

Conséquences du ré-ensauvagement par la recolonisation du loup, sur les populations d'ongulés et la chasse au gibier



biology



Article

Rewilding by Wolf Recolonisation, Consequences for Ungulate Populations and Game Hunting

Mariano Rodríguez-Recio ^{1,2,*}, Camilla Wikenros ², Barbara Zimmermann ³ and Håkan Sand ²

Citation: Rodríguez-Recio, M.; Wikenros, C.; Zimmermann, B.; Sand, H. Rewilding by Wolf Recolonization, Consequences for Ungulate Populations and Game Hunting. *Biology* 2022, 11, 317. <https://doi.org/10.3390/biology11020317>

¹ Unit of Biodiversity and Conservation, Department of Biology and Geology, Physics and Inorganic Chemistry, Rey Juan Carlos University, ESCET, Tulipán s/n, Móstoles, 28933 Madrid, Spain

² Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, SE-73993 Ridderhyttan, Sweden; camilla.wikenros@slu.se (C.W.); hakan.sand@slu.se (H.S.)

³ Faculty of Applied Ecology, Agricultural Sciences and Biotechnology, Campus Evenstad, Inland Norway University of Applied Sciences, 2480 Koppang, Norway; barbara.zimmermann@inn.no

* Correspondence: mariano.recio@urjc.es

Résumé

La recolonisation en cours d'environnements transformés par l'homme en Europe par de grands carnivores comme le loup *Canis lupus* signifie que les conflits de conservation pourraient refaire surface, entre autres à cause de la prédation sur les espèces de gibier ongulé. Nous avons estimé l'effet des loups sur les espèces d'ongulés en utilisant des données sur la sélection des proies des loups, les taux de capture (kill-rate) et la taille des territoires pour construire un cas hypothétique d'expansion future. Nous avons extrapolé les résultats sur la prédation à partir de la distribution actuelle des loups dans le centre de la Suède et l'Est de la Pologne jusqu'à la recolonisation éventuelle du sud de la Suède par les loups. Nous avons ensuite calculé la proportion de cinq espèces d'ongulés tués annuellement par les loups, ainsi que le rapport entre la prédation annuelle prévue par les loups en cas de colonisation future et le nombre d'ongulés actuellement récoltés par les chasseurs. Les résultats ont montré que la recolonisation par le loup dans le sud de la Suède aurait un impact mineur sur les densités de population estimées du cerf rouge *Cervus elaphus*, du daim *Dama dama* et du sanglier *Sus scrofa*, mais qu'elle entraînerait probablement une réduction significative des captures humaines d'élan *Alces alces* et de chevreuil *Capreolus capreolus*. Le système actuel de cinq espèces d'ongulés dans le sud de la Suède suggère un potentiel de densité de loups deux à quatre fois plus élevé que le système de deux espèces d'ongulés dans la partie nord de leur distribution actuelle. La gestion et la conservation des grands carnivores en voie de recolonisation nécessitent une meilleure compréhension de l'impact observé sur les populations de gibier dans des conditions écologiques similaires afin d'atténuer les conflits de conservation et de parvenir à un paradigme de coexistence. L'intégration de ces prévisions dans la gestion est un élément essentiel de la tendance actuelle au ré-ensauvagement qui se manifeste dans de nombreuses régions d'Europe ou d'Amérique du Nord.

1. INTRODUCTION

Le ré-ensauvagement favorise le rétablissement des processus naturels, des espèces et du fonctionnement écologique dans des environnements transformés par l'homme, tout en réduisant l'impact des activités humaines [1]. Cependant, le ré-ensauvagement peut être controversé lorsqu'il concerne des espèces conflictuelles, comme les grands carnivores [2]. Malgré une longue persécution, certaines espèces de grands carnivores sont en train de recoloniser des zones de leur aire de répartition historique où elles avaient disparu [3-5]. Cette recolonisation a été facilitée par des stratégies de conservation, un statut strict de protection des espèces [3], et l'exode rural

progressif des populations vers les villes pour des raisons socio-économiques [6] qui permettent finalement le ré-ensauvagement [7-10]. Le rétablissement des grands prédateurs emblématiques est une étape importante pour des initiatives telles que Rewilding Europe (<https://rewildingeurope.com>, consulté le 12 février 2022), qui promeut le rétablissement des processus écologiques naturels et de la nature sauvage en tant qu'opportunité pour le commerce et l'emploi durables [9,11]. Cependant, le retour des prédateurs implique également la résurgence d'anciens conflits et de nouveaux défis inhérents aux caractéristiques actuelles de l'environnement recolonisé [12,13].

Les exigences des grands carnivores en matière d'espace et d'habitat, ainsi que leur comportement de prédateurs supérieurs, rendent ces espèces particulièrement vulnérables à la morbidité induite par l'homme [3,4,12]. Les humains perçoivent souvent les grands prédateurs comme une menace pour eux-mêmes et leurs intérêts [4,14]. Cette perception et les conflits de conservation qui en découlent proviennent de la peur des attaques sur les humains [15,16], des déprédations sur les animaux domestiques (par exemple, le bétail et les chiens) [7,17] et de la compétition pour les ressources partagées telles que les espèces de gibier [18]. Ces dernières, en particulier les ongulés sauvages, sont des espèces de gibier d'importance économique et récréative pour l'homme. Les ongulés sauvages sont également la proie principale de grands carnivores tels que le loup (*Canis lupus*), un prédateur emblématique fortement associé aux conflits sociaux et de conservation [19-21]. Le loup est un généraliste qui occupe divers types d'habitats, s'attaque à un large éventail d'espèces et possède une grande capacité de croissance démographique [22,23]. En tant que prédateur supérieur, le loup peut avoir un impact significatif sur la dynamique des proies avec des **effets en cascade** sur les écosystèmes, étant donné l'expansion libre et la croissance de la population [24]. Par conséquent, le loup joue un rôle important dans le processus de ré-ensauvagement qui a lieu dans de nombreuses régions où il avait disparu mais où il revient maintenant. En Europe, le loup est en train de recoloniser des régions historiques de son aire de répartition [3,25], par exemple en Scandinavie [26], en Finlande [18,27], en Pologne [28], en Allemagne [13,29], au Danemark [30] et en Espagne [7,31,32]. Ce retour peut entraîner une compétition avec les chasseurs pour les espèces d'ongulés et déclencher des conflits de conservation [18,33,34]. Des recherches capables d'identifier les effets potentiels du retour des loups sur la communauté des ongulés et les conséquences pour la gestion durable du gibier sont nécessaires pour aider les décisions de conservation et de gestion.

La recherche sur la dynamique des loups-ongulés s'est généralement concentrée sur l'impact de la prédation sur une espèce proie **unique** comme le caribou (*Rangifer tarandus*) [35], l'élan (*Alces alces*) [34,36], le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) [37] et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) [38]. Cependant, la sélection des proies et ses **mécanismes** dans les **systèmes multi-proies** ont été moins étudiés (mais voir [39-42]). En général, l'abondance et la taille des différentes espèces de proies et leur vulnérabilité à la prédation sont les principaux facteurs de sélection des proies par les loups [43]. Ces informations peuvent aider à informer et à prévoir l'impact des loups sur les différentes espèces de proies après la recolonisation. Ici, nous avons utilisé des données sur la sélection des proies par le loup, les kill-rate et la taille des territoires identifiés dans l'aire de distribution actuelle du loup en Scandinavie centrale [36,44] et dans l'Est de la Pologne [38,45,46] **pour analyser l'impact potentiel de ce prédateur sur les populations de cinq espèces d'ongulés et les conséquences émergentes sur la récolte de gibier dans le sud de la Suède**. De récentes simulations informatiques basées sur les patrons de recolonisation observés ont prédit une très lente expansion des loups dans le sud de la Suède avant 2030 [47]. Au cours de l'hiver 2020/2021, deux couples de loups se sont établis dans

cette région [48], ce qui indique une colonisation naissante de cette zone, qui entraînera très probablement une concurrence accrue avec la chasse au gibier. Notre procédure et nos résultats représentent un scénario hypothétique de l'expansion future des loups dans cette région [47] comme une étude de cas d'autres processus similaires en Europe [49]. Sur la base des densités d'ongulés et de loups et de la taille des territoires des loups, nous avons extrapolé les résultats disponibles sur la prédation dans une communauté de deux espèces d'ongulés à des zones comprenant jusqu'à cinq espèces d'ongulés. Nous avons ensuite effectué un exercice de prédiction pour identifier l'impact potentiel sur ces cinq espèces d'ongulés après l'établissement de territoires de loups, en nous basant sur la proportion de chaque espèce d'ongulés tuée annuellement par les loups, la densité de loups et le rapport entre la prédation annuelle prévue par les loups et le nombre d'ongulés récoltés par les chasseurs [47,50]. La communauté d'ongulés du sud de la Suède présente des similitudes avec d'autres zones de recolonisation par le loup en Europe, comme la Pologne, l'Allemagne ou la France. Par conséquent, notre recherche peut fournir des informations et des idées précieuses sur l'impact attendu du retour des loups sur les espèces de gibier et l'ampleur de la compétition pour les ressources avec les chasseurs. Comprendre et prévoir l'impact du retour de prédateurs comme le loup sur les espèces de gibier permettra de mieux préparer la gestion et la conservation des initiatives de ré-ensauvagement.

2. METHODES

2.1. Zone d'étude

Nous nous sommes concentrés sur la Suède centrale et méridionale (Figure 1), ci-après dénommée aire de reproduction du loup (WBR, [26]). Cette zone de la péninsule Scandinave en Suède (et en Norvège) est celle où le loup est autorisé à établir des territoires et exclut la moitié nord du pays où se pratique l'élevage de rennes et où les politiques de gestion empêchent la recolonisation par le loup [26,47,51]. Par conséquent, la partie nord du WBR (NWBR) a été la principale aire de distribution de la population de loups en Suède. D'autre part, la partie sud du WBR (SWBR) comprend une densité relativement plus élevée de population humaine, d'agriculture (y compris le bétail domestique) et d'infrastructures de circulation que le NWBR [26].

2.2. Le loup en Suède

La population de loups en Suède et en Norvège se composait d'~480 individus durant l'hiver 2020/2021 [48], principalement répartis en Suède (~80%) et dans les zones limitrophes du centre-Est de la Norvège (~20%). En Suède, le loup est classé comme vulnérable [52] et protégé par la Directive Habitat 92/43/ECC de l'UE. Considéré comme **fonctionnellement** éteint à la fin des années 1960, l'immigration initiale de loups en provenance de Finlande et de Russie a facilité la recolonisation de la péninsule au début des années 1980 [50]. Cependant, la recolonisation et la croissance de la population ont été limitées et restreintes par divers facteurs, notamment la gestion (permis et récolte de protection), l'abattage illégal (braconnage) et la dépression de consanguinité [33,50,53]. Dans le cadre du régime de gestion en vigueur en Suède jusqu'en 2019, la population de loups a été autorisée à s'étendre dans les zones restantes du NWBR ou dans l'ensemble du SWBR (Figure 1). Bien que des études antérieures aient identifié le SWBR comme un habitat approprié pour la recolonisation des loups [26,51,54], ce processus a été lent et, jusqu'en 2019, limité à quelques territoires éphémères sans reproduction [47].

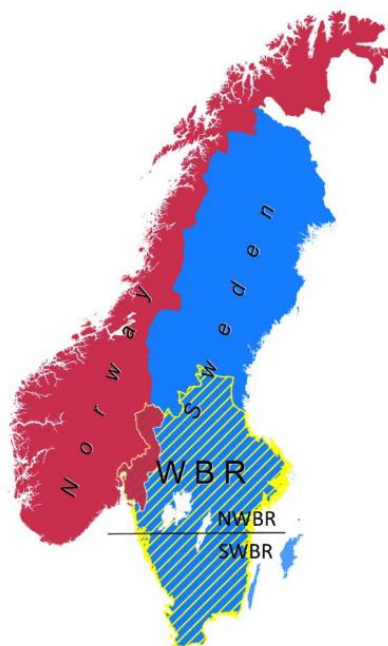


Figure 1. La zone d'étude dans la péninsule Scandinave est mise en évidence par des lignes jaunes représentant l'aire de reproduction du loup (WBR) en Suède (fond bleu). Les lignes bleues indiquent l'aire de reproduction du loup en Norvège (fond rouge) qui n'est pas prise en compte dans cette recherche. La ligne noire horizontale indique la division entre le nord et le sud de la WBR (NWBR et SWBR, respectivement)

2.3. Populations d'ongulés dans la WBR

La population d'élan a une distribution et une densité assez homogènes dans toute la Suède, avec une population totale estimée à 265 000 individus [55]. Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est présent à des densités faibles ou nulles dans la partie nord de la Suède mais présente une forte augmentation de sa densité dans le WBR vers le sud avec une population totale estimée à 650 000 individus [56]. Le sanglier (*Sus scrofa*), le cerf rouge et le daim (*Dama dama*) vivent tous dans les parties méridionales et orientales du WBR, avec des populations en constante augmentation tant en termes d'aire de répartition que de densité. Le sanglier est en train de recoloniser les parties sud et Est du pays après une réintroduction accidentelle dans les années 1970 [57]. La population totale en Suède est estimée à 150 000 individus (dernières estimations de 2010) [57,58]. Après une quasi extinction dans les années 1960, le cerf élaphe s'est également rétabli notamment à partir d'une petite population résiduelle dans les parties les plus méridionales de la Suède et a ensuite été renforcé par l'introduction d'individus non Suédois [59]. En 2016, la population était estimée à 26 000 individus [60]. Le daim a été introduit en Suède au 16^{ème} siècle mais a montré une croissance lente de sa population, qui était estimée en 2016 à 126 000 individus [60,61].

2.4. Densité et distribution des ongulés

Nous avons préparé des données sur la densité et la distribution de la population d'ongulés selon deux hypothèses principales. Comme la taille des prélèvements est étroitement liée à la densité de population des orignaux et des chevreuils en Scandinavie [62,63], nous avons utilisé les données sur les prélèvements de chasse de 2016 (individus prélevés/km²) pour estimer les densités des cinq espèces d'ongulés dans chaque municipalité de la WBR ($n = 102$, superficie moyenne = 649 km², fourchette = 87-1606 km²). Puisque notre objectif était d'estimer la densité des proies entre les municipalités pour des comparaisons relatives, notre hypothèse initiale (voir le Tableau S1 pour une liste complète des hypothèses adoptées) envisageait une relation entre la taille de la récolte et la taille de la population totale de chaque espèce d'ongulés. Cependant, comme le potentiel de

reproduction et de croissance de la population diffère entre les espèces d'ongulés, nous avons utilisé un taux de reproduction spécifique à l'espèce pour calculer la densité réelle de la population à partir des données de prélèvement pour chaque municipalité. Pour les municipalités où les loups étaient absents en 2015/2016, nous avons supposé que le prélèvement seul équivalait approximativement au taux de reproduction annuel des populations d'ongulés. Cette hypothèse signifie que d'autres types de mortalité que la récolte ont été pris en compte et inclus dans les taux de reproduction utilisés ci-dessous. Ainsi, nous reconnaissons que ces taux sont des **approximations**, plutôt que des estimations, sur des sites spécifiques dans toute l'aire de répartition des proies. Les taux de reproduction utilisés pour calculer la taille totale de la population de chaque espèce d'ongulés selon l'hypothèse ci-dessus étaient de 0,27 (c'est-à-dire une croissance annuelle de la population de 27%) pour l'original [64], de 0,16 pour le chevreuil [65], de 0,31 pour le cerf [66], de 0,31 pour le daim (supposé égal au cerf) et de 0,40 pour le sanglier [67]. Ainsi, nous avons estimé pour chaque commune la densité approximative de chaque espèce d'ongulés et leurs proportions dans la communauté d'ongulés (Supplementary Materials).

Nous avons ensuite appliqué une deuxième hypothèse qui considérait que la somme de la récolte annuelle enregistrée et de la prédation estimée du loup (dans les municipalités où le loup était présent pendant la saison de suivi 2015/2016) correspondait approximativement au taux de reproduction annuel de la population de proies. Cette hypothèse signifiait que la récolte, ainsi que la prédation par le loup et d'autres sources de mortalité (les collisions avec des véhicules et les causes naturelles représentent 7% de la mortalité totale des orignaux dans les territoires des loups [68]), **équilibraient** à peu près les populations de proies à un certain niveau. Cette hypothèse était basée sur les données de récolte de l'élan et du chevreuil, qui ont montré une tendance temporellement limitée mais **spatialement variable** de la taille totale de la récolte annuelle au cours des années précédant 2016 parmi les unités de gestion (<https://algdata-apps.lansstyrelsen.se/algdata-apps-stat>, consulté le 12 février 2022). Les trois autres espèces de proies ont montré une tendance à la hausse de la récolte, ce qui suggère une production annuelle dans la population plus importante que la récolte totale [60]. Cependant, nous avons également appliqué notre deuxième hypothèse à ces espèces, reconnaissant ainsi une légère sous-estimation de la taille réelle de la population et de sa croissance. Nous avons confirmé la présence de territoires de loups dans chaque municipalité à partir des informations données pour la saison de suivi 2015/2016 [69].

2.5. Sélection des proies

Nous avons appliqué les ratios de sélection des loups pour les différentes espèces d'ongulés rapportés dans des études précédentes menées en Scandinavie [70] et en Pologne [40,46]. A partir de ceux-ci, nous avons identifié les ratios de sélection parmi les cinq espèces d'ongulés dans le SWBR. Le rapport de sélection des préférences était de 1,5 pour le cerf rouge, suivi de l'élan et du chevreuil avec 1,0 (en additionnant une sélection proportionnelle à l'occurrence de chaque espèce ; [70]), et 0,5 pour le sanglier, c'est-à-dire moins sélectionné que l'occurrence attendue. En l'absence d'informations sur le ratio de sélection pour le daim, nous avons supposé que la même valeur était appliquée au cerf rouge en raison de leur organisation sociale et de leur taille similaire.

2.6. Kill rate

Nous avons d'abord utilisé le kill rate d'élan par les loups en Scandinavie [36,44] pour calculer les kill rate des quatre autres espèces de proies (Voir les informations supplémentaires pour une description détaillée des calculs). Ces études ont identifié qu'une meute de loups (≥ 2 individus)

tuait en moyenne 120 orignaux par an, ce qui fournissait une biomasse comestible par loup et par jour de 8,0 kg [71]. La taille moyenne d'une meute (incluant ≥ 2 loups) en Scandinavie est de 4,26 [63], ce qui donne une biomasse disponible annuelle totale moyenne de 12 440 kg pour une meute de loups qui ne se nourrit que d'élan. Nous avons appliqué une taille moyenne de proie spécifique à l'espèce pour les autres espèces proies et calculé les kills rate en fonction de leur équivalence en élan. La biomasse comestible moyenne (fixée à 65% du poids corporel total pour toutes les classes d'âge et de sexe) utilisée par individu tué par le loup pour l'élan, le chevreuil, le cerf rouge, le daim et le sanglier, était respectivement de 114, 15, 65, 43 et 17 kg (H. Sand données non publiées, [36,44]). Cependant, les loups en Scandinavie ne consomment généralement qu'environ 70% (soit 5,6 kg par individu/jour) avant d'abandonner les carcasses d'élan tués, et la biomasse restante est consommée principalement par d'autres espèces [68]. Pour le cas des quatre autres espèces d'ongulés, nous avons supposé une consommation de 100% de la biomasse disponible.

Jędrzejewski et al. [38] ont estimé un kill rate annuel de 114 cerfs rouges, 54 sangliers et 8 chevreuils par meute en Pologne, ce qui donne une biomasse comestible quotidienne de 5,3 kg par loup et une estimation annuelle totale de 8465 kg pour une meute moyenne de 4,4 loups. De même, nous avons basé nos calculs du nombre total de prédatons annuelles pour les quatre espèces d'ongulés plus petites que l'original sur une estimation annuelle totale de la biomasse comestible pour une meute de loups moyenne de 4,26 individus à 8197 kg (égale à 5,3 kg par individu/jour). En supposant qu'une meute ne dépende entièrement que d'une seule des cinq espèces de proies, on obtient un total annuel par espèce de 120 orignaux, 518 chevreuils, 143 cerfs, 215 daims ou 451 sangliers. Nous avons ensuite ajusté nos calculs de façon à ce que toute combinaison des quatre plus petites espèces de proies corresponde à la biomasse comestible totale annuelle estimée disponible par meute (8197 kg). En revanche, pour la contribution de l'élan à la consommation totale, nous avons utilisé l'estimation annuelle de 12 440 kg [36,44].

Nous avons supposé une **réponse fonctionnelle** de type 1 plafonnée, dans laquelle le nombre total de victimes annuelles d'une espèce proie est linéairement lié à son abondance relative dans la communauté d'ongulés et au niveau de saturation (plafond) déterminé par le nombre total maximal de victimes annuelles de chaque espèce proie. Ainsi, pour chaque municipalité, le nombre et la composition des espèces-proies tuées par une meute de loups par an étaient le résultat (1) de la proportion relative de l'espèce-proie particulière dans la communauté d'ongulés, (2) du ratio de sélection spécifique à l'espèce-proie et (3) du taux de mortalité estimé spécifique à l'espèce-proie. Ce résultat nous a permis de calculer le nombre total prédit d'individus de chaque espèce d'ongulés tués par les loups dans toutes les municipalités par kilomètre carré. Ensuite, nous avons ajouté à l'estimation initiale du nombre d'ongulés de chaque espèce (c'est-à-dire calculé à partir de la récolte) le nombre d'individus que les loups prendraient dans chacune de ces municipalités s'ils étaient présents. De cette façon, nous avons converti le scénario actuel en un scénario hypothétique (c'est-à-dire que le prélèvement annuel équivaut approximativement à la reproduction des ongulés) se produisant également avec la présence des loups dans toutes les municipalités de la zone d'étude. Ce scénario hypothétique a permis de prévoir la réduction nécessaire du prélèvement pour chaque espèce proie et chaque municipalité afin d'équilibrer la mortalité estimée due à la prédation par le loup tout en faisant l'hypothèse simplificatrice que la prédation par le loup était entièrement additive au prélèvement.

2.7. Estimation de la densité potentielle de loups

Nous avons estimé la densité potentielle de loups par municipalité, en supposant la même taille de meute que celle appliquée dans les calculs précédents. La disponibilité des proies est considérée comme un facteur important de la densité des prédateurs [24] et la densité des loups dépend de la biomasse disponible des ongulés [22,37]. De plus, des recherches précédentes en Scandinavie ont montré que la taille du territoire des loups était négativement liée à la densité de chevreuils et positivement à la latitude [63]. Nous avons donc utilisé le modèle de Mattisson et al. [63] pour estimer la taille potentielle du territoire des loups dans chaque municipalité, en appliquant la densité combinée des trois espèces de cerfs autres que l'élan et en supposant que ces ongulés contribueraient tous à déterminer la taille du territoire des loups [45]. Nous avons également fixé une limite inférieure pour la taille des territoires à 259 km², ce qui correspond à la plus petite taille de territoire identifiée jusqu'à présent en Scandinavie [47,63]. Nous avons ensuite calculé le nombre maximum de territoires de loups qui pourraient tenir dans une municipalité en divisant la superficie de la municipalité par la superficie estimée des territoires de loups.

2.8. Combinaison de la densité des proies, de la densité des prédateurs et des kills rate

Enfin, nous avons combiné les kills rate par espèce d'ongulés et le nombre de territoires de loups par commune pour estimer le **taux de prédation** (*Pr1*) pour chaque espèce d'ongulés. **Ce taux correspond à la proportion estimée de chaque population d'ongulés tuée par les loups par municipalité.** Nous avons également estimé la compétition potentielle pour les ongulés entre les loups et les chasseurs en calculant pour chaque espèce d'ongulé le ratio entre la prédation estimée par les loups et le prélèvement réel (*Pr2*). Ce rapport était égal au nombre d'individus récoltés de chaque espèce d'ongulés divisé par le nombre estimé d'individus tués par le loup. Un *Pr2* >1 indique que les loups sont susceptibles de tuer plus d'espèces de proies que ce que la population de proies peut supporter. Par conséquent, nous nous attendons à une réduction de la densité des proies même après un arrêt total de la chasse.

3. RESULTATS

La densité de l'élan était répartie de manière homogène dans tout le WBR (moyenne \pm 95%CI = 0,78 \pm 0,04 ; plage de 0,1-1,5 individus/km² dans les municipalités), et le chevreuil a montré une tendance à l'augmentation de la densité de population du nord au sud, avec des densités plus élevées dans le SWBR (moyenne \pm 95%CI = 5,67 \pm 0,51 ; plage = 0-14 individus/km²) que dans le NWBR (moyenne \pm 95%CI = 2,95 \pm 0,39 ; plage = 0-10 individus/km², Figure 2). Le cerf rouge et le daim étaient principalement distribués dans les parties sud-Est du WBR, avec une variation entre les municipalités allant de 0 à 5 et de 0 à 10 individus/km², respectivement. Une distribution géographique similaire a également été observée pour le sanglier (0-5 individus/km²), les densités les plus élevées étant situées dans les zones les plus au sud-Est du WBR. Dans l'ensemble, la biomasse totale de la population des espèces d'ongulés était 1,3 fois plus élevée dans le SWBR (moyenne \pm 95%CI = 489 \pm 13 kg/km² ; 102 municipalités) que dans le NWBR (374 \pm 10 kg/km² ; 149 municipalités), bien qu'il y ait une variation relativement importante entre les municipalités de chaque région (NWBR = 38-1419 kg/km², SWBR = 26-1669 kg/km²). Cependant, la biomasse des espèces de cerfs (chevreuil, cerf rouge, daim) dans le SWBR était 1,17 fois plus élevée que dans le NWBR.

Comme l'indique la variation géographique de la densité des proies (cerfs), les calculs sur le nombre potentiel de loups résidents (paires et meutes) prédits à partir de la densité des cerfs, de la latitude

et de la taille du territoire des loups ont montré un gradient vers le sud d'un nombre croissant de loups pour 1000 km² (Figure 3). Les densités de cerfs relativement plus élevées dans la partie sud du NWBR et dans tout le SWBR ont entraîné des densités de loups pouvant atteindre 15-17 loups résidents/1000 km², contre 3-5/1000 km² dans la partie nord du NWBR. Inversement, les territoires des loups dans la partie nord du NWBR atteignaient en moyenne 1 000 km², alors que la taille prévue des territoires dans le SWBR variait entre 260 et 480 km² (Figure 3).

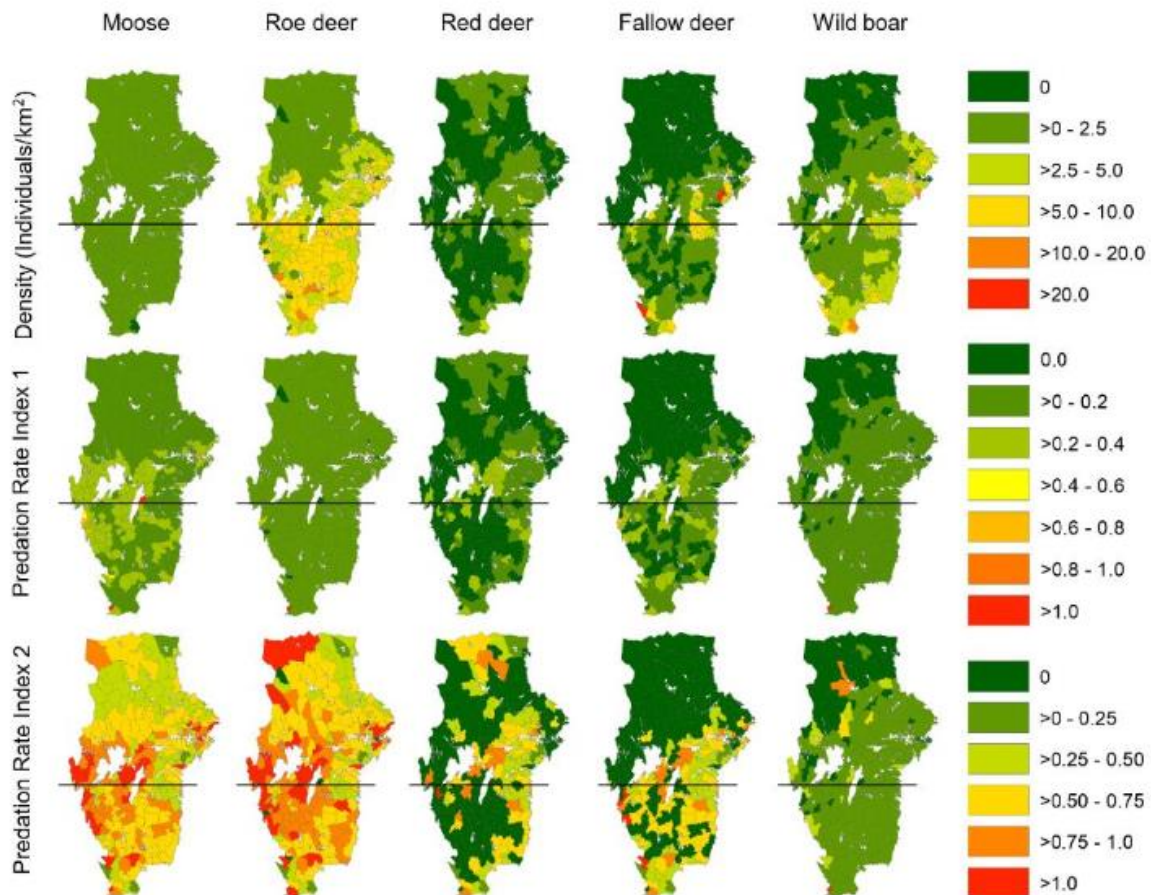


Figure 2. Cartes sur la densité de chaque espèce d'ongulés par commune quantifiée à partir des sacs de chasse en 2016/2017 (ligne supérieure). Les cartes de la rangée du milieu représentent l'indice de taux de prédation 1 (*Pr1*) par commune. Cet indice a été calculé comme le nombre estimé d'individus d'ongulés par espèce tués par les loups divisé par le nombre estimé de cette espèce d'ongulés dans la commune. Les cartes ci-dessous montrent l'indice de taux de prédation 2 (*Pr2*). Cet indice est le rapport entre le nombre d'individus par espèce d'ongulés tués par les loups divisé par le nombre d'individus de chaque espèce d'ongulés prélevés par les chasseurs. Des lignes noires horizontales séparent le nord (NWBR) et le sud (SWBR) de l'aire de reproduction du loup (WBR)

Le **taux de prédation** prédit (*Pr1*), estimé comme la proportion moyenne (entre les municipalités) de chaque espèce d'ongulés tuée annuellement par les loups dans le NWBR, était le plus élevé pour l'élan, suivi du chevreuil, du sanglier, du cerf et du daim. Le *Pr1* était similaire dans le SWBR, à l'exception d'un ordre inversé pour le cerf rouge et le daim (Tableau 1).

Le rapport prédation/récolte (*Pr2*) indique que la recolonisation par le loup du NWBR et du SWBR entraînera une prédation annuelle par le loup considérablement plus faible (<0,30) que le nombre de cerfs rouges, de daims et de sangliers tués par les chasseurs (Tableau 1). Inversement, pour l'élan et le chevreuil, le rapport prédation/récolte estimé indique un potentiel de compétition avec la récolte humaine nettement plus élevée (Tableau 1). Pour toutes les espèces de proies, à l'exception du cerf rouge, le *Pr2* était légèrement plus élevé dans le SWBR que dans le NWBR. Les deux

estimations de l'impact de la prédation ont montré une grande variation spatiale entre les municipalités (Figure 3).

Tableau 1. Moyenne \pm 95% d'intervalles de confiance du rapport de prédation (*Pr1*) et du rapport prédation/récolte (*Pr2*) pour chaque espèce d'ongulé au nord (NWBR) et au sud (SWBR) de l'aire de répartition totale en Suède

	<i>Pr1</i>			<i>Pr2</i>		
	NWBR	SWBR	Total	NWBR	SWBR	Total
Moose	0.17 \pm 0.04	0.20 \pm 0.05	0.18 \pm 0.03	0.65 \pm 0.14	0.74 \pm 0.18	0.69 \pm 0.11
Roe deer	0.13 \pm 0.01	0.19 \pm 0.01	0.15 \pm 0.01	0.92 \pm 0.04	1.17 \pm 0.04	1.02 \pm 0.03
Red deer	0.05 \pm 0.01	0.04 \pm 0.05	0.05 \pm 0.02	0.16 \pm 0.12	0.13 \pm 0.29	0.15 \pm 0.14
Fallow deer	0.04 \pm 0.01	0.09 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01	0.13 \pm 0.03	0.28 \pm 0.06	0.19 \pm 0.03
Wild boar	0.10 \pm 0.01	0.17 \pm 0.05	0.13 \pm 0.02	0.31 \pm 0.05	0.43 \pm 0.11	0.36 \pm 0.05

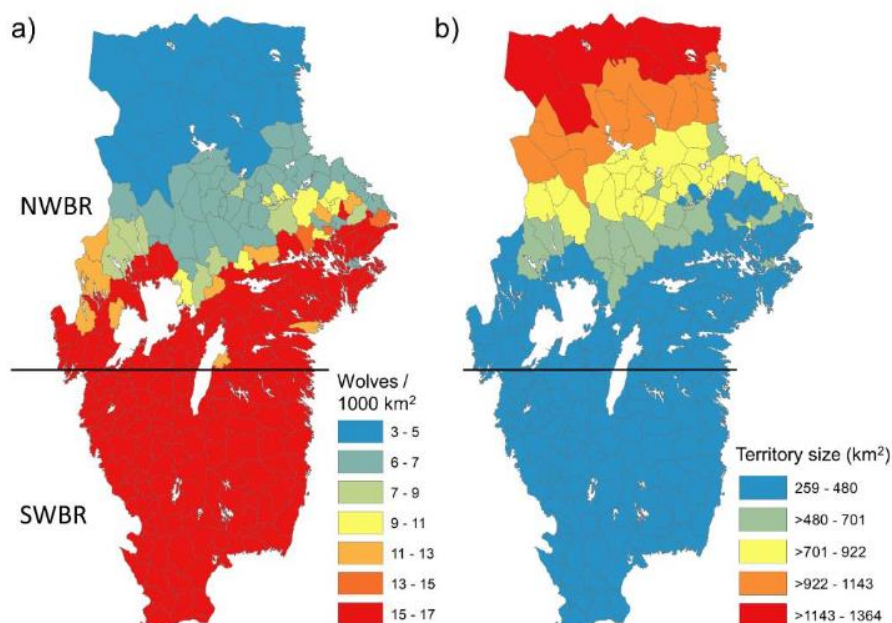


Figure 3. Prédiction sur le nombre de loups et la taille des territoires obtenues dans l'aire de reproduction des loups en Suède (WBR), divisée en nord (NWBR) et sud (SWBR). (a) Estimation du nombre de loups pour 1000 km² obtenue à partir du nombre de territoires de loups que l'abondance des proies (chevreuil, cerf, daim) peut soutenir par municipalité et en considérant qu'un territoire de loups contient en moyenne 4,26 loups en Scandinavie [63]. (b) Estimation de la taille des territoires de loups (km²) par commune en fonction de la densité de cerfs et de la latitude, selon le modèle de Mattisson et al.

4. DISCUSSION

Nous avons utilisé les modèles observés de prédation et de recolonisation par le loup pour quantifier et prédire l'impact potentiel sur les espèces d'ongulés et la chasse au gibier causé par la recolonisation attendue du loup dans certaines zones en Suède. Nos résultats montrent que le potentiel biologique pour les plus fortes densités de loups se situe en dehors de l'aire de répartition actuelle des loups en Suède. De plus, la disponibilité actuelle des proies dans les parties méridionales de la NWBR et dans la plupart de la SWBR permettra des densités de loups plus élevées, voire beaucoup plus élevées, que celles que l'on trouve dans l'aire de répartition actuelle. Nos résultats révèlent également qu'une expansion de la population de loups dans le SWBR aurait un impact mineur sur les densités de population estimées et la taille du prélèvement durable pour trois des cinq espèces d'ongulés (cerf rouge, daim, sanglier). Toutefois, pour l'orignal et le chevreuil,

l'établissement de territoires de loups est susceptible d'entraîner une réduction générale du potentiel de prélèvement durable et local pour les chasseurs.

Nos résultats sont soutenus par une étude récente sur l'impact des loups sur la récolte d'élan dans le NWBR, qui a montré que la recolonisation par les loups pourrait diminuer la récolte de >50% par rapport aux zones sans loups [34]. Nos prédictions indiquent que l'effet le plus fort de la prédation du loup sur l'élan pourrait se produire dans les parties sud-ouest du WBR, où la communauté de proies est composée d'élans, de chevreuils et de sangliers mais pas de cerfs et de daims. **Bien que des densités relativement élevées de chevreuils et de sangliers puissent diluer la prédation des loups sur les trois autres espèces d'ongulés disponibles, elles peuvent aussi potentiellement faciliter des densités de loups plus élevées en réduisant la taille des territoires des loups** [22,45,63]. Ce scénario peut être considéré comme une compétition apparente où des densités élevées de **proies alternatives** (chevreuil et sanglier) peuvent entraîner un taux de prédation plus élevé sur l'élan, une proie moins abondante mais tout aussi importante pour les loups (en kg de biomasse) [72]. A l'inverse, les zones à plus forte densité de cerfs rouges et de daims dans le sud-Est sont susceptibles d'entraîner un impact de prédation plus faible sur les élans et les chevreuils. Cela s'explique par le fait que les premiers sont plus fortement sélectionnés par les loups [40,46] et contribuent à une communauté de proies plus diversifiée dans cette région.

Le SWBR a été précédemment identifié comme étant très approprié pour les loups sur la base de facteurs biotiques et anthropiques [26,51]. Cependant, cette région présente également un risque de mortalité plus élevé en raison du trafic, du braconnage et des prélèvements légaux [26]. Avec le modèle observé d'expansion du loup, qui a été largement façonné par une gestion active à travers un régime de récolte sélective au cours des dernières décennies en Suède, il est peu probable que tout le SWBR soit colonisé au cours des 10-15 prochaines années [47]. Cependant, si l'expansion du loup est facilitée dans le SWBR, un modèle d'établissement groupé avec de multiples points chauds d'un à plusieurs territoires de loups adjacents serait le modèle le plus susceptible de se produire prochainement, dans le prolongement de l'établissement récent de deux paires territoriales dans le SWBR identifié au cours de la saison de surveillance 2020/2021 [48]. Cette tendance souligne l'importance opportune de cette recherche en tant que guide pour les modèles généraux de prédation après la recolonisation par les loups. En plus de l'effet sur les espèces de gibier, la déprédation sur les moutons domestiques est anticipée car les moutons sont plus abondants dans cette partie de la Suède [26,51]. Par conséquent, les conflits d'intérêt concernant la compétition pour le gibier et la déprédation sur les animaux domestiques peuvent finalement conduire à une augmentation de l'abattage légal et illégal des loups et entraver la recolonisation [33].

Nous soutenons que les résultats de notre modèle doivent être principalement perçus comme un **exercice de prédiction** des modèles spatiaux généraux plutôt que des estimations absolues pour des municipalités individuelles. Nous reconnaissons qu'il peut y avoir des différences individuelles ou de meute de loups dans la préférence des espèces de proies, les kills rate et l'utilisation de l'espace au-delà de nos considérations. Il en va de même pour nos estimations de la croissance et de la taille des populations de proies. Nous avons également utilisé plusieurs hypothèses dans notre modèle, notamment que nos résultats sont basés sur un système statique ; c'est-à-dire, quel serait le résultat initial et le plus probable une fois que les loups se seront établis dans cette zone de recolonisation. Cependant, les systèmes biologiques sont généralement dynamiques, et les populations de proies et de prédateurs peuvent fluctuer dans le temps, rendant les prédictions à long terme plus incertaines. En particulier, pour ce système à fort impact anthropique sur les populations de proies

des loups, la **réponse fonctionnelle** des chasseurs pour ajuster la taille de la récolte de manière proactive suite à l'établissement local des loups est un élément crucial. En Suède, les chasseurs ont répondu au retour du loup en réduisant les prélèvements et/ou en changeant la composition des animaux récoltés pour compenser la prédation du loup dans le NWBR [34]. Pour parvenir à un paradigme de coexistence avec les grands carnivores [2], les chasseurs doivent accepter de partager des espèces de gibier avec le loup [64]. Une évolution vers ce paradigme peut être encouragée par la mise en œuvre d'initiatives de ré-ensauvagement efficaces visant à inverser la défaunation, à accroître la biodiversité et à restaurer les fonctions naturelles, notamment les processus trophiques [8], dans lesquels les prédateurs occupent un rôle central et essentiel. Dans cette veine, notre recherche illustre comment l'utilisation des données empiriques disponibles obtenues dans des conditions écologiques similaires ou proches peut contribuer à prévoir l'impact potentiel d'un grand carnivore. Ces connaissances peuvent contribuer à des discussions plus constructives plutôt qu'à des débats houleux sur les conflits de conservation [5,18,73]. Cette approche est particulièrement importante dans le cadre de la tendance actuelle au ré-ensauvagement qui se manifeste dans de nombreuses régions dépeuplées, autrefois gravement touchées par des activités humaines de longue date en Europe ou en Amérique du Nord, et où la faune locale, y compris les prédateurs, revient [2,74-76]. La prise en compte des schémas observés de recolonisation des prédateurs, comme dans le cas du loup, et les prédictions qui en découlent aideront à la prise de décision des politiques locales et transfrontalières [7,47].

5. CONCLUSIONS

L'application des connaissances antérieures sur le comportement prédateur des grands carnivores fournit des indications essentielles sur l'évolution future des conflits entre l'homme et les carnivores. Ces connaissances sont particulièrement importantes pour anticiper l'impact des recolonisations en cours des grands carnivores sur les prélèvements de gibier, car les grands carnivores et les humains ont tendance à utiliser le même type d'espèces d'ongulés. Ce faisant, la gestion des grands carnivores et de la récolte de gibier peut être proactive afin de réduire les conflits de conservation. Les gestionnaires peuvent mieux anticiper et informer le public des résultats et des conséquences les plus probables de la recolonisation des grands carnivores. Dans le cas de la Scandinavie, les zones encore à recoloniser dans le SWBR peuvent potentiellement abriter des densités de loups plus élevées qu'en dehors de l'aire de répartition actuelle du loup. La recolonisation par le loup du SWBR aurait probablement un impact mineur sur le prélèvement durable de cerfs rouges, de daims et de sangliers, mais entraînerait une réduction locale générale des élans et des chevreuils.