

Différences intercontinentales dans les modèles de prédation : les élan naïfs de Scandinavie apprendront-ils jamais ?

PROCEEDINGS
OF
THE ROYAL
SOCIETY **B**

Proc. R. Soc. B (2006) 273, 1421–1427

doi:10.1098/rspb.2005.3447

Published online 16 February 2006

Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn?

Håkan Sand^{1,*}, Camilla Wikenros¹, Petter Wabakken² and Olof Liberg¹

¹Grimsö Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences, 730 91 Riddarhyttan, Sweden

²Hedmark University College, Faculty of Forestry and Wildlife Management, 2480 Koppang, Norway

Résumé

La prédation a été reconnue comme une **force sélective** majeure dans l'évolution des caractéristiques comportementales des mammifères. À la suite de l'extinction d'un prédateur local, les proies peuvent perdre la connaissance des prédateurs naturels, mais elles expriment généralement des ajustements comportementaux après le retour des prédateurs. Nous montrons que le succès de chasse (HS) des loups (*Canis lupus*) recolonisant les élan (*Alces alces*) en Scandinavie était plus élevé que ce qui a été rapporté en Amérique du Nord, où les originaux ont été continuellement exposés aux loups et aux grizzlis. Nous n'avons trouvé aucune preuve que les élan aient exprimé des ajustements comportementaux qui ont diminué le HS des loups dans les territoires qui ont été occupés par les loups pendant 21 ans. Le comportement de l'élan envers les loups et les humains diffère typiquement en Scandinavie par rapport à l'Amérique du Nord. Nous expliquons les différences constatées par la variation de la pression de prédation exercée par les grands carnivores et par le taux et le mode de prélèvement humain au cours du vingtième siècle.

1. INTRODUCTION

La prédation est reconnue depuis longtemps comme une **force sélective** majeure dans l'évolution des caractéristiques comportementales des mammifères (Harvey & Greenwood 1978), à savoir la vigilance et l'attention (Elgar 1989). La théorie de la recherche de nourriture prédit que les animaux peuvent sacrifier du temps pour se nourrir afin de réduire le risque de prédation (Lima & Dill 1990 ; Brown 1999). Inversement, l'isolement des prédateurs devrait entraîner une sélection contre les comportements anti-prédateurs coûteux (Magurran 1999). L'extermination des grands prédateurs par l'homme peut donc avoir pour conséquence que les proies perdent ou modifient leur comportement anti-prédateur (Bayers 1997). Cependant, plusieurs études menées en Amérique du Nord ont démontré qu'après la réintroduction de grands prédateurs, tels que le loup (*Canis lupus*) et l'ours brun (*Ursus arctos*), ou après la recolonisation d'une zone où ils ont été absents pendant de longues périodes, leurs proies retrouvent rapidement leur ancien comportement anti-prédateur (Hunter & Skinner 1998 ; Berger 1999 ; Berger et al. Généralement, le succès de chasse (HS) des prédateurs recolonisateurs dans de tels cas est initialement élevé, mais il diminuera au fil du temps à mesure que les proies se réadapteront à leur présence. Cette réadaptation du comportement

des proies peut se produire en l'espace d'une seule génération, ce qui, pour l'élan (*Alces alces*) ou le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), ne dure pas plus de 4 à 5 ans (Bergeret al. 2001 ; Laundré et al. 2001). Ainsi, l'histoire des prédateurs et des proies est un facteur important dans la formation de l'écologie comportementale et de l'interaction des espèces proies actuelles et de leurs prédateurs (Blumstein 2002, Blumstein & Daniel 2005).

Dans la péninsule Scandinave (Suède et Norvège), la persécution intensive du loup (Wabakken et al. 2001) et de l'ours brun (Swenson et al. 1994) au cours des dix-neuvième et vingtième siècle a exterminé ces prédateurs de la plus grande partie de la péninsule. Les loups et les ours ont disparu du centre de la Scandinavie au milieu et à la fin des années 1800, et alors que les loups ont disparu de toute la péninsule à la fin des années 1960 (Haglund 1968), les ours bruns ont survécu dans une petite population restante dans la partie nord de la péninsule (Swenson et al. 1994). Le rétablissement et l'expansion dans le centre-sud de la Scandinavie ont commencé dans les années 1950 pour les ours bruns (Swenson et al. 1994) et jusque dans les années 1980 pour les loups (Wabakken et al. 2001). Contrairement aux loups, la population Scandinave d'élans a connu une croissance considérable tout au long du vingtième siècle (Markgren 1969 ; Lavsund & Sandegren 1989) et a été exposée à une gestion intensive qui a remplacé la mortalité naturelle par des prélèvements humains (Cederlund & Sand 1991 ; Saether et al. 1996 ; Stubsjoen et al. 2000 ; Solberg et al. 2003).

Nous avons étudié la prédation des loups et les HS sur les élans dans la population de loups en recolonisation dans le centre de la Scandinavie. Nous avons testé trois prédictions à partir de l'hypothèse selon laquelle l'histoire de la prédation façonne le comportement de la proie. **Premièrement**, les élans Scandinaves qui ne sont pas familiers avec les loups n'auront pas, dans un premier temps, un comportement approprié pour échapper à la prédation des loups après que ces derniers aient recolonisé une zone, et seront donc relativement plus faciles à tuer, c'est-à-dire naïfs par rapport aux élans des populations qui ont été continuellement exposées à la prédation des loups (Berger 1999). **Deuxièmement**, le taux de succès des loups chassant les élans devrait diminuer avec le temps écoulé depuis l'occupation d'une zone, du fait que les élans réadaptent (c'est-à-dire apprennent) leur comportement à la présence de la prédation des loups (Berger et al. 2001 ; Laundré et al. 2001). **Troisièmement**, les élans Scandinaves devraient exprimer un niveau plus élevé d'évitement et un comportement moins agressif envers les humains par rapport aux élans d'Amérique du Nord, qui sont principalement régulés par des prédateurs naturels.

Nous avons testé la première prédiction en comparant le HS sur les élans par les loups en Scandinavie avec les populations d'élans d'Amérique du Nord qui ont été continuellement exposées aux loups et aux grizzlis. La deuxième prédiction a été testée en corrélant le HS des loups avec le temps écoulé depuis la colonisation d'un nouveau territoire, tandis que la troisième prédiction a été examinée en comparant la réponse comportementale des femelles élans de Scandinavie et d'Amérique du Nord envers le personnel de recherche lors de la capture et de la manipulation des faons.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

(a) Collecte des données

Les loups ont été immobilisés depuis un hélicoptère à l'aide d'un pistolet à fléchettes fonctionnant au CO₂ (voir Arnemo et al. 2004 pour une description détaillée de la capture et de la manipulation des loups) et ont été équipés soit d'un collier GPS (Simplex, TVPositioning AB, Lindesberg, Suède) soit d'un collier radio VHF conventionnel (Telonics Mod. 500, Mesa, Arizona). Les loups équipés d'un collier VHF ont été suivis par radio 1 à 5 fois par jour depuis le sol pendant les périodes d'étude. Les colliers GPS ont été programmés pour être positionnés toutes les heures pendant les périodes d'étude et 2 à 6 fois par jour le reste de l'année. Tout au long des périodes d'étude, nous avons téléchargé des données toutes les semaines ou toutes les deux semaines depuis le sol à l'aide de signaux codés par VHF et d'un récepteur VHF avec enregistreur de données (RX-900, TVP Positioning AB, Lindesberg, Suède) et d'une antenne portable.

Au cours des hivers 1998-2003, des loups munis de colliers radio (1831 km) et des loups non munis de colliers (>1600 km) ont été suivis sur la neige à pied, à ski ou occasionnellement en motoneige. Une attaque de chasse a été définie comme un allongement de la foulée des loups et des élan, indiquant des allures bondissantes (course rapide), se produisant ensemble, et où les conditions locales de neige indiquaient que les traces avaient été faites simultanément (voir aussi Murray et al. 1995 pour une définition similaire). Une attaque était considérée comme réussie si un élan tué par un loup était trouvé en relation avec l'attaque, et comme un échec si aucune carcasse n'était trouvée. Parfois, il n'était pas possible de distinguer le modèle d'attaque typique des traces dans la neige près d'une carcasse d'élan, en raison de l'importante activité du loup autour de la carcasse. Dans ces cas, la présence de saignements frais et/ou de marques de morsures sur la carcasse a également été utilisée pour la classification d'une attaque de loup réussie (Sand et al. sous presse).

(Nous avons utilisé deux méthodes indépendantes et deux ensembles de données pour calculer le taux de chasse dans différents territoires de loups. La première méthode (A) a consisté à estimer les taux d'abattage sur la base des radio-télémetries dans quatre territoires pendant sept périodes d'étude (Sand et al. sous presse). Nous avons supposé que nous avons trouvé tous les élan tués par les loups pendant les périodes d'étude, mais pas toutes les attaques ratées, parce que nous n'avons pas suivi l'intégralité des trajets des loups entre les abattages. Au lieu de cela, nous avons utilisé la distance moyenne de déplacement quotidien des loups munis de colliers radio pour calculer la période de temps (nombre de jours-loups) correspondant au nombre total de km de pistes de loups suivies par le personnel de recherche pour chaque territoire de loups et chaque année. Nous avons ensuite calculé le nombre d'attaques réussies pendant la même période de temps en utilisant des estimations spécifiques au territoire du taux d'abattage (Sand et al. sous presse). Le HS du loup pour chaque territoire et chaque année a été estimée à partir du nombre calculé d'attaques réussies et du nombre réel d'attaques ratées enregistrées, selon le modèle suivant :

$$NS_{\text{moose}} = (ST_{\text{dist}}/WT_{\text{dist}}/KR_{\text{interval}}$$

et

$$WHS_{\text{moose}} = NS_{\text{moose}}/(NS_{\text{moose}} + NF_{\text{moose}}),$$

où NS_{moose} est le nombre calculé d'attaques réussies sur des élan, ST_{dist} est la distance parcourue dans la neige en km, WT_{dist} est la distance quotidienne moyenne parcourue par les

loux en hiver en km, KR_{interval} est le taux d'abattage calculé comme l'intervalle spécifique au territoire en jours entre les abattages d'élans, WHS_{moose} est le HS calculé des loups sur les élans et NF_{moose} est le nombre d'attaques ratées sur les élans enregistrées pendant le suivi de la neige.

La seconde méthode (**B**) implique des données provenant de 16 territoires avec des loups sans collier, ou des territoires avec des loups à collier radio, collectées avant ou après les périodes d'étude du taux de mortalité. Dans ces territoires, le personnel de recherche a effectué des traçages dans la neige chaque fois que des traces fraîches de loups ont été découvertes, et les traces ont été suivies sans recherche active de proies. Les données de ces 16 territoires peuvent donc être considérées comme des échantillons aléatoires d'attaques de loups sur des élans par différentes meutes de loups. Le HS a été estimée à partir de B1, la proportion d'élans individuels tués par rapport au nombre total d'élans attaqués, et B2, la proportion d'attaques réussies par rapport au nombre total d'attaques sur des élans. Le nombre exact d'élans rencontrés lors des attaques étant parfois difficile à enregistrer, cette première estimation s'est basée sur un échantillon de taille réduite.

Les données sur les HS des loups sur les orignaux en Amérique du Nord ont été extraites de cinq études indépendantes sur les interactions entre les loups et les orignaux couvrant trois régions géographiques et résumées par Mech & Peterson (2004).

La capture de faons nouveau-nés (âgés de 1 à 10 jours) en localisant et en observant des femelles à collier radio peu après la mise bas a été réalisée dans la zone de recherche faunique de Grimsö de 1993 à 2001. Lorsque le ou les faons étaient vus avec la femelle, l'équipe de capture (généralement une seule personne) se précipitait rapidement vers l'élan et débusquait presque systématiquement la femelle tandis que les faons s'accroupissaient ou essayaient de semer l'attrapeur. Les faons capturés ont été pesés, marqués à l'oreille et ont fait l'objet de mesures morphométriques.

(c) Analyses des données

L'ensemble des données était le pool de 122 observations d'attaques de loups sur des élans en utilisant les données de la méthode A ($n = 37$) et de la méthode B ($n = 85$). La différence dans le taux de HS entre les populations de loups en Scandinavie et en Amérique du Nord a été testée par régression logistique en utilisant la Scandinavie comme groupe de référence catégorique pour la comparaison par paire entre les populations. L'effet du temps écoulé depuis l'établissement des loups sur le HS entre les territoires et les années a été estimé en incluant une variable sur le nombre d'années depuis l'établissement des couples de loups pour chaque territoire. Cette variable a été traitée à la fois comme une variable continue et comme une variable catégorielle, afin de tester les effets linéaires et non linéaires du temps (années de présence des loups) sur le succès de la chasse. La variable catégorielle du temps écoulé depuis l'établissement de la paire a été recodée en quatre classes (1-2 ans ; 3-5 ans ; 6-10 ans ; 11-21 ans). Notre étude a inclus des données provenant de territoires occupés par des loups de façon plus ou moins continue depuis 21 ans (moyenne = 4,9, écart-type = 5,0), avec 11 (9,0%) des 122 observations provenant de territoires où les élans ont connu des loups pendant 10-21 ans, et 36 (29,5%) observations provenant de territoires occupés par des loups pendant plus de 5 ans, soit l'équivalent d'environ une génération d'élan. Les relations entre les HS et les variables potentielles ont été examinées par des analyses de rang de Spearman

des moyennes des paramètres entre les populations/études. Les variables ont été considérées comme significatives à un niveau $p < 0,05$. Les analyses ont été effectuées avec SPSS v. 11,5 pour Windows.

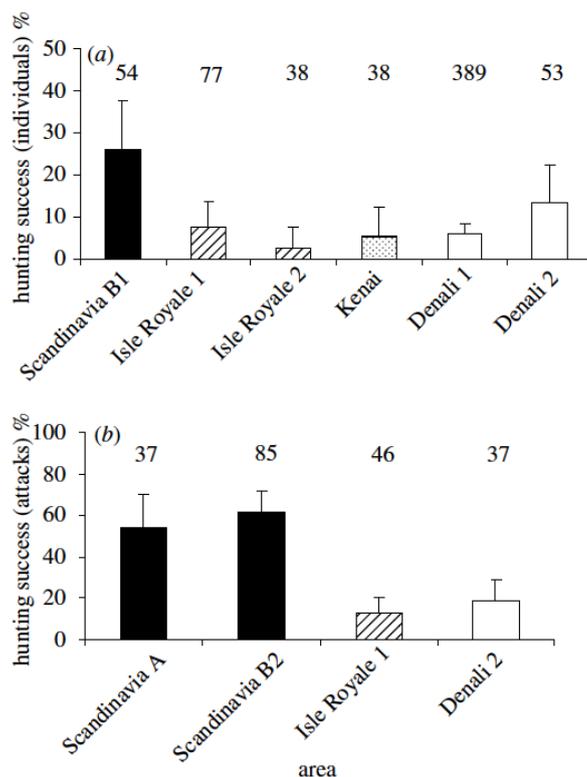


Figure 1. Succès de chasse du loup sur l'élan (95% C.I.) basé sur (a) le nombre d'élans individuels attaqués et (b) sur le nombre d'attaques d'élan en Scandinavie et en Amérique du Nord ; Isle Royale 1 (Mech 1966) ; Isle Royale 2 (Peterson 1977) ; Kenai (Peterson et al. 1984) ; Denali 1 (Haber 1977) ; Denali 2 (Mech et al. 1998). La taille de l'échantillon (n) pour chaque étude est indiquée au-dessus des barres. Scandinavie A et B se réfère au type de méthode utilisée pour calculer le succès de chasse

3. RÉSULTATS

Pour les deux méthodes (B_1 , B_2) d'estimation du HS, les résultats ont confirmé notre première prédiction. Le HS, basée sur la proportion d'élans individuels tués ($n = 14$) par rapport au nombre total d'élans ($n = 54$) impliqués dans 32 attaques de loups (B_1), était significativement plus élevée en Scandinavie (26%) dans quatre des cinq comparaisons par paire avec les données des populations nord-Américaines d'originaux et de loups (Figure 1a ; $\chi^2_5 = 22,1$; $p < 0,02$). Seule le HS à Denali (13%, $n = 53$), Alaska (Mech et al. 1998) ne diffère pas significativement de la Scandinavie (d.f. = 1 ; $p = 0,10$). Le HS basée sur les élans individuels tués en Scandinavie était de 2,0 à 9,9 fois plus élevé qu'en Amérique du Nord. Un HS significativement plus élevée a également été trouvée en Scandinavie en utilisant des données basées sur le nombre de chasses réussies (B_2), indépendamment du nombre d'individus d'élan impliqués dans chaque attaque, ($n_{\text{méthode1}} = 37$; $n_{\text{méthode2}} = 85$), par rapport à deux régions d'Amérique du Nord (Figure 1b ; $\chi^2_3 = 42,1$; $p < 0,01$). Selon la méthode utilisée pour calculer le HS des loups en Scandinavie, la proportion de chasses réussies en Scandinavie était 4,2 et 4,7 fois plus élevée que le HS trouvée à l'Isle Royale (Mech 1966), et 2,8 et 3,2 fois plus élevée que celle trouvée à Denali (Mech et al. 1998). De plus, lors d'attaques de loups, les originaux d'Amérique du Nord ont été tenus à distance, c'est-à-dire qu'ils ont fait front aux loups, beaucoup plus souvent qu'en Scandinavie (Tableau 1 ; Isle Royale : $\chi^2_1 = 49,8$; $p < 0,0001$ (Mech 1966), Denali : $\chi^2_1 = 23,0$; $p < 0,0001$, (Peterson et al. 1984)).

Contrairement à notre deuxième prédiction, les loups des territoires nouvellement colonisés

en Scandinavie n'ont pas bénéficié d'un plus grand HS que les loups des territoires occupés depuis 21 ans ($\chi^2_1 = 0,002$; $p = 0,96$) et nous n'avons trouvé aucune preuve d'effets non linéaires du temps écoulé depuis l'établissement des loups sur la variation du HS ($\chi^2_3 = 0,90$; $p = 0,60$).

Tableau 1. Différences entre la Scandinavie et l'Amérique du Nord en ce qui concerne la prédation, les prélèvements humains et le comportement des élan au cours du vingtième siècle

	North America Alaska	North America Isle Royale	Scandinavia south-central
proportion of mortality due to predation from large predators	high ^a (50–80%)	high ^b (> 58%)	absent ^c (wolves) or very low < 2% (brown bears)
annual human harvest in the moose population during the last 50 years	low (< 5%)	no harvest (National Park)	high ^d (25–40%)
harvest methods	no use of dogs (use of dogs prohibited for moose harvest)	no harvest (National Park)	dogs commonly used (20–30% of all moose shot by the use of baying dogs)
moose fronting wolves during wolf attacks ^e	common ^f (20 out of 36 = 56%)	common ^g (36 out of 114 = 32%)	uncommon (4 out of 49 = 8%)
moose cows aggressive towards humans at calf capture events	common ^h (helicopters used to keep the cow separated from the calf and capture crew)	no capture of calves (National Park)	rare (2 out of 131 = 1.5% capture events resulted in aggressive behaviour of moose cows)

^aOrians *et al.* 1997; Ballenberge & Ballard 1998; Ballard & Ballenberge 1998. ^bPeterson 1977. ^cWabakken *et al.* 2001; Swenson *et al.* 1994. ^dMarkgren 1969; Lavlund & Sandegren 1989; Solberg *et al.* 2003. ^ere-calculated data for moose surviving an attack by wolves. ^fPeterson *et al.* 1984. ^gMech 1966. ^hBallard *et al.* 1979; Gasaway *et al.* 1992; Franzman 1998.

Nous avons également analysé les effets de confusion possibles d'autres facteurs que la géographie/l'histoire sur la variation du HS, à savoir la taille de la meute de loups, la taille du corps du loup, la taille du corps de l'élan, le pourcentage de femelles adultes tuées, le pourcentage d'individus âgés (>10 ans), la densité de la population d'élan, la structure de la population d'élan, le pourcentage de faons tués par des loups dont la graisse de la moelle est appauvrie (<10%), l'épaisseur de la neige et le mois de la collecte des données (Tableau 2). Nous avons prédit que l'augmentation du HS des loups serait positivement associée à tous ces facteurs, à l'exception de la taille des élan, qui devrait être négativement liée au HS. Deux de ces facteurs n'ont pu être évalués que qualitativement en relation avec le HS, à savoir le mois de la collecte des données, qui était neutre par rapport à la variation du HS, et la structure d'âge de la population, qui avait un effet contraire à celui prédit sur le HS. On a supposé que la structure d'âge de la population était biaisée vers une plus grande proportion d'originaux plus âgés dans les populations d'originaux nord-Américaines sans prélèvement humain (Isle Royale) ou avec un faible taux de prélèvement humain (Alaska) par rapport à la population d'originaux Scandinaves fortement prélevée. Parmi les facteurs restants, quatre (taille de la meute, profondeur de la neige, densité de la population d'originaux, pourcentage de faons tués par des loups et dont la graisse de la moelle est épuisée) étaient inversement liés au HS, et n'étaient donc pas susceptibles de contribuer à la valeur plus élevée du HS en Scandinavie. Quatre variables (taille de l'élan, pourcentage de faons tués, pourcentage de femelles adultes tuées, pourcentage de vieux élan tués) étaient positivement mais faiblement liées (d.f. = 5, $p > 0,34$) au HS. Une variable (la taille du loup) a apporté un certain soutien ($r_s = 0,62$, d.f. = 5, $p = 0,17$) à la prédiction selon laquelle ce facteur pourrait contribuer à la variation constatée dans le HS entre les études. Les loups adultes de Scandinavie et d'Alaska étaient de taille égale mais en moyenne 25% plus lourds que les loups de l'Isle Royale. En revanche, les femelles élan adultes en Scandinavie et sur l'île Royale étaient à peu près de la même taille mais en moyenne 7 à 13% plus petites que les originaux de l'Alaska. Ainsi, le

rapport entre la taille de l'élan et celle du loup dans les populations/études était négativement lié au HS, mais pas de manière significative ($r_s = -0,47$, d.f. = 5, $p = 0,29$).

Le comportement des élans à l'égard du personnel de capture a été enregistré lors de la capture des faons nouveau-nés au cours de 131 occasions en Scandinavie. Dans seulement trois cas (2,3%), la femelle est restée à proximité (10-20 m) du faon capturé, et un comportement agressif a été enregistré dans seulement deux cas (1,5%), y compris une attaque complète.

Tableau 2. Estimations spécifiques de la population d'élans, de loups et de caractéristiques environnementales pour chaque étude et zone d'étude utilisée pour la comparaison du succès de la chasse aux loups sur les élans. Les données présentées sont tirées de chaque étude, sauf indication contraire

area	study	study period	mean pack size	mean size adult moose (kg)	mean size adult male wolves (kg)	proportion of cows of adults in wolf kill	mean snow depth during winter (cm)	proportion of calves in wolf kill	proportion > 10 years of adults killed	months of data collection	mean moose population density 10 km ⁻²	mean percentage marrow fat of wolf killed calves	percentage of wolf killed calves with depleted (< 10%) marrow fat
Scandinavia	this study	1998–2003	5.2	350	48	0.74	30	0.71	0.39	Dec–Mar	12.0	56% ^a	0%
Isle Royale	Mech 1966	1959–1961	15	350 ^b	39 ^c	0.57	48	0.36	0.32 ^d	Feb–Mar	11.0	—	16% ^e
Isle Royale	Peterson 1977	1970–1974	6.9	350 ^b	39 ^c	0.46	60	0.42	0.32 ^d	Jan–Mar	15.5	—	45%
Kenai	Peterson <i>et al.</i> 1984	1976–1981	11.2	375 ^f	45	0.96	50	0.47	0.61	Dec–Mar	8.0	25–30% ^g	48%
Denali 1	Haber 1977	1967–1974	13.8 ^h	400 ^f	47 ⁱ	0.55	50	0.45	—	—	1.6 ^j	—	—
Denali 2	Mech <i>et al.</i> 1998	1986–1994	6.7	400 ^f	47 ⁱ	0.64	80	0.36	0.45 ^k	year-round ^l	2.0	44% ^m	10% ⁿ

^aData from two wolf territories ($n = 24$). ^bEstimated from Mech (1966) and Peterson & Ciucci (2003). ^cFrom table 4.1 in Peterson & Ciucci (2003). ^dData from Peterson (1977). ^eData from 1958–1964 given in table 33 in Peterson (1977). ^fFrom Franzman *et al.* (1978). ^gEstimated mean from fig. 6 in Peterson *et al.* (1984). ^hEstimated from data in table 6.4 in Peterson & Ciucci (2003). ⁱFrom Mech *et al.* (1998). ^jFrom table 6.2 in Peterson & Ciucci (2003). ^kRe-calculated from fig. 6.5 in Mech *et al.* (1998). ^lBut most data from the winter period. ^mRe-calculated from December–April data in table 6.5 in Mech *et al.* (1998). ⁿData re-calculated from fig. 6.10 in Mech *et al.* (1998).

4. DISCUSSION

Nous montrons que le comportement des élans envers les loups et les humains est différent en Scandinavie par rapport à l'Amérique du Nord et nous expliquons ce schéma par une différence dans le principal facteur de mortalité au cours des 100 dernières années. Les méthodes et l'étendue de l'exploitation humaine en tant que facteur de mortalité par rapport aux prédateurs naturels au cours du vingtième siècle ont probablement entraîné un relâchement, voire une perte, de la **réponse comportementale** aux loups recolonisateurs dans la population d'élans Scandinave.

Bien qu'un certain nombre d'autres paramètres spécifiques aux populations de loups et d'élans aient été pris en compte pour déterminer s'ils avaient un effet sur les résultats, seuls deux d'entre eux (la taille des loups et des élans) ont apporté un certain soutien au modèle trouvé. Cependant, bien que ces paramètres (et leur ratio) soient corrélés comme on pourrait le prévoir avec la variation du HS, leur relation n'était pas significative entre les populations/études.

Nous interprétons plutôt nos résultats comme un soutien à notre première prédiction selon laquelle les élans de Scandinavie sont actuellement **naïfs** face à la recolonisation par les loups par rapport aux populations où les loups sont présents de façon continue (Denali, Alaska) ou ont été absents pendant une période relativement courte, c'est-à-dire de 40 à 50 ans (Isle Royale, Kenai, Alaska).

Contrairement à notre première prédiction, la deuxième prédiction a échoué, c'est-à-dire que le HS diminuera avec le temps écoulé depuis l'occupation d'une zone par les loups. **L'hypothèse** selon laquelle les élans adaptent rapidement leur comportement à la nouvelle présence des loups n'a donc pas été confirmée. Nos résultats semblent donc contraster avec d'autres études où les ajustements comportementaux chez les ongulés pour réduire la

prédation des loups et des grizzlis ont été documentés comme se produisant au cours d'une seule génération de proies (Hunter & Skinner 1998 ; Berger 1999 ; Berger et al. 2001 ; Laundré et al. 2001). Nos résultats étaient **inattendus** car une forte pression de prédation sur les faons par les loups (70% de tous les élan tués), comme on le trouve généralement en Scandinavie (Sand et al. sous presse), favoriserait un **processus d'apprentissage** transmis verticalement, ce qui serait le moyen le plus efficace d'obtenir un changement de comportement généralisé dans la population et, en fin de compte, de réduire le HS des loups. De façon **surprenante**, nos données semblent également contraster avec une étude de la réponse des élan à une population d'ours bruns en expansion en Scandinavie (Berger et al. 2001). Les ours situés sur le front d'expansion avaient un HS plus élevée que les ours situés au cœur de la population, ce qui suggère un changement adaptatif dans le comportement des élan. Une explication de la différence entre la réponse des élan aux ours et aux loups peut être que la population d'ours en Scandinavie a une plus longue histoire de distribution sympatrique avec les élan dans les zones centrales des ours (30-50 ans) comparée à l'établissement relativement récent de la population de loups (10-25 ans ; Wabakken et al. 2001). Ceci indique que le changement **adaptatif** du comportement anti-prédateur chez l'élan Scandinave peut prendre plus de temps que la période couverte par nos données (jusqu'à 21 ans). Alternativement, des changements plus subtils dans le comportement des élan Scandinaves, non reflétés dans le HS des loups, peuvent encore avoir eu lieu dans certains territoires de loups dans cette étude.

Notre **troisième** prédiction a cependant été soutenue par le fait que les élan Scandinaves semblent être beaucoup plus timides envers les humains que les originaux d'Amérique du Nord. Des comportements agressifs envers les humains ont souvent été rapportés chez les femelles originaux d'Amérique du Nord (Geist 1963 ; Mech 1966, 1970 ; Peterson 1977 ; Franzman 1998 ; Mech et al. 1998), ce qui explique pourquoi les hélicoptères doivent normalement séparer les femelles qui élèvent les jeunes de l'équipe de capture lors de la capture des jeunes originaux (Ballard et al. 1979 ; Gasaway et al. 1992 ; Franzman 1998). En Scandinavie, les comportements agressifs des femelles allaitantes envers les humains sont extrêmement rares (Ekman et al. 1992), ce qui a également été corroboré par le comportement des femelles élan envers le personnel humain lors de la capture des nouveaux-nés dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö.

Nous soutenons qu'il existe deux facteurs importants qui, seuls ou combinés, constituent la cause ultime des différences comportementales observées chez les élan entre les continents et expliquent pourquoi les élan de Scandinavie, mais pas ceux d'Amérique du Nord, n'ont pas réussi jusqu'à présent à se réadapter à la prédation par les loups. Tout d'abord, les élan du centre-sud de la Scandinavie n'ont pas subi la prédation des loups (et des ours bruns) depuis 120-150 ans, alors que la plupart des populations d'originaux en Alaska et au Canada ont une histoire d'exposition continue à la prédation des loups et des ours au cours des siècles passés (Orians et al. 1997 ; Mech et al. 1998 ; Franzman & Schwartz 1998). Le principal facteur de mortalité en Alaska est la prédation par les grands prédateurs tels que les loups, les ours noirs (*Ursus americanus*) et les grizzlis (Orians et al. 1997 ; Ballard & Van Ballenberge 1998) avec un taux de prélèvement annuel de <5% de la population hivernale (Van Ballenberge & Ballard 1998). En revanche, les originaux de l'Isle Royale sont arrivés sur l'île au début du vingtième siècle et ont été protégés de tout prélèvement humain depuis lors (Peterson 1977). En 1949, les loups ont colonisé l'île et sont actuellement leur seul prédateur. Par ailleurs, les originaux de la péninsule de Kenai en Alaska ont échappé à la prédation des

loups (mais pas à celle des ours noirs) en raison de l'extermination des loups pendant une période (1915-1960) au cours du vingtième siècle (Peterson et al. 1984). Ainsi, la période pendant laquelle les orignaux ont été libérés de la prédation des loups a été significativement plus courte à Kenai et sur l'île Royale (40-50 ans) qu'en Scandinavie (120-150 ans).

Deuxièmement, dans la plupart des régions de Scandinavie, le prélèvement humain a complètement remplacé la prédation naturelle des élan par les loups et les ours bruns au cours du vingtième siècle. Au cours des 40-50 dernières années, le taux de prélèvement annuel d'élan a été de 25-40% de la population hivernale totale (Markgren 1969 ; Lavsund & Sandegren 1989 ; Solberg et al. 2003), et a constitué environ 95% de la mortalité totale (Cederlund & Sand 1991 ; Saether et al. 1996 ; Stubsoen et al. 2000). Cette pression de prélèvement s'est poursuivie dans la majeure partie de l'aire de répartition générale des loups après leur retour, alors que la mortalité due à la prédation des loups dans cette aire de répartition reste aujourd'hui généralement faible par rapport au prélèvement humain (<5%). Même dans les territoires actuels des loups, la mortalité des orignaux due à la prédation des loups ne représente que 25 à 50% du prélèvement humain (Solberg et al. 2003).

Le mode de chasse à l'élan diffère également d'un continent à l'autre. En Amérique du Nord, l'utilisation de chiens pour la chasse à l'orignal est interdite. En Scandinavie, l'utilisation de chiens pour chasser l'élan est très répandue et a une longue tradition (100 ans) (Ekman et al. 1992). Certaines races de chiens ont été sélectionnées artificiellement pour ce type de comportement de chasse, qui présente de grandes similitudes avec le comportement de chasse des loups. Cependant, contrairement à une attaque de loup sur un élan, les chiens de chasse n'appuient jamais sur l'attaque pour tuer l'élan, mais essaient simplement de garder l'élan à l'écart, le distrayant ainsi et révélant sa position au chasseur, qui peut alors le suivre à la trace. Environ 20 à 30% de tous les élan récoltés chaque année dans le noyau actuel de l'aire de répartition du loup sont abattus à l'aide de cette méthode (Sand et al. données non publiées). Cela signifie que le comportement anti-prédateur le plus efficace que les élan peuvent utiliser contre les loups, c'est-à-dire être agressif et prendre position contre les loups, comme cela a été démontré par exemple sur l'île Royale (Mech 1966 ; 1970 ; Peterson 1977), est exactement le comportement qui a été sélectionné depuis plus de 100 ans en Scandinavie. Cette différence de comportement peut également se refléter dans la proportion relativement faible d'élan qui ont résisté aux attaques des loups en Scandinavie par rapport aux élan d'Amérique du Nord.

Comme le maintien d'un comportement anti-prédateur (par exemple l'agressivité) en l'absence de prédateurs est supposé être coûteux (Magurran 1999), nous nous attendons à ce qu'il soit éliminé, ou du moins assoupli, par la sélection s'il n'y a pas d'autre avantage. Si, en outre, un nouveau prédateur apparaissait, contre lequel le comportement anti-prédateur précédent était encore plus coûteux, comme le comportement agressif de l'élan à l'égard des chasseurs humains, nous nous attendrions à une forte sélection directe contre ce comportement. La chasse humaine a remplacé les prédateurs naturels pendant plusieurs siècles dans de vastes régions du monde et constitue actuellement la principale cause de mortalité pour de nombreuses espèces de grands mammifères. Il est donc probable que le prélèvement humain ait été un facteur évolutif important qui a façonné les stratégies du cycle de vie et le comportement de ces espèces (Festa-Bianchet 2003), mais nos données

soutiennent l'idée de Berger (2005) selon laquelle il est peu probable qu'il ait été fonctionnellement équivalent à celui des grands mammifères carnivores.

Nous **concluons** que les élans Scandinaves ont acquis un comportement anti-prédateur efficace contre les loups recolonisateurs aussi rapidement qu'en Amérique du Nord. Nous soutenons que cette différence s'explique par la plus longue période de séparation entre les deux espèces en Scandinavie, par la récolte humaine plus longue et beaucoup plus intensive des élans par rapport à n'importe quelle région d'Amérique du Nord, et par l'utilisation de chiens de chasse en Scandinavie. Il reste à voir si cela ne fera que retarder le réajustement ou si la sélection et/ou la dérive ont éliminé une partie de la base génétique de ce comportement dans la population d'élans Scandinaves.