

Effets écologiques des loups dans les paysages anthropogéniques : le potentiel de cascades trophiques dépend du contexte

 **frontiers**
in Ecology and Evolution

ORIGINAL RESEARCH
published: 08 January 2021
doi: 10.3389/fevo.2020.577963



Ecological Effects of Wolves in Anthropogenic Landscapes: The Potential for Trophic Cascades Is Context-Dependent

Giorgia Ausilio^{1*}, Håkan Sand², Johan Månsson², Karen Marie Mathisen¹ and Camilla Wikén²

¹ Department of Forestry and Wildlife Management, Inland Norway University of Applied Sciences, Evenstad Campus, Evenstad, Norway, ² Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Grimsö, Sweden

Résumé

Ces dernières années, les grands prédateurs ont fait leur retour dans une grande partie de l'Europe. Cependant, on sait peu de choses sur l'impact que la recolonisation des prédateurs peut avoir sur les écosystèmes fortement influencés par l'homme. En Scandinavie, les loups (*Canis lupus*) habitent désormais des zones affectées par des pratiques forestières intenses et leur principale proie, l'élan (*Alces alces*), est exposée à une importante pression de chasse humaine. Nous avons utilisé des ensembles de données à long terme pour déterminer si le retour des loups a affecté la distribution des élans (c'est-à-dire leur présence et leur abondance) ainsi que les dommages causés par l'abroustissement (c'est-à-dire la présence et l'intensité) par les élans sur le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Nous avons constaté que la probabilité de présence et d'abondance des élans augmentait avec le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups et qu'elle était plus élevée à l'intérieur des territoires des loups qu'à l'extérieur. En outre, la probabilité de dommages dus à l'abroustissement était également plus élevée à l'intérieur des territoires de loups qu'à l'extérieur, mais la présence de loups n'avait pas d'effet sur l'intensité des dommages dus à l'abroustissement. Nous suggérons deux mécanismes sous-jacents possibles pour ces résultats : (1) les loups pourraient choisir d'établir des territoires dans des zones où l'élan est plus abondant, augmentant ainsi leur probabilité de rencontre, et/ou (2) les chasseurs à l'intérieur des territoires de loups réduisent le nombre d'élans récoltés pour compenser la prédation des loups. Cette étude souligne que le retour de grands prédateurs dans des paysages à forte influence anthropique peut avoir des effets différents de ceux décrits dans les études sur les cascades trophiques situées dans des zones protégées.

INTRODUCTION

Les prédateurs jouent souvent un rôle important dans le façonnement des communautés écologiques qu'ils habitent (Estes et al., 2011 ; Ripple et al., 2014). Ils modèrent les populations de proies en les tuant (effets létaux) ou en induisant des changements

comportementaux et/ou physiologiques chez les proies (effets non létaux) (Fortin et al., 2005 ; Stoks et al., 2005 ; Trussell et al., 2006 ; Creel et Christianson, 2008). Les changements de densité et de comportement des herbivores proies, induits par les prédateurs peuvent entraîner une modification de la structure des communautés végétales (McLaren et Peterson, 1994 ; Schmitz et al., 1997 ; Smith et al., 2003 ; Ripple et Beschta, 2004 ; Beyer et al., 2007), par le biais de la densité ou de la **cascade trophique** médiée par le comportement, respectivement (Estes et Duggins, 1995 ; Halofsky et Ripple, 2008 ; Ripple et Beschta, 2012). Par exemple, la réintroduction de loups dans le parc national de Yellowstone aurait réduit la densité de wapitis (*Cervus elaphus canadensis*) ainsi que l'intensité de l'abroustissement sur les communautés de plantes riveraines, ce qui a entraîné le rétablissement d'espèces végétales telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) (Beschta et al., 2018) et le saule (*Salix geyeriana*) (Beschta et Ripple, 2018). **Il est important de noter qu'un nombre croissant d'études a réfuté cette idée et fourni d'autres hypothèses pour expliquer les changements observés dans la densité des wapitis et les communautés végétales dans le parc national de Yellowstone, comme l'exploitation humaine et le climat, respectivement** (Vucetich et al., 2005 ; Creel et Christianson, 2008 ; Kauffman et al., 2010), ainsi que le biais d'échantillonnage (Brice et al., 2020). Jusqu'à présent, la majorité des études portant sur les **cascades trophiques** ont été menées dans des zones protégées où l'influence anthropique est faible ou inexistante, comme les parcs nationaux (Kuijper et al., 2013), mais cette dynamique reste à explorer en dehors des zones protégées. **Lorsque les prédateurs et les humains partagent des paysages, l'effet des prédateurs sur les proies et les autres niveaux trophiques peut être modifié par les activités humaines telles que l'utilisation des terres et la chasse** (Kuijper et al., 2016). Étant donné que les pratiques d'utilisation des terres, telles que l'agriculture et la sylviculture, sont parmi les principaux facteurs influençant les caractéristiques du paysage, la distribution du risque de prédation au sein d'un paysage variera et pourrait entraîner des changements de comportement chez les proies des ongulés (Kuijper et al., 2016). L'utilisation des terres peut également modifier la productivité et la composition des espèces végétales, influençant ainsi la distribution et la disponibilité des ressources utilisées par les proies et les prédateurs dans un paysage (Bjørneraas et al., 2011 ; Kuijper et al., 2016). La chasse par l'homme des mêmes populations de proies que les grands prédateurs est également susceptible de modifier la dynamique et l'étendue des interactions prédateurs-proies dans les paysages anthropiques (Kuijper et al., 2016). Par exemple, la chasse par l'homme peut l'emporter sur l'impact des grands prédateurs sur la démographie des proies (voir Gervasi et al., 2012), ce qui pourrait réduire ou entraver le potentiel des grands prédateurs à affecter l'abondance des proies comme ils le feraient en l'absence de chasse par l'homme (par exemple, dans les parcs nationaux). Il est donc probable que les grands prédateurs qui reviennent, joueront un rôle moins prononcé dans les écosystèmes anthropogéniques que dans les écosystèmes protégés (Sergio et al., 2008 ; Kuijper et al., 2016).

En Scandinavie, les loups (*Canis lupus*) en recolonisation (Wabakken et al., 2001) habitent désormais des paysages affectés par d'intenses pratiques forestières et où leurs principales proies, les élans (*Alces alces*) (Sand et al., 2005, 2008), sont exposés à des niveaux de prélèvement parmi les plus élevés au monde en raison d'une densité et d'une productivité élevées des élans (Lavsund et al., 2003). En hiver, les élans broutent principalement le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) (Cederlund, 1980 ; Hörnberg, 2001) - une espèce d'arbre commercialement importante - et causent par conséquent des dommages dus à l'abroustissement, qui réduisent la qualité du bois et entraînent des pertes économiques

(Lavsund, 1987 ; Bergqvist et al., 2001). Les loups ont donc non seulement le potentiel d'affecter la densité de population et le comportement des élan, mais ils peuvent aussi avoir un impact indirect sur la présence et l'intensité des dégâts dus à l'abrutissement. Cependant, la plupart des résultats précédents en Scandinavie n'ont pas confirmé l'effet des loups sur la densité (Wikenros et al., 2015) ou sur le comportement des élan (voir par exemple Nicholson et al., 2014 ; Wikenros et al., 2016 ; Månsson et al., 2017). Une étude récente a montré que les dommages causés par l'abrutissement des élan sur le pin sylvestre dans le centre-sud de la Suède étaient plus importants à l'intérieur des territoires des loups qu'à l'extérieur (Gicquel et al., 2020). Ces résultats contrastent avec plusieurs études sur les systèmes loup-élan-plantes en Amérique du Nord (Fortin et al., 2005 ; Ripple et Beschta, 2012 ; Painter et al., 2015 ; Dittmer et al., 2018). Cette différence peut s'expliquer par des degrés différents d'impact anthropique dans ces systèmes (Kuijper et al., 2016), qui peuvent modifier ou réduire les effets écologiques des loups sur d'autres niveaux trophiques. Comprendre la force et le rôle relatif de la prédation dans les paysages influencés par l'homme peut avoir des implications considérables pour la gestion et la conservation de la faune. Par exemple, les populations d'ongulés soumises à la pression de la prédation et de la récolte humaine peuvent décliner (Vucetich et al., 2005). L'éventuelle dépendance contextuelle des processus descendants dans les écosystèmes devient un sujet de plus en plus important, étant donné que les populations de prédateurs du sommet se rétablissent dans de vastes régions d'Europe (Chapron et al., 2014) et d'Amérique du Nord (Ripple et al., 2014) où les paysages anthropogéniques sont très présents.

Dans cette étude, nous avons testé les **hypothèses** selon lesquelles la présence de loups et le temps écoulé depuis l'établissement de leur territoire ont un effet négatif sur la présence et l'abondance des élan, et un changement dans l'utilisation de l'habitat par les élan afin d'éviter les rencontres avec les loups. Nous avons également émis **l'hypothèse** que si la présence du loup et le temps écoulé depuis l'établissement de son territoire sont négativement corrélés à la présence et à l'abondance des élan, cela pourrait potentiellement réduire les dommages causés par l'abrutissement sur les pins sylvestres. Par conséquent, nous avons également testé l'hypothèse selon laquelle (3) la présence de loups et le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups sont négativement associés à la présence et à l'intensité des dommages causés par l'abrutissement sur les pins sylvestres. Enfin, nous avons étudié l'influence des activités humaines sur les élan et les dommages causés par l'abrutissement en incluant des variables reflétant les attributs anthropogéniques ou les caractéristiques du paysage contrôlées par l'homme, telles que les routes et la sylviculture (c.-à-d. les stades d'âge de la forêt).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Zone d'étude

L'étude a été menée entre 2003 et 2016 dans l'aire de reproduction des loups dans le centre-sud de la Suède (56°50'-63°N, 11°50'-17°E, environ 102 916 km²). Le paysage est dominé par une forêt boréale gérée de manière intensive (Jansson et Antonson, 2011) et les espèces d'arbres prédominantes sont le pin sylvestre, l'épicéa commun (*Picea abies*) et le bouleau (*Betula* spp.) (Christiansen, 2014). Au cours de la période étudiée, la population de loups est passée de 22 à 54 groupes familiaux et paires territoriales (Wabakken et al., 2004, 2016). L'espèce proie dominante des loups dans la zone d'étude est l'élan suivi du chevreuil (*Capreolus capreolus*)

(Sand et al., 2005, 2008). La densité hivernale des élan dans la zone d'étude est en moyenne de 1,3 par km² (Zimmermann et al., 2014). Le pin sylvestre représente quantitativement la source de nourriture la plus importante pour les élan pendant l'hiver en Suède, bien qu'il soit moins sélectionné que plusieurs espèces de feuillus moins communes. (Cederlund, 1980). Les élan préfèrent le sorbier (*Sorbus aucuparia*), le tremble (*Populus tremula*) et le saule (*Salix* spp.), mais ils broutent également d'autres espèces telles que le bouleau argenté (*Betula pendula*), le bouleau pubescent (*Betula pubescens*) et le pin sylvestre (Månsson et al., 2007).

Comptage des pelotes de réjection d'élan

Le comptage des pelotes de réjection peut servir de méthode indirecte pour indexer l'abondance des élan afin d'estimer les densités et de gérer les populations (Bennett et al., 1940 ; Neff, 1968 ; Mayle et al., 1999 ; Marques et al., 2001 ; Smart et al., 2004). Nous avons utilisé les comptages de groupes de pelotes de réjection pour recueillir des données sur la présence et l'absence d'élan et pour calculer un indice relatif de l'abondance des élan. L'inventaire forestier national Suédois réalise des enquêtes annuelles de comptage des pelotes de réjection d'élan dans tout le centre-sud de la Suède (Tokola, 2006 ; Fridman et al., 2014). Les enquêtes sur les pelotes d'élan sont menées entre mai et septembre dans des habitats forestiers appartenant à l'un des quatre stades d'âge différents de la forêt, conformément aux pratiques sylvicoles : (1) coupe à blanc, lorsqu'il n'y a pas ou très peu d'arbres clairsemés ; (2) jeune, lorsque la hauteur moyenne du peuplement est comprise entre 1 et 4 m ; (3) éclaircie, lorsque la majorité des arbres d'un peuplement ont un diamètre supérieur à 10 cm à hauteur de poitrine ; et (4) mature, lorsque le peuplement forestier a atteint l'âge d'abattage final le plus bas recommandé (entre 65 et 100 ans pour le pin sylvestre ; Fries et al., 2015). Nous avons considéré les forêts de différents stades d'âge comme des proxies pour les caractéristiques contrôlées par l'homme dans le paysage, car elles sont strictement réglementées par des pratiques sylvicoles spécifiques visant à maximiser la production d'espèces d'arbres commercialement importantes. Au cours de notre période d'étude, un total de 10 358 parcelles d'échantillonnage circulaires (superficie = 38m²) ont été étudiées (nombre de parcelles échantillonnées par an : 578-802).

Dommages causés par l'abrouissement des élan

Les dommages causés par l'abrouissement des élan sont enregistrés par l'Inventaire forestier national Suédois au printemps, dans les mêmes parcelles d'échantillonnage que celles utilisées pour l'enquête sur le comptage des pelotes de réjection, à l'aide d'un programme national de surveillance des dommages causés par l'abrouissement des élan (Äbin ; Kjellander, 2007 ; Kalén et al., 2018). La méthode génère un indice de l'intensité de l'abrouissement en estimant la proportion d'arbres endommagés, c'est-à-dire l'écorçage, la rupture des tiges et l'abrouissement des pousses supérieures (Bergman et Åkerberg, 2006). L'étude est limitée aux jeunes peuplements de pins sylvestres avec plus de 10% de pins dans une parcelle et une hauteur comprise entre 1 et 4 m (725 parcelles d'échantillonnage entre 2003 et 2016). Les dommages causés par le broutage au cours de l'hiver précédent sont classés comme frais, tandis que les dommages plus anciens sont classés comme non frais, y compris les arbres morts et d'autres malformations connues pour être causées par le broutage des élan (par exemple, les tiges multiples). Les dommages dus à l'abrouissement ont été datés par la couleur de la surface des morsures et des résines, ainsi que par la quantité de tissu d'écorce mort sous les morsures. Nous avons classé la présence ou l'absence de dégâts de broutement frais dans une parcelle comme la présence ou l'absence d'arbres fraîchement

endommagés (ci-après « dégâts de broutement »). Le nombre d'arbres présentant des dommages frais a été utilisé comme indicateur de l'intensité des dommages dus à l'abrouissement.

Couvert arboré

La couverture du tremble, du sorbier, du saule, du chêne pédonculé (*Quercus robur*), du pin sylvestre et du pin tordu (*Pinus contorta*) a été enregistrée dans des parcelles d'échantillonnage plus grandes de 7 m de rayon (153 m²), avec le même centre de parcelle que pour les comptages de pelotes d'élans et les enquêtes sur les dommages causés par le broutage. Ces parcelles sont étudiées pour enregistrer la couverture des parties vivantes des espèces d'arbres dans la zone de broutement des élans (0,3-2,5 m). Nous avons additionné la couverture (m²) du pin tordu et du pin sylvestre (ci-après pin) et l'avons convertie en proportion pour générer un indice de disponibilité alimentaire pour les espèces d'arbres qui sont quantitativement importantes pour les élans pendant l'hiver. Nous avons également généré un indice de disponibilité alimentaire pour les espèces d'arbres fortement sélectionnées par les élans en additionnant la couverture (m²) du tremble, du sorbier, du saule et du chêne (ci-après RAWO). Cependant, en raison du grand nombre de parcelles d'échantillonnage sans présence d'espèces RAWO, nous avons converti l'indice de disponibilité alimentaire pour RAWO en une variable à deux catégories (présence ou absence d'espèces RAWO).

Routes

La base de données nationale Suédoise sur les routes a été obtenue auprès de l'administration Suédoise des transports. Dans cette base de données, les routes sont divisées en classes fonctionnelles (0-9) selon leur importance pour la connectivité de l'ensemble du réseau routier Suédois (Trafikverket, 2017). Les routes appartenant aux classes 0-6 comprennent les routes nationales, régionales et locales, tandis que les routes forestières appartiennent aux classes 7-9. Les données sur les routes ont été divisées en deux groupes selon la même classification que la base de données Suédoise sur les routes nationales : **(I)** les routes forestières (7-9), et **(II)** les routes principales (0-6). La distance (km) entre chaque parcelle et la route principale ou forestière la plus proche a été calculée dans ArcGIS (version 10.7.1 ; Environmental Systems Research Institute). La distance par rapport à la forêt et aux routes principales a été considérée comme un indicateur des caractéristiques anthropiques des paysages.

Présence du loup et temps écoulé depuis l'établissement du territoire du loup

Nous avons utilisé deux variables pour tester l'effet des loups sur la présence des élans et les dommages causés par l'abrouissement : **(a)** la présence de loups (catégorie à deux niveaux : présence ou absence d'un territoire de loups), et **(b)** le temps écoulé depuis l'établissement du territoire de loups (continu, intervalle de 1 à 27 ans, où 1 correspond à l'année d'établissement du territoire de loups), tous deux obtenus à partir du système national de surveillance des loups mené annuellement par les conseils administratifs des comtés (Liberg et al., 2012). L'aire de répartition des territoires de loups a été calculée en utilisant la méthode du polygone convexe à 100% minimum (MCP ; Mohr, 1947) sur la base des emplacements disponibles pendant la saison de suivi (octobre à février/mars ; Wabakken et al., 2004, 2016). Les localisations ont été obtenues par le suivi de la neige, les échantillons d'ADN et les positions GPS des individus munis d'un collier. Comme nous n'avons pas une connaissance complète des frontières réelles des territoires des loups, nous avons créé une zone tampon

autour du centroïde de chaque polygone en nous basant sur la taille moyenne des territoires des loups en Scandinavie (rayon de 18,0 km, taille moyenne = 1 017 km² ; Mattisson et al., 2013). Chaque parcelle d'échantillonnage a ensuite été classée : (a) à l'intérieur d'un territoire moyen de loups, lorsque la parcelle était située soit à l'intérieur des limites observées d'un territoire de loups (schéma de suivi), soit à une distance correspondant au rayon du territoire moyen de loups à partir du centroïde du polygone le plus proche ; ou (b) à l'extérieur d'un territoire de loups si la distance à partir du centroïde du polygone le plus proche était plus longue que le rayon utilisé pour classer un territoire moyen (Annexe supplémentaire S1 : Figure supplémentaire S1 ; Wikenros et al., 2017).

Nous avons remarqué que de nombreuses parcelles classées comme extérieures pendant l'année de l'inventaire se trouvaient à l'intérieur d'un territoire de loups depuis plusieurs années juste avant l'année de l'inventaire. Cela signifie que les effets spatiaux et temporels potentiels de la présence du loup pourraient être négligés si les parcelles d'échantillonnage étaient classées comme extérieures uniquement sur la base de leur emplacement au cours de l'année de l'inventaire. Par conséquent, nous avons élargi la définition d'une parcelle classée comme intérieure pour inclure une parcelle qui était en dehors d'un territoire de loups l'année de l'inventaire, mais qui avait été à l'intérieur pendant 3 années consécutives sans interruption de 3 ans depuis la première année d'établissement d'un territoire de loups pour cette parcelle d'échantillonnage. Nous avons fixé notre seuil d'écart à 3 ans car les espèces proies peuvent se réadapter à la présence de prédateurs en l'espace d'une seule génération, ce qui, pour l'élan, peut correspondre à 4 ou 5 ans (Berger et al., 2001 *b* ; Laundré et al., 2001 ; Sand et al., 2006). Le temps écoulé depuis l'établissement du territoire a été calculé comme la somme totale des années pendant lesquelles une parcelle a été à l'intérieur ou a été classée comme étant à l'intérieur d'un territoire de loup. Le temps écoulé depuis l'établissement du territoire pour les parcelles classées comme étant à l'intérieur l'année de l'inventaire mais avec un écart de 3 ans depuis la première année d'établissement du loup a été calculé comme la somme des années passées à l'intérieur d'un territoire après l'écart.

Analyse statistique...

RÉSULTATS

Présence et abondance des élan

Le modèle le mieux classé a prédit que la probabilité de présence d'élan augmentait avec la présence de loups ($\beta = 0,12$, $SE = 0,031$, Figure 1A) et le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups ($\beta = 0,06$, $SE = 0,03$, Figure 1B ; voir l'Annexe supplémentaire S1 : Figure supplémentaire S3A pour les diagrammes forestiers et l'Annexe supplémentaire S2 : Tableau supplémentaire S2 pour les modèles). Aucun des modèles les mieux classés n'incluait l'interaction entre la présence du loup et le stade d'âge de la forêt. Le modèle le mieux classé pour l'abondance des élan a également indiqué que l'abondance des élan était plus élevée là où les loups étaient présents ($\beta = 0,1$, $SE = 0,03$, Figure 2A) et augmentait avec le temps depuis l'établissement du territoire des loups ($\beta = 0,1$, $SE = 0,04$, Figure 2B ; voir l'Annexe supplémentaire S2 : Tableau supplémentaire S3 pour les modèles).

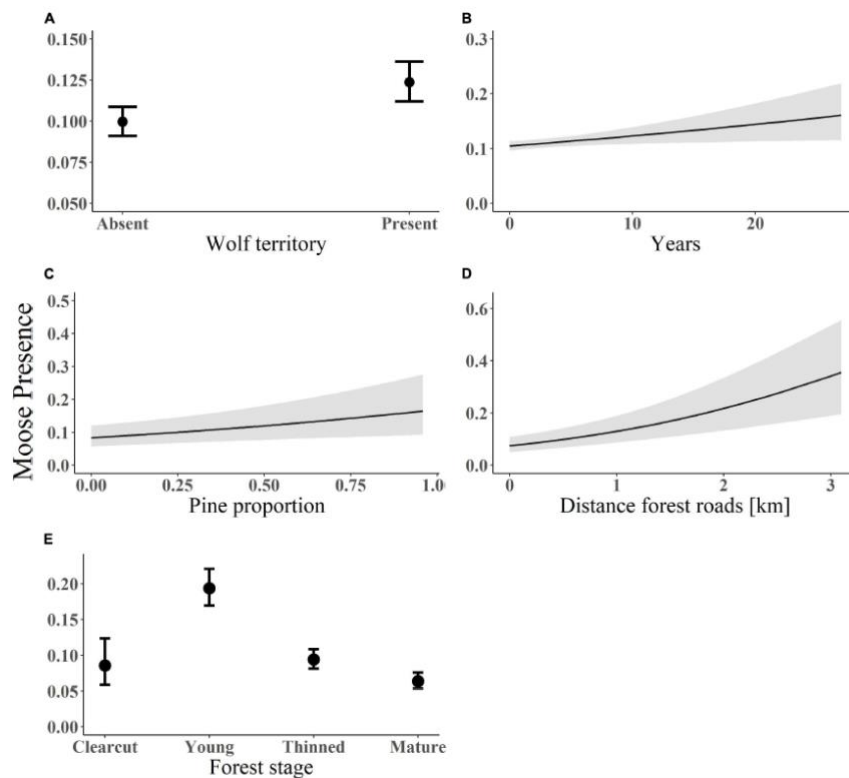


FIGURE 1 - Probabilité prédite de présence d'élans en fonction (A) de la présence de loups ; (B) du nombre d'années écoulées depuis l'établissement du territoire des loups ; (C) de la proportion de pins ; (D) de la distance par rapport aux routes forestières ; et (E) du stade d'âge de la forêt. Les données sur la présence des élans ont été enregistrées dans le centre-sud de la Suède entre 2003 et 2016. Les lignes (dans les graphiques B-D) représentent les valeurs ajustées et les erreurs standard associées des estimations moyennes du modèle. Les graphiques a et e montrent les coefficients et les intervalles de confiance de la probabilité prédite de la présence d'élans en relation avec la présence/absence d'un territoire de loups (A) et à travers quatre stades d'âge de la forêt (E)

La probabilité de présence d'élans a augmenté avec la proportion de pins ($\beta = 0,76$, $SE = 0,27$, Figure 1C), la distance des routes forestières ($\beta = 0,14$, $SE = 0,03$, Figure 1D) et était plus élevée dans les jeunes forêts ($\beta = 0,9$, $SE = 0,2$, Figure 1E ; voir l'Annexe supplémentaire S1 : Figure supplémentaire S3B pour les parcelles forestières et l'annexe supplémentaire S2 : Tableau supplémentaire S2 pour les modèles). Les facteurs fixes expliquent 8% de la variation de la présence des élans. L'abondance des élans a augmenté avec la distance des chemins forestiers ($\beta = 0,11$, $SE = 0,04$, Figure 2C), était plus élevée dans les jeunes forêts ($\beta = 0,9$, $SE = 0,17$, Figure 2D), mais a diminué avec la distance des chemins principaux ($\beta = -0,08$, $SE = 0,04$, Figure 2E ; voir Supplementary Appendix S2 : Supplementary Table S3 pour les modèles). Dans la partie gonflée à zéro du modèle pour l'abondance des élans, la proportion de pins et la distance des routes principales ont eu un effet négatif sur la probabilité d'un zéro supplémentaire, c'est-à-dire qu'il y avait une plus faible probabilité d'absence d'élans avec l'augmentation de la proportion de pins et de la distance des routes principales. Les coefficients de régression standardisés ont montré que les jeunes forêts et la proportion de pins étaient les deux variables les plus importantes pour expliquer la présence et l'abondance des élans, suivies par la distance aux routes forestières et la présence de loups.

Domages dus à l'abrouissement

La présence de loups a été incluse dans les modèles les mieux classés, qui ont prédit que la probabilité de dommages dus au broutage était plus élevée à l'intérieur des territoires de loups

qu'à l'extérieur ($\beta = 0,14$, $SE = 0,13$; Figure 3A ; voir l'Annexe supplémentaire S1 : Figure supplémentaire S2 pour les parcelles forestières et l'Annexe supplémentaire S2 : Tableau supplémentaire S3 pour les modèles). Les modèles les mieux classés concernant l'intensité des dommages causés par le broutement n'incluaient pas la présence de loups ou le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups.

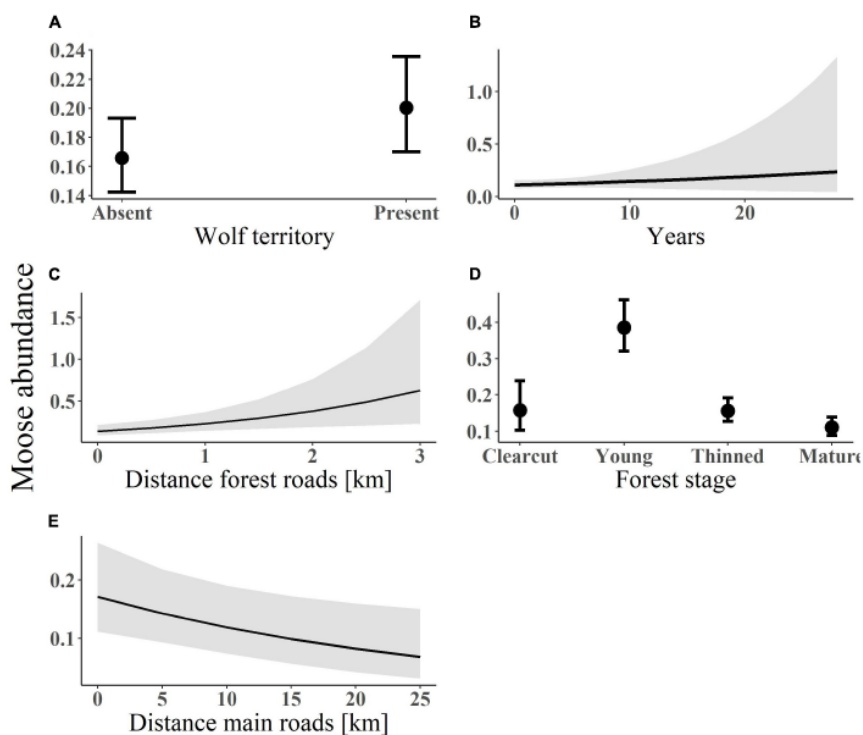


FIGURE 2 - Valeurs prédites de l'abondance des élan (mesurée par le nombre de boulettes) en fonction (A) de la présence de loups ; (B) du nombre d'années écoulées depuis l'établissement du territoire des loups ; (C) de la distance par rapport aux routes forestières ; (D) de l'âge de la forêt ; et (E) de la distance par rapport aux routes principales. Les données sur les boulettes d'élan ont été enregistrées dans le centre-sud de la Suède entre 2003 et 2016. Les lignes (dans les graphiques B-E) représentent les valeurs ajustées avec les erreurs standard associées des estimations moyennées par le modèle. Les graphiques a et d montrent les coefficients et les intervalles de confiance des valeurs prédites de l'abondance des élan en fonction de la présence ou de l'absence d'un territoire de loups (A) et pour quatre stades d'âge de la forêt (D)

En outre, la probabilité de dommages dus à l'abrouissement a augmenté avec la distance des routes principales ($\beta = 0,21$, $SE = 0,11$; Figure 3B), avec l'abondance des élan ($\beta = 0,33$, $SE = 0,10$, Figure 3C) et avec des dommages antérieurs dus à l'abrouissement ($\beta = 0,50$, $SE = 0,09$; Figure 3D), mais a diminué avec la proportion de pins ($\beta = -0,11$, $SE = 0,15$, Figure 3E ; voir Supplementary Appendix S1 : Supplementary Figure S3B pour les parcelles forestières et Supplementary Appendix S2 : Supplementary Table S4 pour les modèles). L'ensemble du mode explique 17% de la variation des dommages causés par l'abrouissement (15% par les facteurs fixes). Dans la partie conditionnelle du modèle d'intensité des dommages dus à l'abrouissement le mieux classé, l'intensité a augmenté avec l'abondance des élan ($\beta = 0,2$, $SE = 0,07$, Figure 4A), la distance par rapport aux routes forestières ($\beta = 0,2$, $SE = 0,09$, Figure 4B) et la distance par rapport aux routes principales ($\beta = 0,14$, $SE = 0,09$, Figure 4C), les dommages causés par l'abrouissement ($\beta = 0,57$, $SE = 0,09$, Figure 4D) et était plus élevé dans les parcelles avec présence de RAWO ($\beta = 0,5$, $SE = 0,2$, Figure 4E ; voir l'Annexe supplémentaire S2 : Tableau supplémentaire S5 pour les modèles). Dans la partie du modèle où le zéro est gonflé, l'abondance d'élan et l'abrouissement antérieur ont eu un effet négatif sur la probabilité d'un zéro supplémentaire, c'est-à-dire que la probabilité

d'absence d'abrutissement est plus faible lorsque l'abondance d'élans et l'abrutissement antérieur augmentent. Les dommages d'abrutissement antérieurs et l'abondance des élans étaient les deux variables les plus importantes pour expliquer la présence de dommages d'abrutissement récents, suivies par la distance des routes principales et la présence de loups. La variation de l'intensité des dommages causés par l'abrutissement, cependant, a été mieux expliquée par les dommages causés par l'abrutissement antérieur et la présence de RAWO, suivis par l'abondance des élans et la distance des routes forestières (voir les coefficients standardisés ci-dessus).

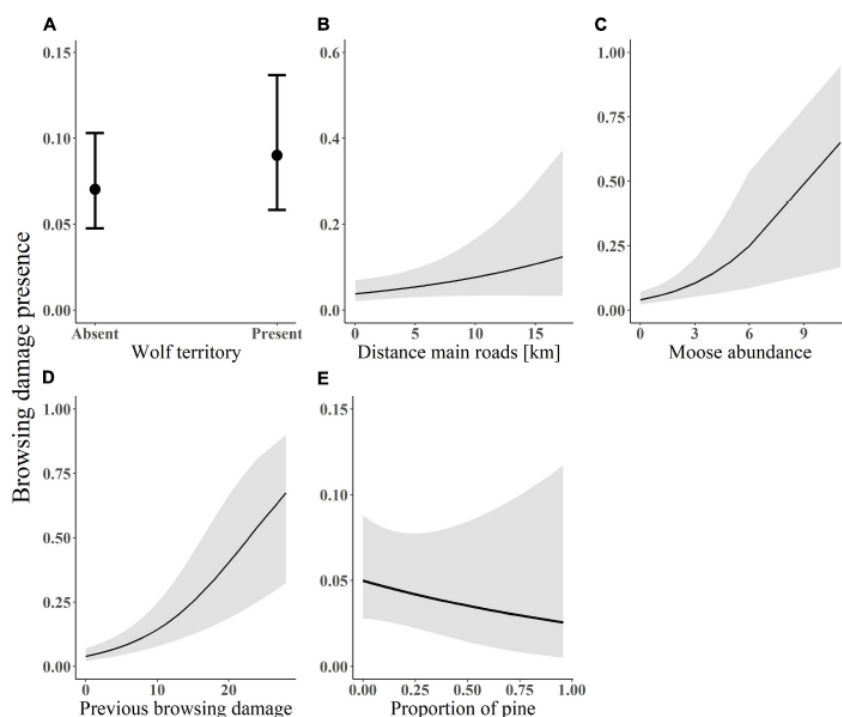


FIGURE 3 | Probabilité prédite de présence de dégâts d'abrutissement sur le pin en fonction de (A) la présence de loups ; (B) la distance des routes principales ; (C) l'abondance d'élans ; (D) les dégâts d'abrutissement antérieurs ; et (E) la proportion de pins. Les données sur l'abrutissement ont été collectées dans le centre-sud de la Suède entre 2003 et 2016. Les lignes (dans les graphiques B-D) indiquent les valeurs ajustées avec les erreurs standard associées à partir des estimations moyennes du modèle. Le graphique a montre les coefficients et les intervalles de confiance de la probabilité prédite de la présence de dommages dus à l'abrutissement en relation avec la présence ou l'absence d'un territoire de loups

DISCUSSION

Présence et abondance des orignaux

Contrairement à nos prévisions, la probabilité de présence et l'abondance des élans ont augmenté avec le temps depuis l'établissement du territoire des loups et étaient plus élevées à l'intérieur des territoires des loups. De plus, nous n'avons pas trouvé de soutien à notre deuxième hypothèse selon laquelle les élans ont réagi à la présence des loups en changeant d'habitat (dans ce cas, les stades d'âge de la forêt). Une explication possible serait que les loups établissent leurs territoires dans des zones où la densité d'élans est plus élevée afin d'augmenter les taux de rencontre. Le choix de zones à forte densité permet aux prédateurs de maximiser le taux de rencontre avec les proies, ce qui augmente les chances de réussite de prédation (Bergman et al., 2006 ; Hopcraft et al., 2010). Des recherches antérieures menées en Amérique du Nord montrent que les loups utilisent de manière disproportionnée les zones où l'orignal est abondant et qu'ils chassent dans des zones où la probabilité de rencontrer des

proies est plus élevée (Kittle et al., 2017 ; Woodruff et al., 2018). En Scandinavie, les loups maximisent leur succès de chasse en recherchant activement des zones où la densité d'élans est plus élevée, où la détection de proies, et donc une attaque, ont plus de chances de réussir (Gervasi et al., 2013). De plus, durant les premières phases de la recolonisation en Scandinavie, les loups se sont établis dans des zones à forte densité relative d'élans (Wikenros et al., 2015). Dix ans après l'établissement des loups, les densités d'élans dans ces zones étaient encore suffisamment élevées pour soutenir une récolte d'élans plus importante que dans les zones sans loups (Wikenros et al., 2015), fournissant une explication potentielle pour la relation positive trouvée entre la présence/abondance d'élans et le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups.

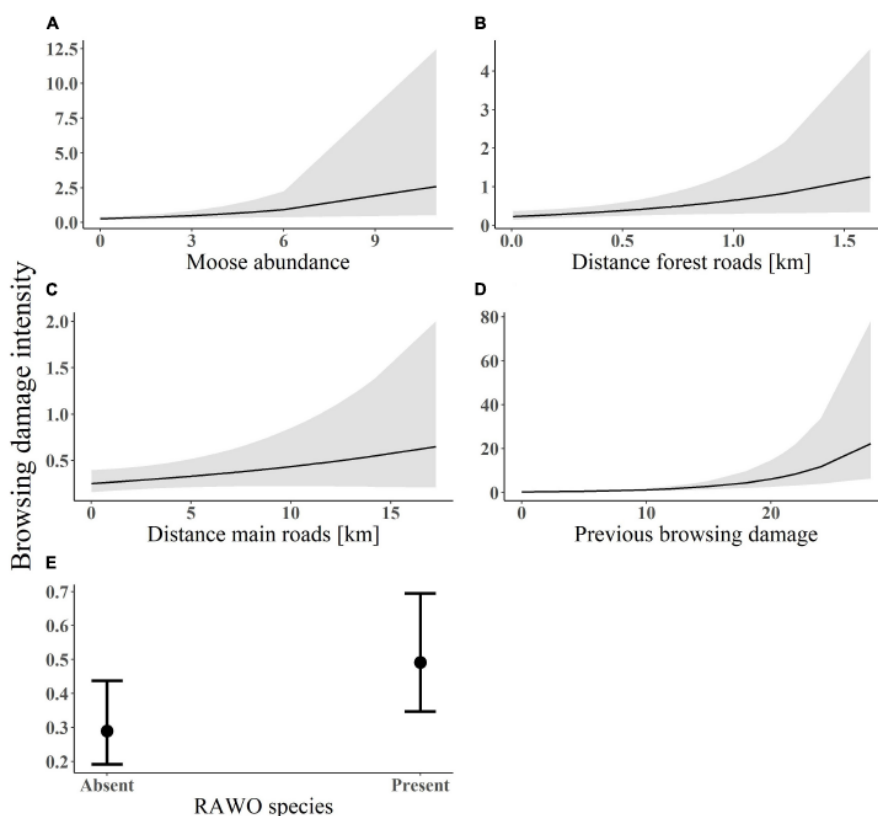


FIGURE 4 - Valeurs prédites de l'intensité des dégâts d'abroussissement (nombre de tiges endommagées par parcelle) en fonction de (A) l'abondance des élans ; (B) la distance des chemins forestiers ; (C) la distance des routes principales ; (D) les dégâts d'abroussissement antérieurs ; et (E) la présence de RAWO. Les données sur les dommages causés par l'abroussissement ont été collectées dans le centre-sud de la Suède entre 2003 et 2016. Les lignes des Figures A à D indiquent les valeurs ajustées avec les erreurs standard associées des estimations moyennées par le modèle. Le graphique (E) montre les coefficients et les intervalles de confiance des valeurs prédites de l'intensité des dégâts dus à l'abroussissement en fonction de la présence ou de l'absence des espèces RAWO (sorbier, tremble, saule et chêne).

Nous suggérons une explication supplémentaire, mais non mutuellement exclusive, pour expliquer pourquoi la présence et l'abondance des élans sont plus élevées à l'intérieur des territoires des loups qu'à l'extérieur. Lorsque les loups se sont réimplantés en Suède, les chasseurs humains ont réagi en réduisant à la fois le nombre total d'individus et la proportion de femelles prélevées (Wikenros et al., 2015). Les réductions les plus importantes ont été observées la première année après l'établissement du territoire du loup (Wikenros et al., 2015). Ainsi, la plus grande abondance d'élans dans les territoires de loups pourrait être due à une récolte humaine plus faible (c'est-à-dire un effet indirect du rétablissement des loups) plutôt qu'un résultat direct des loups. De plus, les chasseurs d'élans chassent

préférentiellement les faons et les mâles adultes (Nilsen et al., 2005 ; Nilsen et Solberg, 2006), alors que les loups préfèrent les faons et les vieilles femelles (Sand et al., 2008, 2012). Il en résulte un effet plus important de la chasse sur la croissance de la population d'élan par unité tuée que sur les loups (Wikenros et al., 2015). Par conséquent, la relation positive entre la présence/abondance d'élan et la présence de loups pourrait également s'expliquer par le fait qu'une fois que les loups ont établi un territoire, les chasseurs dans cette zone réduisent et/ou changent la composition de la récolte d'élan pour compenser la mortalité des élan causée par les loups (Sand et al., 2012). Cela pourrait conduire à une plus grande probabilité de présence et d'abondance des élan dans les territoires des loups.

Bien que nous ayons trouvé un faible effet positif des loups, d'autres variables ont été plus importantes pour influencer la présence et l'abondance des élan, comme l'âge de la forêt et la disponibilité du fourrage (dans ce cas, la proportion de pins). La disponibilité du fourrage s'est avérée à plusieurs reprises être un facteur important pour expliquer la distribution spatiale des élan et d'autres ongulés (Senft et al., 1987 ; Edenius et al., 2002 ; Månsson et al., 2012), et dans cette étude, l'élan était plus abondant là où il y avait une plus grande proportion de pins. De plus, la présence et l'abondance des élan augmentaient avec la distance des routes forestières, ce qui confirme les résultats précédents selon lesquels les élan évitent les routes forestières (Laurian et al., 2012). L'évitement des chemins forestiers peut être causé par la présence d'équipements lourds et de camions de débardage qui agissent comme une perturbation (Van Langevelde et al., 2009), mais aussi parce que les chasseurs et les loups utilisent les chemins forestiers (James et Stuart-Smith, 2000 ; Whittington et al., 2005 ; Houle et al., 2010 ; Zimmermann et al., 2014). Nos résultats indiquent que les facteurs environnementaux et humains sont plus importants que la présence d'un prédateur pour expliquer la présence et l'abondance des élan. Dans notre étude, nous avons inclus la distance à la forêt et aux routes principales ainsi que le stade d'âge de la forêt comme indicateurs de l'influence humaine dans le paysage, mais nos modèles n'ont pu expliquer qu'une petite partie de la variation de la présence et de l'abondance des élan. Cela indique que d'autres facteurs, tels que la chasse, peuvent jouer un rôle important dans la formation des populations d'élan. Malheureusement, les statistiques de chasse pour notre zone d'étude et notre période n'étaient pas disponibles et n'ont donc pas pu être incluses.

Dommages dus à l'abrouissement

Nous n'avons pas trouvé de soutien à nos hypothèses selon lesquelles la présence des loups et le temps écoulé depuis l'établissement du territoire seraient négativement corrélés avec la présence et l'intensité des dommages dus à l'abrouissement. En fait, nos résultats ont montré que la probabilité de dommages dus à l'abrouissement était plus élevée à l'intérieur des territoires des loups, ce qui contraste avec les études précédentes [voir par exemple Ripple et al., 2001 ; Ripple et Beschta, 2006, 2007 ; Beyer et al., 2007 pour les effets des loups sur l'abrouissement par les wapitis (*Cervus elaphus*)]. La probabilité plus élevée de dommages causés par l'abrouissement à l'intérieur des territoires des loups est probablement le résultat de la probabilité plus élevée de la présence et de l'abondance des élan que l'on trouve également à l'intérieur des territoires des loups. Nos résultats sur les dégâts d'abrouissement sont similaires à ceux de Gicquel et al. (2020), qui ont également trouvé des dégâts d'abrouissement plus élevés à l'intérieur des territoires de loups qu'à l'extérieur. Par rapport à Gicquel et al. (2020), notre étude s'est déroulée sur une période plus longue et a inclus l'abondance des élan dérivée du comptage des pelotes au lieu de la taille des prélèvements,

qui sont des données à plus haute résolution spatiale. Néanmoins, bien que les périodes de temps, l'échelle spatiale étudiée et certaines des variables explicatives diffèrent, nos deux études ont montré que les dommages causés par l'abrouissement des élan sont plus élevés à l'intérieur des territoires de loups qu'à l'extérieur. Cependant, nous avons constaté que les facteurs les plus importants affectant la présence et l'intensité des dégâts d'abrouissement étaient les dégâts d'abrouissement antérieurs, l'abondance de l'élan et la présence de l'ORAW. Les corrélations positives entre les dégâts d'abrouissement et l'abondance des élan sont en accord avec d'autres études (Månsson et al., 2007). L'abrouissement antérieur a également été identifié comme un prédicteur important de l'intensité de l'abrouissement frais par les élan (Bergqvist et al., 2003 ; Mathisen et al., 2017), ici soutenu par une corrélation positive entre les dommages causés par l'abrouissement antérieur et l'abrouissement frais. En outre, nous avons trouvé des niveaux significativement plus faibles d'abrouissement frais près des routes forestières, ce qui est probablement une conséquence du fait que les élan évitent les routes forestières.

Nos résultats sont soutenus par des études récentes montrant que les attributs modifiés par l'homme et les facteurs environnementaux sont plus importants pour l'abondance des élan et les dommages causés par l'abrouissement que la présence des loups et le temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups (Gicquel et al., 2020). Ces résultats contrastent avec des études menées dans des zones protégées où les loups ont à la fois des effets sur la densité et des effets à médiation comportementale sur les niveaux trophiques inférieurs (Fortin et al., 2005 ; Ripple et Beschta, 2012 ; Ripple et al., 2015 ; Ditmer et al., 2018). Dans les zones protégées comme le parc national de Yellowstone, il y a souvent peu ou pas d'activité anthropique et, par conséquent, l'importance relative des loups pour façonner la dynamique et les fonctions d'un écosystème est potentiellement plus élevée (Mech, 1966, 2013 ; McLaren et Peterson, 1994 ; Berger et al., 2001a ; Terborgh et Estes, 2010 ; Kuijper et al., 2016). Cependant, l'existence et l'étendue de ces effets sont encore étudiées et remises en question (Kauffman et al., 2010 ; Winnie, 2012 ; Brice et al., 2020). En dehors des zones protégées, les effets des prédateurs sur la densité et le comportement des populations de proies peuvent être réduits et/ou modifiés en raison des activités anthropiques qui ont un impact beaucoup plus important sur la plupart des niveaux trophiques, de la végétation aux herbivores et aux grands prédateurs (Eriksen et al., 2011 ; Mech, 2012 ; Kuijper et al., 2016 ; Gicquel et al., 2020). Dorresteijn et al. (2015) ont constaté que les effets directs et indirects de l'homme influençaient l'écosystème, et tous les niveaux trophiques qui le composent, plus fortement que les autres prédateurs du sommet de la chaîne. Étant donné que les humains peuvent influencer à la fois les prédateurs et leurs proies, ils façonnent aussi fortement le potentiel des **cascades trophiques**, soit en affectant directement leur densité et/ou leurs comportements, soit indirectement en modifiant les paysages de ressources exploités par les prédateurs et les proies (Kuijper et al., 2016).

En Scandinavie, le prélèvement humain a remplacé de manière fonctionnelle la prédation naturelle des loups sur les élan au cours du siècle dernier (Sand et al., 2006). Lorsque la mortalité des élan due aux prédateurs naturels est absente ou plus faible (territoires de loups) par rapport à la mortalité liée à la chasse, les comportements anti-prédateurs peuvent prendre plus de temps à être sélectionnés, car la pression de chasse exercée par les humains peut conduire à une sélection contre de tels traits (Sand et al., 2006 ; Kuijper et al., 2016). Le fait de se tenir debout et d'être agressif envers les loups a été documenté comme le

comportement anti-prédateur le plus efficace pour les élan, par exemple sur l'île Royale (Mech, 1966, 1970 ; Peterson, 1977). Cependant, les élan en Scandinavie étaient moins susceptibles de prendre position lorsqu'ils étaient attaqués par des loups et choisissaient plutôt de fuir (Wikenros et al., 2009). Ces différences de comportement peuvent être le résultat du mode de chasse et de la pression de chasse constante à laquelle les élan Scandinaves sont exposés depuis plus de 100 ans. En Scandinavie, les élan sont souvent chassés à l'aide de chiens d'arrêt qui les tiennent à distance pendant que le chasseur les traque. Par conséquent, le fait de prendre position et de se montrer agressif envers les chiens de chasse et les chasseurs augmenterait probablement les chances d'être abattu par rapport à la fuite, et sera donc sélectionné contre. En outre, la réponse des chasseurs au retour des loups peut également influencer les densités d'élan (Wikenros et al., 2015). Les chasseurs peuvent décider de ne pas modifier la récolte des élan pour compenser la mortalité des loups (Wikenros et al., 2015) et dans ce cas, la mortalité additive des loups et des chasseurs peut conduire à une réduction des densités d'élan (Jedrzejewski et al., 2000). Dans les paysages anthropiques, les humains peuvent également affecter les prédateurs et les proies en modifiant la disponibilité et la qualité des ressources (Kuijper et al., 2016). Par exemple, les pratiques forestières créent des coupes à blanc, ce qui entraîne le recrutement d'espèces fourragères attrayantes pour les ongulés, telles que le sorbier, le tremble et le saule (Kuijper et al., 2009). Les recherches futures sur les effets écologiques des grands prédateurs dans les paysages anthropogéniques devraient inclure les humains en raison de l'impact considérable qu'ils ont sur les écosystèmes partout dans le monde (Steffen et al., 2007).

CONCLUSION

Nos résultats s'ajoutent au nombre croissant d'études sur les effets écologiques des grands carnivores dans les paysages dominés par l'homme. **Dans notre étude, la présence du prédateur était positivement corrélée à l'abondance des proies et aux dommages causés par l'abrutissement. Cela contraste avec les recherches menées en Amérique du Nord.** Il y a de plus en plus de preuves que l'influence humaine peut être plus importante que celle des carnivores pour affecter les espèces à différents niveaux trophiques dans les paysages anthropogéniques par rapport aux écosystèmes plus vierges (Dorresteijn et al., 2015). Cela suggère que le potentiel des grands prédateurs à initier des cascades trophiques dépend du contexte, mais aussi que les études précédentes sur les interactions entre prédateurs et proies réalisées dans des zones protégées peuvent ne pas être représentatives des effets écologiques des grands prédateurs sur les proies dans de vastes régions du monde. Une question clé est donc de comprendre comment les prédateurs naturels et humains interagissent entre eux pour influencer les populations d'ongulés à travers différents gradients de pression anthropogénique, et comment les processus ascendants, que les humains modifient également, peuvent influencer ces interactions. Les études qui permettent de mieux comprendre comment et dans quelle mesure les activités humaines influencent le rôle fonctionnel des grands carnivores dans les paysages anthropiques ont d'importantes implications en matière de conservation et de gestion.