

Modèles de charognage d'une population de loups consanguins dans un paysage où les déchets sont fournis par l'homme

Received: 8 November 2022 | Revised: 28 April 2023 | Accepted: 13 June 2023

DOI: 10.1002/ece3.10236

RESEARCH ARTICLE

Ecology and Evolution  WILEY

Scavenging patterns of an inbred wolf population in a landscape with a pulse of human-provided carrion

Camilla Wikenros¹  | Cecilia Di Bernardi^{1,2}  | Barbara Zimmermann³  |
Mikael Åkesson¹  | Maïke Demski⁴ | Øystein Flagstad⁵  | Jenny Mattisson⁵  |
Aimee Tallian⁵  | Petter Wabakken³  | Håkan Sand¹ 

Résumé

Le charognage est une partie importante de l'acquisition de nourriture pour de nombreuses espèces de carnivores qui alternent entre le charognage et la prédation. Dans les paysages ayant un impact anthropogénique, les humains fournissent de la nourriture que les espèces charognardes peuvent utiliser. Nous avons quantifié l'ampleur de l'abattage par rapport au charognage des loups gris (*Canis lupus*) en Scandinavie où l'homme a un impact sur l'écosystème par le biais de la chasse, des pratiques d'utilisation des terres et de l'infrastructure. Nous avons étudié la cause de la mort de différents animaux utilisés par les loups, et examiné comment la proportion de leur temps de consommation consacré au charognage était influencée par la saison, l'affiliation sociale des loups, le niveau de consanguinité, la densité d'élan (*Alces alces*) comme leur principale proie, la densité d'ours bruns (*Ursus arctos*) comme compétiteur intragilde, et la densité humaine. Nous avons utilisé les données de 39 loups munis de colliers GPS couvrant 3198 jours d'étude (2001-2019), y compris 14 205 lieux d'alimentation dans des groupes espace-temps, et 1362 carcasses utilisées par les loups. La plupart des carcasses ont été tuées par des loups (80,5%) tandis qu'une petite partie est morte d'autres causes naturelles (1,9%). Les autres carcasses avaient des causes de mortalité anthropogéniques (4,7%), ou la cause de la mort était inconnue (12,9%). Le temps passé à fouiller était plus élevé en hiver qu'en été et en automne. Les loups solitaires ont passé plus de temps à faire les poubelles que les individus vivant en meute, probablement parce que le succès de la chasse individuelle est plus faible que celui de la meute. Le temps consacré au charognage augmente avec le coefficient de consanguinité des loups adultes, ce qui pourrait indiquer que les individus les plus consanguins ont recours au charognage, qui nécessite moins de force corporelle. La compétition entre les loups et les ours bruns a été clairement démontrée, de même qu'une relation positive entre la densité humaine et le temps passé à faire les poubelles. Cette étude montre comment des facteurs intrinsèques et extrinsèques déterminent le comportement de charognage des loups, et que malgré un niveau élevé de consanguinité et l'accès à des charognes d'origine anthropique, les loups utilisent principalement leurs propres animaux tués.

1 | INTRODUCTION

Les carnivores se procurent de la nourriture par la prédation (c'est-à-dire en tuant les proies) et/ou la nécrophagie (c'est-à-dire en utilisant les charognes de manière opportuniste) (Schaller, 1972). Le niveau de prédation par rapport à la nécrophagie varie selon les espèces, les populations et les individus, et peut changer en réponse à des facteurs intrinsèques et extrinsèques (Pereira et al., 2014). Les carnivores peuvent passer au charognage pendant les périodes où les proies sont moins vulnérables à la prédation (Pereira et al., 2014), lorsque la densité des proies accessibles est faible (Messier & Crete, 1985 ; Tallian, Smith, et al., 2017), ou lorsque des sources de nourriture anthropogéniques sont facilement disponibles (Mattisson et al., 2016). La taille corporelle individuelle des carnivores peut également affecter les niveaux de charognage, car la taille corporelle joue un rôle clé dans le succès de la chasse (MacNulty, Smith, Mech, et al., 2009). Cependant, la plupart des carnivores se livrent à la fouille lorsqu'ils rencontrent une carcasse (DeVault et al., 2003 ; Selva et al., 2005 ; Wilson & Wolkovich, 2011), et la fouille est donc une partie importante de l'acquisition de nourriture pour de nombreuses espèces de carnivores.

Pour les grands carnivores, le niveau de charognage par rapport à la prédation peut différer entre les paysages anthropogéniques et les zones protégées. La charogne fournie par les humains peut également être préférée, en particulier lorsque l'accessibilité et l'abondance des proies sauvages sont faibles (Newsome et al., 2015). Pour les prédateurs supérieurs tels que les loups gris (*Canis lupus*), le régime alimentaire peut être modifié par l'accès à des sources de nourriture anthropiques telles que le bétail (par exemple, via la déprédation), les décharges de carcasses et les sites d'ordures (Newsome et al., 2015). Par exemple, la déprédation était courante chez les loups au Portugal (Vos, 2000), la majorité des charognes effectuées par les loups en Italie étaient des charognes de bétail (Ciucci et al., 2020), et les loups utilisaient les ordures dans le sud de l'Europe (Zlatanova et al., 2014).

La fourniture de sources alimentaires anthropogéniques peut présenter de grandes variations dans le temps (Wikenros et al., 2013). Par exemple, l'impulsion des restes d'abattage pendant la saison de chasse à l'élan (*Alces alces*) en Scandinavie est utilisée par toute une série d'espèces de carnivores (Gomo et al., 2017 ; Wikenros et al., 2013). Les activités humaines ne se traduisent pas seulement par un apport direct de sources de nourriture en termes de charognes, mais peuvent également affecter l'accès des carnivores aux proies sauvages. En raison de la chasse intensive à l'élan en Scandinavie, l'état corporel des élans survivants est généralement élevé (Sand et al., 2012) et le taux de mortalité non liée à la chasse faible (Broman et al., 2002 ; Ericsson et al., 2001 ; Rönnegård et al., 2008). En conséquence, les charognards disposent de moins de biomasse provenant d'élans morts de causes autres que la chasse, par exemple, le décès dû à l'hiver (Wikenros et al., 2013).

Dans cette étude, nous explorons les modèles de charognage et de prédation dans un paysage anthropogénique en Scandinavie en utilisant les données de 82 périodes d'étude, où nous avons cherché des carcasses utilisées par des loups munis d'un collier GPS, réalisées entre 2001 et 2019. En premier lieu, nous avons classé la cause de la mort des carcasses utilisées par les loups et estimé la proportion du temps de consommation consacré aux charognes détritatives par rapport aux cadavres de loups. En second lieu, nous avons examiné comment la proportion du temps de consommation consacré aux charognes (ci-après temps de

charognage) par les loups était affectée par un ensemble de facteurs intrinsèques et extrinsèques dont l'importance pour les habitudes alimentaires des loups a été démontrée ou dont on a émis l'hypothèse.

La population de loups de Scandinavie a subi une perte de diversité génétique et des niveaux élevés de consanguinité depuis que la population actuelle a été fondée en 1983 (Åkesson, Flagstad, et al., 2022 ; Vilà et al., 2003 ; Viluma et al., 2022). Cette situation a eu des effets négatifs sur la condition physique des individus (Åkesson et al., 2016 ; Liberg et al., 2005 ; Milleret et al., 2017 ; Wikenros et al., 2021) et a augmenté l'incidence des anomalies congénitales (Räikkönen et al., 2006). Il a été démontré que la consanguinité a un effet négatif sur l'état corporel de plusieurs populations de loups (Fredrickson & Hedrick, 2002 ; Keller & Waller, 2002 ; Laikre & Ryman, 1991). Les loups fortement consanguins pourraient donc être moins performants lorsqu'ils chassent de grandes proies ongulées et donc plus susceptibles de recourir au charognage, qui nécessite moins de force corporelle. Nous avons prédit que le temps de charognage serait plus important avec une consanguinité plus élevée en raison d'une diminution associée de l'état corporel. Nous avons également prédit un temps de charognage plus important pour les loups solitaires, comme observé précédemment (Bassi et al., 2018). Les loups solitaires sont généralement des chasseurs plus jeunes et moins expérimentés, et on s'attend à ce qu'ils aient une efficacité de chasse réduite par rapport aux individus vivant en meute (MacNulty et al., 2014 ; Sand et al., 2006a ; Zimmermann et al., 2015).

La saison peut également affecter le niveau de charognage des loups étant donné que la mortalité naturelle des élan se produit à la fin de l'hiver alors qu'il y a une plus grande disponibilité de charognes d'origine anthropique pendant l'automne en raison de la chasse à l'élan (Wikenros et al., 2013). Ainsi, nous avons prédit que le temps de charognage serait plus élevé pendant la saison de chasse en automne. Nous avons également prédit que le temps de charognage augmenterait à mesure que la densité d'élan diminuerait, car il devient plus difficile de trouver des individus vulnérables, conformément à une réponse fonctionnelle prédite (Zimmermann et al., 2015), et avec l'augmentation de la densité d'ours bruns (*Ursus arctos*). Lorsque les loups vivent en sympatrie avec les ours bruns, le taux de mortalité des loups diminue en raison de la compétition d'interférence pendant le printemps et de la compétition d'exploitation pendant l'été (Tallian, Ordiz, et al., 2017). Nous avons également exploré l'effet de l'impact anthropogénique sur les modèles de recherche de nourriture des loups en testant l'effet de la densité humaine sur le temps consacré à la recherche de nourriture. Nous avons prédit une augmentation du temps passé à faire les poubelles avec une densité humaine plus élevée, car cela entraîne probablement une plus grande présence de sources de nourriture d'origine anthropogénique (Oro et al., 2013) telles que les restes de chasseurs tués, les collisions de véhicules, les stations d'appâts et les charognes de bétail abandonnées de manière illégale.

Notre étude fournit une documentation détaillée de l'écologie alimentaire d'une population de loups consanguins vivant dans un paysage soumis à une gestion intensive des ongulés et des grands carnivores. Les résultats ont des implications pour la gestion des populations d'ongulés car le ratio prédation/récupération influencera l'impact des loups sur la croissance des populations de proies. En outre, l'étude fournit des connaissances sur la façon dont les loups peuvent avoir un impact sur les espèces cooccurrentes par le biais de leur degré

d'utilisation des charognes. Cette étude apporte également un éclairage nouveau sur les effets de la consanguinité sur les schémas de l'écologie alimentaire des loups.

2 | METHODES

2.1 | Zone d'étude

L'étude a été menée en Scandinavie (Norvège et Suède) dans l'aire de répartition de la population de loups (Figure 1). La zone était principalement constituée de forêts boréales, où la plupart des forêts (composées d'épicéas de Norvège [*Picea abies*], de pins sylvestres [*Pinus sylvestris*] et de quelques espèces d'arbres à feuilles caduques) étaient gérées par coupe à blanc suivie d'une régénération, résultant en une mosaïque de peuplements de conifères de classes d'âge différentes ainsi qu'en un vaste réseau de routes forestières. La densité humaine était en moyenne de 25 humains/km² en Suède et de 15/km² en Norvège en 2020 (<https://www.fn.no>), avec une moyenne de 9/km² (fourchette de 1 à 79) dans les territoires de loups inclus dans cette étude.

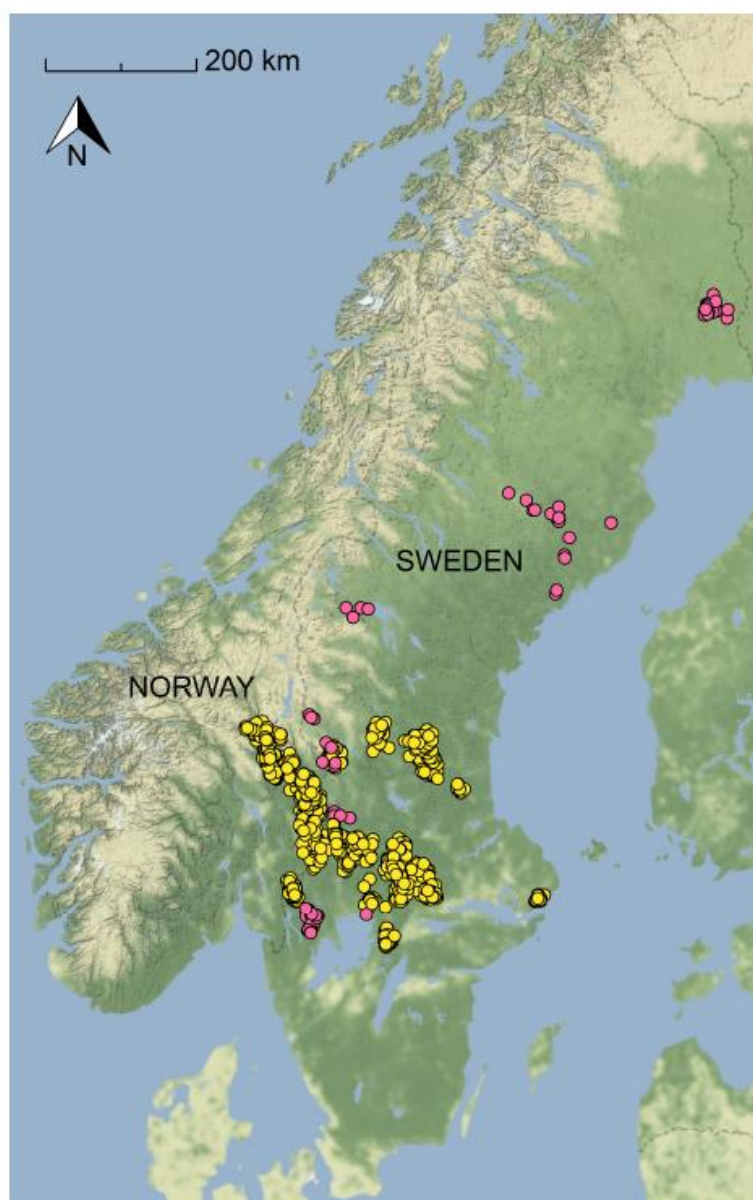


FIGURE 1. Sites avec carcasses ($n = 1362$) trouvés lors d'études intensives de prédation de loups solitaires (points roses, $n = 11$) et de loups adultes en meutes (≥ 2 loups, points jaunes, $n = 71$) en Scandinavie, 2001-2019

Les loups ont disparu de la plus grande partie de la Scandinavie, y compris de notre zone d'étude, à la fin du 19^{ème} siècle et étaient fonctionnellement éteints dans les années 1960. Ils sont revenus dans la zone d'étude à la fin des années 1970 et au début des années 1980 grâce à une recolonisation naturelle à partir de la population de loups Finlandais/Russes et la première reproduction confirmée a eu lieu en 1983 (Åkesson, Flagstad, et al., 2022). À l'hiver 2019/2020, la population comprenait 71 territoires, dont 26 paires non reproductrices et marquées par l'odeur et 45 groupes familiaux (≥ 3 loups dont ≥ 1 loup adulte marqué par l'odeur), la majorité (78%) des territoires étant situés en Suède (Wabakken et al., 2020). La taille moyenne des groupes familiaux était de 5,6 individus (95% CI = 4,6-6,7 ; Chapron et al., 2016) et le plus grand groupe familial documenté pendant l'hiver était de 12 individus (Svensson et al., 2021). La population de loups en Scandinavie est gérée par un contrôle légal visant à réguler la taille de la population et à réduire l'impact socio-économique des loups sur les communautés locales. Cependant, aucun contrôle légal n'a eu lieu pendant les périodes d'étude intensive dans les territoires de loups inclus dans l'étude.

L'élan est la principale proie des loups en Scandinavie (Sand et al., 2008 ; Zimmermann et al., 2015). La population Scandinave d'élan est l'une des populations d'ongulés les plus exploitées au monde, avec 25 à 30% de la population d'élan exploités chaque année (Lavsund et al., 2003). La saison de chasse à l'élan en Norvège commence le 25 septembre et dure jusqu'au 23 décembre. En Suède, la saison de chasse est autorisée pendant 3 semaines en septembre et/ou du deuxième lundi d'octobre au dernier jour de janvier ou de février. La densité hivernale moyenne des élan était de 1,3/km² à l'intérieur des territoires des loups (Zimmermann et al., 2015). La densité de chevreuils (*Capreolus capreolus*), une proie alternative pour les loups, était généralement inférieure à 0,5/km² dans les territoires de loups situés dans la partie centrale et nord de l'aire de reproduction des loups, mais atteignait jusqu'à 4,5/km² dans les territoires de loups plus méridionaux (Sand et al., 2016).

Les autres carnivores de grande et moyenne taille dans la zone d'étude comprenaient l'ours brun, le lynx eurasiens (*Lynx lynx*) et le glouton (*Gulo gulo*). Les espèces charognardes les plus courantes sont le renard roux (*Vulpes vulpes*), le corbeau freux (*Corvus corax*), le geai des chênes (*Garrulus glandarius*), la martre d'Europe (*Martes martes*), l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et la corneille à capuchon (*Corvus cornix*) (Wikenros et al., 2013).

2.2 Caractéristiques individuelles des loups

L'affiliation sociale des loups a été classée comme solitaire ou meute (paire de marqueurs d'ascension ou groupe familial), sur la base du système de surveillance des loups en Scandinavie. Le suivi est effectué chaque année du 1^{er} octobre au 31 mars, principalement à l'aide du pistage dans la neige, combiné à l'analyse de l'ADN des excréments et de l'urine (Åkesson, Svensson, et al., 2022).

Sur la base d'un pedigree reconstruit des couples reproducteurs confirmés depuis la création de la population actuelle de loups en Scandinavie (Åkesson et al., 2016 ; Liberg et al., 2005), le coefficient de consanguinité (F) des femelles et des mâles adultes reproducteurs dans les meutes (les loups solitaires ont été exclus des analyses incluant l'effet de la consanguinité) a été calculé à l'aide de CFC v. 1.0 (Sargolzaei et al., 2005). **Le couple d'adultes au sein d'une meute se déplace généralement ensemble et est principalement responsable de la chasse aux ongulés parmi les membres de la meute** (Nordli et al., 2023 ; Zimmermann et al., 2015). Nous

avons donc testé les coefficients de consanguinité moyens des femelles et des mâles adultes d'une meute (F_{average}) dans les analyses, ainsi que le coefficient de consanguinité du mâle adulte (F_{male}), étant donné la plus grande taille corporelle des mâles adultes par rapport aux femelles adultes, ce qui peut impliquer une plus grande contribution au succès de la chasse (MacNulty, Smith, Mech et al., 2009 ; Sand et al., 2006a).

2.3 Études intensives de la prédation

Pour identifier les carcasses utilisées par les loups, nous avons utilisé les données GPS recueillies auprès des loups porteurs de colliers (GPS-Simplexor Tellus TVP Positioning/Followit et GPS-Plus Vectronic Aerospace), stockées dans un système de base de données Wireless Remote Animal Monitoring pour la validation et la gestion des données (Dettki et al., 2014). Toutes les procédures, y compris la capture, la manipulation et la pose de colliers sur les loups (Sand et al., 2006a), étaient conformes aux exigences éthiques et ont été approuvées par l'Agence suédoise de protection des animaux et le Comité Norvégien d'éthique des animaux d'expérimentation.

Au total, 82 études intensives ont été menées entre 2001 et 2019 sur 39 individus de loups, 34 en été (du 15 mai au 14 septembre, 26 loups munis de colliers), huit en automne (du 15 septembre au 14 décembre, six loups munis de colliers), et 40 en hiver (du 15 décembre au 14 mai, 28 loups munis de colliers). La définition des différentes saisons était basée sur la variation de la disponibilité des carcasses (Wikenros et al., 2013). Sept études ont chevauché deux saisons de 1 à 8 jours (médiane 2 jours). Onze de ces études portaient sur des loups solitaires ($n = 7$ individus), tandis que 71 portaient sur des meutes ($n = 32$ individus). Nous n'avons utilisé que les données d'un seul des loups adultes de la même meute ($n_{\text{mâles}} = 61$, $n_{\text{femelles}} = 10$). Les loups solitaires étaient soit des individus capturés et munis de colliers alors qu'ils étaient louveteaux dans leur territoire de naissance pendant leur premier hiver et pour lesquels des études intensives ont été menées pendant la phase de dispersion ($n = 2$) ou après qu'ils se soient établis dans un nouveau territoire ($n = 3$), soit des loups solitaires et territoriaux capturés et munis de colliers ($n = 2$). Les périodes d'études intensives comprenaient un total de 3198 jours d'études (moyenne = 39, étendue = 8-84) où tous les sites d'alimentation potentiels ont été inspectés sur le terrain et toutes les carcasses trouvées ont été classées selon la cause et l'heure de la mort.

Pendant les études intensives, les colliers GPS ont été programmés pour prendre une position toutes les demi-heures ($n = 30$) ou toutes les heures ($n = 52$). On a supposé que les loups passaient du temps à proximité des carcasses pour manipuler, consommer et digérer la nourriture. Tous les sites situés à moins de 200 m les uns des autres (c'est-à-dire un groupe) ont été visités sur le terrain après que les loups munis d'un collier GPS aient quitté la zone et ont cherché des carcasses, avec l'aide de chiens pendant l'été. L'équipe de terrain a recherché des carcasses dans un rayon de 100 m autour des emplacements GPS groupés pendant toute la période d'étude (Sand et al., 2005). En outre, des sites individuels ont été occasionnellement visités et recherchés pour les carcasses.

Pour toutes les carcasses trouvées, l'équipe de terrain a identifié l'espèce et a classé la cause de la mort comme prédation par le loup ou mort par une autre cause (Sand et al., 2005, 2008). Dans cette étude, les carcasses tuées par des loups comprenaient (1) des « ongulés frais tués par des loups », qui ont été classés comme tués par des loups sur la base de signes de traces

de chasse et/ou de saignements importants/sang frais sur le site de la carcasse et si l'heure estimée de la mort de l'animal coïncidait avec l'heure de la première localisation GPS du loup muni d'un collier, (2) des « vieux ongulés tués par des loups », (3) « petites espèces de proies », lorsqu'une espèce de proie autre que les ongulés a été utilisée par les loups, (4) « proies carnivores », y compris les loups tués par les loups, les renards roux et les chiens domestiques, et (5) « bétail », y compris les ongulés domestiques tués par les loups. Les charognes détournées comprenaient (1) « d'autres causes de décès », y compris les ongulés morts de faim, de noyade, de maladie ou tués par une autre espèce que le loup, et (2) « d'origine anthropogénique », lorsque la cause du décès était liée à l'activité humaine, y compris les collisions de véhicules, les charognes laissées par les chasseurs ou les décharges illégales de charognes d'animaux d'élevage. Enfin, les carcasses qu'il n'était pas possible de classer comme tuées par des loups, comme ayant une autre cause de mort ou comme étant d'origine anthropique ont été classées comme « cause de mort inconnue ». Comme cette catégorie pouvait être soit tuée soit charognée par des loups, nous avons calculé à la fois une estimation minimale de charognage en supposant que les inconnus étaient tués par des loups, et une estimation maximale de charognage en supposant que les inconnus étaient morts pour une autre raison et avaient été charognés par des loups. Dans la catégorie inconnue, on estime que 54% des carcasses sont mortes avant le début des périodes d'étude.

2.4 Temps de consommation

Pour définir le temps de consommation des loups par carcasse, nous avons créé des grappes spatio-temporelles, qui sont un ensemble d'emplacements où chaque emplacement était ≤ 200 m de l'emplacement séquentiel suivant, et où ≥ 1 emplacement dans la grappe était à moins de 200 m d'une carcasse (Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Tallian et al., 2022). Ici, l'ensemble de données a été sous-échantillonné à des emplacements horaires pour une comparaison égale entre les études. Les grappes ont été générées dans R (R Core Team, 2021). Pour chaque période d'étude, nous avons calculé le temps total de consommation comme le nombre de lieux dans les groupes espace-temps associés à une carcasse. Chaque lieu d'alimentation a été classé comme prédateur ou charognard, en fonction de la cause de la mort de la carcasse. Il convient de noter que ces grappes espace-temps créées sur l'ensemble des données peuvent différer de la grappe créée en continu pendant le travail sur le terrain. Ainsi, lorsqu'un groupe spatio-temporel chevauche plusieurs sites de carcasses et qu'au moins une des carcasses a été classée comme tuée par un loup, le groupe s'est vu attribuer une prédation (en supposant que les loups se trouvaient là en raison de leur propre mort). Si la première visite des loups sur les différents sites de carcasses a eu lieu à des moments différents ($n = 91$), le cluster a été attribué à la carcasse que les loups ont visitée le plus récemment dans le temps (en supposant que les loups étaient là à cause de la carcasse la plus fraîche).

Un total de 69 616 localisations GPS (représentant tout le temps des loups) a été collecté pendant les études intensives, dont 14 205 localisations se trouvaient dans des groupes espace-temps (définis comme le temps de consommation). Ces groupes espace-temps étaient constitués de 12 137 localisations sur des sites où les loups ont tué, 823 localisations sur des sites de charognage et 1245 localisations sur des carcasses dont la cause de la mort n'est pas connue. Le temps de consommation total moyen (nombre de sites d'alimentation/nombre total de sites pour chaque période d'étude) pour les loups en meute était de 22% (intervalle 6-50) et de 16% pour les loups solitaires (intervalle 3-44). Le temps de consommation total

moyen en hiver était de 22% (intervalle 10-37), de 19% en été (intervalle 3-50), et de 20% en automne (intervalle 6-38).

2.5 Densité d'élans

La densité relative des élans (par km²) a été estimée dans les zones utilisées par les loups pendant les études hivernales en utilisant des comptages de groupes de boulettes fécales effectués au printemps, après la fonte des neiges. Les comptages ont été effectués sur des parcelles d'échantillonnage circulaires d'une surface de 100 m². La distribution des parcelles d'échantillonnage dans les territoires des loups a suivi l'une des deux conceptions, la prédominante étant 40 parcelles réparties uniformément le long des côtés d'un carré de 1 km², avec une distance de 100 m entre les parcelles. Les carrés d'échantillonnage étaient régulièrement répartis sur le territoire des loups (38-130 carrés par territoire). Le plan d'échantillonnage alternatif consistait en des grappes de cinq parcelles, disposées le long des bords et au centre d'un carré de 50 × 50 m. Les grappes de parcelles d'échantillonnage étaient réparties régulièrement sur les territoires des loups (38-121 grappes par territoire). Nous avons compté tous les groupes de boulettes déposées entre la chute des feuilles (10 octobre) et le moment du comptage printanier juste après la fonte des neiges. En raison du climat froid pendant cette période de l'année, avec des températures généralement inférieures à zéro et une couverture neigeuse, nous avons considéré la décomposition des groupes de boulettes fécales comme négligeable. Les comptages de boulettes ont été convertis en densités hivernales des élans en tenant compte du taux de défécation des élans (14 groupes de boulettes par jour ; Rönnegård et al., 2008) et du laps de temps entre la chute des feuilles et la date du comptage (Sand et al., 2016). La densité moyenne d'élans par carré a été interpolée à l'aide de la pondération inverse de la distance dans ArcGIS en incluant les 12 carrés les plus proches de n'importe quelle cellule matricielle de 100 m de taille dans le territoire du loup. Pour chaque étude intensive, la densité moyenne d'élans a été estimée comme la moyenne de toutes les cellules tombant dans un tampon de 18 km de rayon autour du centroïde du territoire des loups, représentant une taille moyenne du territoire des loups (Mattisson et al., 2013). Le centroïde a été localisé pendant le suivi annuel des loups (Åkesson, Svensson, et al., 2022). Nous avons utilisé le centroïde de la saison de suivi suivante si la même paire de loups adultes était toujours présente sur le territoire, tenant ainsi compte d'un changement possible de la zone utilisée en raison de changements dans la composition de la meute après la reproduction au printemps et la dispersion des petits plus âgés. Le centroïde de la saison de suivi précédente a été utilisé si le couple n'était pas présent sur le territoire la saison suivante.

2.6 Densité de l'ours brun

Un indice relatif de la densité de l'ours brun a été calculé en utilisant les statistiques officielles sur le nombre annuel et les emplacements spatiaux des ours bruns récoltés (<https://www.rovba.se/no>), une méthode qui s'est avérée refléter la densité et la distribution de l'ours (Kindberg et al., 2009). L'indice relatif de densité (par km²) a été estimé en utilisant l'estimation de densité par noyau dans QGIS 3.16.16 avec un rayon de recherche de 100 km. Pour chaque étude estivale sur les meutes, l'indice relatif moyen de la densité des ours bruns a été estimé dans un rayon de 18 km autour du centroïde du territoire du loup en utilisant les mêmes méthodes que celles décrites pour la densité des loups.

2.7 | Densité humaine...

2.8 | Analyses statistiques...

3 | RÉSULTATS

Les études intensives ($n = 82$) comprennent 1362 observations de loups utilisant des carcasses (au total 1426 dont 64 carcasses doubles ou multiples). La plupart des carcasses ont été tuées par des loups (80,5%) tandis qu'une petite partie est morte d'autres causes naturelles (1,9%). Les autres carcasses avaient des causes de mortalité anthropogéniques (4,7%), ou la cause de la mort était inconnue (12,9%). Les ongulés étaient les carcasses les plus communes (au total 85,9% dont 69,9% tués par des loups, Figure 2a, Tableau 1). La majeure partie des carcasses restantes était constituée de petites espèces de proies (8,0%), d'événements de prédation (2,1%), de charognage sur le bétail (1,8%) et d'espèces inconnues (1,7%). La prédation intraguild et les meurtres intraspécifiques étaient rares (0,5%) avec quatre des sept carcasses presque entièrement consommées par les loups.

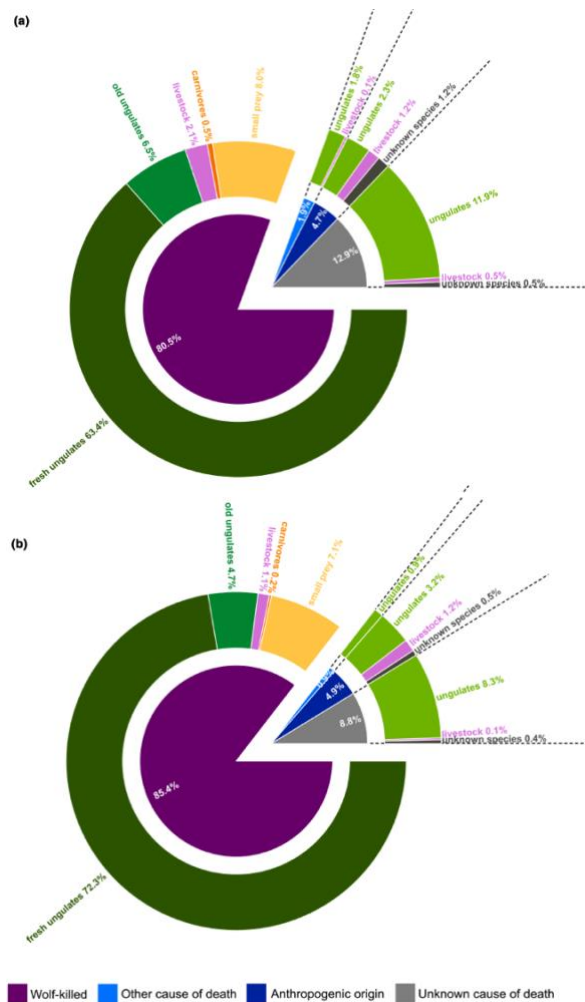


FIGURE 2. Distribution relative (a) du nombre de sources de nourriture visitées par les loups ($n = 1362$) et (b) du temps de consommation ($n = 14\ 205$ localisations GPS), au cours d'études intensives de la prédation ($n = 82$) menées à partir des localisations GPS de 39 loups solitaires ($n = 11$) ou en meutes (≥ 2 individus, $n = 71$) en Scandinavie, 2001-2019. Le cercle intérieur montre la cause de la mort (loup tué, autre cause de la mort, origine anthropogénique ou cause inconnue de la mort) et le cercle extérieur montre les loups tués regroupés en ongulés sauvages tués pendant (frais) ou avant la période d'étude (vieux), en bétail, en carnivores ou en petites espèces de proies, tandis que les sources de nourriture détournées ont été regroupées en ongulés sauvages, en bétail ou en espèces inconnues

La majeure partie du temps de consommation des loups a été consacrée aux ongulés fraîchement tués par les loups (72,3%, Figure 2b). Les loups ont passé entre 6% (moyenne, 95% CI : 3-9) et 13% (95% CI : 9-18) de leur temps de consommation à faire du charognage, en considérant les estimations minimales et maximales, respectivement.

TABLEAU 1. Carcasses ($n = 1362$) utilisées par les loups au cours de 82 études intensives de prédation en Scandinavie entre 2001 et 2019

Common name	Scientific name	Wolf-killed ^a	Other cause of death	Anthropogenic origin	Unknown cause of death
Badger	<i>Meles meles</i>	18 (1/13/4)			
Beaver	<i>Castor fiber</i>	18 (8/10/0)			
Black grouse	<i>Tetrao tetrix</i>	25 (11/13/1)			
Capercaillie	<i>Tetrao urogallus</i>	11 (5/5/1)			
Cattle	<i>Bos taurus</i>	2 (0/2/0)		8 (6/2/0)	
Hooded crow	<i>Corvus cornix</i>	1 (1/0/0)			
Dog	<i>Canis familiaris</i>	1 (0/0/1)			
Hare	<i>Lepus spp.</i>	12 (6/6/0)			
Hazel grouse	<i>Tetrastes bonasia</i>	2 (0/2/0)			
Magpie	<i>Pica pica</i>	1 (0/1/0)			
Moose	<i>Alces alces</i>	818 (420/358/40)	15 (7/7/1)	28 (19/4/5)	122 (81/32/9)
Pig	<i>Sus scrofa domesticus</i>			4 (2/1/1)	
Red deer	<i>Cervus elaphus</i>	6 (6/0/0)			1 (1/0/0)
Red fox	<i>Vulpes vulpes</i>	4 (2/2/0)			
Reindeer	<i>Rangifer tarandus</i>	22 (11/11/0)	1 (0/1/0)		5 (5/0/0)
Roe deer	<i>Capreolus capreolus</i>	124 (107/17/0)	10 (7/2/1)	3 (3/0/0)	39 (39/0/0)
Sheep	<i>Ovis aries</i>	6 (0/6/0)		5 (2/1/2)	1 (0/1/0)
Siberian jay	<i>Perisoreus infaustus</i>	1 (0/1/0)			
Squirrel	<i>Sciurus vulgaris</i>	1 (1/0/0)			
Unknown bird species	NA	14 (2/12/0)			
Unknown species	NA	2 (0/2/0)		16 (8/1/7)	7 (2/5/0)
Vole	<i>Cricetidae spp.</i>	3 (0/3/0)			
Wild boar	<i>Sus scrofa</i>	3 (1/2/0)			
Wolf	<i>Canis lupus</i>	2 (2/0/0)			

Note : Les espèces sont spécifiées par ordre alphabétique selon le nom commun, le nom scientifique, et sont regroupées comme suit : tué par le loup, autre cause de mort, origine anthropogénique, ou cause de mort inconnue. Les nombres par saison sont indiqués entre parenthèses selon (hiver/été/automne).

^a Toutes les espèces de proies non ongulées sont supposées être tuées par le loup

3.1 | Effets de la saison, de l'affiliation sociale et de la densité humaine

En utilisant l'ensemble des données et l'estimation maximale de la durée des fouilles, quatre modèles avaient un $\Delta AICc \leq 2$. Le modèle le mieux classé comprenait la saison et l'affiliation sociale. La saison a été retenue dans les quatre premiers modèles, tandis que l'affiliation sociale n'a été incluse que dans deux des quatre (Tableau 2). La durée maximale de charognage était plus élevée en hiver qu'en été et en automne. Le temps de charognage était également plus élevé pour les loups solitaires que pour les meutes (Figure 3, Tableau 3). L'intensité humaine a été incluse dans deux des meilleurs modèles (Tableau 2). Le remplacement du paramètre de l'affiliation sociale par la densité humaine (modèle 3) n'a indiqué que de faibles preuves d'une relation négative, puisque l'intervalle de confiance des estimations de la densité humaine incluait zéro (Tableau 3), tandis que l'ajout de la densité humaine au modèle supérieur (modèle 4) n'a pas été instructif (Tableaux 2 et 3). Les modèles les plus performants avec des estimations minimales et maximales du temps de récupération ont donné des résultats similaires (Figure A1), et les deux modèles les mieux classés avaient les mêmes ensembles de variables explicatives pour les estimations minimales (Tableau A1) et maximales du temps de récupération (Tableau 3). La densité humaine n'a pas été incluse

dans les modèles les plus importants lors de l'utilisation de l'estimation minimale du temps de récupération (Tableau A1).

Les loups individuels ou les meutes étaient responsables d'une variance considérable des données dans tous les modèles, comme le montrent les valeurs conditionnelles plus élevées que les valeurs marginales de R^2 (également dans les modèles saisonniers, Tableaux 2 et A1).

TABLEAU 2. Modèles mixtes linéaires généralisés pour évaluer l'effet de la saison (été, automne, hiver), de l'affiliation sociale (solitaire, meute ≥ 2 loups), de la densité humaine, du coefficient de consanguinité moyen de la femelle et du mâle adultes ($F_{average}$), et de la densité d'ours bruns, sur la proportion du temps de consommation consacré au charognage par les loups en Scandinavie au cours de la période 2001-2019

Dataset	No.	Intercept	Season	Social	Human	$F_{average}$	Moose	Bear	df	$\Delta AICc$	LogLik	R^2_c	R^2_m
Annual $n=82$	1	X	X	X		-	-	-	5	0	-785.8	0.63	0.07
	2	X	X			-	-	-	4	1.5	-787.7	0.64	0.04
	3	X	X		X	-	-	-	5	2.0	-786.8	0.66	0.06
	4	X	X	X	X	-	-	-	6	2.0	-785.7	0.64	0.07
		X			X	-	-	-	3	188.3			
		X		X	X	-	-	-	4	189.9			
		X		X		-	-	-	3	190.8			
Winter $n=35$	1	X	-	-		X	X	-	4	0	-440.3	0.79	0.20
	2	X	-	-	X	X	X	-	5	0.3	-439.0	0.79	0.28
	3	X	-	-			X	-	3	1.0	-442.0	0.81	0.15
		X	-	-	X		X	-	4	2.4			
		X	-	-		X		-	3	11.5			
		X	-	-				-	2	11.8			
		X	-	-	X	X		-	4	13.8			
Summer $n=27$	1	X	-	-				-	2	0	-96.1	0.59	-
	2	X	-	-	X			-	3	0.6	-95.1	0.578	0.07
	3	X	-	-	X			X	4	1.2	-94.1	0.57	0.16
	4	X	-	-				X	3	1.7	-95.7	0.58	0.03
		X	-	-		X		-	3	2.2			
		X	-	-	X	X		-	4	3.4			
		X	-	-	X	X		X	5	4.0			
	X	-	-		X		X	4	4.4				

Note : Les analyses ont été effectuées en utilisant les estimations maximales de la proportion du temps de consommation consacré à l'élimination des déchets (pour les estimations minimales, voir le tableau A1). Pour tous les modèles testés, les degrés de liberté (df) et la différence d'AICc par rapport au modèle le mieux classé ($\Delta AICc$) sont indiqués. Pour les modèles dans la limite de $\Delta AICc \leq 2$, la log-vraisemblance (LogLik), le R^2 conditionnel (R^2_c) et marginal (R^2_m) de Nakagawa sont également indiqués

3.2 Effets de la consanguinité, de la densité d'élans et de la densité humaine en hiver

En utilisant les données hivernales et l'estimation maximale de la durée d'élimination des déchets, trois modèles avaient un $\Delta AICc \leq 2$. Le modèle le mieux classé comprenait la consanguinité et la densité d'élans, la consanguinité étant retenue dans deux des trois meilleurs modèles, tandis que la densité des élans était retenue dans tous les modèles (Tableau 2). Le temps de charognage a augmenté avec la densité d'élans et le coefficient de consanguinité $F_{average}$ ($F_{average}$ a donné de meilleurs résultats [$\Delta AICc = 1,8$] dans l'ensemble de modèles AICc que F_{male} , Figure 4, Tableau 3). La densité humaine a également été incluse dans le deuxième modèle le mieux classé, avec une relation positive avec l'estimation maximale du temps de charognage (Tableau 3). Cependant, lorsque l'on utilise l'estimation minimale du temps de charognage, la densité d'élans n'est pas incluse dans les modèles les plus importants, ce qui entraîne des effets incohérents de la densité d'élans. Les trois principaux modèles utilisant l'estimation minimale du temps d'élimination comprenaient la consanguinité ($F_{average}$) et la densité humaine, ainsi que le modèle avec interception seulement (Tableau A1). La consanguinité et la densité humaine étaient toutes deux positivement corrélées avec le temps charognage (Tableau A2, Figure A2), mais n'ont montré qu'une faible évidence lorsque le modèle à ordonnée à l'origine a été inclus parmi les trois premiers modèles.

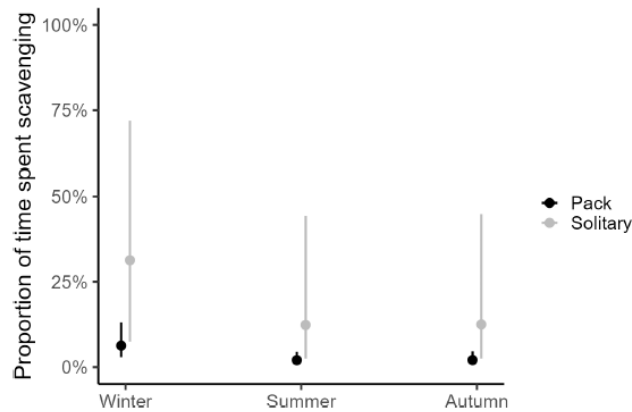


FIGURE 3. Proportion prédite de l'estimation maximale du temps de consommation consacré au charognage (\pm 95% CI) en fonction de la saison (hiver, été, automne) et de l'affiliation sociale des loups (meute [noire, ≥ 2 loups], solitaire [grise]) à partir du modèle le mieux classé basé sur les localisations GPS de 82 études intensives de prédation en Scandinavie, 2001-2019

3.3 Effets de la consanguinité, de la densité des ours bruns et de la densité humaine en été

En utilisant les données estivales et l'estimation maximale de la durée de charognage, quatre modèles avaient un $\Delta AICc \leq 2$. Le modèle le mieux classé pour l'ensemble de données estivales utilisant l'estimation maximale du temps de nécrophagie était le modèle à interception seulement, et les modèles incluant la densité d'ours bruns et la densité humaine ont chacun été retenus dans deux des quatre modèles les plus importants (Tableau 2). Le temps de récupération tend à augmenter avec la densité d'ours bruns et la densité humaine (Tableau 3, Figure 5), mais les preuves sont faibles, car le modèle à ordonnée à l'origine seulement a été classé comme le meilleur modèle et les intervalles de confiance pour le paramètre se chevauchent.

Le modèle le mieux classé utilisant l'estimation minimale du temps de récupération comprenait le coefficient de consanguinité $F_{average}$ uniquement ($F_{average}$ a mieux performé [$\Delta AICc = 2,8$] dans l'ensemble de modèles $AICc$ que F_{male}), et le modèle incluant la consanguinité et la densité d'ours bruns était le deuxième modèle le mieux classé (Tableau A1) parmi les deux premiers modèles. Le temps de charognage a augmenté avec la consanguinité et la densité d'ours bruns (Tableau A2, Figure A3).

2 | DISCUSSION

Nos résultats suggèrent que l'ampleur de l'activité de nécrophagie varie selon les individus et que les loups solitaires et consanguins y consacrent généralement plus de temps. Des facteurs extrinsèques tels que la densité des principales espèces de proies, les concurrents intraguildes et les humains ont également affecté la propension des loups à faire les charognes. Cependant, malgré les niveaux extrêmes de consanguinité chez les loups Scandinaves (Åkesson et al., 2016) et les humains qui fournissent saisonnièrement de grandes quantités de biomasse à partir des restes de chasse (Wikenros et al., 2013), les loups de Scandinavie ont principalement consommé des ongulés qu'ils ont tués. Le manque de preuves solides pour plusieurs des variables explicatives est probablement dû au fait que le temps de charognage était globalement faible pour les loups en Scandinavie par rapport au temps passé sur leurs propres animaux tués.

TABLEAU 3. Paramètres estimés du modèle conditionnel (β) avec l'erreur type (SE) et l'IC à 95% (variables explicatives indiquées en gras lorsqu'elles ne chevauchent pas zéro) pour chaque variable explicative retenue dans les modèles avec $\Delta AICc \leq 2$ (Tableau 2)

Dataset	Model no.	Explanatory variable	β	SE	95% CI	
Annual <i>n</i> =82	1	Intercept	-2.70	0.41	-3.51, -1.89	
		Season: summer	-1.17	0.10	-1.37, -0.98	
		Season: autumn	-1.16	0.13	-1.42, -0.90	
		Social affiliation: solitary	1.92	0.97	0.013, 3.82	
	2	Intercept	-2.39	0.40	-3.16, -1.61	
		Season: summer	-1.17	0.10	-1.37, -0.97	
		Season: autumn	-1.16	0.13	-1.41, -0.90	
	3	Intercept	-2.38	0.41	-3.18, -1.59	
		Season: summer	-1.17	0.10	-1.36, -0.97	
		Season: autumn	-1.14	0.13	-1.40, -0.89	
	4	Human density	-0.46	0.37	-1.18, 0.25	
		Intercept	-2.66	0.43	-3.50, -1.83	
Season: summer		-1.17	0.10	-1.37, -0.97		
Season: autumn		-1.15	0.13	-1.41, -0.89		
Social affiliation: solitary		1.69	1.07	-0.41, 3.80		
Winter <i>n</i> =35	1	Intercept	-3.59	0.70	-4.97, -2.22	
		Moose density	1.58	0.52	0.56, 2.60	
		<i>F</i> _{average}	1.27	0.66	-0.02, 2.56	
	2	Intercept	-3.83	0.70	-5.19, -2.47	
		Moose density	1.73	0.55	0.64, 2.82	
		<i>F</i> _{average}	1.42	0.63	0.19, 2.66	
	3	Human density	1.05	0.66	-0.25, 2.36	
		Intercept	-3.63	0.78	-5.15, -2.10	
		Moose density	1.60	0.54	0.54, 2.66	
	Summer <i>n</i> =27	1	Intercept	-4.14	0.58	-5.27, -3.00
			Intercept	-4.14	0.54	-5.21, -3.07
		2	Human density	0.80	0.56	-0.30, 1.90
Intercept			-4.07	0.50	-5.04, -3.10	
3		Bear density	0.70	0.46	-0.20, 1.60	
		Human density	1.02	0.54	-0.04, 2.07	
4		Intercept	-4.09	0.56	-5.185, -3.00	
		Bear density	0.47	0.50	-0.52, 1.46	

Note : Les analyses ont été menées en utilisant les estimations maximales de la proportion du temps de consommation consacré à la recherche de nourriture pour les études intensives annuelles, hivernales et estivales sur la prédation par les loups en Scandinavie, 2001-2019 (pour l'estimation minimale, voir le tableau A2)

Malgré une disponibilité 10 fois plus importante de biomasse provenant de la charogne d'élan en automne, principalement constituée de restes d'élan abattus par les chasseurs (Wikenros et al., 2013), le temps de charognage **n'était pas** plus important en automne. Les restes provenant de la chasse comprenaient les organes internes et la panse laissés dans la forêt après qu'un élan ait été abattu, ainsi que les restes de l'abattage (principalement des os). Dans une étude précédente menée en automne, les loups ne sont pas apparus sur les restes de chasse filmés à l'intérieur des territoires des loups (Wikenros et al., 2013), ce qui confirme les résultats de cette étude. **Il est probable que les loups évitent de fouiller les restes de chasse à l'automne en raison de l'augmentation de l'activité de chasse humaine pendant cette période.**

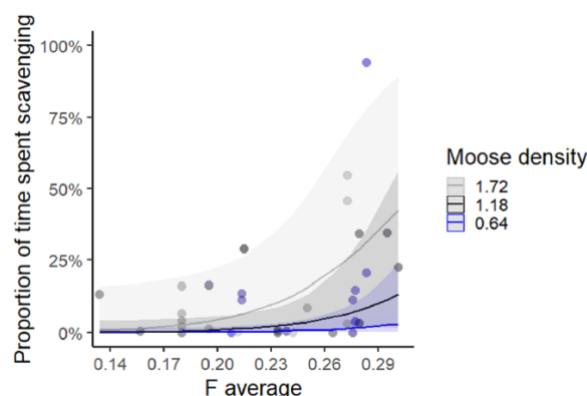


FIGURE 4. Proportion prédite de l'estimation maximale du temps de consommation consacré au charognage pendant l'hiver (IC $\pm 95\%$, données non échelonnées) en relation avec les coefficients de consanguinité moyens de la femelle et du mâle adultes ($F_{average}$) et la densité d'orignaux (maintenue constante à trois densités différentes) pour le modèle le mieux classé. Les points représentent chaque période d'étude. Les données ont été collectées lors d'études intensives sur la prédation (du 15 décembre au 14 mai, $n = 35$) pour les loups en meutes (≥ 2 loups) à l'aide de localisations GPS de loups à collier ($n = 23$) en Scandinavie, de 2001 à 2019

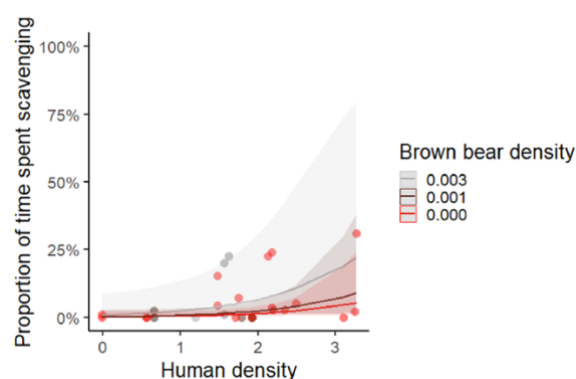


FIGURE 5. Proportion prédite de l'estimation maximale du temps de consommation consacré au charognage pendant l'été (IC $\pm 95\%$, données non échelonnées) en fonction de la densité humaine (log-transformée) et de la densité des ours bruns (maintenue constante à trois densités différentes) pour le troisième modèle classé ($\Delta AIC_c = 1,2$). Les points représentent chaque période d'étude. Les données ont été collectées lors d'études intensives sur la prédation (15 mai au 14 septembre, $n = 27$) pour les loups en meutes (≥ 2 loups) à l'aide de localisations GPS de loups munis de colliers ($n = 21$) en Scandinavie, 2001-2019

On peut également s'attendre à un tel évitement si l'on considère que la mortalité des loups est largement due à des facteurs anthropogéniques (abattage légal, braconnage vérifié et cryptique, et collisions avec des véhicules) et, dans une moindre mesure, à des causes naturelles de décès (Liberg et al., 2020). La majorité des élan sont récoltés en octobre, bien que la récolte se poursuive à une intensité moindre jusqu'à la fin du mois de février (Wikenros et al., 2013). Les loups de Scandinavie sont également connus pour éviter les établissements humains et les routes principales (Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Zimmermann et al., 2014), ce qui renforce l'idée que les loups peuvent éviter les zones où l'activité humaine est importante.

La biomasse provenant des collisions de véhicules et d'autres causes de décès (famine, etc.) constituait une plus petite partie (7% et 10%, respectivement) de la biomasse de carcasse disponible dans les territoires des loups par rapport aux restes provenant de la chasse à l'élan (57%) (Wikenros et al., 2013). Cependant, la biomasse provenant des collisions de véhicules est plus élevée en hiver qu'en été, et avec moins de variation dans la disponibilité tout au long de l'année, par rapport aux restes provenant de la chasse à l'élan qui sont généralement disponibles en courtes impulsions (Wikenros et al., 2013). Deux facteurs peuvent aider à expliquer le temps de charognage plus important des loups en hiver. **Premièrement**, les

décès causés par la famine, même s'ils sont peu nombreux, se produisent à la fin de l'hiver, lorsque l'état corporel des élans est connu pour être au plus bas (Cederlund et al., 1991 ; Sand et al., 2012). **Deuxièmement**, les températures froides de l'hiver gardent les carcasses plus fraîches et les font durer plus longtemps, augmentant ainsi leur disponibilité pour les charognards, par rapport à la période chaude de l'été.

Notre prédiction selon laquelle les loups solitaires sont plus charognard que les meutes a été confirmée. Nous n'avons pas été en mesure de séparer les différentes classes d'âge des loups solitaires dans les analyses en raison de la petite taille de l'échantillon. Ceci, ainsi que la grande variation dans le temps de charognage parmi les loups solitaires, rend difficile de tirer des conclusions claires. Cependant, la variation observée peut refléter la diversité parmi les loups solitaires qui ont récemment quitté leur territoire natal et se sont dispersés dans un paysage inconnu, par rapport aux loups solitaires plus âgés et plus expérimentés qui peuvent souffrir d'une efficacité réduite par rapport à la chasse en meute (Sand et al., 2006a ; Zimmermann et al., 2015). Il existe des preuves que les loups plus grands et plus expérimentés en Scandinavie ont un plus grand succès de chasse (Sand et al., 2006a), ce qui est en accord avec les résultats d'autres systèmes montrant un effet du sexe, de l'âge et de la taille du corps sur le succès de chasse (MacNulty, Smith, Mech, et al., 2009 ; MacNulty, Smith, Vucetich, et al., 2009). Les meutes dirigées par des mâles plus âgés avaient plus de succès dans la chasse à l'élan que les meutes dirigées par des mâles plus jeunes, et le succès de chasse des meutes dépendait plus de l'âge des mâles que de l'âge des femelles, les mâles étant 25 à 30% plus grands que les femelles (Sand et al., 2006a). La variation observée dans le temps de charognage parmi les loups en meute peut également être expliquée par l'âge et l'expérience ainsi que par la condition corporelle et la taille de la meute. Pour les loups vivant dans de grandes meutes, le niveau de charognage peut augmenter. En effet, les grandes meutes tuent souvent moins d'ongulés que nécessaire pour couvrir le taux métabolique de tous les membres de la meute, en particulier lorsque l'abondance d'élans est faible (Zimmermann et al., 2015). En revanche, les petites meutes subissent moins de concurrence intraspécifique pour la biomasse des proies tuées et peuvent donc s'appuyer sur le charognage.

Le niveau de consanguinité chez les loups a affecté le comportement individuel de recherche de nourriture, en particulier pendant l'hiver. La consanguinité devrait affecter négativement la condition corporelle (Laikre & Ryman, 1991) qui, à son tour, peut affecter le succès de la chasse, conduisant à une augmentation du temps de consommation de charognes plus faciles d'accès. Le temps de charognage a augmenté dans les zones à forte densité d'élans et de loups très consanguins. Malheureusement, la taille des échantillons était trop petite pour tester une interaction entre la densité d'élans et la consanguinité. Nous avons prédit que les loups vivant dans des zones à faible densité d'élans augmenteraient leur temps de charognage car ils devraient consacrer plus de temps à la recherche de proies vulnérables (Zimmermann et al., 2015). Il est possible que cela soit dû à une plus grande disponibilité des restes de chasseurs dans les zones à forte densité d'élans que les loups, peut-être surtout les loups consanguins, pourraient utiliser, mais cette question doit être étudiée plus en détail.

Nous avons trouvé peu de preuves que le temps de charognage augmentait avec la densité des ours bruns pendant l'été, comme on pourrait s'y attendre en raison de la compétition pour l'exploitation (Tallian et al., 2022). Les ours bruns et les loups s'attaquent fortement aux élans nouveau-nés pendant l'été en Scandinavie (Ordiz et al., 2020) et on s'attend

généralement à ce que la prédation des ours bruns sur les nouveau-nés s'ajoute à celle des loups (Griffin et al., 2011). De plus, en Scandinavie, les loups s'attaquent principalement aux jeunes élan pendant cette période, ne chassant qu'occasionnellement les classes d'âge adultes et subadultes, moins vulnérables. Ensemble, les loups et les ours bruns épuisent les réserves de proies néonatales partagées dans le paysage, diminuant la densité saisonnière globale de leurs proies principales. Ainsi, il y a probablement peu de proies vulnérables dans le paysage dans les zones où la densité d'ours bruns est élevée, ce qui peut faciliter un changement vers les charognage des loups (Tallian et al., 2022).

Le temps de charognage pendant l'été et l'hiver a augmenté avec la densité humaine conformément à notre prédiction, bien que ce ne soit que faiblement prouvé. Ceci reflète probablement le fait que le comportement de charognage des loups et/ou la disponibilité de la charogne fournie par l'homme peuvent être influencés non seulement par la densité humaine elle-même mais aussi par les activités humaines dans le paysage. En outre, la densité humaine n'est pas toujours un indice direct de l'activité humaine. La plupart des chasses à l'élan ont lieu dans des régions éloignées, ce qui entraîne une disponibilité saisonnière élevée de biomasse à charogner dans les régions à faible densité humaine, alors que d'autres types de sources alimentaires anthropiques sont probablement plus prévisibles dans le temps et plus disponibles dans les régions à forte densité humaine. Comme notre variable de réponse (temps de charognage) a été calculée au niveau du territoire, nous avons également inclus la densité humaine au niveau du territoire. Par conséquent, nos analyses ne reflètent pas la façon dont les humains peuvent affecter le comportement alimentaire des loups sur des carcasses spécifiques, ni la variation temporelle et l'hétérogénéité spatiale de la disponibilité des carcasses due aux humains, mais elles montrent l'effet global de la densité humaine sur le temps de charognage au niveau du territoire.

La consommation d'autres carnivores de la même guildes est généralement rare. Cependant, Martins et al. (2020) ont documenté une augmentation de la consommation entre carnivores dans les paysages dominés par l'homme, avec des densités plus élevées de mésoprédateurs et une disponibilité plus faible d'espèces de proies sauvages et domestiques. Différentes hypothèses ont été avancées pour expliquer pourquoi les carnivores tuent d'autres carnivores, à savoir l'acquisition de nourriture, la compétition, le comportement agressif (Martins et al., 2020). Les densités généralement élevées d'élan en Scandinavie rendent peu probable que l'acquisition de nourriture soit à l'origine des événements occasionnels de prédation intragilde, malgré le fait que les carcasses aient été partiellement consommées par les loups. L'abattage intraspécifique dans la population de loups Scandinaves était faible, avec seulement deux carcasses de loups trouvées pendant la période d'étude (en supposant que les restes des loups tués seraient trouvés avec la même méthodologie que celle utilisée pour trouver d'autres carcasses). Des agressions intraspécifiques peu fréquentes ont également été rapportées dans d'autres populations de loups à faible densité, contrairement à ce qui a été observé dans les populations de loups plus denses où les conflits intraspécifiques sont la principale cause naturelle de décès (Mech & Boitani, 2003).

La faible utilisation par les meutes de loups de la charogne fournie par l'homme, combinée à une faible incidence de déprédations sur le bétail, contraste avec d'autres paysages anthropogéniques où la déprédation par les loups est élevée (Vos, 2000), ou où les humains fournissent des décharges de carcasses et des sites d'ordures qui sont fortement utilisés par

les loups (Ciucci et al., 2020 ; Newsome et al., 2015). Des niveaux élevés de déprédation et d'utilisation de sources de nourriture anthropogéniques peuvent augmenter les conflits concernant les carnivores et leurs impacts possibles sur les moyens de subsistance humains (Newsome et al., 2015). Le modèle de recherche de nourriture dominé par la prédation sur les espèces de proies sauvages en Scandinavie peut, à cet égard, contribuer à des niveaux de conflit plus faibles. Cependant, en Scandinavie, et ailleurs en Europe, les humains contrôlent les densités d'ongulés dans une large mesure par le biais de la chasse (Jensen et al., 2020 ; Linnell et al., 2020). En outre, l'homme contribue à l'augmentation du succès de la chasse au loup sur l'élan en Scandinavie. Ceci est probablement dû au fait que la chasse est le principal facteur de mortalité pour les élans, même dans les territoires des loups, et peut-être aussi au fait que le mode de chasse à l'élan avec des chiens de chasse affecte le comportement des élans, les rendant naïfs vis-à-vis des prédateurs (Sand et al., 2006*b*).

Lorsque les loups chassent principalement, plutôt que de faire du charognage, la prédation des loups peut avoir un impact important sur le rendement possible de la récolte d'importantes espèces de gibier (Wikenros et al., 2015, 2020). En Scandinavie, l'impact anthropique affecte probablement le comportement de reproduction des loups par l'évitement des activités humaines (Carricondo-Sanchez et al., 2020) résultant du fait que les humains ont été historiquement, et sont toujours, la principale source de mortalité dans la population de loups (Liberg et al., 2020 ; Wabakken et al., 2001). Contrairement aux prélèvements saisonniers pulsés, la prédation des loups permet à d'autres espèces d'avoir accès toute l'année à des opportunités de charognage, aussi bien en Scandinavie (Wikenros et al., 2013) qu'ailleurs (Wilmers et al., 2003 ; Wilmers & Getz, 2005). De plus, le faible taux de charognage des loups, observé en Scandinavie signifie que les espèces de charognards cooccurrents n'auront pas un accès dramatiquement réduit aux charognes si les loups recolonisent leur zone.