

# Flux de biomasse et utilisation des carcasses par les charognards après la recolonisation d'un grand prédateur

OPEN ACCESS Freely available online



## Biomass Flow and Scavengers Use of Carcasses after Re-Colonization of an Apex Predator

Camilla Wikenros\*, Håkan Sand, Per Ahlqvist, Olof Liberg

Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden

Citation: Wikenros C, Sand H, Ahlqvist P, Liberg O (2013) Biomass Flow and Scavengers Use of Carcasses after Re-Colonization of an Apex Predator. PLoS ONE 8(10): e77373. doi:10.1371/journal.pone.0077373

### Résumé

**Contexte :** Le rétablissement des grands prédateurs de la chaîne influe sur la disponibilité et la distribution de la biomasse pour les charognards et peut donc être un agent important pour la structuration des communautés d'espèces. Nous avons étudié comment la recolonisation de la péninsule Scandinave par les loups (*Canis lupus*) a affecté la quantité et la variation temporelle de l'utilisation des carcasses d'élan (*Alces alces*).

**Méthodologie/principaux résultats :** Nous avons comparé la disponibilité de la biomasse des restes de carcasses de loups avec celle des carcasses d'élan tués par des chasseurs, des collisions avec des véhicules et des morts naturelles. Des caméras déclenchées par le mouvement ont surveillé les schémas d'utilisation des restes de chasseurs par les charognards ( $n = 15\ 276$ ) en fonction de la période de l'année, de la biomasse disponible de la carcasse, du temps écoulé depuis la mort de l'élan et de la présence de loups. Les restes de chasse étaient la plus grande source de nourriture pour les charognards à la fois dans les territoires des loups (57%) et dans les zones sans loups (81%). La biomasse annuelle totale disponible était similaire dans les zones avec (25 648 kg) et sans (24 289 kg) loups. La présence de loups a diminué le pic de biomasse disponible provenant de la chasse en octobre (20%) et a augmenté la biomasse disponible de décembre à août (38-324% par mois). La probabilité de présence des charognards a diminué plus rapidement avec le temps sur les restes de chasseurs par rapport aux carcasses laissées par les loups et la probabilité de présence et le nombre de visites des charognards sur carcasses laissées par les loups ont augmenté avec la quantité de biomasse disponible sur la carcasse.

**Conclusions et importance :** Les loups ont réduit la variation saisonnière de la biomasse des carcasses d'élan et surtout l'ont augmentée au printemps. Les charognards ont également visité les carcasses laissées par les loups plus fréquemment au printemps, lorsque la plupart des espèces charognardes ont des jeunes, ce qui peut conduire à une augmentation de la survie et/ou du succès reproductif des charognards dans les territoires des loups. Ceci s'applique à la fois aux espèces charognardes abondantes qui étaient les visiteurs les plus fréquents sur les sites de prédation des loups et aux charognards menacés dont la fréquence de visite était plus faible.

### INTRODUCTION

Le charognage est un phénomène courant chez les vertébrés terrestres et presque tous les prédateurs sont, dans une certaine mesure, des charognards [1]. L'utilisation de carcasses

pendant les périodes de **pénurie** de proies, dans des situations environnementales stressantes ou en tant que ressource alimentaire **alternative** peut avoir un impact substantiel sur la dynamique des populations et donc sur la structure des communautés de charognards [1]. Dans les zones tempérées, les vertébrés nécrophages consomment principalement des carcasses pendant la saison froide [1], lorsque les autres sources de nourriture se raréfient à l'approche de l'hiver [2]. Pour certaines espèces charognardes telles que le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le glouton (*Gulo gulo*), il a été démontré que le succès de la reproduction augmentait avec l'apport de nourriture supplémentaire pendant l'hiver [3, 4].

L'homme fournit involontairement de la nourriture aux charognards par le biais de la chasse et des collisions entre animaux sauvages et véhicules, mais ces sources de biomasse présentent d'importantes variations temporelles et spatiales. Les restes des récoltes des chasseurs ne sont généralement disponibles que pendant quelques mois au cours de la saison de chasse en automne [5], et la densité des routes influe sur le nombre de collisions entre ongulés et véhicules [6]. Ainsi, la distribution temporelle et spatiale des carcasses aux charognards dépendra de la cause prédominante de mortalité dans les populations d'ongulés [1].

Le retrait, la recolonisation ou la réintroduction de grands prédateurs de la chaîne dans un écosystème peuvent avoir des effets importants sur d'autres espèces par le biais d'interactions indirectes liées à la densité et au comportement [7, 8, 9]. Le retour des loups (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone, aux États-Unis, en est un exemple. Ici, comme ailleurs dans les écosystèmes nordiques, les hivers sont de plus en plus courts en raison du changement climatique, ce qui a entraîné une diminution du nombre de grands ongulés mourant de faim [10]. La réintroduction des loups a compensé cette diminution des carcasses hivernales en fournissant des carcasses de proies dont les variations saisonnières et annuelles sont réduites par rapport aux restes après la chasse [5] et la famine hivernale [10].

Les charognards peuvent adapter leur comportement pour localiser les restes de carcasses. Le grand corbeau (*Corvus corax*) est une espèce qui s'associe couramment avec les loups pendant l'hiver comme stratégie d'alimentation pour découvrir les carcasses [11]. De même, le renard roux semble utiliser les loups comme guides pour trouver les restes des animaux tués en suivant leurs traces dans la neige [12]. Cependant, les animaux tués par les prédateurs sont souvent consommés en grande partie par le prédateur lui-même [13], ce qui oblige les charognards à s'appuyer davantage sur des animaux morts d'autres causes que la prédation [1]. Les loups reviennent souvent sur d'anciennes carcasses [15] où ils peuvent surprendre les charognards et les tuer. Par exemple, les coyotes (*Canis latrans*) sont connus pour se nourrir des proies tuées par les loups et la population de Yellowstone a été réduite après l'introduction des loups [16, 17].

Après une longue période d'absence, les loups sont revenus dans la péninsule Scandinave par recolonisation naturelle [18]. Dans cet écosystème, l'élan est la principale proie des loups tout au long de l'année [19, 20] et constitue donc une source potentielle de carcasses pour les charognards. En outre, l'homme est un grand pourvoyeur de restes de carcasses d'élan pour les charognards, principalement par la chasse, mais aussi par les collisions avec les véhicules. Nous avons étudié comment la recolonisation par les loups a affecté la disponibilité de la biomasse des carcasses d'élan pour les charognards et discuté des conséquences potentielles

pour la **guilde** des charognards. Plus précisément, nous avons estimé la variation temporelle de la biomasse des carcasses provenant de la prédation des loups sur les élan au cours de l'année, comparée à la biomasse des élan provenant d'autres causes de mortalité : chasseurs, collisions avec des véhicules et mort naturelle. Nous avons également comparé la quantité totale de biomasse disponible estimée des élan dans les zones avec et sans prédation des loups. Nous avons examiné quelles espèces charognardes ont été trouvées sur les carcasses d'élan tués par des loups et sur les restes de chasseurs, et à quelle fréquence, en fonction de la période de l'année, de la biomasse disponible des carcasses, du temps écoulé depuis la mort de l'élan et de la présence de loups. Nous avons émis l'hypothèse qu'il y aurait une augmentation et un décalage dans le temps de la biomasse disponible pour les charognards dans les zones où les loups sont présents [21].

### Site d'étude et espèces

L'étude a été menée dans le centre-sud de la péninsule Scandinave (centre-sud de la Suède et partie adjacente de l'est de la Norvège, 59°-61°N, 12°-17°E, ci-après dénommée Scandinavie) dans une zone composée principalement de forêts boréales. La plupart des forêts ont été gérées par régénération par coupe à blanc, ce qui a donné lieu à une mosaïque de peuplements de conifères de différentes classes d'âge. Le climat se caractérise par un climat continental avec des températures moyennes de 25°C en janvier et de 15°C en juillet [22]. Le sol est généralement couvert de neige entre la fin novembre et le début avril, avec une épaisseur moyenne de neige de 20 cm à la mi-janvier [23].

...

## METHODES

---

### Déclaration éthique...

#### Biomasse disponible pour les charognards

Nous avons estimé la quantité de biomasse disponible pour les espèces charognardes à partir des carcasses d'élan tués par les loups, la récolte des chasseurs, les véhicules ou la mort naturelle. La biomasse disponible (kg/mois) a été calculée pour un territoire annuel moyen de 900 km<sup>2</sup> (95% MCP [32]) dans les zones avec et sans loups. Les calculs sont basés sur des données provenant de quatre comtés Suédois (Dalarna, Värmland, Västmanland et Örebro), sauf pour les élan tués par les loups, pour lesquels des données provenant des comtés de Gävleborg en Suède et de Hedmark en Norvège ont également été utilisées. Nous avons également utilisé des données publiées pour certains paramètres (voir le Tableau 1 pour les détails des paramètres utilisés dans les calculs et les sources de données).

#### *Élan tués par les loups*

Le nombre moyen d'élan tués par les loups par territoire ( $k$ ) dans les différentes classes d'âge ( $j$ ) pendant la période estivale (du 1<sup>er</sup> juin au 30 septembre) a été calculé sur la base d'un intervalle de jours croissant entre les élan tués =  $(0,0068 \times \text{jour à partir du 1<sup>er</sup> juin} + 1,009)^2$  [20]. Pour l'hiver (du 1<sup>er</sup> octobre au 31 mai), nous avons appliqué un intervalle moyen de jours entre les captures d'élan = 4,065 par territoire [28]. Les taux de capture d'élan par les loups étaient indépendants de la taille de la meute tout au long de l'année [20, 28]. Le nombre annuel moyen d'élan tués par les loups a été estimé sur la base des valeurs moyennes mesurées lors de différentes densités d'élan (médiane 1,4, IQR 1,0-1,5 élan/km<sup>2</sup> [28]). La

proportion ( $n$ ) de faons (0-12 mois) et d'adultes (>12 mois) dans les kills de loups était de 90% et 10% respectivement en été [20], et de 70% et 30% respectivement en hiver [19]. Le poids corporel ( $w$ ) des faons a été calculé en supposant une croissance linéaire [20] pendant l'été, en commençant par un poids vif de 13 kg le 1<sup>er</sup> juin et en terminant par 150 kg le 30 septembre. Tout au long de l'hiver, nous avons utilisé un poids corporel de 150 kg pour les faons. Pour les adultes, nous avons utilisé 300 kg tout au long de l'année (estimation du poids moyen des jeunes d'un an, des mâles et des femelles adultes pour cette population [33], Sand et al. données non publiées).

**Tableau 1.** Variables utilisées pour estimer la biomasse disponible (kg/mois) provenant des élan prédatés par les loups, des prélèvements des chasseurs, des collisions avec des véhicules et des morts naturelles dans une zone de la taille d'un territoire annuel moyen de loups (900 km<sup>2</sup>) en Scandinavie avec et sans présence de loups

Letter	Parameter	Source
$k$	wolf-killed moose (number/month)	[20,28]
$j$	age class of moose (calf or adult)	[19,20]
$n_j$	proportion of moose in category $j$ in wolf kills	[19,20]
$w_j$	live weight of moose in category $j$ (kg)	[20,33]
$e$	proportion of edible biomass	[34]
$d$	wolf consumption (kg/wolf/day)	[35]
$o$	harvested moose (number/month)	this study
$s_j$	proportion of harvested moose within wolf territories in category $j$	this study
$f$	proportion of live weight constituted of internal organs	unpublished data
$r$	moose killed in vehicle collisions on roads (number/month)	this study
$y$	proportion of vehicle-killed moose where the entire carcass was available for scavengers	this study
$m_j$	proportion of moose in category $j$ during winter	[28]
$p$	moose killed in collision on railways/km railway (number/month)	[38]
$h$	averaged distance of railway (km)	this study
$l_j$	moose dying of natural causes in category $j$ (number/month)	[39,40]
$q$	weight loss of moose during hard winters (kg)	[42]
$z_j$	wolf-killed moose in category $j$ that is compensatory mortality (number/month)	[43]
$t_j$	proportion of harvested moose in areas without wolves in category $j$	this study

doi:10.1371/journal.pone.0077373.t001

La consommation par les loups et les charognards d'élan tués par des loups a été obtenue à partir de loups munis de colliers GPS dans 17 territoires (2001-2010) en suivant les méthodes décrites dans [19] et [20]. Dans le calcul de la biomasse disponible estimée, nous avons utilisé seulement les élan tués par des loups et probablement tués par des loups qui ont été détectés un maximum de quatre jours après l'heure présumée de la mort (l'heure de la première localisation GPS du loup à moins de 200 mètres de la carcasse de l'élan [20]). La proportion comestible des carcasses d'élan ( $e$ ) a été fixée à 65% du poids total du corps [34]. La proportion de biomasse comestible consommée au moment de la détection de la proie (lorsque les loups munis d'un collier se trouvaient à >0,2 km du site de capture) a été estimée visuellement à 5% près. Nous avons calculé la proportion moyenne de biomasse consommée en été et en hiver pour chaque classe d'âge d'élan. Pour tenir compte de la consommation de la carcasse par les charognards avant la détection de la carcasse par le personnel de terrain, nous avons calculé la consommation des loups ( $d$ ) en utilisant les besoins alimentaires quotidiens minimums des loups (3,25 kg/loup/jour [35], la taille de la meute de loups (comptée pendant l'hiver), et le nombre de jours depuis la détection de la proie (comme approximation du temps de manipulation des loups)). Nous n'avons pas pris en compte la consommation des loups qui ont revisité les restes des proies tuées par les loups car le suivi par caméra effectué dans le cadre de cette étude a montré que les revisites par les loups étaient

courtes et rares (voir Résultats). Par conséquent, la biomasse estimée des élan tués par les loups ( $b_w$ ) était de :

$$b_w = ke \sum_j^j n_j (w_j - d_j)$$

#### Récolte d'élan par les chasseurs

Nous avons utilisé les données sur le nombre moyen d'élan récoltés ( $\phi$ ) dans 61 unités de gestion à l'intérieur de 11 territoires de loups pendant cinq années consécutives (au cours de la période 2000-2008) obtenues auprès des conseils administratifs des comtés pour estimer la consommation par les charognards des proies tuées par les chasseurs. Le nombre d'élan récoltés était de  $0,4/\text{km}^2 \pm 0,02$  (moyenne  $\pm 95\%$  CI,  $n = 305$ ), les faons et les adultes représentant respectivement 40% et 60% ( $s$ , Tableau 2). La biomasse des organes internes ( $f$ , (poumons, rate, estomac, intestins et organes sexuels, et souvent aussi cœur, foie et reins)) laissés par les chasseurs a été fixée à 17% du poids vif en se basant sur le poids des intestins (rumen exclu) des faons ( $n = 91$ ) et des adultes ( $n = 69$ , Sand et al. données non publiées) et en supposant que le rumen constituait la moitié du poids. Les dates de récolte des élan ( $n = 41\ 063$ ) ont été obtenues auprès de l'Association suédoise pour la chasse et la gestion de la faune sauvage pendant quatre années consécutives (2007-2010). Les élan ont été récoltés en septembre (7%), octobre (75%), novembre (12%), décembre (4%) et janvier (2%). La quantité de biomasse disponible à partir des restes de chasse ( $b_h$ ) était alors de :

$$b_h = of \sum_j^j s_j w_j$$

**Tableau 2.** Nombre d'élan tués annuellement pour différentes causes dans une zone de la taille d'un territoire annuel moyen de loups (900 km<sup>2</sup>) avec et sans présence de loups en Scandinavie

Cause of death	Wolf present		Wolf absent	
	Calf	Adult	Calf	Adult
Wolfkilled	102	24	–	–
additive	98	23	–	–
compensatory	4	1	–	–
Hunter harvest	144	216	192	289
Vehicle collisions	5	11	5	11
roads	4	9	4	9
railways	1	2	1	2
Natural causes	10	10	14	11

doi:10.1371/journal.pone.0077373.t002

#### Élan tués dans des collisions avec des véhicules

Nous avons utilisé les données du National Wildlife Accident Council [36] sur le nombre de collisions entre élan et véhicules signalées par la police sur les routes et les voies ferrées par mois pendant six ans (2003-2008,  $n = 5\ 609$ ) pour estimer le nombre annuel moyen d'élan dans les collisions sur les routes d'un territoire de loups. Environ 80% des élan percutés par des véhicules sont morts ([37]), soit immédiatement, soit après avoir été abattus par les patrouilles de recherche. Nous avons utilisé les données sur les élan percutés par des véhicules et contrôlés par des patrouilles de recherche (disponibles entre janvier 2010 et mai 2011,  $n = 1\ 169$ ) de l'Association Suédoise pour la chasse et la gestion de la faune sauvage pour estimer la proportion d'élan tués par des véhicules qui ont été récupérés pour la consommation humaine et où seuls les organes internes ont été laissés pour les charognards

(~60%). Pour le reste (40%), nous avons supposé que la carcasse entière était laissée aux charognards ( $y$ ). Nous avons également supposé que 15% des élan impliqués dans des collisions avec des véhicules ont survécu, tandis que les 5% restants sont morts mais n'ont jamais été retrouvés (Seiler A, PhD, chercheur en mortalité routière chez les animaux sauvages, communication personnelle) et ont donc été laissés à la disposition des charognards. Cependant, on estime que seulement ~70% des collisions entre élan et véhicules sont signalées à la police (Seiler A, communication personnelle). Par conséquent, nous avons ajusté ce biais dû aux collisions non signalées, mais nous avons supposé que seulement 10% des élan étaient morts, car il est peu probable que ces accidents soient aussi graves que ceux signalés à la police (Seiler A, communication personnelle). La biomasse entière de ces carcasses a été supposée disponible pour les charognards. Nous avons également supposé la même distribution des classes d'âge des élan tués par des collisions avec des véhicules que celle trouvée dans la population hivernale ( $m$ , faons 0,3, adultes 0,7 [28]).

Environ huit élan ont été tués chaque année pour 100 km de voie ferrée ( $p$ , 15% en janvier et février, 9% en mars et chaque mois de septembre à décembre, et 5 % chaque mois d'avril à août [38]). La densité moyenne des voies ferrées ( $h$ ) dans la zone d'étude était de 0,045 km/km<sup>2</sup>. La majorité des collisions sur les voies ferrées sont directement mortelles pour l'élan, et pratiquement aucun élan heurté par les trains n'est récupéré pour la consommation humaine (Seiler A, communication personnelle). Nous avons donc supposé que la totalité de la biomasse des élan tués par les trains, était disponible pour les charognards. La formule suivante a été utilisée pour estimer la biomasse provenant des collisions de véhicules sur les routes et les voies ferrées ( $b_c$ ) :

$$b_c = (ey + f(1 - y)) \left( r \sum^j m_j w_j \right) + phe \sum^j m_j w_j$$

#### *Élan mourant de causes naturelles*

Le nombre d'élan adultes mourant de causes naturelles ( $I$ , défini ici comme la mortalité non causée par le prélèvement humain, les collisions avec les véhicules ou la prédation) est à peu près du même ordre de grandeur que la mortalité due aux collisions avec les véhicules dans les zones sans grands prédateurs (fraction des mortalités d'adultes : véhicule 0,06, naturel 0,08 [39] ; véhicule 0,09, naturel 0,10 [40]). Par conséquent, nous avons supposé que 11 élan adultes mouraient de causes naturelles chaque année dans un territoire de loups, ce qui est le nombre correspondant trouvé pour les collisions avec des véhicules (Tableau 2). La mortalité annuelle due aux collisions avec les véhicules et aux morts naturelles combinées était de 0,05 pour les élan adultes (âgés de 1 à 13 ans) dans notre zone d'étude avant l'établissement des loups [41]. Cela correspond à 440 élan adultes dans un territoire moyen de loups (22/0,05 = 440). La proportion supposée de 0,7 adulte dans la population a donné le nombre de 189 faons dans un territoire moyen de loups (440/0,7=440 = 189). Pour les faons, la mortalité annuelle due aux collisions avec les véhicules et aux causes naturelles combinées est de 0,10 [41], ce qui donne le nombre total de faons mourant de ces deux causes de mortalité (~19). En soustrayant le nombre de faons morts dans des collisions avec des véhicules (5 selon le calcul ci-dessus, Tableau 2), on obtient le nombre de faons morts de causes naturelles (14). Nous avons supposé une perte de poids similaire pour tous les élan morts de causes naturelles tout au long de l'année, comme cela a été constaté pour les faons pendant les hivers

rigoureux ( $q$ , 13% [42]). Toute la mortalité naturelle des faons s'est produite pendant l'hiver [41], et nous avons supposé une distribution uniforme de janvier à avril. Pour les adultes, nous avons supposé que 60% de la mortalité se produisait de janvier à avril et 5% chaque mois de mai à décembre. Enfin, nous avons supposé que 19% des jeunes élan tués par les loups ( $\sim 4$ ) et 7% des adultes ( $\sim 1$ ) étaient **compensatoires** ( $z$ ) à la mortalité naturelle de janvier à avril [43] et la biomasse correspondante a été réduite de la quantité totale de biomasse provenant des élan morts de causes naturelles. Aucune donnée n'étant disponible sur la mortalité compensatoire due à la prédation par les loups pendant le reste de l'année, nous avons supposé qu'elle était négligeable. La biomasse estimée due à la mortalité naturelle ( $b_n$ ) était de :

$$b_n = e(1-q) \left( \sum^j l_j w_j - \sum^j z_j w_j \right)$$

*Les charognards dans les zones avec et sans loups*

La biomasse disponible estimée pour les charognards dans les territoires de loups ( $b_p$ ) a été calculée simplement comme suit :  $b_p = b_w + b_b + b_c + b_n$

Les chasseurs à l'intérieur d'un territoire de loups doivent réduire la récolte annuelle si leur but est de maintenir une densité constante dans la population d'élan [44]. Les prélèvements des chasseurs ont diminué immédiatement après la recolonisation par les loups en Suède [45] ; par conséquent, nous avons supposé que dans les zones sans loups, les prélèvements étaient maintenus à un niveau égal au nombre annuel d'élan tués par les loups, tout en tenant compte de la mortalité compensatoire (mort naturelle). Nous avons utilisé les données sur les élan récoltés dans 62 unités de gestion **en dehors** des territoires des loups pendant cinq années consécutives (au cours de la période 2000-2008) obtenues auprès des conseils d'administration des comtés pour estimer la répartition par classe d'âge des élan récoltés dans les zones sans loups ( $t$ , faons 40%, adultes 60%, Tableau 2). Enfin, nous avons supposé que le taux de mortalité dû aux collisions de véhicules sur les routes et les voies ferrées était similaire dans les zones avec et sans présence de loups (Tableau 2). La biomasse disponible estimée pour les charognards dans les zones sans loups ( $b_a$ ) a été calculée comme suit :

$$b_a = b_h + \left( k - \sum^j z_j \right) f \sum^j t_j w_j + b_c + e(1-q) \sum^j l_j w_j$$

### Surveillance par caméra

Pour surveiller l'utilisation des carcasses par les espèces charognardes, nous avons placé des caméras déclenchées par le mouvement sur les carcasses d'élan tués par les loups tout au long de l'année (2006-2010) et sur les restes de la récolte des chasseurs à l'automne (2007-2009). Les caméras ont été installées lorsque les loups munis d'un collier se trouvaient à  $>2$  km de la carcasse, et dans trois cas dans des territoires sans loups munis d'un collier. Les sites où se trouvaient des restes de chasse à l'élan ont été signalés par les chasseurs et les caméras ont été installées le jour même où l'élan a été abattu.

Nous avons utilisé les caméras STC-WD1, STC-IR1 et STC-WD2-IR fabriquées par Stealth Cam (Grand prairie, Texas, USA). Comme le renard roux réagissait à la lumière du flash utilisée dans la caméra de marque STCWD1, nous avons retiré la lumière et utilisé uniquement ce type de caméra pendant l'été. Les émetteurs de lumière de la caméra STC-

WD2-IR ont été remplacés par des émetteurs à plus grande longueur d'onde créant une lumière infrarouge invisible (LOKE Special Electronics, Skinnskatteberg, Suède). Les caméras étaient programmées pour prendre trois photos lorsqu'elles étaient déclenchées par un mouvement, avec un minimum d'une minute entre les événements de déclenchement. La date et l'heure ont été enregistrées sur chaque photo. La majorité des données utilisées dans l'analyse (85%) provenait de la caméra de marque STC-WD2-IR.

Les caméras ont été placées sur les tiges des arbres à environ 0,5 m au-dessus du sol et à une distance de deux à six mètres des carcasses. La proportion de biomasse comestible consommée a été estimée visuellement au moment de l'installation de la caméra et à chaque visite du personnel de terrain pour remplacer la batterie et la carte mémoire (environ une fois par mois). Les caméras ont été retirées lorsque les carcasses étaient totalement consommées ou, occasionnellement, en cas de défaillance de la caméra. Les détecteurs de mouvement n'ont pas été déclenchés par des oiseaux plus petits que les geais ou par des mammifères plus petits que les martres des Alpes.

La présence des espèces et le nombre de visites par espèce ont été déterminés à partir d'une des trois photos prises au cours de chaque intervalle d'une minute, en choisissant celle qui présentait le plus grand nombre d'individus observés. Nous avons regroupé le nombre de jours-caméras surveillés par carcasse en périodes de dix jours [46] et calculé le nombre de visites de tous les charognards ainsi que des principales espèces charognardes séparément par période de dix jours. Les espèces qui représentaient >5% de toutes les visites sur les kills sites de loups ont été considérées comme des charognards **primaires**. Les périodes de dix jours ont été classées selon la saison de l'année (hiver (janvier à mars), printemps (avril à juin), été (juillet à septembre), et automne (octobre à décembre)), la consommation (trois étapes pour les élans tués par les loups), les jours depuis la mort de l'élan (selon les localisations GPS des loups ou une estimation), et la présence des loups (c'est-à-dire les visites des loups à n'importe quel moment au cours de la période de dix jours). Nous avons utilisé des classes de consommation similaires à celles de [21] : **stade 1** : organes et/ou groupes musculaires majeurs (0-85% consommés), **stade 2** : groupes musculaires mineurs d'os et de peau (90-95% consommés), ou **stade 3** : seulement la peau et les os (100% consommés). La classification était basée sur l'estimation visuelle des parties consommées sur les photographies. Les jours depuis la mort de l'élan ont été classés en 24 périodes de dix jours (où la première période de temps incluait des périodes de dix jours avec caméra installée entre 0 et 9,9 jours depuis la mort de l'élan) et utilisés pour étudier si l'utilisation des carcasses par les charognards différait avec le temps.

**Analyses...**

## RESULTATS

### Consommation d'élans tués par les loups

Un total de 117 élans tués par des loups ont été trouvés dans les quatre jours (moyenne de 2,5 jours à l'année) après l'heure estimée de la mort. De toutes les carcasses, 49% étaient au stade de consommation 1, 23% au stade 2 et 28% au stade 3 au moment de la détection. L'estimation visuelle de la proportion de biomasse comestible consommée était de  $70\% \pm 15$  ( $n = 117$ , moyenne  $\pm$  95% CI) avec une moyenne de  $80\% \pm 10$  pour les faons ( $n = 50$ ) et

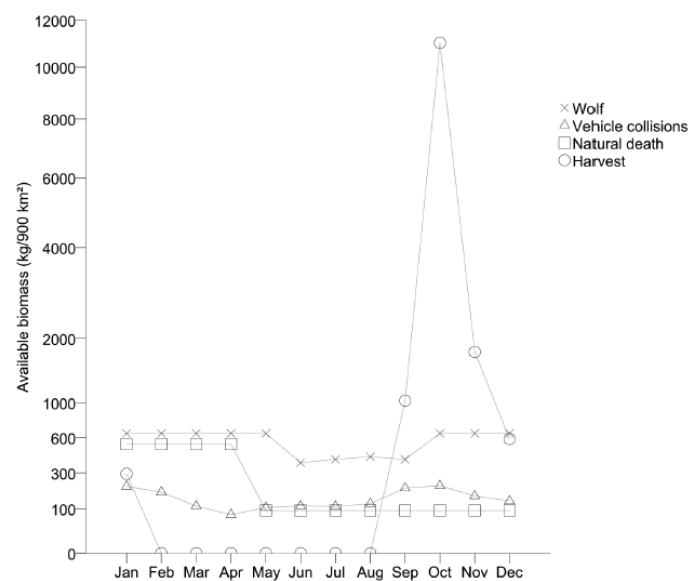


55%  $\pm$  25 pour les élan adultes ( $n = 9$ ) pendant l'été. Les chiffres correspondants pendant l'hiver étaient 70%  $\pm$  10 pour les faons ( $n = 39$ ) et 50%  $\pm$  15 pour les adultes ( $n = 19$ ). De la consommation totale, les charognards représentent 6% des faons et 61% des adultes durant l'été. Les chiffres correspondants pendant l'hiver étaient de 43% pour les faons et de 45% pour les adultes.

La taille moyenne des meutes de loups pendant l'hiver était de quatre (intervalle 2-9,  $n = 26$ ). La proportion de la biomasse comestible totale consommée (transformée en arcs-en-ciel) augmentait avec la taille de la meute en hiver lorsque nous tenions compte de l'âge de la proie (faon ou adulte), de la saison (été ou hiver) et du temps écoulé depuis la mort (0-4 jours) (GLMM,  $B_{1, 115} = 0,039$ ,  $SE = 0,019$ ,  $t = 2,003$ ,  $P = 0,048$ ).

### Biomasse disponible pour les charognards

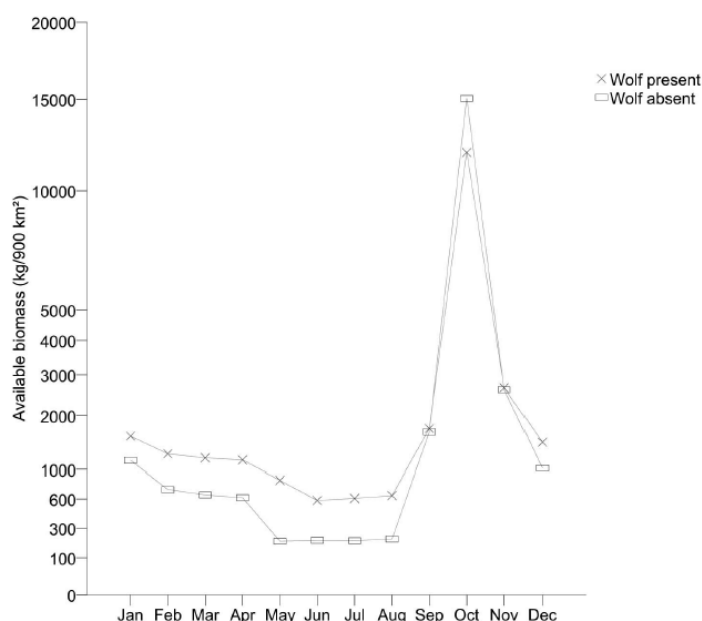
La plus grande quantité de biomasse disponible estimée pour les charognards au cours de l'année s'est produite en octobre en raison du pic de chasse à l'élan au cours de ce mois dans les zones avec loups (Figure 1) et sans loups (Figure 2). Dans les zones où les loups sont présents, les élan tués par les loups ont contribué à hauteur de 26% (par 900 km<sup>2</sup> et par an), la récolte des chasseurs à hauteur de 57%, les collisions avec les véhicules à hauteur de 7% et la mort naturelle à hauteur de 10% de la quantité totale de biomasse (Figure 1). Dans les zones sans prédation du loup, le prélèvement par les chasseurs a contribué à hauteur de 81%, les collisions avec les véhicules à hauteur de 7% et la mort naturelle à hauteur de 12% de la biomasse.



**Figure 1.** Estimation de la quantité de biomasse disponible pour les espèces charognardes à partir des carcasses d'élan. Les estimations de la biomasse disponible provenant des kills de loups, des prélèvements des chasseurs, des collisions avec des véhicules et des morts naturelles sont réalisées pour une zone correspondant à un territoire moyen de loups (900 km<sup>2</sup>) en Scandinavie.  
doi:10.1371/journal.pone.0077373.g001

La présence de loups a entraîné une estimation de 6% plus élevée de la quantité totale annuelle de biomasse disponible pour les charognards (25 648 kg par rapport à 24 289 kg en l'absence de loups). La biomasse relative estimée disponible pour les charognards dans les territoires de loups par rapport aux zones sans loups était de 38 à 324% plus élevée par mois (481 kg de plus en moyenne par mois dans les territoires de loups, de 377 à 644 kg) de

décembre à août (Figure 2). En revanche, la biomasse relative disponible a été estimée à 20% (3083 kg) de moins dans les territoires de loups au cours du mois d'octobre et a été estimée similaire entre les zones avec et sans loups au cours des mois de septembre et novembre (2-4%, seulement 48-66 kg de différence).



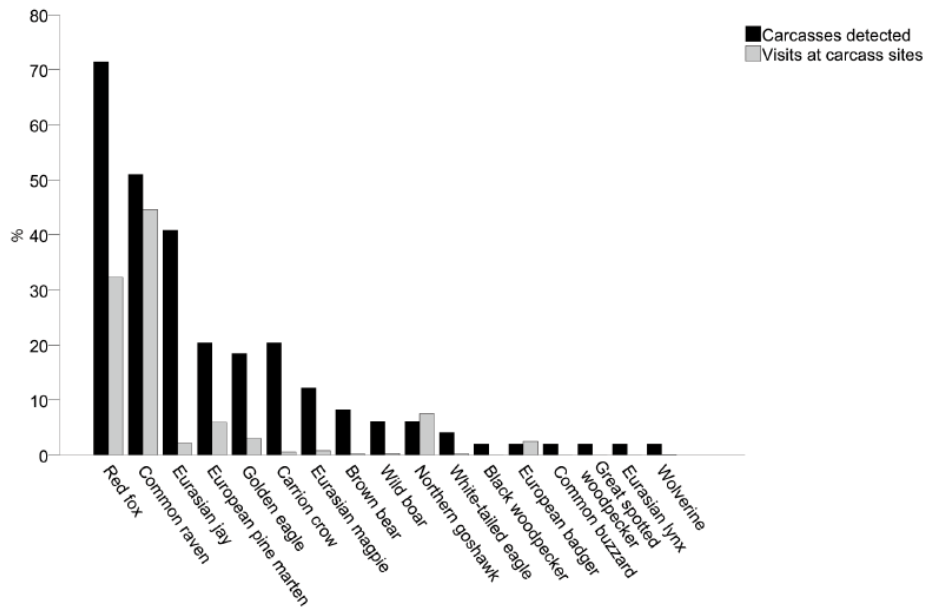
**Figure 2.** Estimation de la quantité de biomasse disponible pour les espèces charognardes dans les zones avec et sans loups. Les estimations de la biomasse disponible comprennent les animaux tués par les loups (uniquement pour les zones où les loups sont présents), les prélèvements des chasseurs, les collisions avec les véhicules et les morts naturelles. Les calculs sont effectués pour des zones de 900 km<sup>2</sup> correspondant à un territoire moyen de loups en Scandinavie. doi:10.1371/journal.pone.0077373.g002

### Utilisation des carcasses

Nous avons suivi 49 élan tués par des loups à l'aide de caméras à déclenchement de mouvement dans 10 territoires pendant 2 916 jours (plage de 5 à 199 par carcasse). Le jour médian pour le début du suivi était de quatre jours (intervalle 1-44) après la mort de l'élan. La proportion de biomasse comestible consommée au moment de l'installation des caméras était de 70% ± 10 (moyenne ± 95% CI). De toutes les carcasses d'élan, 53% étaient au stade de consommation 1,37% au stade 2 et 10% au stade 3. Dans 13 des 49 sites d'élan tués par des loups, le suivi n'a pas été continu en raison d'un mauvais fonctionnement de la caméra ou de l'épuisement de la batterie.

Au total, 13 055 photos ont été prises de visiteurs sur les carcasses d'élan, dont 14 783 visites d'espèces charognardes (1 à 8 individus par photo), 925 de loups (sur 11 carcasses), 101 d'espèces non identifiées et 34 d'espèces non classées comme charognards (ongulés, espèces d'oiseaux granivores, chiens de chasse et humains). Trois mille trois cent quatre-vingt-dix-sept (3 397) photos ne contenaient aucun visiteur (peut-être à cause du vent, de la lumière du soleil ou d'espèces charognardes se trouvant à l'intérieur de la portée du détecteur de mouvement mais en dehors de la portée de l'appareil photo) et quatre cent soixante (460) photos supplémentaires ont échoué parce que la neige recouvrait l'objectif ou parce que la lumière infrarouge fonctionnait mal pendant la nuit. **Au total, 17 espèces charognardes (Figure 3) ont été enregistrées sur les sites d'élan tués par des loups.** Les renards roux ( $n = 4\ 777$ ), les corbeaux ( $n = 6\ 588$ ), les martres des pins ( $n = 868$ ) et les palombes (*Accipiter gentilis*,  $n = 1\ 112$ ) étaient les principales espèces charognardes et représentaient 90% de toutes

les visites des espèces charognardes. Les visites des loups étaient courtes et rares (médiane de 4 visites par période de dix jours, intervalle de 1 à 839 avec 96% des visites à une seule carcasse) où 63% ont eu lieu pendant les stades de consommation 2 et 3. Cinq des 11 carcasses revisitées par les loups étaient des élan adultes, mais cela ne diffère pas de la proportion d'adultes parmi le nombre total de loups tués (2 sur 11,  $\chi^2 = 1,886$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,169$ ).



**Figure 3.** Schéma d'utilisation par les charognards des élan tués par les loups. Proportion d'élan tués par des loups ( $n = 49$ ) détectés par différentes espèces de charognards et proportion de visites de toutes les proies prédatées par les loups ( $n = 14\ 783$ ) des espèces respectives. Les charognards ont été enregistrés par des caméras déclenchées par le mouvement en Scandinavie.  
doi:10.1371/journal.pone.0077373.g003

La présence d'un charognard sur une carcasse tuée par un loup était influencée par le stade de consommation avec la probabilité la plus élevée aux stades 1 et 2 par rapport au stade 3 (Tableau 3). La saison de l'année et la présence de loups étaient des facteurs prédictifs significatifs de la présence de renards roux et de corbeaux sur un site de prédation de loups, la présence de loups augmentant la probabilité de leur utilisation et leur présence étant plus probable au printemps et en été, respectivement (Tableau 3). La présence de tout charognard et de renards roux individuellement augmente de manière significative avec le temps écoulé depuis la mort de l'élan. En revanche, la présence de martres des pins sur les carcasses de loups tués tend à diminuer avec le temps écoulé depuis la mort (Tableau 3). Il n'a pas été possible d'analyser la présence de l'autour des palombes sur les proies tuées par les loups car seulement 15 des 321 périodes de temps ont été visitées.

Le nombre de visites aux kills sites de loups a également été influencé par le stade de consommation avec l'utilisation la plus élevée dans les stades 1 et 2 par rapport au stade 3 pour tous les charognards, le renard roux, la martre des pins et l'autour des palombes individuellement (Tableau 4). La martre des pins et l'autour des palombes ont le taux de fréquentation le plus élevé en hiver, tandis que le renard roux et les corbeaux ont le taux de fréquentation le plus élevé au printemps (Tableau 4). Le nombre de visites aux kills sites de loups a augmenté avec la présence de loups pour tous les charognards, avec une tendance similaire pour le renard roux, mais l'inverse a été montré pour la martre des pins (Tableau 4).

L'Autour des palombes n'a pas visité les kills sites des loups au printemps et en été, ni en présence de loups. Le nombre de visites diminue avec le temps écoulé depuis la mort de l'élan pour tous les charognards et pour les corbeaux individuellement alors que ce n'est pas le cas pour le renard roux, la martre des pins ou l'autour des palombes (Tableau 4). Les visites de corbeaux représentent 45% du nombre total de visites pour tous les charognards et ont donc un effet important sur les données regroupées dans ce cas.

**Tableau 3.** Estimations des paramètres ( $\beta$ ) du stade de consommation, de la saison de l'année, de la présence de loups et du temps (intervalle de 10 jours) depuis la présence/absence d'élans tués par des loups ( $n = 49$ ) au cours de périodes de dix jours ( $n = 321$ )

Species	Variables	$\beta$	SE	P	Odds ratio	95% CI for odds ratio	
						Lower	Upper
Any scavenger	Consumption stage 1	1.873	0.418	<0.001	6.506	2.860	14.797
	Consumption stage 2	1.586	0.390	<0.001	4.882	2.267	10.511
	Consumption stage 3	0	0				
	Time since death	0.138	0.072	0.058	1.148	0.995	1.324
Red fox	Consumption stage 1	1.295	0.419	0.002	3.652	1.600	8.335
	Consumption stage 2	0.997	0.374	0.008	2.710	1.298	5.658
	Consumption stage 3	0	0				
	Winter	1.043	0.617	0.092	2.837	0.842	9.561
	Spring	1.638	0.623	0.009	5.145	1.510	17.526
	Summer	0.899	0.809	0.267	2.457	0.500	12.071
	Autumn	0	0				
	Wolf absent	-1.771	0.709	0.013	0.170	0.042	0.687
	Wolf present	0	0				
	Time since death	0.125	0.056	0.025	1.133	1.016	1.264
Common raven	Consumption stage 1	2.126	0.496	<0.001	8.378	3.157	22.237
	Consumption stage 2	1.620	0.451	<0.001	5.053	2.081	12.272
	Consumption stage 3	0	0				
	Winter	0.068	0.732	0.926	1.071	0.254	4.521
	Spring	1.310	0.726	0.072	3.705	0.888	15.453
	Summer	2.227	0.921	0.016	9.276	1.514	56.827
	Autumn	0	0				
	Wolf absent	-1.447	0.636	0.024	0.235	0.067	0.823
	Wolf present	0	0				
	Time since death	0.125	0.056	0.025	1.133	1.016	1.264
Pine marten	Consumption stage 1	4.351	1.247	0.001	77.523	6.673	900.641
	Consumption stage 2	2.634	1.129	0.020	13.929	1.511	128.364
	Consumption stage 3	0	0				
	Time since death	-0.404	0.220	0.067	0.668	0.433	1.028

Analyses were done for all species pooled as well as for the primary scavenging species separately (except goshawk) with backward elimination of non-significant variables.

Season of the year: winter (January to March), spring (April to June), summer (July to September), and autumn (October to December).

doi:10.1371/journal.pone.0077373.t003

### *Animaux tués par les loups versus les restes provenant de la récolte des chasseurs*

Pour cette analyse, nous avons utilisé un sous-ensemble de 11 élans tués par des loups au cours de 32 périodes tendanciennes et 11 restes provenant de la chasse au cours de 31 périodes tendanciennes. La proportion de biomasse comestible consommée lors des prédateurs de loups était de  $65\% \pm 10$  (moyenne  $\pm$  95% CI). Nous avons enregistré dix espèces de charognards sur les élans tués par les loups dans ce sous-ensemble et neuf sur les restes provenant de la récolte des chasseurs. Les mêmes charognards ont visité les carcasses, à l'exception du sanglier (*Sus scrofa*) et du carcajou qui n'ont fouillé que les élans tués par les loups et du hibou grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*) qui n'a fouillé que les restes de chasseurs. Au total, les charognards ont effectué 1 519 visites sur les proies des loups, contre 493 sur les restes de chasse, dont 260 et 220 au cours de la première période de dix jours. Les corbeaux ( $n = 56$ ), les martres des pins ( $n = 251$ ), les geais ( $n = 41$ ), les pies (*Pica pica*,  $n = 73$ ), et les aigles royaux (*Aquila chrysaetos*,  $n = 53$ ) étaient les principales espèces charognardes sur les dépouilles après la chasse et représentaient 96% de toutes les visites des espèces

charognardes. Les principaux charognards sur ce sous-échantillon de carcasses laissées par les loups étaient les corbeaux ( $n = 343$ ), les martres des pins ( $n = 183$ ), les geais ( $n = 152$ ) et l'autour des palombes ( $n = 646$ ) et représentaient 87% de toutes les visites.

**Tableau 4.** Estimations des paramètres ( $\beta$ ) du stade de consommation, de la saison de l'année, de la présence de loups et du temps écoulé depuis la mort de l'élan sur le nombre de visites d'espèces charognardes à des élan tués par des loups ( $n = 49$ ), au cours de périodes de dix jours ( $n = 223$ )

Species	Variables	$\beta$	SE	P	Odds ratio	95% CI for odds ratio	
						Lower	Upper
Any scavenger	Consumption stage 1	1.873	0.418	<0.001	6.506	2.860	14.797
	Consumption stage 2	1.586	0.390	<0.001	4.882	2.267	10.511
	Consumption stage 3	0	0				
	Time since death	0.138	0.072	0.058	1.148	0.995	1.324
Red fox	Consumption stage 1	1.295	0.419	0.002	3.652	1.600	8.335
	Consumption stage 2	0.997	0.374	0.008	2.710	1.298	5.658
	Consumption stage 3	0	0				
	Winter	1.043	0.617	0.092	2.837	0.842	9.561
	Spring	1.638	0.623	0.009	5.145	1.510	17.526
	Summer	0.899	0.809	0.267	2.457	0.500	12.071
	Autumn	0	0				
	Wolf absent	-1.771	0.709	0.013	0.170	0.042	0.687
	Wolf present	0	0				
	Time since death	0.125	0.056	0.025	1.133	1.016	1.264
Common raven	Consumption stage 1	2.126	0.496	<0.001	8.378	3.157	22.237
	Consumption stage 2	1.620	0.451	<0.001	5.053	2.081	12.272
	Consumption stage 3	0	0				
	Winter	0.068	0.732	0.926	1.071	0.254	4.521
	Spring	1.310	0.726	0.072	3.705	0.888	15.453
	Summer	2.227	0.921	0.016	9.276	1.514	56.827
	Autumn	0	0				
	Wolf absent	-1.447	0.636	0.024	0.235	0.067	0.823
	Wolf present	0	0				
	Time since death	0.125	0.056	0.025	1.133	1.016	1.264
Pine marten	Consumption stage 1	4.351	1.247	0.001	77.523	6.673	900.641
	Consumption stage 2	2.634	1.129	0.020	13.929	1.511	128.364
	Consumption stage 3	0	0				
	Time since death	-0.404	0.220	0.067	0.668	0.433	1.028

Analyses were done for all species pooled as well as for the primary scavenging species separately (except goshawk) with backward elimination of non-significant variables.

Season of the year: winter (January to March), spring (April to June), summer (July to September), and autumn (October to December).

doi:10.1371/journal.pone.0077373.t003

Les sites de carcasses avec des restes après la récolte des chasseurs avaient tendance à avoir une plus grande probabilité d'être visités du tout mais moins de fois que les sites de carcasses laissées par les loups (Tableau 5). La présence sur les sites de carcasses n'a pas changé avec le temps depuis la mort de l'élan, alors que le nombre de visites a diminué (Tableau 5). La présence de charognards a diminué plus rapidement avec le temps sur les restes de chasseurs que sur les élan tués par les loups, mais cette tendance n'était pas évidente pour le nombre de visites sur les sites de carcasses (Tableau 5). Il n'y a pas d'indication claire que les principales espèces charognardes des loups tués ( $n = 49$ ) ont visité les deux types de carcasses différemment, à l'exception de l'autour des palombes qui a montré une présence plus faible sur les restes provenant de la chasse. Les renards roux étaient présents sur les élan tués par les loups dans 16% des périodes et 13% sur les restes de chasseurs. Les chiffres correspondants pour les corbeaux, les martres des pins et les autours des palombes étaient de 13% et 19%, 28% et 23%, et 16% et 3%. Nous n'avons jamais enregistré de loups sur des restes de chasse.

**Tableau 5.** Estimations des paramètres ( $\beta$ ) de la cause de la mort (chasseur ( $n = 11$ ) ou loup ( $n = 11$ )) et du temps écoulé depuis la mort (périodes de dix jours ( $n = 63$ )) et de leurs interactions sur la présence/absence et le nombre de visites par toutes espèces charognardes (toutes espèces confondues)

Model	Variables	$\beta$	SE	P	Odds ratio	95% CI for odds ratio	
						Lower	Upper
Presence/absence	Hunter harvest	2.320	1.217	0.061	10.171	0.891	116.058
	Wolf kill	0	0				
	Time since death	0.215	0.691	0.757	1.240	0.311	4.940
	Hunter harvest $\times$ Time since death	-2.713	1.211	0.029	0.066	0.006	0.749
	Wolf kill $\times$ Time since death	0	0				
Number of visits	Hunter harvest	-1.028	0.589	0.090	0.358	0.108	1.184
	Wolf kill	0	0				
	Time since death	-0.819	0.266	0.004	0.441	0.257	0.757
	Hunter harvest $\times$ Time since death	-0.197	0.513	0.704	0.821	0.290	2.331
	Wolf kill $\times$ Time since death	0	0				

doi:10.1371/journal.pone.0077373.t005

## DISCUSSION

### Fourniture de charognes d'élans en Scandinavie

La recolonisation de la Scandinavie par les loups n'a augmenté que marginalement la quantité annuelle totale de biomasse estimée disponible pour les charognards, bien que les carcasses des proies des loups aient contribué jusqu'à un quart de la biomasse annuelle estimée des carcasses d'élans dans les territoires occupés par les loups. La prédation du loup est en partie compensatoire des autres sources de mortalité de l'élan (mort naturelle [43] et prélèvement par les chasseurs [45]), réduisant leurs contributions respectives de charogne. Cependant, comme cela a également été démontré dans le Grand Yellowstone [5], l'effet le plus important des loups sur la communauté des charognards en Scandinavie a plutôt été la réduction de la forte variation saisonnière de la charogne d'élan disponible. Les loups ont réduit le pic de biomasse des charognes pendant la chasse d'automne et ont augmenté la quantité de charognes pendant le reste de l'année. L'augmentation la plus importante s'est produite de mai à août lorsque la prédation des loups a été considérée comme additive à la mortalité naturelle des élans, alors que de janvier à avril, lorsque la prédation a été partiellement compensée par la mortalité naturelle [43], l'augmentation a été moins importante.

Dans cette étude, nous nous sommes concentrés sur la modélisation de l'impact moyen des loups sur la disponibilité temporelle de la biomasse pour les charognards afin de comparer l'importance de la prédation des loups avec d'autres causes de mortalité des élans. Dans notre comparaison entre les zones avec et sans loups, nous n'avons pas pris en compte la différence du nombre d'élans tués par des véhicules en raison de la plus faible densité de routes à l'intérieur des territoires des loups par rapport aux zones sans loups [47], car il est connu que la densité des routes affecte le nombre de collisions [6].

Cependant, les collisions de véhicules ne constituaient que 7% de toute la biomasse disponible pour les charognards et une réduction de cette biomasse dans les territoires des loups n'est pas susceptible de changer le schéma saisonnier de la disponibilité des charognes. Il est probable que la mortalité naturelle varie davantage au cours d'une même année et d'une année à l'autre que la prédation par les loups, le prélèvement par les chasseurs et les collisions avec les véhicules, bien que des données détaillées sur la disponibilité des carcasses au fil du temps soient nécessaires pour étayer cette hypothèse. Les limitations des ressources dépendantes de la densité pendant l'hiver et les facteurs indépendants de la densité, comme les conditions météorologiques qui influencent la qualité de la nourriture, sont des facteurs

importants qui affectent la mortalité tout au long de l'année, ce qui entraîne une variation de la mortalité naturelle parmi les ongulés, les zones et les années [48].

L'approvisionnement en nourriture des charognards dépend à la fois du système social et de la taille du groupe chez les grands prédateurs ; par exemple, les pumas solitaires (*Puma concolor*) fournissent une plus grande quantité de biomasse que les grandes meutes de loups [49]. La comparaison entre les loups de Scandinavie et les pumas d'Amérique du Sud révèle que les pumas fournissent quatre fois plus de biomasse. Après la réintroduction des loups à Yellowstone, la disponibilité des carcasses dépendait à la fois du taux de prédation et de la taille des meutes de loups, les meutes de taille intermédiaire fournissant la plus grande biomasse aux charognards [21]. En Scandinavie, le taux de prédation des élan par les loups est indépendant de la taille de la meute [20, 28], et les restes de carcasses laissés aux charognards diminuent donc avec l'augmentation de la taille de la meute de loups. Cependant, tous les membres de la meute ne se nourrissent pas de toutes les carcasses en même temps, car la meute entière ne voyage pas toujours ensemble [31] et la cohésion de la meute varie avec la saison et la taille de la meute [50], ce qui entraîne une variation intra-territoire de la biomasse disponible à partir des animaux tués par les loups. Les carcasses laissées par les loups sont probablement moins agrégées dans l'espace que les restes de carcasses après la chasse et les collisions avec des véhicules [5, 6], ce qui peut profiter aux charognards qui ont des rayons d'alimentation relativement courts [5]. La quantité de biomasse disponible pour les charognards en Scandinavie est également susceptible de montrer une variation spatiale entre les territoires de loups en raison d'une variation substantielle de la taille des territoires de loups (200-1500 km<sup>2</sup> [32]). Cette variation ne semble pas être corrélée à la variation des taux de prédation [32]. En outre, d'autres facteurs tels que la densité des élan, le rapport proie/prédateur et la structure de la population d'élan (proportion de faons) peuvent influencer les taux de prédation des loups [28]. Dans l'ensemble, cela suggère que les loups auront un faible impact sur la production de charognes dans certaines régions et un impact relativement important dans d'autres.

### **Modèles de charognage et conséquences pour la guildes des charognards**

Il n'y a pas obligatoirement de mammifères ou d'oiseaux nécrophages en Scandinavie. Toutes les espèces ayant au moins la taille d'un geai, qui devraient être des charognards facultatifs, ont été documentées en train de charogner des carcasses, bien que la majorité des espèces n'aient été observées qu'à de rares occasions. Comme dans la forêt vierge de Białowieża, en Pologne, qui possède une guildes de charognards facultatifs comparable à celle de la Scandinavie centrale [29], le renard roux, le corbeau et le geai étaient les espèces dominantes présentes sur les carcasses. Les deux premières espèces étaient également les visiteurs les plus fréquents des animaux tués par les loups. La faible fréquence des visites de geais, malgré un nombre élevé de carcasses détectées, peut être due à la petite taille de leur corps, qui n'a peut-être pas déclenché les détecteurs de mouvement des caméras lors de nombreuses visites. L'utilisation des carcasses par les geais pourrait donc avoir été sous-estimée.

Nous n'avons trouvé que des différences mineures dans le nombre d'espèces visitant les animaux tués par les loups par rapport aux restes provenant de la chasse, mais les animaux tués par les loups avaient tendance à avoir un plus grand nombre de visites que les restes provenant de la chasse, même pendant le mois de la récolte maximale (octobre). La probabilité de présence des charognards diminuait plus rapidement avec le temps sur les restes provenant de la chasse que sur les animaux tués par les loups, probablement en raison

d'une moindre biomasse disponible par carcasse. Ceci est renforcé par le fait que les élans tués par les loups, avec la plus grande quantité de viande (stade de consommation 1), avaient également la plus grande probabilité de visite et le plus grand nombre de visites par les charognards. Les restes d'élans récoltés peuvent offrir une meilleure qualité nutritionnelle [35] par unité de poids que les élans tués par les loups et donc, dans une certaine mesure, compenser la plus petite quantité de biomasse de charogne par élan mort. **Par exemple, les organes internes sont des sources vitales d'acides gras essentiels, ce qui pourrait être la raison pour laquelle les loups commencent généralement leur consommation avec ces parties de proies ongulées récemment tuées** [35].

La littérature sur l'écologie de la faune suppose généralement que les charognes ont des effets positifs importants sur la dynamique des populations de charognards, bien que les données à ce sujet soient peu nombreuses [1, 21, 29, 51]. **Notre étude a révélé que la présence des loups crée une distribution plus évidente de la biomasse des charognes au cours de l'année.** Ce schéma est probablement particulièrement important au printemps, lorsque les espèces charognardes se reproduisent et s'occupent de leur progéniture en pleine croissance, et ont donc une demande énergétique plus élevée. Ceci est confirmé par le fait que le pourcentage de loups tués visités et le nombre de visites par les espèces charognardes aux élans tués par les loups étaient les plus élevés au printemps. **Le printemps est également la saison où les loups ont augmenté la biomasse de charogne disponible de deux à quatre fois par rapport aux zones sans loups.** En fait, l'apport de charognes d'élans au printemps était encore plus élevé, puisque ces chiffres sont basés sur le nombre d'élans tués par les loups pendant cette période. **Contrairement aux régions plus chaudes où les carcasses se décomposent en relativement peu de temps [46], les carcasses dans les écosystèmes nordiques plus froids durent plus longtemps.** Ces carcasses étaient souvent plus accessibles au printemps, lorsque la fonte des neiges les rendait visibles et que la hausse des températures les rendait plus faciles à manipuler pour les charognards. Les exceptions sont la martre des pins et l'autour des palombes qui utilisent principalement les carcasses à la fin de l'hiver. Lorsque les températures sont froides, la martre des pins réduit son activité et reste dans des sites bien isolés, à proximité des carcasses où elle peut se nourrir fréquemment [52]. De même, la composition du régime alimentaire de l'autour des palombes change radicalement entre les différentes saisons de l'année [53].

**Contrairement aux résultats obtenus dans des régions sauvages plus éloignées [15], les loups de notre zone d'étude ont montré une faible tendance à retourner sur les anciens sites de prédation,** probablement en raison de la forte densité et de la vulnérabilité prononcée de leurs principales espèces proies, ce qui rend les nouvelles captures relativement faciles [20, 27]. **La compétition entre les loups et les charognards concernant les carcasses ayant d'autres causes de mortalité est aussi probablement mineure puisque les loups n'ont pas récupéré les restes des chasseurs.**

Le retour des loups dans l'écosystème Scandinave peut ne pas être exclusivement positif pour la guildes des charognards s'il se traduit par une prédation intraguildes par les loups. **Cependant, comme les loups de notre zone d'étude ne se reposent pas à proximité immédiate des sites de prédation** [19], le risque que les charognards rencontrent des loups sur les carcasses est faible. Ceci semble être en contraste avec la situation en Amérique du Nord où les loups se reposent couramment à 100 mètres de leurs animaux tués, ce qui augmente le risque pour les



espèces charognardes de rencontrer des loups [35]. Bien qu'il y ait une faible tendance à ce que les loups reviennent sur d'anciennes carcasses, les sites où cela s'est produit étaient aussi ceux les plus fréquemment visités par le renard roux et le corbeau, ce qui confirme les études précédentes montrant que ces charognards suivent les loups pour trouver des carcasses [11, 12].

Comme le renard roux et le corbeau (et peut-être aussi le geai) ont été les visiteurs les plus fréquents sur les sites de prédation des loups, ces espèces pourraient bénéficier le plus du retour du loup. Cependant, ces espèces sont aussi les membres les plus abondants de la guildes des charognards, et il est possible que leur fréquence élevée de visites ne soit qu'une fonction de leur forte abondance. Par conséquent, la mise à disposition de carcasses par les loups peut être aussi importante, voire plus importante, pour des espèces plus rares comme l'aigle royal (inscrit sur la liste des espèces quasi menacées [30]) ou l'autour des palombes, si la faible fréquence des visites est la conséquence d'une faible abondance plutôt que d'une faible utilisation. Une espèce intéressante dans ce contexte est le carcajou, qui s'est récemment étendu de son ancien bastion dans les zones alpines du nord de la Scandinavie, vers le sud, dans l'aire de répartition actuelle du loup dans les zones forestières du centre-sud de la Suède [45]. Bien que nous n'ayons eu que peu de visites de carcajous sur les carcasses, il est possible que les carcasses favorisent la colonisation des carcajous dans les régions du centre-sud de la Scandinavie [54] car les carcajous sont très dépendants des carcasses fournies par d'autres grands prédateurs [55]. Afin d'estimer l'importance relative des charognes pour les différentes espèces charognardes, il faudrait comparer la fréquence des visites par rapport aux données quantitatives sur leur abondance relative, données qui font actuellement défaut dans ce système.

## CONCLUSION

Nos résultats démontrent que lorsque les loups colonisent un écosystème intensément exploité par l'homme comme en Scandinavie, les prélèvements des chasseurs fournissent toujours la plus grande quantité de biomasse d'élan aux charognards, même si ce n'est que pendant quelques mois à l'automne. Le reste de l'année, les loups jouent un rôle important en mettant la biomasse à la disposition des charognards qui consomment également une grande partie des animaux tués par les loups. Bien que nous manquions de données quantitatives sur la façon dont cela peut affecter la démographie des espèces charognardes, il est probable que cela aura des conséquences sur la dynamique des populations de plusieurs espèces au sein de la guildes des charognards puisque l'utilisation la plus importante des animaux tués par les loups a eu lieu au printemps, une période critique pour la reproduction et la survie des jeunes.