

# Rapport faon/femelle et dynamique de la population de rennes forestiers sauvages en relation avec les abondances de loups et d'élans dans un écosystème Européen géré

**PLOS ONE**

RESEARCH ARTICLE

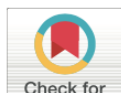
**Citation:** Kojola I, Hallikainen V, Heikkinen S, Forsman JT, Kukko T, Pusenius J, et al. (2021) Calf/female ratio and population dynamics of wild forest reindeer in relation to wolf and moose abundances in a managed European ecosystem. *PLoS ONE* 16(12): e0259246. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259246>

## Calf/female ratio and population dynamics of wild forest reindeer in relation to wolf and moose abundances in a managed European ecosystem

**Ilpo Kojola**<sup>1\*</sup>, **Ville Hallikainen**<sup>1</sup>, **Samuli Heikkinen**<sup>2</sup>, **Jukka T. Forsman**<sup>2</sup>, **Tuomas Kukko**<sup>3</sup>, **Jyrki Pusenius**<sup>4</sup>, **Paasivaara Antti**<sup>2</sup>

**1** Natural Resources Institute Finland (Luke), Ounasjoentie, Rovaniemi, Finland, **2** Natural Resources Institute Finland (Luke), Paavo Havaksentie, Oulu, Finland, **3** Natural Resources Institute Finland (Luke), Survontie, Jyväskylä, Finland, **4** Natural Resources Institute Finland (Luke), Yliopistonkatu, Joensuu, Finland

\* [ilpo.kojola@luke.fi](mailto:ilpo.kojola@luke.fi)



### Résumé

#### Contexte

L'hypothèse de la **proie alternative** décrit le mécanisme de la compétition apparente par lequel la mortalité de l'espèce de **proie secondaire** augmente (et la taille de la population diminue) par l'augmentation de la prédation partagé par le prédateur si la taille de la population de la proie **primaire diminue**. La compétition apparente est un processus dans lequel l'abondance de deux espèces de proies co-existantes est négativement associée parce qu'elles partagent un prédateur mutuel, ce qui affecte négativement l'abondance des deux proies. Ici, nous avons examiné si les hypothèses de proie alternative et/ou de compétition apparente peuvent expliquer la dynamique de la population et le rendement reproductif de la proie secondaire, le renne sauvage de forêt (*Rangifer tarandus fennicus*) en Finlande, dans une communauté prédateur-proie dans laquelle l'élan (*Alces alces*) est la proie primaire et le loup (*Canis lupus*) est le prédateur généraliste.

#### Méthodes

Nous avons examiné une série chronologique de 22 ans (1996-2017) pour déterminer comment la taille de la population et le rapport faon/femelle des rennes sauvages forestiers de l'Est de la Finlande étaient liés aux abondances du loup et de l'élan. Seule la taille de la population d'élan était régulée par la chasse. La prédation estivale des loups sur les rennes se concentre sur les faons. Nous avons utilisé des modèles de régression par les moindres carrés (GLS) (pour gérer les structures d'erreurs autocorrélées et les pseudo- $R^2$  qui en résultent) et des modèles linéaires généralisés mixtes (GLM) (pour éviter les prédictions négatives) pour déterminer les relations entre les abondances. Nous avons effectué des modélisations linéaires et linéaires générales pour le rapport faon/femelle des rennes.

#### Résultats et synthèse

Les tendances de la taille de la population de rennes et de l'abondance des élans étaient presque identiques : une augmentation pendant les premières années, puis une diminution jusqu'aux dernières années de notre période d'étude. La taille de la population de loups, quant à elle, n'a pas montré de tendances à long terme. **L'évolution de la taille de la population de rennes entre deux hivers consécutifs était liée positivement au rapport faons/femelles.** Le rapport faons/femelles était

négativement lié à la taille de la population de loups, mais la taille de la population de rennes n'était liée à la population de loups que lorsque l'abondance d'élan était introduite comme autre variable indépendante. La population de loups n'était pas liée à l'abondance des élans, même s'il est probable qu'elle constitue la majorité de la biomasse des proies. **Comme les populations de rennes et d'élans étaient positivement associées, nos résultats semblent soutenir l'hypothèse de la proie alternative plus que l'hypothèse de la compétition apparente.** Cependant, ces deux hypothèses ne s'excluent pas mutuellement et le mécanisme primaire est difficile à distinguer car le système est fortement géré par la chasse à l'élan. Le rétablissement du renne forestier sauvage dans l'Est de la Finlande nécessite probablement une gestion de l'écosystème impliquant à la fois la restauration de l'habitat et le contrôle de l'abondance des espèces.

## INTRODUCTION

Lorsque des populations de proies sympatriques partagent un prédateur généraliste commun, leurs populations peuvent être liées de manière **différentielle** à l'abondance du prédateur. Les deux principaux **concepts théoriques** qui prédisent l'impact du prédateur partagé sur les populations de ses proies sont **l'hypothèse de la proie alternative** [1, 2] et **l'hypothèse de la compétition apparente** [3, 4]. **L'hypothèse de la proie alternative décrit un mécanisme dans lequel le prédateur répond fonctionnellement à l'abondance relative de différentes espèces de proies en déplaçant son régime alimentaire entre différentes espèces de proies.** L'hypothèse de la compétition apparente fait référence au processus selon lequel la taille de la population de prédateurs répond positivement à la densité des élans, qui est susceptible d'être le principal déterminant de la biomasse des proies, et prédit que la densité plus élevée des prédateurs qui en résulte augmente la prédation sur les proies secondaires.

Les changements induits par l'homme dans l'environnement peuvent favoriser de manière différentielle différentes espèces de proies, ce qui peut entraîner une augmentation des déséquilibres dans la prédation sur les espèces de proies sympatriques. La concurrence apparente entre les habitats après des modifications à long terme induites par l'homme est une tâche complexe qui a rarement été réalisée pour les grands mammifères [5]. L'exemple le plus connu d'une telle augmentation des taux de prédation est le déclin de la population de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) en Amérique du Nord [6-8]. La plupart des populations de caribous des bois sont en déclin, et leur disparition est en cours [9-11]. Les causes possibles des déclins des populations de caribous dus à la prédation sont souvent basées sur l'idée d'une concurrence apparente par laquelle les changements anthropiques dans l'environnement favorisent d'autres espèces de proies ongulées, comme l'orignal (*Alces alces*), ce qui à son tour stimule la croissance des populations de prédateurs et augmente la prédation sur le caribou [5-9, 11, 12]. Le taux de recrutement des faons dans une population de caribous des bois était négativement lié à l'abondance des coyotes (*Canis latrans*), qui était positivement corrélée à l'abondance des orignaux [5].

Le contrôle actif de l'abondance des espèces pourrait être un moyen raisonnable pour au moins arrêter le déclin des populations et donner plus de temps pour la restauration de l'habitat [8, 9, 13, 14]. L'augmentation de la récolte des principales proies des prédateurs pourrait réduire la taille des populations de prédateurs et, par conséquent, la prédation sur le caribou [9]. Les combinaisons de traitements comprenant des réductions à la fois des prédateurs et des proies surabondantes ont produit les taux de croissance de population les plus élevés [9]. Le contrôle des prédateurs est une option qui pourrait toutefois être difficile à justifier, car les grands carnivores sont des animaux emblématiques qui existent souvent en petites populations menacées et qui sont censés fournir des services écosystémiques [15, 16]. Les plans de gestion des écosystèmes visant à rétablir le renne

sauvage et le caribou de la région boréale pourraient nécessiter plusieurs actions simultanées pour donner des résultats concrets. Les forêts matures sont des habitats clés pour les rennes forestiers [12, 17-19], mais la gestion de l'habitat à elle seule peut s'avérer insuffisante car la restauration des habitats clés peut prendre trop de temps pour réduire le risque d'extinction ; ainsi, les plans de gestion reposant uniquement sur la protection et la restauration de l'habitat sont susceptibles d'échouer [9].

Dans cette étude, nous examinons la taille de la population récemment recolonisée de rennes forestiers sauvages Européens (*R. t. fennicus*) en relation avec les additions du loup gris (*Canis lupus*) et de la proie principale du loup, l'élan. L'écologie du renne des forêts sauvages est largement similaire à celle du caribou des bois [17]. Notre zone d'étude ressemble à l'écosystème loup-caribou nord-Américain situé en dehors des zones protégées où l'exploitation forestière est importante et où l'orignal est la principale proie des loups. Les rennes sauvages des forêts étaient autrefois répartis dans toute la zone boréale de conifères en Europe, mais ils ne sont plus présents que de manière fragmentaire, avec une population totale d'environ 10 000 animaux, dont environ 2 300 seulement existent dans deux populations en Finlande [18, 20]. Nous avons démontré que le rapport faon/femelle dans cette population particulière était autrefois fortement lié à la taille de la population de loups sur une période de 10 ans plus courte [21].

Nous avons examiné les relations entre le renne sauvage, le loup et l'élan à la lumière des hypothèses de proies alternatives [1, 2, 22-24] et de concurrence apparente [4, 8, 25]. Nous avons supposé que la prédation par les loups influence la survie des petits rennes en été [21, 26, 27]. Lorsque l'hypothèse des proies alternatives est plus importante, nous prévoyons des corrélations positives entre la taille de la population de rennes et le rapport faon/femelle chez les rennes et l'abondance des élans.

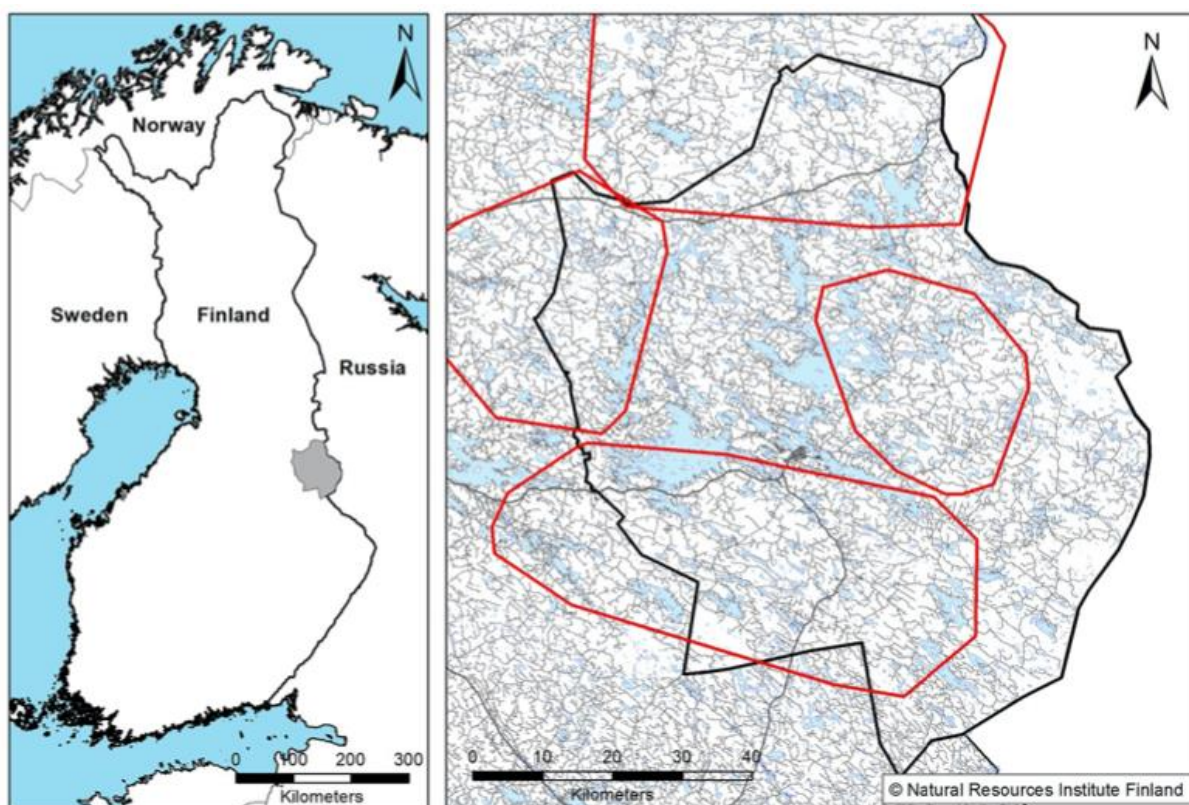
Si l'hypothèse de la concurrence apparente est le principal **moteur**, l'abondance de la population de loups devrait être liée positivement à la densité d'élans, ce qui entraînerait une diminution du rapport faon/femelle chez les rennes et, par conséquent, un déclin de la taille de la population de rennes. Dans notre zone d'étude, la taille de la population d'élans est régulée par la chasse récréative afin de limiter les dommages qu'il génère. Cela peut réduire la compétition apparente entre les rennes et les élans.

## Méthodes

### Zone d'étude

La zone d'étude est une région d'environ 6 000 km<sup>2</sup> dans le centre-Est de la Finlande (Fig. 1). La région est dominée par des forêts boréales productives hautement gérées [28, 29]. Environ 90% de la surface terrestre est couverte de forêts dans lesquelles les principales espèces d'arbres sont le pin sylvestre *Pinus sylvestris*, l'épicéa commun *Picea abies* et deux espèces de bouleaux (*Betula pubescens* et *Betula pendula*). La topographie est plate, les collines les plus élevées mesurant 270 m au-dessus du niveau de la mer. Le terrain est caractérisé par des lacs et des tourbières. Les établissements humains et les routes à grande circulation sont rares, mais les maisons isolées et les routes à faible circulation sont répandues dans la zone d'étude. Les autres grands carnivores qui sont connus pour tuer des rennes sauvages sont l'ours brun (*Ursus arctos*), le lynx d'Eurasie (*Lynx lynx*) et le carcajou (*Gulo gulo*, A. Paasivaara, données non publiées). La densité minimale de la population d'ours bruns en 2006 a été estimée à 16 ours/1000 km<sup>2</sup>. Seuls le loup et l'ours brun s'attaquent aux élans.

Les populations de rennes sauvages des forêts ont rebondi dans notre zone d'étude au début des années 1960 après une absence d'environ 40 ans [17]. Le retour des rennes a résulté de l'expansion des populations de rennes de Russie. Les loups sont revenus en tant que reproducteurs permanents au milieu des années 1990 [30]. L'élan est la principale proie du loup gris (*Canis lupus*) dans les écosystèmes de la forêt boréale Européenne [29, 31, 32]. Les densités de population d'originaux ont considérablement augmenté au cours des années 1970, en grande partie en raison du mode de gestion forestière de coupe à blanc généralisée, qui a créé davantage d'habitats favorables aux élans [33]. Dans notre zone d'étude, cependant, les densités hivernales de la population d'élans étaient relativement faibles ; en 2000-2015, les densités ont varié entre 0,17 et 0,36 élans/km<sup>2</sup> (Pusenius et al., données non publiées). La taille de la population d'élans a été limitée par la récolte visant à contrôler les dommages causés par le broutage aux forêts [34-36] et le nombre de collisions routières [37]. Les rennes sauvages sont protégés de la chasse. Quelques prélèvements légaux de loups ont été effectués. Le braconnage a vraisemblablement eu un impact important sur la population de loups dans l'Est de la Finlande [38].



**Figure 1.** Limites du territoire des loups marqués par GPS durant l'hiver 2010-2011, réseau routier et localisation de la zone d'étude

## Données

Nous avons examiné une période de 22 ans (1996-2017). La taille de la population de rennes sauvages a été évaluée par des comptages annuels ou bisannuels de la population totale par hélicoptère à la fin de l'hiver, lorsque les rennes sont rassemblés dans leurs aires d'hivernage [20]. Pour les années où les rennes n'ont pas été comptés (1997, 2002, 2004), la taille de la population a été estimée comme la moyenne de la taille de la population avant et après ces années. Le suivi de la population de loups était basé sur une combinaison de suivi de la neige d'animaux munis de colliers par des experts, d'observations volontaires et d'analyses génétiques [29, 30, 39]. Le suivi de la neige a été effectué pour évaluer la taille des meutes. Les estimations de la population de loups



concernent le début de l'hiver. L'indice d'abondance des élan est basé sur les enregistrements des chasseurs. Les clubs de chasse à l'élan opèrent sur leur propre territoire d'environ 5 000 ha. Chaque club enregistre le nombre d'observations d'élan par jour de chasse pendant la saison de chasse d'automne (du dernier samedi de septembre à la fin de décembre) et l'indice qui en résulte fournit le nombre moyen annuel d'élan vus par jour de chasse pour notre zone d'étude. Nous avons utilisé cet indice car la densité des élan n'a pas été estimée pour les années 1996-1999.

Les rapports numériques faons/femelle des rennes sauvages sont basés sur des observations de terrain effectuées par des techniciens professionnels en septembre-novembre, après la saison où la mortalité des faons est la plus élevée, soit les 80 premiers jours après la naissance du faon [21]. Lors de l'examen des relations sans décalage, nous avons relié le rapport faon/femelle chez les rennes à la taille de la population de rennes de l'hiver précédent pour la dépendance de la densité, ainsi qu'à l'estimation de la population de loups et à l'indice d'abondance des élan pour la même année. Dans les modèles où la taille de la population de rennes était une variable indépendante, nous avons utilisé la population de loups et l'abondance d'élan de l'année précédente comme variables indépendantes, la différence de temps étant de 3-4 mois pour le loup et de 3-5 mois pour l'élan.

### Analyse statistique...

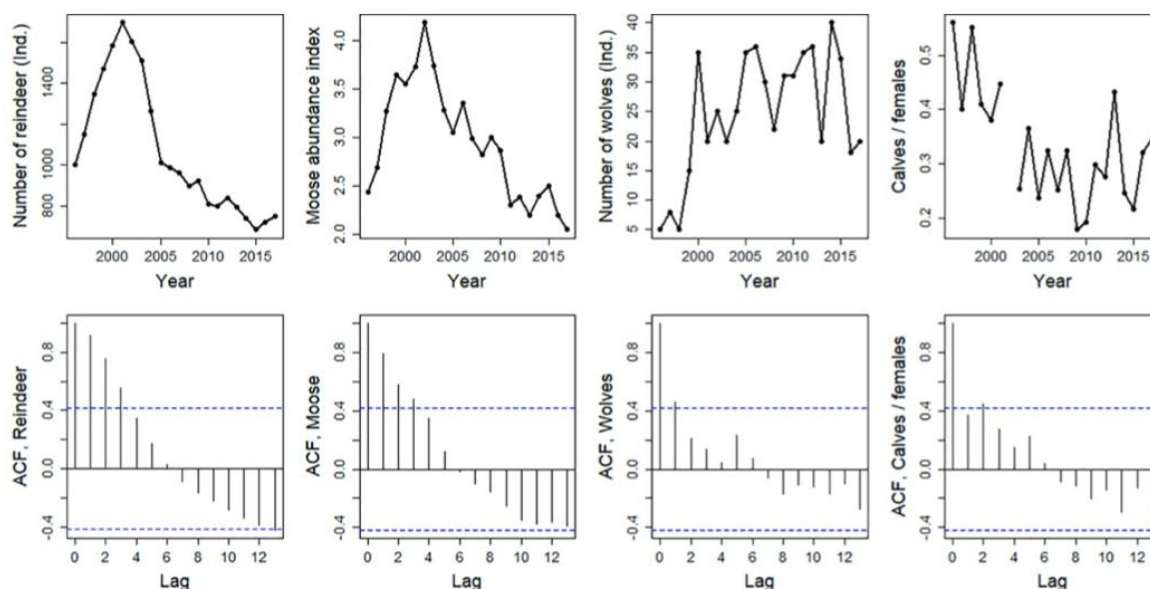
## RESULTATS

### Tendances de la population

La taille de la population de rennes forestiers sauvages a augmenté de 1996 à 2001, puis a rapidement diminué. La diminution est devenue plus modérée à partir de 2008, mais aucun signe de récupération n'a été observé (Fig. 2). Les tendances de l'indice d'abondance des élan étaient presque identiques à celles de la taille de la population de rennes, mais contrairement à cette dernière, elles ont montré une diminution jusqu'à la fin de la période d'étude (Fig. 2). Les loups sont revenus à la mi-1990, et leur nombre a augmenté rapidement de 1996 à 2001, mais a fluctué à partir de 2001 (Fig. 2). La taille de la population de rennes et l'indice d'abondance des élan étaient plus autocorrélés dans le temps que la taille de la population de loups (Fig. 2).

### Relations entre les abondances des espèces

*Renne.* La taille de la population de rennes n'était pas liée à l'abondance des loups dans les modèles (GLS ou GLM) où les loups étaient la seule variable indépendante (Tableau 1), mais dans les modèles où les populations de loups et d'élan étaient entrées comme variables indépendantes, la taille de la population de rennes était négativement liée à la taille de la population de loups et positivement liée à l'abondance des élan (Fig. 3). Dans les modèles avec un décalage d'un an, la population de rennes n'était pas liée à la seule population de loups mais était liée à la fois aux populations de loups et d'élan dans un modèle où les deux étaient entrées comme variables indépendantes (Tableau 1). Le critère d'information d'Akaike [39] n'a pas pu être utilisé pour comparer les modèles avec une ou deux variables indépendantes en raison du paramètre d'autorégression dans les modèles avec deux variables indépendantes et seuls les pseudo R-carrés ont pu être calculés pour les modèles GLS ; cependant, sur la base des valeurs  $p$ , les modèles avec deux variables indépendantes semblent mieux s'ajuster que les modèles avec la population de loups uniquement (Tableau 1).



**Figure 2.** Tailles des populations de rennes forestiers sauvages et de loups, indice d'abondance des élan et rapport faons/femelles chez les rennes avec fonctions d'autocorrélation temporelle dans l'Est de la Finlande de 1996 à 2017

*Loup.* Dans un modèle sans décalage, la taille de la population de loups était positivement liée à l'abondance des orignaux et négativement liée à la taille de la population de rennes (Tableau 1, Figure 4). Dans un modèle où la population de loups était la variable dépendante avec un décalage d'un an, ni la population d'élan ni celle de rennes n'étaient significativement liées à la population de loups (Tableau 1). La taille de la population de rennes n'était pas significativement liée au terme d'interaction bidirectionnel taille de la population de loups\* indice d'abondance des élan (valeur  $p > 0,10$ ).

**Tableau 1.** Valeurs  $t$  de Student et probabilités pour les modèles des moindres carrés généralisés (GLS) et les modèles GLMM alternatifs (entre parenthèses) pour la taille de la population de rennes sauvages forestiers, l'indice d'abondance des élan et la population de loups dans l'Est de la Finlande de 1996 à 2017. Sur la base des tests d'autocorrélation des résidus, des structures de corrélation AR ont été utilisées dans les modèles si les résidus étaient autocorrélés. Les pseudo  $R^2$  de Cox et Snell ont été calculés pour les modèles GLS

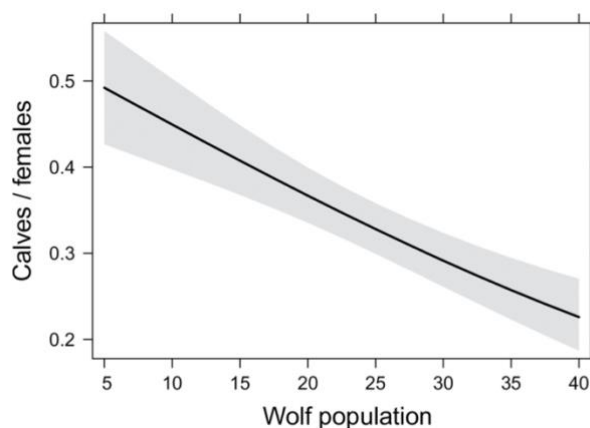
Dependent variable	Independent variable(s)	t	P	R <sup>2</sup>
Reindeer without lag (llog-normal gls)	Wolf population	-0.466	0.647	0.010
		(-0.803)	(0.431)	
Reindeer without lag	Wolf population	-3.584	0.002	0.878
		(-3.298)	(0.004)	
	Moose abundance	10.934	<0.001	
		(10.910)	(<0.001)	
Reindeer, one-year lag	Wolf population	0.013	0.989	-0.001
		(0.742)	(0.467)	
Reindeer, one-year lag	Wolf population	-3.863	0.001	0.782
		(-3.885)	(0.001)	
	Moose abundance	6.703	<0.001	
		(6.728)	(<0.001)	
Wolf without lag	Moose abundance	0.744	0.466	0.003
		(0.584)	(0.566)	
Wolf without lag	Reindeer population	-0.505	0.619	0.000
		(-0.774)	(0.448)	
Wolf, one-year lag	Moose abundance	0.023	0.982	-0.011
		(0.063)	(0.950)	
Wolf, one-year lag	Reindeer population	-0.279	0.783	-0.015
		(-0.475)	(0.640)	

*Rapports faons/femelles des rennes sauvages forestiers.* En ce qui concerne les rennes, les rapports faons/femelles annuels de 1996 à 2001 étaient plus élevés que ceux enregistrés plus tard au cours

de notre période d'étude (Fig. 2). Le taux de croissance annuel de la taille de la population de rennes sauvages (Y) était lié au rapport faons/femelles (X) selon le modèle linéaire  $Y = -0,16 + 0,473 * X$ ,  $t = 2,57$ ,  $p = 0,020$ ).

**Tableau 2.** Statistiques pour les variables indépendantes et les valeurs r-carrées ajustées dans trois modèles de régression bêta évaluant la relation entre le rapport faon/femelle, la population de loups et de rennes et l'abondance des élan dans l'Est de la Finlande de 1996 à 2017

Independent variables	Estimate	Standard error	z	P	Pseudo- R <sup>2</sup>
Wolf population	-0.034	0.006	-5.460	< 0.001	0.565
Wolf population	-0.031	0.006	-4.930	< 0.001	
Reindeer population	3.075e-4	2.156e-4	1.426	0.154	0.606
Wolf population	-0.034	0.006	-5.452	< 0.001	
Moose abundance	0.042	0.123	0.341	0.733	0.568



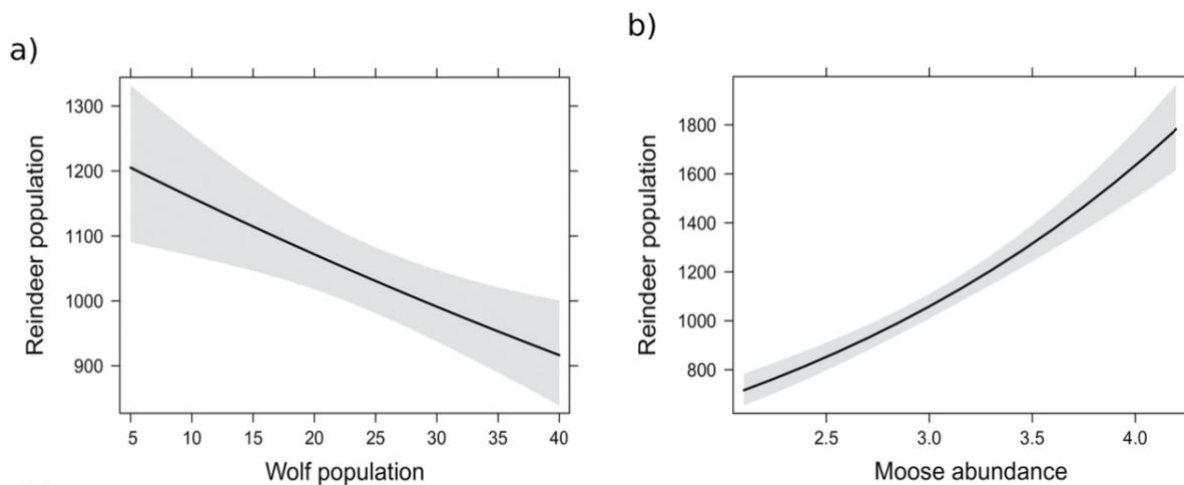
**Figure 3.** Relation entre le rapport faons/femelles des rennes sauvages forestiers et la population de loups dans l'Est de la Finlande de 1996 à 2017 dans un modèle où la population de loups était la seule variable indépendante

Les analyses de bêta-régression ont montré que le rapport faons/femelles des rennes était lié à la taille de la population de loups de manière hautement significative (Tableau 2, Figure 5). Dans un modèle où la taille de la population de rennes est entrée comme une autre variable indépendante pour une dépendance potentielle de la densité, le rapport faons/femelle est lié à la taille de la population de loups de manière hautement significative, alors qu'il n'existe aucune relation entre le rapport et la taille de la population de rennes (Tableau 2). De même, dans le modèle où l'abondance d'élan et la taille de la population de loups sont entrées comme des variables indépendantes, le rapport faons/femelle n'est lié qu'à la taille de la population de loups (Tableau 2). Le rapport faons/femelles n'était pas significativement lié au terme d'interaction bidirectionnel taille de la population de loup\*élan (GLS ;  $t = -0,697$ ,  $p = 0,495$ , GLM ;  $t = -0,856$ ,  $p = 0,404$ ).

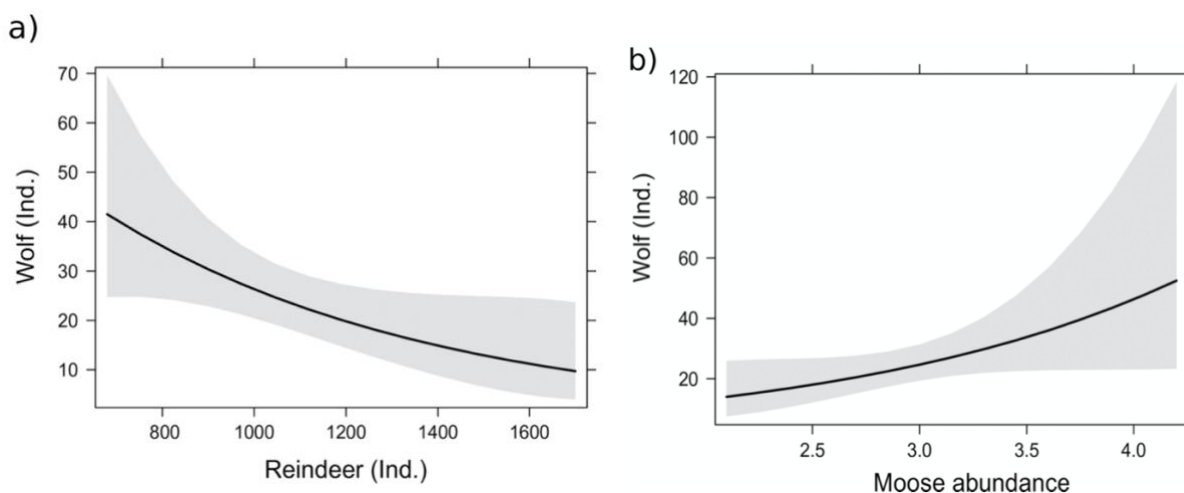
## DISCUSSION

Nos principaux résultats apportent un certain soutien à l'hypothèse alternative des proies mais moins à l'hypothèse de la concurrence apparente. Les estimations de la taille de la population de rennes des forêts sauvages et d'élan étaient généralement associées positivement et la densité d'élan était également associée positivement au rapport faons/femelles de rennes et de cerfs. Ces résultats ne soutiennent pas l'hypothèse de la concurrence apparente. La diminution simultanée de la taille de la population de rennes et de l'abondance des élan pourrait être due à un changement de régime alimentaire des loups, qui sont passés de l'élan au renne lorsque l'abondance des élan a diminué. Cependant, nos résultats doivent être interprétés avec prudence car nous n'avons examiné qu'une partie des facteurs affectant l'abondance relative de ces espèces et notre système prédateur-

proie est fortement affecté par l'homme, tant par les changements d'habitat que par la chasse à l'élan. L'absence d'interaction bilatérale entre l'abondance du loup et de l'élan sur la taille de la population de rennes et le rapport faon/femelle pourrait indiquer que l'abondance de l'élan ne joue pas un rôle significatif pour le rapport faon/femelle chez le renne.



**Figure 4.** Relations entre la population de loups (a) et l'abondance d'élan (b) et la population de rennes des forêts sauvages dans l'Est de la Finlande de 1996 à 2017 dans des modèles où un autre ongulé sympatrique a été traité comme une autre variable indépendante



**Figure 5.** Relations entre la population de cerfs sauvages en forêt (a) et l'abondance d'élan (b) et la population de loups dans l'Est de la Finlande de 1996 à 2017 dans des modèles où un autre ongulé sympatrique est traité comme une autre variable indépendante

Les **taux vitaux** peuvent être liés aux maladies, aux parasites et aux conditions météorologiques. Nous ne disposons pas de données sur les maladies et les parasites, mais entre 1996 et 2007, le rapport faons/femelles n'était pas lié à l'épaisseur de la neige des hivers précédents ni à la période de fonte des neiges au printemps [20].

Nous avons constaté que le rapport faon/femelle chez les rennes était négativement lié à la taille de la population de loups et que le retour des loups pourrait être l'une des raisons qui ont fait passer la taille de la population de rennes d'une tendance à la hausse à une tendance à la baisse. En effet, nos études précédentes ont montré qu'en été, les loups tuent le plus souvent des petits rennes [24]. Par conséquent, la forte relation négative entre le rapport faon/femelle et la taille de la population de loups est très probablement due à la prédation des faons par les loups. D'autres grands carnivores prédatent également les faons. Cependant, dans une étude de prédation non publiée



réalisée par deux ours munis d'un collier GPS et suivis dans notre zone d'étude (méthodes pour les loups [22]) dans le mois suivant la saison de mise-bas des rennes sauvages forestiers, seuls des faons d'élan ont été trouvés sur les sites de mise à mort. Aucune donnée sur la prédation par le lynx et le carcajou n'est disponible.

La taille de la population de rennes était en étroite corrélation positive avec l'abondance des élans mais, en raison de la nature **corrélative** de nos analyses, nous ne pouvons pas tirer de conclusions sur les raisons de cette relation. La stabilisation de la population de rennes au moment où la population d'élan a atteint son niveau le plus bas pourrait correspondre aux relations entre les populations de caribous des bois et les réductions expérimentales des populations d'élan dans un écosystème de montagne Canadien où la diminution des caribous s'est stabilisée après la diminution de l'abondance des élans en raison de la réduction de la concurrence apparente entre les caribous et les élans [8]. Cependant, dans notre zone d'étude, l'abondance des loups n'était pas liée à l'abondance des élans, comme le suppose l'hypothèse de la concurrence apparente. Une diminution rapide de la population d'une espèce de proie principale peut entraîner un déclin de la population d'une proie secondaire car les prédateurs peuvent d'abord consommer plus de proies secondaires, comme le suggère l'hypothèse de la proie alternative pour les populations cycliques [48-52]. Un **déclin progressif** de la proie primaire est censé être moins préjudiciable à la proie secondaire [25]. Les similitudes dans la dynamique des populations de rennes et d'élans et la stabilisation de la population de rennes alors que le déclin de la population d'élans se poursuivait lentement dans notre zone d'étude correspondent à cette hypothèse. Cependant, la compétition apparente médiée par les prédateurs entre les espèces de proies partageant un prédateur commun serait plus évidente lorsque la population de prédateurs répond à la biomasse des proies, ce qui est suggéré comme étant reflété dans les **taux de rencontre** entre le prédateur et la proie secondaire [8, 53-55]. Cette réponse se produit souvent avec un décalage de 1 à 2 ans [25]. Notre analyse n'a pas fourni de preuves significatives de la réponse de la population de prédateurs à l'abondance des élans, qui est probablement le principal déterminant de la biomasse des proies : la masse corporelle des élans est environ trois fois plus importante que celle des rennes et les densités entre 2000 et 2015 étaient plus élevées ( $0,17-0,36/\text{km}^2$ , données non publiées de Pusenius) que celles des rennes ( $0,13-0,28/\text{km}^2$ ).

La population de loups était remarquablement labile dans notre zone d'étude. Le loup est officiellement une espèce protégée en Finlande. Certains prélèvements légaux et létaux de loups ont lieu pour des raisons précises, mais dans l'ensemble, la mortalité connue est généralement faible et n'explique pas la variation des taux de croissance de la population [38]. La fluctuation de la population était, au contraire, fortement corrélée aux estimations du braconnage basées sur les destins connus et supposés des loups équipés de colliers GPS dans l'Est de la Finlande [38].

Les déclins de la population de caribous des bois sont largement liés aux perturbations anthropogéniques sur les interactions entre les caribous, les prédateurs et les autres espèces de proies [5, 55]. Mumma et al. [56] ont rapporté que les éléments linéaires anthropiques (routes et lignes sismiques) augmentaient à eux seuls la prédation du loup sur le caribou forestier, mais les auteurs n'ont trouvé aucune relation entre les éléments anthropiques, la densité d'élans et la survie du caribou forestier, bien que le risque de prédation soit augmenté par la cooccurrence caribou-élan. Dans notre zone d'étude, les perturbations sont concentrées dans un réseau dense de petites routes construites pour l'exploitation forestière. Ces routes forestières sont les voies de

déplacement préférées de la plupart des meutes de loups de l'Est de la Finlande [26]. La plupart de ces routes ont été construites avant notre période d'étude, dans les années 1970 et 1980.

La croissance de la population de caribous des bois d'Amérique du Nord a été la plus forte lorsque plusieurs options de reconstitution (réduction des prédateurs et des proies surabondantes, translocations, refuges clôturés contre les prédateurs) ont été appliquées simultanément [9]. Nous supposons que des actions multiples devraient également être incluses dans les plans visant à la reconstitution du renne forestier sauvage en Europe. Une réintroduction dans une région presque exempte de prédateurs a donné naissance à une nouvelle population dans le centre de la Finlande, mais le taux de croissance de cette population particulière a été faible [20], ce qui souligne la nécessité de protéger les habitats qui sont essentiels pour le renne boréal [12, 57]. La mortalité des rennes est plus élevée dans les paysages perturbés que dans les paysages non perturbés [12, 55]. **La restauration des habitats clés nécessiterait des changements si importants dans les stratégies de gestion forestière sur des zones si vastes que de tels plans pourraient rester irréalistes.** L'écologie du renne forestier est relativement similaire dans toute la zone des conifères, et dans les écosystèmes d'Amérique du Nord et de Finlande, ces cervidés peuvent être périodiquement dépendants des lichens arboricoles en raison de l'épaisseur de la neige qui empêche la cratérisation des lichens terrestres [17, 58], ces derniers constituant le principal fourrage hivernal des rennes forestiers sauvages dans l'Est de la Finlande [19] et, par exemple, dans les écosystèmes montagnards de l'Alberta [59]. **Les biomasses des lichens arboricoles sont beaucoup plus élevées dans les forêts anciennes que dans les forêts secondaires gérées** [60, 61]. Les biomasses des lichens terrestres sont également plus élevées dans les forêts anciennes, mais leur relation avec l'âge du peuplement n'est pas aussi claire que celle des lichens arboricoles [61, 62]. Cependant, la reconstitution durable du renne sauvage forestier nécessite probablement une gestion de l'écosystème dont l'un des éléments est la gestion de l'habitat. Dans le paysage forestier modifié par l'homme, un contrôle actif de l'abondance des espèces semble nécessaire à la reconstitution de la population de rennes. **La réduction de l'abondance des proies primaires pourrait diminuer le risque de prédation, bien que cela n'ait pas été confirmé dans notre étude.** Les plans potentiels d'élimination des prédateurs devraient tenir compte de la viabilité des populations de prédateurs. Par exemple, en Finlande, l'ours brun et le lynx ne sont pas des espèces menacées, contrairement au loup, qui est fortement menacé au niveau national [63]. Pour contrôler la prédation par l'ours et le lynx, l'attribution de permis régionaux pour la chasse de loisir, qui est la principale méthode de régulation de l'abondance de l'ours et du lynx en Finlande [21], pourrait constamment informer sur la vulnérabilité du renne sauvage forestier dans les décennies à venir. Cependant, la gestion de la population de rennes sauvages doit de préférence être prudente lorsque le mécanisme n'est pas identifié [64]. Par exemple, la compétition apparente médiée par l'habitat semble se découpler dans les aires de répartition les plus septentrionales du caribou des bois, où la densité de l'élan et du loup est faible [64], comme dans notre zone d'étude.