant un total de 1335 observations où chaque observation comprenait un ou plusieurs originaux. Pour les deux méthodes de relevé, des transects linéaires ont été utilisés et la méthode d'échantillonnage utilisée n'a probablement pas influencé le comportement de regroupement observé chez les originaux. Les relevés d'originaux ont été effectués de la mi-décembre à la mi-février pendant de courtes périodes avec une couverture de neige afin d'augmenter la détectabilité (pour une description détaillée des comptages aériens et de l'échantillonnage à distance ; [50, 51]. Pour chaque observation d'original, la localisation a été enregistrée par GPS (précision de ± 10 m) et tous les originaux ont été classés selon leur classe d'âge (faons ou adultes) et leur sexe.

Présence de loups et étendue du territoire

Les données de présence/absence de loups pour chaque zone d'échantillonnage aérien ont été obtenues par le suivi annuel continu de la population de loups Scandinaves tout au long de la période d'étude (Liberg et al. 2012). Le suivi de la neige combiné à l'analyse ADN des excréments et des saignements d'œstrus sont utilisés pour suivre les groupes familiaux de loups et les couples reproducteurs, ce qui donne également une taille minimale de loups territoriaux [52]. En plus du suivi de la neige, plusieurs loups ont été marqués par radio (VHF et GPS) pendant la période d'étude [53]. Dix-sept territoires de loups ont été inclus dans l'étude et ont été définis en appliquant un polygone convexe minimum de 100% (MCP ; [54]) sur les emplacements des loups porteurs de colliers ou sur les informations collectées lors d'événements répétés de suivi de la neige dans une zone. Seuls les couples reproducteurs et les groupes familiaux ont été inclus afin de s'assurer que les originaux avaient régulièrement fait l'expérience de la présence des loups. Comme l'établissement de tous les territoires de loups en Scandinavie a été enregistré annuellement depuis la fondation de la population en 1983, la durée, c'est-à-dire le nombre d'années, pendant laquelle les élan ont été

exposés aux loups territoriaux a pu être estimée pour chaque territoire de loups et variait de 1 à 13 ans. Comme les loups sans collier et certains des loups avec collier étaient surveillés pendant une partie limitée de l'année, nous avons délimité les frontières estimées de ces territoires de loups en utilisant une approche conservatrice pour nous assurer que les observations d'originaux se trouvaient réellement à l'extérieur de tout territoire de loups (voir ci-dessous pour la classification des observations d'originaux). Nous avons généré des zones tampons en utilisant deux méthodes différentes parce que la précision diffère entre les MCP estimés par les pistes de neige et les données de radiopistage. Pour les GPE ($n = 10$), basés sur les données de suivi de la neige, nous avons ajouté une zone tampon de manière à ce que le territoire tamponné soit égal au territoire potentiel maximal des loups observé en Scandinavie [1700 km² sur la base des données GPS ; 53]. Pour les MCPs basés sur des données de radiopistage ($n_{\text{total}} = 7$; 2VHF et 5GPS), pour lesquels nous disposons de moins de 12 mois de données ($n = 3$; intervalle de données 1-7 mois), nous avons généré des zones tampons de sorte que la surface totale corresponde à une année de radiopistage (voir [53] pour la proportion du domaine vital annuel couvert par rapport à la période étudiée).

Classification des observations d'originaux et estimation de l'épaisseur de la neige

Les observations d'originaux ont été classées comme étant à l'intérieur des territoires de loups (présence de loups), à l'extérieur des territoires de loups (absence de loups), ou dans une zone tampon (présence de loups incertaine). Les observations à l'intérieur de la zone tampon ont été exclues de l'analyse, tout comme les observations d'originaux pour lesquelles des données sur le sexe et l'âge étaient manquantes. Tous les originaux adultes observés à moins de 100 m les uns des autres ont été considérés comme un groupe, c'est-à-dire qu'un groupe peut être composé d'un ou de plusieurs originaux [55, 56]. Les faons n'ont pas été inclus dans l'estimation de la taille du groupe en raison de leur propension à se déplacer avec leur mère (non indépendante). Les observations d'originaux ont été classées en 5 catégories selon la composition du groupe : 1) femelles + faons ; 2) groupe mixte + faons ; 3) groupe mixte sans faons ; 4) femelles ; 5) mâles. Le sex-ratio des originaux adultes a été estimé à l'intérieur et à l'extérieur des territoires des loups comme la proportion de femelles dans la population adulte (>1 an). L'épaisseur moyenne de la neige a été mesurée au centimètre près (plage de 0 à 75) sur des sites choisis au hasard où l'hélicoptère pouvait atterrir pendant le comptage aérien (c'est-à-dire des zones ouvertes sur le terrain) à l'aide d'un bâton d'un mètre.

Analyse statistique.....

RESULTATS

Sur un total de 1335 observations d'originaux, 383 étaient à l'intérieur des territoires des loups et 952 à l'extérieur (Tableau 1). La densité des originaux à l'intérieur et à l'extérieur des territoires des loups était en moyenne de 1,08 ($\pm 3,43$ S.D.) originaux/km² et de 1,00 ($\pm 3,89$) originaux/km², respectivement. La proportion de femelles parmi les originaux adultes était de 0,58 à 0,64 à l'intérieur et de 0,62 à 0,69 à l'extérieur des territoires des loups (sur les trois années incluses dans l'étude).

La taille **médiane** des groupes à l'intérieur et à l'extérieur des territoires des loups était égale à 1. Dans l'ensemble, les petits groupes étaient plus fréquents que les grands et 82% des observations étaient constituées de groupes comprenant moins de trois élan adultes (Fig. 2). De plus, les groupes composés d'un mélange de femelles et de mâles étaient la catégorie la plus grégaire avec

70% des groupes comprenant trois orignaux adultes ou plus (Fig. 3). Les femelles avec faons étaient la catégorie de groupe la plus commune à l'intérieur et à l'extérieur des territoires des loups (Tableau 1) mais aussi la moins grégaire (Fig. 3). Cette catégorie avait une taille minimale de groupe de 1 adulte et une taille maximale de groupe de 5 adultes (Tableau 1) mais plus de 90% des observations contenaient des groupes de seulement 1 femelle adulte (Fig. 3c) et ne dépendait pas de la présence de loups. Dans les groupes unisexes et mixtes, la présence de faons était liée à des groupes plus petits (Fig. 3).

Tableau 1. Nombre total de groupes d'orignaux observés, nombre total d'orignaux et intervalle de taille des groupes pour chaque catégorie de groupe d'orignaux en Suède à partir des comptages aériens de 2006, 2009 et 2011 à l'intérieur (In) et à l'extérieur (Out) des territoires des loups

Category	Females + calves		Mixed group no calves		Mixed group + calves		Females		Males	
	In	Out	In	Out	In	Out	In	Out	In	Out
Groups (n)	148	425	64	111	27	87	75	173	69	156
Adult moose (n)	170	471	228	378	80	250	109	239	145	235
Group size range	1-5	1-5	2-9	2-8	2-7	2-9	1-4	1-4	1-8	1-5

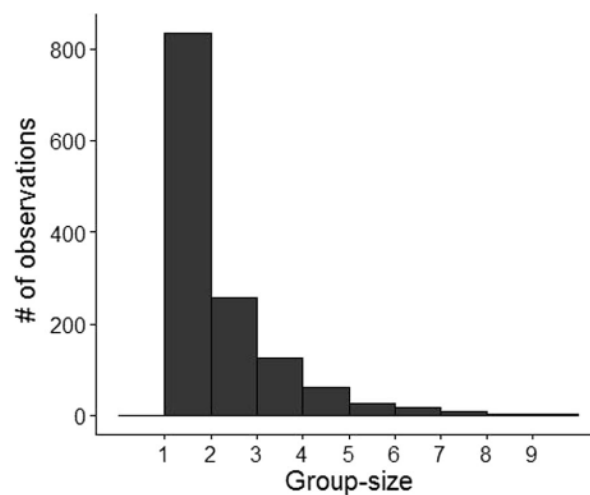


Fig. 2. Distribution de la taille des groupes d'orignaux adultes en Suède à partir des données de relevés aériens collectées en 2006, 2009 et 2011

Nous avons évalué 12 modèles a priori afin d'expliquer le comportement de regroupement des orignaux (Additional file 1 : Table S1). **Le meilleur modèle de notre liste de modèles candidats comprenait la densité des orignaux, l'épaisseur de la neige et le sex-ratio des adultes** (Tableau 2). Ce modèle explique 13% de la variation de la taille des groupes d'orignaux adultes (pseudo $R^2 = 0,13$). La présence du loup n'a pas été incluse dans le meilleur modèle. L'inclusion d'une variable pour le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups n'a pas amélioré l'ajustement du modèle (c.-à-d., différence de l'AIC entre le modèle avec présence de loups et le modèle avec nombre d'années depuis l'établissement du territoire des loups < 2). La densité des orignaux et l'épaisseur de la neige ont toutes deux été corrélées positivement à la taille des groupes d'orignaux adultes. En revanche, la proportion de femelles (sex-ratio) était négativement corrélée à la taille des groupes d'orignaux adultes (Tableau 3).

Nous avons ensuite utilisé le même ensemble de 12 modèles pour évaluer la performance des **variables explicatives** pour chaque catégorie de groupe d'orignaux séparément. Pour quatre des cinq catégories différentes (femelles + faons, groupe mixte + faons, groupe mixte sans faons et femelles), le modèle NULL (i.e. intercept seulement) était le plus parcimonieux pour expliquer la

variation de la taille des groupes d'orignaux. Cependant, le meilleur modèle pour expliquer la variation de la taille des groupes de mâles comprenait à la fois la densité des orignaux et la présence de loups et ces variables ensemble expliquaient 13% de la variation de la taille des groupes de mâles (Tableau 4). Dans ces modèles, la présence de loups était positivement corrélée à la taille des groupes de mâles. Cependant, deux autres modèles comprenant une combinaison de la présence de loups, de la densité d'orignaux, de l'épaisseur de la neige et du sex-ratio ont également reçu un soutien empirique élevé (Tableau 4). La densité d'orignaux et l'épaisseur de la neige étaient toutes deux positivement corrélées à la taille des groupes de mâles, tandis que le sex-ratio avait l'effet inverse (Tableau 5). La variable la plus importante pour prédire la taille des groupes de mâles était la densité d'orignaux, suivie par la présence de loups, l'épaisseur de la neige et le sex-ratio (tableau 6).

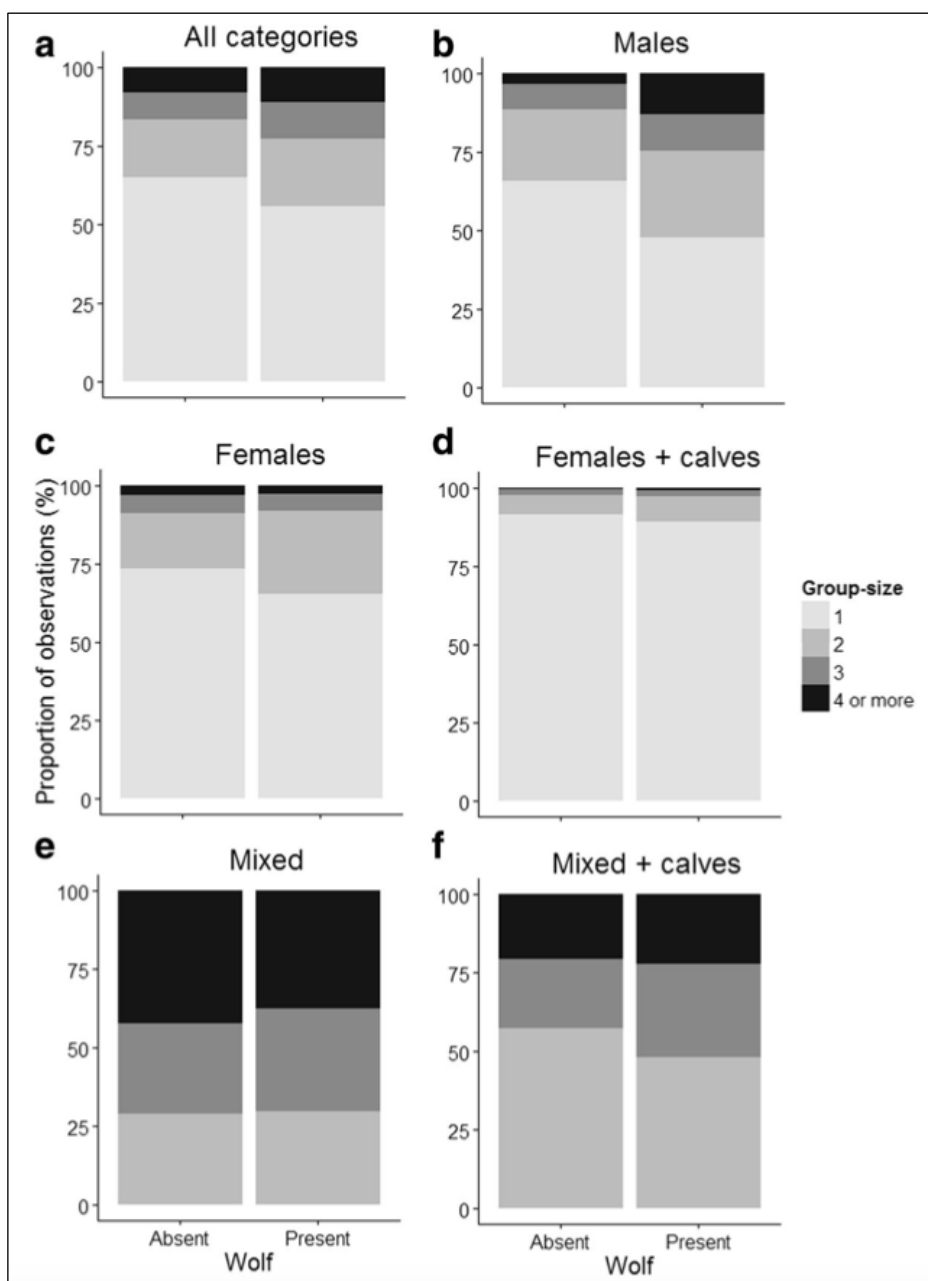


Fig. 3. Proportion d'observations de la taille des groupes d'orignaux à l'intérieur (présence du loup) et à l'extérieur (absence du loup) des territoires des loups par catégorie de groupe d'orignaux (a-toutes les catégories, b-mâles, c-femelles, d-femelles+faons, e-mixtes, f-mixtes avec faons) à partir des données de relevés aériens collectées en Suède en 2006, 2009 et 2011

Tableau 2. Sélection de modèles pour prédire la taille des groupes d'orignaux adultes en Suède, appliquée à 1335 observations de groupes d'orignaux provenant de données d'enquête recueillies en 2006, 2009 et 2011

Variable	-logLik	AIC	N parameters	Δ_i	ω_i
Moose density + Snow depth + Sex-ratio + I	1954.00	3917.99	5	0	0.65
Wolf presence + Moose density + Snow depth + Sex-ratio + I	1953.77	3919.55	6	1.60	0.30

Les modèles sont présentés par ordre de rang décroissant avec la log-vraisemblance du modèle (logLik), le nombre de paramètres du modèle (N paramètres), le critère d'information d'Akaike (AIC), les différences d'AIC (Δ_i) et les poids d'AIC (ω_i).

I = autocorrélation spatiale

Tableau 3. Estimations des coefficients (β) et intervalles de confiance (IC) à 85% de la densité des orignaux, de l'épaisseur de la neige, du sex-ratio et de l'autocorrélation spatiale pour prédire la taille des groupes d'orignaux adultes (n = 1335) en Suède à partir des comptages aériens de 2006, 2009 et 2011

Variable	B	85% CI	
		Lower	Upper
Moose density	0.017	0.0082	0.025
Snow depth	0.0037	0.00011	0.0063
Sex-ratio	-1.64	-2.52	0.77
Spatial autocorrelation (I)	0.44	0.38	0.51
Wolf presence (inside/outside territories)	-0.013	-0.13	0.049

Tableau 4. Principaux modèles de prédiction de la taille des groupes de mâles en Suède appliqués à 225 observations de groupes d'orignaux mâles provenant de relevés aériens effectués en 2006, 2009 et 2011

Model	-logLik	AIC	N parameters	Δ_i	ω_i
Wolf presence + Moose density	321.04	648.08	3	0	0.41
Moose density + Snow depth + Sex-ratio	320.46	648.91	4	0.83	0.27
Wolf presence + Moose density + Snow depth + Sex-ratio	319.75	649.51	5	1.40	0.20

Les modèles sont présentés par ordre de rang décroissant avec la log-vraisemblance du modèle (logLik), le nombre de paramètres du modèle (N paramètres), le critère d'information d'Akaike (AIC), les différences AIC (Δ_i) et les poids AIC (ω_i)

Tableau 5. Estimations des coefficients (β) et intervalles de confiance (IC) à 85% de la densité d'orignaux, de l'épaisseur de la neige, du sex-ratio et de la présence de loups pour prédire la taille des groupes de mâles en Suède à partir de données de relevés aériens collectées en 2006, 2009 et 2011

Variable	B	85% CI	
		Lower	Upper
Moose density	0.039	0.018	0.060
Snow depth	0.0028	-0.0014	0.012
Sex-ratio	-1.92	-6.41	-0.98
Wolf presence	0.20	0.085	0.50

Tableau 6. Importance relative de la densité d'orignaux, de la présence de loups, de l'épaisseur de la neige et du sex-ratio pour prédire la taille des groupes de mâles en Suède à partir de données de relevés aériens collectées en 2006, 2009 et 2011

Variable	Importance	N
Moose density	0.89	5
Wolf presence	0.70	5
Snow depth	0.52	5
Sex ratio	0.48	4

N indique le nombre de modèles dans lesquels la variable a été utilisée

DISCUSSION

Dans cette étude, les élanes ne formaient pas de grands groupes et restaient le plus souvent solitaires ou en petits groupes de deux à trois animaux. Les résultats montrent que le retour du loup en Suède n'a pas entraîné de changement global dans le comportement de regroupement social des élanes. Nous n'avons pas non plus trouvé de preuve que les femelles avec des faons, c'est-à-dire la catégorie la plus vulnérable à la prédation [38, 39], modifient leur comportement de **regroupement**. En fait, d'autres variables telles que la densité d'orignaux, l'épaisseur de la neige et le sex-ratio des adultes du groupe semblent être plus importantes pour la tendance générale du comportement de regroupement. Cependant, en analysant les catégories d'orignaux séparément, on a constaté que les mâles formaient des groupes plus importants à l'intérieur des territoires des loups.

A la lumière d'autres études sur les ongulés présentant des preuves de changement de comportement de regroupement en **réponse** au risque de prédation, en particulier pour les femelles suitées [3, 24], nos résultats peuvent à première vue sembler inattendus. Les jeunes de l'année sont plus sensibles à la prédation directe [24, 38, 39] et les femelles avec des faons devraient donc répondre plus fortement à une augmentation du risque de prédation [62-64]. Bien que l'augmentation du comportement de regroupement soit généralement considérée comme une réponse anti-prédateur efficace, la **plasticité** de ce comportement est susceptible de dépendre à la fois de l'espèce et du contexte. Par exemple, les wapitis (*Cervus elaphus*) ont formé des hardes plus petites lorsque les loups étaient présents, ce qui est supposé réduire la probabilité d'être détecté par les loups [24]. Une autre étude suggère que les wapitis peuvent adopter différentes stratégies pour minimiser le risque de prédation : soit ils choisissent de vivre en petits troupeaux qui sont rarement rencontrés par les loups, soit ils choisissent de vivre en grands troupeaux qui réduisent leur risque de prédation par la dilution et le balayage oculaire [17]. Les stratégies de vie en solitaire ou en petits groupes ont été suggérées comme étant les mieux adaptées aux sélecteurs concentrés et aux animaux vivant en terrain boisé et à proximité d'un couvert [18, 65] et spécifiquement aux animaux moins susceptibles de bénéficier de la vie en groupe en raison de la forte probabilité d'être attaqués par un prédateur sélectif une fois rencontrés par un prédateur [18]. Cependant, comme le modèle de regroupement des femelles avec des faons n'était pas du tout lié à la présence de loups dans notre étude, cette observation soutient que le comportement de regroupement des élanes femelles en Scandinavie est plus le résultat d'autres facteurs affectant l'avantage du regroupement, par exemple, la recherche de nourriture et la compétition pour l'accès à la nourriture [65]. De plus, comme la compétition alimentaire est susceptible d'affecter davantage les individus de rang inférieur [29, 30], il est également possible que ces coûts diffèrent entre les catégories d'élanes, c'est-à-dire un coût plus élevé pour les femelles avec des faons que pour les mâles, ce qui pourrait expliquer pourquoi les femelles suitées n'ont pas montré de changement dans le comportement de regroupement alors que les mâles l'ont fait. De même, Creel [24] a montré que les groupes de wapitis mâles augmentaient en taille lorsque les loups étaient présents, contrairement aux hardes mixtes qui diminuaient en taille. Compte tenu de nos données, nous ne pouvons pas aborder le mécanisme sous-jacent de ce modèle divergent parmi les catégories d'élanes dans notre étude. Cependant, Creel [24] a suggéré que la mauvaise condition des mâles après le rut obligeait les élanes à passer plus de temps à chercher de la nourriture et moins de temps à être vigilants et qu'ils devraient donc bénéficier plus que les autres animaux de la formation de groupes plus importants. Il a été démontré que la détection précoce de l'approche des loups augmente le taux de survie des élanes ciblés par les loups [27, 66]. De plus, un grand nombre de mâles dans la population Suédoise d'élanes sont jeunes (par exemple, yearlings), principalement en raison du taux de renouvellement

élevé dans la population dû aux stratégies de récolte intensive (et particulièrement pour les mâles) [42, 67] et donc ces groupes peuvent être principalement constitués de jeunes mâles, similaires aux « **hardes de célibataires** » chez d'autres espèces d'ongulés [9]. Les jeunes de l'année sont la deuxième classe d'âge la plus commune parmi les élans tués par les loups en Scandinavie, mais ils restent moins vulnérables que les faons (Sand et al. données non publiées).

Nos résultats sont en partie en accord avec plusieurs études récentes qui ont étudié les changements de comportement des élans en réponse à la recolonisation par les loups en Scandinavie. **En général, il n'y a pas ou peu d'arguments en faveur d'une modification du comportement des élans en réponse à l'augmentation du risque de prédation par le loup, et si ces effets existent, ils sont faibles par rapport à l'effet de la structure de la population des proies et des facteurs environnementaux** [36, 43, 68-72]. Par rapport aux autres études portant sur les effets du retour du loup sur le comportement en Scandinavie, cette étude peut apporter un certain soutien à une réponse comportementale, bien qu'elle ne soit pas cohérente sur l'ensemble de la population.

Cependant, la réponse des orignaux mâles était opposée à celle prédite, c'est-à-dire que les groupes de mâles étaient plus importants à l'intérieur qu'à l'extérieur des territoires de loups. Comme Sand et al. [43] et Gervasi et al. [70], nous n'avons pas trouvé de relation entre le degré de changement de comportement et le temps écoulé depuis l'établissement des territoires des loups. Cependant, il est bien connu que la structure sociale de la population peut être importante pour le comportement des ongulés ainsi que d'autres facteurs que le risque de prédation tels que le type d'habitat, la densité de la population, les conditions d'enneigement, la distribution et la disponibilité de la nourriture [22, 73, 74]. Par exemple, une relation positive entre la taille des groupes et la densité de population est documentée [17, 65, 73], tout comme la relation avec la neige [74]. L'augmentation de la couverture neigeuse diminue la disponibilité de la nourriture en créant des parcelles de nourriture limitées et irrégulières, mais restreint également les mouvements des orignaux [74]. **Ainsi, les orignaux ont tendance à se regrouper davantage dans les zones qui fournissent un apport énergétique élevé et où les coûts de mobilité peuvent être réduits en profitant des traces laissées par les congénères** [4, 23, 74]. De plus, le type et la composition de l'habitat peuvent affecter le comportement de regroupement et, par exemple, dans les habitats ouverts, les ongulés ont tendance à former des groupes plus importants [18, 31, 32]. Cependant, les élans ne modifient pas leur choix d'habitat en fonction du risque de prédation par les loups en Suède [69]. Dans la présente étude, les orignaux ont utilisé les habitats de façon similaire à l'intérieur et à l'extérieur des territoires des loups (zones forestières (à l'intérieur de 95% des groupes observés, à l'extérieur de 96%), zones humides et lacs (à l'intérieur de 4%, à l'extérieur de 3%) et autres (zones urbaines et agricoles ; à l'intérieur de 1%, à l'extérieur de 1%)). En outre, la composition de l'habitat à l'intérieur et à l'extérieur des territoires des loups était similaire (dominée par les zones forestières (à l'intérieur de 74% de la superficie totale, à l'extérieur de 80%), les zones humides et les lacs (à l'intérieur de 17%, à l'extérieur de 18%) et autres (zones urbaines et agricoles ; à l'intérieur de 9%, à l'extérieur de 2%)).

CONCLUSIONS

Les résultats n'ont pas permis de confirmer que la recolonisation par le loup en Scandinavie a entraîné un changement global du comportement de regroupement des élans. Nous n'avons pas non plus pu confirmer nos deux prédictions, à savoir que les femelles avec des petits sont la catégorie la plus encline à modifier leur comportement de regroupement et que le comportement de regroupement des élans est lié au temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups.

Les résultats ont plutôt montré une différence spécifique au sexe dans le regroupement social en fonction de la présence de loups, les mâles se regroupant davantage dans les zones où il y a des loups. Cependant, même pour cette catégorie d'originaux, les variations liées à la population et à l'environnement étaient également importantes pour le modèle de regroupement. Si des effets induits par le loup sur le comportement existent effectivement dans la population d'élan, ils peuvent être difficiles à discerner car les effets de la population et des facteurs environnementaux peuvent être beaucoup plus forts et ainsi dissimuler tout changement subtil dans le comportement anti-prédateur. Ces résultats suggèrent qu'il faut être prudent quant à la généralisation des effets des prédateurs de retour sur le comportement de regroupement de leurs proies.