

Réaction des chasseurs d'élan à la prédation après le retour du loup en Suède



RESEARCH ARTICLE

Response of Moose Hunters to Predation following Wolf Return in Sweden

Camilla Wikenros^{1*}, Håkan Sand¹, Roger Bergström^{2#}, Olof Liberg¹, Guillaume Chapron¹¹ Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden, ² Forestry Research Institute of Sweden, Uppsala Science Park, Uppsala, Sweden

Résumé

Contexte

La prédation et le prélèvement par les chasseurs constituent les principaux facteurs de mortalité affectant la taille et la dynamique de nombreuses populations exploitées. La recolonisation par les loups (*Canis lupus*) de la péninsule Scandinave pourrait donc réduire considérablement les prélèvements des chasseurs sur les élans (*Alces alces*), principale proie des loups.

Méthodologie/principaux résultats

Nous avons examiné les effets possibles de la présence des loups sur les prélèvements des chasseurs dans les zones où nous disposions de données avant et après l'établissement des loups ($n = 25$), et dans des zones supplémentaires qui avaient été continuellement exposées à la prédation des loups pendant au moins dix ans ($n = 43$). Il y a eu une réduction générale du nombre total d'élans récoltés ($n = 31\,827$) au cours de la période d'étude de dix ans dans toutes les zones, indépendamment de la présence ou non de loups. Cependant, la réduction de la récolte des chasseurs était plus forte dans les territoires de loups que dans les zones de contrôle sans loups. La réduction de la récolte était plus importante dans les petits (500-800 km²) que dans les grands (1 200-1 800 km²) territoires de loups. Dans les zones où des territoires de loups viennent d'être établis, la gestion des élans semble s'adapter à la fois aux gestionnaires (quotas de chasse) et aux chasseurs (récolte réelle). Dans ces zones, une réduction instantanée de la chasse à l'élan a surcompensé le nombre estimé d'élans tués chaque année par les loups et la composition des animaux chassés a évolué vers une plus faible proportion de femelles adultes.

Conclusions / Importance

Nous montrons que la recolonisation des loups peut entraîner une réponse fonctionnelle presque instantanée de la part d'un autre grand prédateur, l'homme, qui a réduit le potentiel d'un effet numérique direct sur la densité de la principale proie des loups, l'élan. Étant donné que la plupart des habitats mondiaux qui seront disponibles pour une future colonisation par les grands prédateurs seront probablement fortement influencés par l'homme, les réponses comportementales de l'homme peuvent constituer un trait clé qui régit l'impact des grands prédateurs sur leurs proies.

INTRODUCTION

Les principaux facteurs de mortalité affectant la taille et la dynamique de nombreuses populations d'ongulés sont la prédation [1, 2, 3] et le prélèvement par les chasseurs [4, 5]. Le déclin des populations de grands prédateurs au cours du 20^{ème} siècle a généralement eu pour conséquence que le prélèvement par les chasseurs est devenu le principal facteur limitant. Cependant, dans certains endroits, les grands prédateurs recolonisent maintenant des zones où le prélèvement par les chasseurs a longtemps été le principal facteur limitant les populations d'ongulés [6, 7]. Comme les grands prédateurs ont souvent un impact majeur sur les populations de leurs proies [1, 8], la prédation pourrait avoir des implications directes sur la taille du prélèvement durable des populations d'ongulés par les chasseurs. Par conséquent, il peut être nécessaire de réduire les prélèvements des chasseurs en cas d'augmentation des populations de prédateurs afin d'éviter le déclin des populations d'ongulés exploitées [9, 10, 11]. Toutefois, l'intensité de la concurrence entre les chasseurs et les grands prédateurs dépendra du degré de **mortalité compensatoire** des deux facteurs de mortalité, c'est-à-dire que si la prédation compense dans une large mesure d'autres causes de mortalité (que le prélèvement), le prélèvement par les chasseurs sera moins influencé par les prédateurs que si la prédation comporte une importante composante **additive** [12].

La contribution à la croissance de la population d'ongulés diffère généralement entre les classes d'âge et de sexe [13]. Par conséquent, dans les populations d'ongulés faisant l'objet d'une exploitation extensive, il est important de gérer les rapports entre les sexes et les structures d'âge [14]. En général, le **schéma** de la mortalité due à la récolte diffère de celui de la mortalité due aux prédateurs en ce qui concerne les classes d'âge et de sexe prélevées. Pour les espèces polygynes, les chasseurs privilégient généralement les mâles pour maintenir une population de femelles avec une production nette élevée [15, 16]. La chasse au trophée des meilleurs mâles entraîne une **diminution** de l'âge moyen des mâles par rapport aux populations non chassées [17, 18]. En revanche, les prédateurs comme le lycaon (*Lycyon pictus*), le loup (*Canis lupus*) et l'ours brun (*Ursus arctos*) se concentrent sur les segments les plus vulnérables de la population de proies, tels que les jeunes animaux ou les individus en mauvaise condition [19, 20, 21, 22], tandis que le lynx (*Lynx lynx*), par exemple, tue les proies en fonction de leur fréquence relative d'apparition [23].

La population d'élan de Scandinavie est l'une des populations d'élan les plus exploitées au monde depuis les années 1960 [24]. La chasse à l'élan a une grande valeur économique et récréative [25, 26], et fournit une quantité considérable de viande et de revenus aux propriétaires terriens. Les fortes densités d'élan entraînent également des coûts considérables, principalement en raison des dommages causés aux cultures agricoles et aux arbres forestiers [27] et des collisions entre élan et véhicules [28].

En Scandinavie, les chasseurs sont organisés en unités de gestion géographiquement distinctes qui, à leur tour, se composent d'un grand nombre d'équipes de chasseurs [27]. Cela signifie que chaque unité/équipe est confinée à la chasse à l'élan dans une zone spécifique sur le long terme. Les quotas de récolte sont normalement décidés à la suite de négociations entre les chasseurs, les parties prenantes et les autorités qui, en fin de compte, décident et finalisent les quotas, mais les équipes de chasseurs peuvent décider elles-mêmes dans quelle mesure elles doivent remplir leur quota donné pour une année donnée. Par conséquent, ce

système de gestion incite les chasseurs à s'efforcer d'obtenir une récolte durable dans une perspective pluriannuelle, car une récolte supérieure au rendement durable annuel entraînera inévitablement une réduction de la taille de la population d'élan et, par conséquent, du potentiel de récolte futur.

La recolonisation par les loups de la péninsule Scandinave a été largement contestée par de nombreux chasseurs. Ce point de vue est étayé par le fait que les élan sont la principale proie des loups en été comme en hiver [20, 29, 30, 31] et que la prédation des loups s'ajoute principalement à la mortalité naturelle [32]. Afin d'éviter un déclin de la densité des élan après l'établissement des loups, les chasseurs doivent réduire leur récolte numériquement ou changer la composition des animaux chassés en réduisant la récolte des femelles [11, 18].

Nous avons examiné l'effet de la prédation des loups sur les prélèvements d'élan par les chasseurs à l'intérieur des territoires des loups, et nous avons comparé ces prélèvements à ceux des chasseurs dans les zones de contrôle adjacentes dépourvues de loups. L'effet de la prédation des loups sur les prélèvements des chasseurs a été quantifié à la fois pendant la phase d'établissement des loups et dans les zones où les loups ont été présents de façon continue pendant au moins dix années consécutives. **Nous avons prédit que l'établissement d'un territoire de loups entraînerait une réduction du nombre d'élan chassés et un changement dans la composition des animaux chassés.** Plus précisément, nous avons cherché à savoir **1**) si la réduction de la récolte des chasseurs compensait la prédation des loups ; **2**) comment la composition des animaux chassés changeait avec la présence des loups ; **3**) si la réduction de la récolte des chasseurs était plus importante dans les petits territoires de loups que dans les grands, du fait que les loups tués étaient concentrés dans une zone plus petite ; et, **4**) si la réduction de la récolte pouvait être prédite à partir d'une réduction des quotas de chasse fixés avant la récolte.

METHODE

Site de l'étude et espèces

L'étude a été réalisée dans **13 territoires** de loups avec des zones de contrôle adjacentes dans six comtés (Dalarna, Gävleborg, Värmland, Västmanland, Västra Götaland et Örebro) dans la zone de végétation boréale [33] dans le centre-sud de la Suède. Au cours de l'hiver 1994/1995, la population de loups était composée de trois meutes et d'un couple (16-20 loups) [7] et au cours de l'hiver 2007/2008 de 17-25 meutes et 20-21 couples (166-210 loups) [34].

Les densités hivernales d'élan sur les territoires des loups varient entre 0,6 et 3,4 élan km², selon les estimations des comptages de groupes de pelotes de réjection et des recensements aériens [31]. **Environ 100 000 individus, soit 25-30% de la population d'élan avant la récolte, ont été récoltés chaque année au début du 21^{ème} siècle en Suède** [24]. La saison de chasse s'étend du deuxième lundi d'octobre (sauf dans certaines zones de trois comtés où la chasse était également autorisée pendant trois semaines en septembre) jusqu'au dernier jour de janvier ou de février (dans un comté).

Déclaration d'éthique

Toutes les procédures, y compris la capture, la manipulation et la pose de colliers sur les loups [35], ont respecté les exigences éthiques et ont été approuvées par l'Agence Suédoise de protection des animaux (numéro de permis : C 281/6).

Récolte d'élans par les chasseurs

Nous avons utilisé les données sur le nombre annuel d'élans récoltés et les quotas délivrés (nombre d'adultes (y compris les jeunes d'un an) et de veaux) dans les unités de gestion (taille moyenne 60 ± 20 (IC 95%) km^2 , intervalle 10-470) obtenues auprès des conseils d'administration des comtés. Chaque unité de gestion disposait d'un quota pour un certain nombre d'équipes de chasseurs et toutes les unités de gestion sont tenues de communiquer chaque année au conseil administratif du comté le nombre et la catégorie (mâle, femelle et veau) des élans capturés. Pour un territoire de loups et une zone de contrôle adjacente, les données ont été reçues du principal propriétaire foncier (la société forestière Stora Enso).

Conception de l'étude

Nous avons utilisé des unités de gestion pour lesquelles des données sur les prélèvements des chasseurs étaient disponibles pour chaque année au cours d'une période de dix ans entre 1995 et 2008. En fonction de la période d'établissement des loups (sur une base annuelle), les taux de prélèvement ont été examinés en utilisant deux types de zones d'étude. Nous avons comparé les données de prélèvement pour les cinq années précédant l'année d'établissement d'une paire de loups, et pour les cinq premières années suivant l'établissement (ci-après dénommées zones 5+5 ans). Nous n'avons utilisé que les territoires de loups dans lesquels un minimum de deux loups (une paire de marqueurs olfactifs) étaient présents chaque année. Nous avons utilisé les données de toutes les unités de gestion (taille moyenne 50 ± 10 (95% CI) km^2 , intervalle 10-330) où plus de 90% de la zone était située à l'intérieur du territoire du loup. Les données des zones de contrôle sans territoires de loups établis ont été basées sur le même nombre d'unités de gestion que dans les zones occupées par des loups et pour la même période. Le même modèle a été utilisé pour comparer les données de prélèvement dans les zones qui ont connu une présence continue de loups pendant au moins dix années consécutives (ci-après dénommées « zones de dix ans ») avec les zones de contrôle. Les zones de contrôle (taille moyenne 80 ± 30 (95% CI) km^2 , étendue 10-470) étaient situées en moyenne à 23 km (étendue 1-63, $n = 68$) de leur territoire de loups le plus proche respectif. Cette distance a été calculée comme étant la distance entre le contour le plus proche de la zone de contrôle et la frontière la plus proche du territoire du loup. Pour contrôler les différences de taille des unités de gestion entre les années et les unités, nous avons utilisé le quota annuel et le nombre d'élans récoltés 10 km^2 ($\pm 95\%$ CI).

L'année d'établissement des loups, la durée des territoires des loups et la distribution géographique des territoires pour les meutes et les paires sont connues grâce au suivi de la neige (principalement effectué par les conseils administratifs des comtés) et aux analyses ADN (effectuées par le Centre des dommages de la faune sauvage), en combinaison avec les localisations VHF/GPS des loups munis de colliers, chaque hiver de 1978-1979 à 2007-2008. Toutes les données de localisation des loups suivis sur la neige et munis de colliers au cours des périodes de cinq et dix ans ont été regroupées et la taille et les limites du territoire ont été déterminées à l'aide de la méthode du polygone convexe minimum à 100% (MCP). Des ours se sont reproduits dans deux territoires de loups avec des zones de contrôle adjacentes

dans des zones de 5+5 ans (dans les comtés de Dalarna et de Gävleborg) [36]. Les ours se sont établis avant les loups dans la région.

Des données sur les prélèvements étaient disponibles pour 25 unités de gestion (au sein de sept territoires de loups) dans les zones 5+5 ans, et pour 43 unités de gestion supplémentaires (au sein de six territoires de loups) dans les zones 10 ans. Pour les zones de 10 ans, la première année utilisée dans l'analyse était en moyenne trois ans après l'établissement des loups dans la zone (intervalle de 0 à 15 ans). Sept zones de contrôle ont été utilisées dans les deux analyses des zones de 5+5 ans et des zones de 10 ans.

Les données sur les quotas de récolte et le nombre d'élans adultes récoltés étaient disponibles pour 22 unités de gestion (au sein de sept territoires de loups) dans les zones 5+5 ans, et pour 38 unités de gestion (au sein de cinq territoires de loups) dans les zones 10 ans avec leur zone de contrôle respective. Les données sur les quotas de chasse n'étaient pas disponibles pour le nombre total d'originaux et de veaux séparément, car les veaux étaient exposés à des quotas de chasse illimités dans certaines unités de gestion.

Effort de chasse

Pour tester la variation temporelle de l'effort entre les chasseurs, nous avons analysé les données sur le nombre total d'heures passées à chasser pour toutes les personnes faisant partie des équipes de chasse pendant la première semaine de la chasse à l'original au cours de laquelle la majeure partie (jusqu'à 75%) de la récolte est effectuée [37]. Les données étaient disponibles auprès de l'Association Suédoise pour la chasse et la gestion de la faune sauvage pour la période 1997-2008. Nous n'avons utilisé que les équipes de chasseurs qui avaient déclarées un effort de chasse pendant au moins six ans au cours de la période de dix ans (cette déclaration est volontaire). Les données disponibles proviennent donc de 24 équipes de chasseurs réparties dans cinq territoires de loups différents dans les zones de 5+5 ans et de 23 équipes de chasseurs dans les zones de contrôle. Dans les zones de 10 ans, nous avons utilisé les données de 45 équipes de chasseurs dans six territoires de loups différents et de 48 dans les zones de contrôle. En moyenne, les données étaient disponibles pendant 8 des 10 années d'étude, tant dans les zones 5+5 ans que dans les zones 10 ans. Au total, pour l'ensemble des zones et des années, les chasseurs ont passé 1021 703 heures à chasser.

Observations des chasseurs

Les observations d'élans par les chasseurs reflètent raisonnablement bien la densité et la reproduction des élans [38] et peuvent être utilisées pour étudier les tendances au fil du temps [39], même dans des zones relativement petites (130 km²) [40]. La méthodologie comprend le nombre de mâles observés, de femelles avec zéro, un ou deux petits accompagnateurs, de petits solitaires et d'élans non classifiés par chaque équipe de chasse pendant la première semaine de la chasse à l'élans [38]. Comme pour les données sur l'effort de chasse, nous avons reçu les données d'observation des chasseurs d'élans (rapportées volontairement par les équipes de chasseurs) pour 1997-2008 de la part de l'Association Suédoise pour la chasse et la gestion de la faune sauvage, et nous avons compilé le nombre d'heures d'observation pour chaque équipe de chasseurs. Nous avons regroupé toutes les données des équipes de chasse à l'intérieur des unités de gestion utilisées dans l'analyse du nombre d'élans récoltés, et nous avons calculé le nombre total d'élans ainsi que le nombre de mâles, de femelles, de veaux et de veaux par femelle observés par heure passée à la chasse pour chaque année. Nous

n'avons utilisé que les années avec un minimum de 5 000 heures d'observation par semaine¹ dans les territoires des loups et les zones de contrôle adjacentes. Nous avons ainsi obtenu un total de 34 années avec des données réparties sur quatre territoires de loups différents dans des zones de 10 ans et un nombre similaire d'années dans les zones de contrôle. Au total, 707 494 heures d'observation par les chasseurs ont été effectuées et ont donné lieu à 42 742 observations d'originaux, dont 20% de mâles, 43% de femelles, 29% de veaux et 8% d'élan de catégorie inconnue.

Les analyses...

Calculs des réductions de récolte nécessaires pour compenser la prédation du loup

Nous avons modélisé la réduction numérique requise du prélèvement des chasseurs et/ou la composition des animaux chassés nécessaire pour compenser la prédation du loup sur un territoire de taille moyenne (1 000 km²). Nous avons utilisé un modèle structuré par sexe et par âge avec 17 classes d'âge pour les femelles et 13 classes d'âge pour les mâles [18] d'une population d'élan écrit en R (R Development Core Team 2012). Le **modèle** inclut la survie hivernale, la fécondité, la prédation estivale par les loups, la récolte automnale par les chasseurs et la prédation hivernale par les loups. Une description détaillée de la structure du modèle, des hypothèses, des valeurs des paramètres, de la dynamique et de la pertinence pour notre système d'étude est disponible dans le Tableau 1 de Jonzen et al [18]. Le modèle quantifie le prélèvement par **1) le nombre total d'élan abattus et 2) la proportion de ce total constituée de femelles adultes**. L'inclusion de la proportion d'animaux abattus qui sont des femelles est importante car les femelles adultes ont la valeur reproductive la plus élevée et leur élimination a donc un impact disproportionné sur la taille de la population [43]. Nous avons utilisé ce modèle pour estimer les stratégies de chasse qui permettraient de maintenir la population d'élan à un taux de croissance $\lambda = 1$ pendant 100 ans, en partant d'une population à son état asymptotique. Une récolte durable peut être obtenue en faisant varier le quota total ou une proportion de femelles dans ce quota. Lorsque le quota total augmente (et que la proportion de femelles dans le quota reste inchangée), le nombre total de femelles abattues augmente. **Lorsque la proportion de femelles dans le quota augmente, le nombre total d'animaux abattus ne varie pas car l'augmentation du nombre de femelles dans le quota est compensée par une diminution du nombre de mâles et de veaux.** Cette description de la stratégie de capture modélise correctement la façon dont les chasseurs prennent leurs décisions en matière de fixation des quotas : en faisant varier le nombre total et la proportion de femelles dans ce total. Nous avons utilisé le modèle pour simuler des populations d'élan avec et sans prédation par les loups et identifier des stratégies de chasse durables, puis nous avons comparé ces données simulées avec les données des zones de 5+5 ans et des zones de 10 ans. Nous avons ensuite comparé les données simulées avec les données des zones 5+5 ans et 10 ans. Nous avons ainsi pu évaluer si les changements dans les prélèvements effectués par les chasseurs étaient suffisants pour compenser la mortalité supplémentaire des élan causée par la prédation des loups. Notre modèle avait besoin d'une densité d'élan de départ et nous avons supposé que ces densités se situaient dans des fourchettes de valeurs qui rendraient la récolte de la première année soutenable ($\lambda = 1$). Cette hypothèse est arbitraire - la récolte aurait pu être excessive - mais nos résultats sont indépendants de cette hypothèse car nous nous intéressons aux changements relatifs de la récolte et non aux valeurs absolues. Les densités initiales d'élan calculées étaient de 11 ± 1 élan 10 km² pour les zones à loups

de 5+5 ans, 9 ± 1 élan 10 km^2 pour les zones de contrôle de 5+5 ans, 16 ± 1 élan 10 km^2 pour les zones à loups de 10 ans, et 11 ± 1 élan 10 km^2 pour les zones de contrôle de 10 ans.

RESULTATS

Au total, toutes zones confondues, 31 827 élan (30% de mâles, 26% de femelles et 44% de veaux) ont été récoltés pendant la période d'étude sur une superficie de 8 440 à 8 780 km^2 .

Tableau 1. Effets du temps (périodes de dix ans) et du type de zone (territoires de loups et zones de contrôle) sur la récolte d'élan par les chasseurs (nombre total d'élan récoltés ainsi que nombre de mâles, de femelles et de veaux), à l'aide d'un modèle linéaire général avec les options de mesures répétées

Area	Moose category	Variables	df	F	P
5+5 year	Total	Time	4.02, 192.80	18.95	<0.001
		Type	1, 48	0.04	0.947
		Time x Type	4.02, 192.80	3.90	0.004
	Male	Time	6.14, 294.93	5.42	<0.001
		Type	1, 48	0.015	0.904
		Time x Type	6.14, 294.93	1.69	0.121
	Female	Time	5.84, 280.35	12.54	<0.001
		Type	1, 48	0.34	0.561
		Time x Type	5.84, 280.35	4.08	0.001
Calf	Time	5.31, 254.79	10.57	<0.001	
	Type	1, 48	0.044	0.835	
	Time x Type	4.64, 222.86	1.81	0.117	
10-year	Total	Time	5.84, 490.23	40.85	<0.001
		Type	1, 84	35.96	<0.001
		Time x Type	5.84, 490.23	4.41	<0.001
	Male	Time	7.56, 634.65	13.46	<0.001
		Type	1, 84	22.50	<0.001
		Time x Type	7.56, 634.65	1.90	0.061
	Female	Time	6.66, 559.68	13.07	<0.001
		Type	1, 84	26.36	<0.001
		Time x Type	6.66, 559.68	3.43	0.002
	Calf	Time	6.77, 568.40	20.07	<0.001
		Type	1, 84	21.96	<0.001
		Time x Type	6.77, 568.40	2.08	0.046

Des analyses ont été effectuées pour les zones cinq ans avant l'établissement des loups et cinq ans avec la présence de loups, ainsi que pour les zones avec une présence continue de loups pendant dix ans. doi:10.1371/journal.pone.0119957.t001

Récolte, quotas et effort dans les zones 5+5 ans

Le nombre total d'élan récoltés ne diffère pas entre les territoires de loups (moyenne \pm 95% CI = $3,70 \pm 0,26$) et les zones de contrôle ($3,68 \pm 0,22$), mais diminue avec le temps (moyenne_{année 1} = $4,49 \pm 0,64$, moyenne_{année 10} = $2,82 \pm 0,41$, B = $-0,24 \pm 0,055$, Tableau 1, Fig. 1a). Cette tendance était également évidente pour toutes les catégories individuelles d'élan (Tableau 1). Un effet d'interaction statistiquement significatif entre le temps et le type de zone (territoires de loups et zones de contrôle, Tableau 1) pour le nombre total d'élan récoltés et pour les femelles séparément a montré que la réduction de la récolte était plus importante dans les territoires de loups que dans les zones de contrôle (Fig. 1a). Comme la réduction de la récolte dans les territoires de loups par rapport aux zones de contrôle était principalement le résultat d'une diminution du nombre de femelles récoltées, la composition des animaux chassés a changé après l'établissement des loups. L'effet le plus important entre les années consécutives s'est produit entre la cinquième et la sixième année (la première année de présence des loups) à la fois pour le nombre total d'originaux récoltés ($F_{1,48} = 14,05$, $p < 0,001$, $n_p^2 = 0,23$, Fig. 1a) et pour les femelles séparément ($F_{1,48} = 6,71$, $p = 0,013$, $n_p^2 = 0,12$).

La réduction du nombre total d'élan récoltés après l'établissement des loups était plus importante dans les petits (500-800 km^2) territoires de loups que dans les grands (1200-1800 km^2) territoires de loups (Tableau 2, Fig. 2a). Ce modèle a également été trouvé pour les

catégories individuelles de mâles et de veaux, et a montré une tendance à la baisse également pour les femelles ($p = 0,076$, Tableau 2).

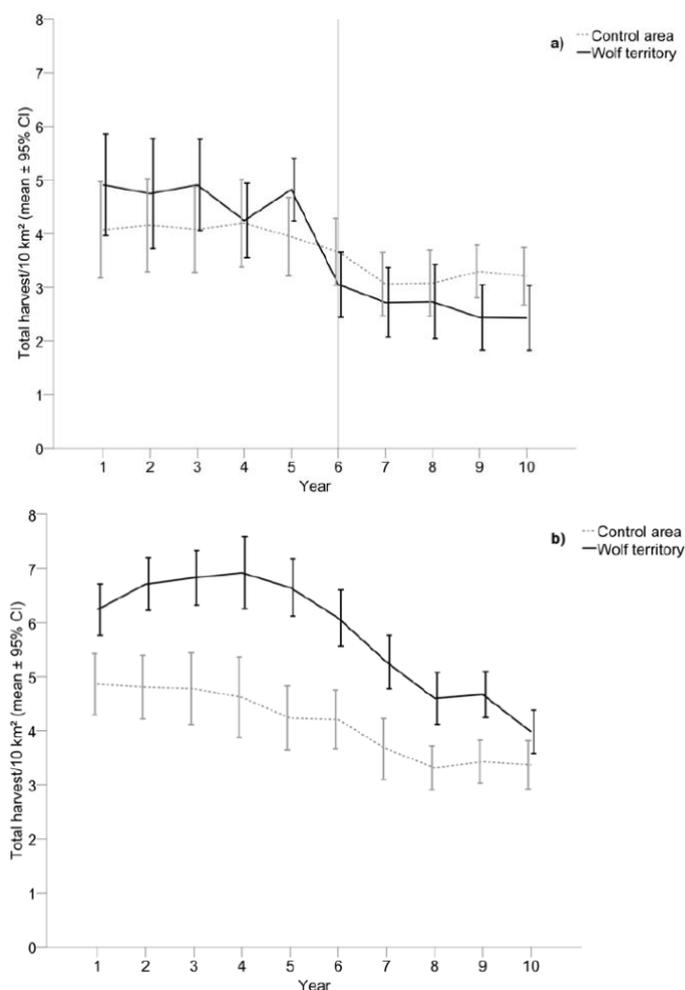


Fig. 1. Récolte d'élans dans les territoires des loups par rapport aux zones de contrôle. Récolte totale d'élans (mâles, femelles et veaux mis en commun) pendant a) cinq ans avant l'établissement des loups et cinq ans avec la présence des loups ($n = 25$) par rapport aux zones de contrôle, et b) dix ans avec la présence des loups ($n = 43$) par rapport aux zones de contrôle. La ligne verticale dans a) indique la première année de présence du loup. doi:10.1371/journal.pone.0119957.g001

Les quotas alloués pour les élans adultes ($2,75 \pm 0,18$) étaient plus élevés que la récolte réelle ($2,10 \pm 0,16$). La différence la plus importante entre les quotas et la récolte au cours de la période de 10 ans s'est produite entre la cinquième et la sixième année (la différence a augmenté de 110%, $F_{1,42} = 6,23$, $p = 0,017$, $n_p^2 = 0,13$). De même, pour les zones de contrôle, les quotas alloués étaient plus élevés ($2,65 \pm 0,14$) que les prélèvements réels des chasseurs ($2,08 \pm 0,13$), et n'ont montré aucune interaction avec le temps (Tableau 3, Figure 3b), mais la plus grande différence entre les années s'est produite entre la huitième et la neuvième année (la différence a diminué de 54%, $F_{1,42} = 4,81$, $p = 0,034$, $n_p^2 = 0,10$). La comparaison des quotas entre les territoires de loups et les zones de contrôle a montré qu'il n'y avait pas de différence (Tableau 4) mais que les quotas diminuaient avec le temps (moyenne_{année 1} = $3,09 \pm 0,37$, moyenne_{année 10} = $2,01 \pm 0,27$, Tableau 4, Figure 3a-b). Il y avait une tendance à une interaction statistiquement significative avec le temps ($p = 0,055$, Tableau 4) indiquant que les quotas diminuaient avec le temps dans les territoires de loups mais restaient similaires dans les zones de contrôle. Une comparaison de l'évolution des quotas dans le temps entre les territoires à loups et les zones de contrôle a montré que la plus grande différence entre

les années consécutives s'est produite entre la cinquième et la sixième année où les quotas sont restés similaires dans les zones de contrôle mais ont été réduits dans les territoires de loups ($F_{1,42} = 5,39, p = 0,025, \eta_p^2 = 0,11$).

L'effort de chasse a également diminué avec le temps (médiane_{année 1} = 581, médiane_{année 10} = 329), mais le taux de diminution de l'effort de chasse n'a pas différé entre les territoires de loups et les zones de contrôle (Tableau 5).

Tableau 2. Effets du temps (périodes de dix ans) et de la taille du territoire du loup (<1 000 km² ou >1 000 km²) sur la récolte d'élan par les chasseurs (nombre total d'élan récoltés ainsi que nombre de mâles, de femelles et de veaux)

Area	Moose category	Variables	df	F	P
5+5 year	Total	Time	5.17, 118.84	22.59	<0.001
		Wolf territory size	1, 23	9.96	0.004
		Time x Wolf territory size	5.17, 118.84	7.25	<0.001
	Male	Time	5.29, 121.67	5.46	<0.001
		Wolf territory size	1, 23	16.65	0.017
		Time x Wolf territory size	5.29, 121.67	3.66	0.003
	Female	Time	5.26, 121.01	12.25	<0.001
		Wolf territory size	1, 23	14.42	0.001
		Time x Wolf territory size	5.26, 121.01	2.03	0.076
	Calf	Time	5.05, 116.16	12.32	<0.001
		Wolf territory size	1, 23	1.65	0.212
		Time x Wolf territory size	5.05, 116.16	5.38	<0.001
10-year	Total	Time	5.82, 238.47	26.73	<0.001
		Wolf territory size	1, 41	3.79	0.059
		Time x Wolf territory size	5.82, 238.47	1.61	0.147
	Male	Time	6.64, 272.12	9.20	<0.001
		Wolf territory size	1, 41	3.71	0.061
		Time x Wolf territory size	6.64, 272.12	1.54	0.157
	Female	Time	6.28, 257.55	9.27	<0.001
		Wolf territory size	1, 41	3.05	0.088
		Time x Wolf territory size	6.28, 257.55	1.12	0.351
	Calf	Time	6.11, 250.54	12.97	<0.001
		Wolf territory size	1, 41	0.87	0.358
		Time x Wolf territory size	6.11, 250.54	0.77	0.594

Un modèle linéaire général avec des options de mesures répétées a été utilisé. Les analyses ont été effectuées pour les zones situées dans les territoires des loups pendant les cinq années précédant l'établissement des loups et pendant les cinq années de présence des loups, ainsi que pour les zones où la présence des loups a été continue pendant dix ans. doi:10.1371/journal.pone.0119957.t002

Prélèvements, quotas, efforts et observations dans les zones décennales

Pour les zones de 10 ans, le nombre total d'élan récoltés était plus élevé dans les territoires de loups ($5,80 \pm 0,18$) que dans les zones de contrôle ($4,13 \pm 0,18$) et diminuait avec le temps (moyenne_{année 1} = $5,55 \pm 0,39$, moyenne_{année 10} = $3,68 \pm 0,30$, $B = -0,26 \pm 0,046$, Tableau 1, Fig. 1b). Le même schéma de récolte s'est produit pour toutes les catégories d'élan (Tableau 1). L'effet d'interaction statistiquement significatif entre le temps et le type de zone (territoires de loups et zones de contrôle, Tableau 1) pour le nombre total d'élan (Fig. 1b), les femelles séparément et les veaux séparément, ainsi que l'effet presque statistiquement significatif pour les mâles séparément ($p = 0,061$) ont montré que la réduction de la récolte était plus importante dans les territoires de loups par rapport aux zones de contrôle. La récolte du nombre total d'élan (Fig. 2b), des mâles séparément et des femelles séparément a eu tendance ($p = 0,059-0,088$) à être plus faible dans les petits territoires (gamme 900-1000 km²), par rapport aux grands territoires (gamme 1100-2000 km², Tableau 2).

Les quotas attribués étaient plus élevés dans les territoires de loups ($4,26 \pm 0,10$) que les prélèvements réels ($3,31 \pm 0,11$) et cette différence augmentait avec le temps (Tableau 3, Fig. 4a). Le même schéma a été trouvé dans les zones de contrôle avec des quotas plus élevés

($3,28 \pm 0,10$) que le prélèvement réel ($2,37 \pm 0,11$) et, là encore, cette différence a augmenté avec le temps (Tableau 3, Figure 4b). Par conséquent, contrairement aux zones de 5+5 ans, le prélèvement réel dans les zones de 10 ans a davantage divergé des quotas alloués avec le temps, tant dans les territoires de loups que dans les zones de contrôle. Comme pour les prélèvements, les quotas alloués diffèrent entre les territoires de loups et les zones de contrôle et l'effet d'interaction montre que les quotas sont plus réduits avec le temps dans les zones de contrôle que dans les territoires de loups (Tableau 4, Fig. 4a-b).

Contrairement aux zones 5+5 ans, l'effort de chasse n'a pas changé avec le temps et ne diffère pas entre les territoires de loups et les zones de contrôle (Tableau 5).

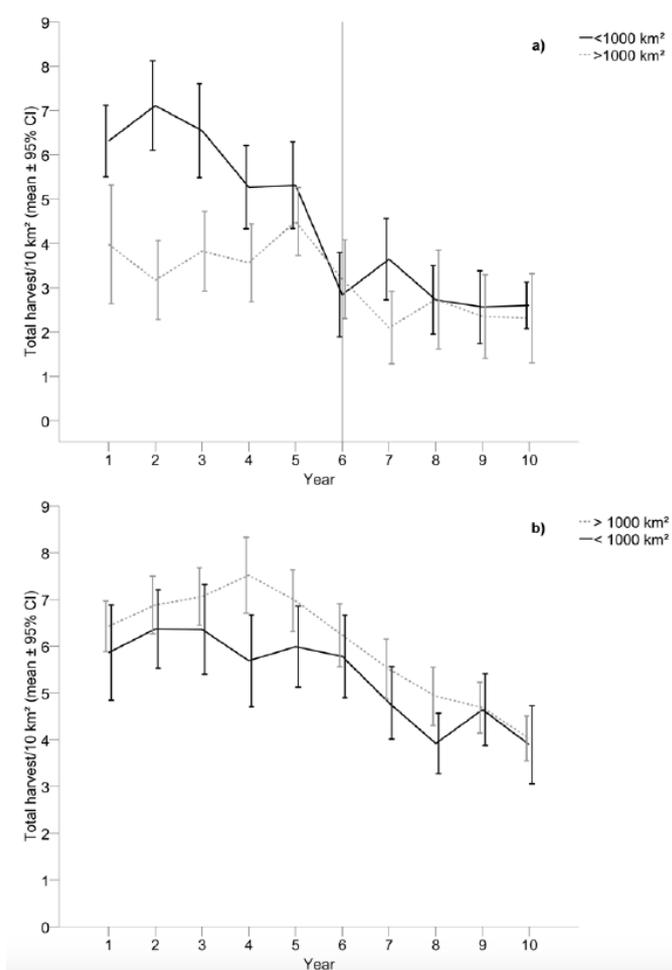


Fig. 2. Récolte d'élan à l'intérieur de petits et grands territoires de loups. Récolte totale d'élan (mâles, femelles et veaux mis en commun) pendant **a)** cinq ans avant l'établissement des loups et cinq ans avec la présence des loups ($n = 25$), et **b)** dix ans avec la présence des loups ($n = 43$) en relation avec les petits et les grands territoires de loups. La ligne verticale en **a)** indique la première année de présence des loups. doi:10.1371/journal.pone.0119957.g002

Le nombre total d'élan observés par heure était plus élevé dans les territoires de loups ($0,066 \pm 0,006$) que dans les zones de contrôle ($0,058 \pm 0,005$) et diminuait avec le temps (Tableau 6). Le même schéma a été montré pour le nombre de femelles observées ($0,029 \pm 0,003$ dans les territoires de loups et $0,024 \pm 0,002$ dans les zones de contrôle, Tableau 6). En revanche, le nombre de mâles et de veaux observés par heure ne diffère pas entre les territoires de loups et les zones de contrôle, mais diminue avec le temps pour les veaux, mais pas pour les mâles (Tableau 6). La composition des classes d'âge et de sexe dans les populations d'élan au cours de la période de dix ans était similaire dans les territoires de loups et les zones de contrôle,

car il n'y avait pas d'effet d'interaction significatif pour aucune des catégories d'élans (Tableau 6). Cependant, le nombre de veaux par femelle était significativement plus bas (16%) dans les territoires de loups ($0,63 \pm 0,03$) comparé aux zones de contrôle ($0,75 \pm 0,04$, Tableau 6) et cela n'a pas changé avec le temps, que ce soit dans les territoires de loups ou dans les zones de contrôle.

Tableau 3. Effets du temps (périodes de dix ans) sur les quotas attribués et la récolte réelle des chasseurs d'élans adultes (mâles et femelles regroupés), à l'aide d'un modèle généalogique avec les options de mesures répétées

Area	Type	Variables	df	F	P
5+5 year	Wolf	Time	4.50, 188.80	23.65	<0.001
		Quota and Harvest	1, 42	6.63	0.014
		Time x Quota and Harvest	4.50, 188.80	1.13	0.346
	Control area	Time	3.50, 146.83	9.92	<0.001
		Quota and Harvest	1, 42	4.59	0.038
		Time x Quota and Harvest	3.50, 146.83	1.05	0.381
10-year	Wolf	Time	4.79, 354.43	52.51	<0.001
		Quota and Harvest	1, 74	36.41	<0.001
		Time x Quota and Harvest	4.79, 354.43	9.62	<0.001
	Control area	Time	4.93, 364.48	12.97	<0.001
		Quota and Harvest	1, 74	26.30	<0.001
		Time x Quota and Harvest	4.93, 364.48	2.81	0.017

Les analyses ont été effectuées pour les zones cinq ans avant l'établissement des loups et cinq ans avec présence de loups, et dans les zones avec présence continue de loups pendant dix ans, ainsi que dans leurs zones de contrôle respectives. doi:10.1371/journal.pone.0119957.t003

Réduction des prélèvements pour compenser la prédation du loup

Les données montrent que les chasseurs ont réduit le nombre total d'élans récoltés (Fig. 5). Dans les zones 5+5 ans, la réduction moyenne réelle du nombre total d'élans récoltés était de 2,1 élans/10 km² au cours des cinq premières années après l'établissement des loups, y compris une réduction d'un tiers de la proportion de femelles. Cette réduction était supérieure à la réduction estimée nécessaire pour compenser la prédation des loups (Fig. 5a). Le prélèvement dans les zones de contrôle 5+5 ans, a également diminué mais pas dans une mesure qui correspondrait au montant théoriquement nécessaire pour compenser entièrement la prédation du loup (Fig. 5b), ce qui suggère que le déclin dans les zones 5+5 loups était principalement dû à l'établissement du loup. Dans les zones de 10 ans, le prélèvement a diminué à la fois dans les territoires des loups (Fig. 5c) et dans les zones de contrôle (Fig. 5d), avec un déclin beaucoup plus important dans les premières.

DISCUSSION

Les prélèvements d'élans par les chasseurs ont diminué, que ce soit ou non à l'intérieur des territoires de loups. La réduction du prélèvement d'élans par les chasseurs a été plus forte dans les territoires de loups que dans les zones de contrôle, conformément à nos prévisions. Cette tendance était évidente à la fois pendant la phase d'établissement des loups et dans les zones où les loups ont été présents de manière continue pendant au moins dix ans. La diminution des prélèvements des chasseurs avec le temps, également dans les zones de contrôle, indique très probablement un déclin général de la population d'élans, et est également indiquée par les données provenant des observations des chasseurs. Le déclin général constaté dans les prélèvements d'élans dans cette étude, à la fois dans les territoires des loups et dans les zones de contrôle, est probablement le résultat d'une **stratégie de gestion** intentionnelle à grande échelle, qui a consisté à **réduire** les dommages causés par les élans aux arbres forestiers ayant une valeur commerciale.

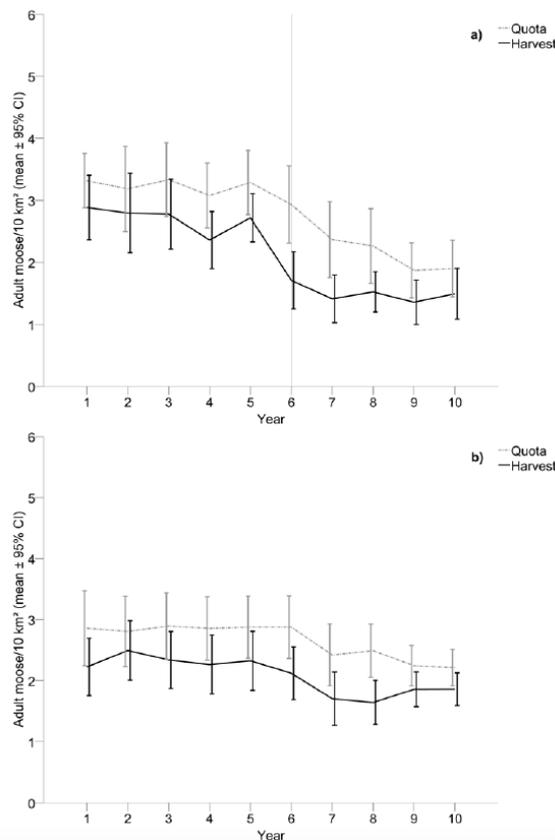


Fig. 3. Quota et récolte d'élan adultes dans les territoires de loups comparés aux zones de contrôle. Quota et récolte d'élan adultes (mâles et femelles regroupés) dans **a)** les territoires de loups ($n = 22$) et **b)** les zones de contrôle au cours des cinq années précédant l'établissement des loups et des cinq années de présence des loups. La ligne verticale en **a)** indique la première année de présence du loup. Doi :10.1371/journal.pone.0119957.g003

Tableau 4. Effets du temps (périodes de dix ans) et du type de zone (territoires de loups et zones de contrôle) sur les quotas alloués d'élan adultes (mâles et femelles regroupés), à l'aide d'un modèle linéaire général avec les options de mesures répétées

Area	Variables	df	F	P
5+5 year	Time	3.15, 132.48	18.01	<0.001
	Type	1, 42	0.110	0.742
	Time × Type	3.15, 132.48	2.56	0.055
10-year	Time	3.62, 267.72	40.50	<0.001
	Type	1, 74	31.58	<0.001
	Time × Type	3.62, 267.72	6.33	<0.001

Les analyses ont été effectuées pour les zones cinq ans avant l'établissement des loups et cinq ans avec la présence de loups, ainsi que dans les zones avec une présence continue de loups pendant dix ans. doi:10.1371/journal.pone.0119957.t004

Cette zone d'étude est unique en termes d'histoire des taux élevés de récolte d'élan en combinaison avec une population de loups en expansion. Nos résultats s'ajoutent à ceux de plusieurs études antérieures menées dans d'autres régions du monde, qui discutent de la nécessité de réduire les prélèvements des chasseurs après l'établissement d'un prédateur supplémentaire. En Alaska, aux États-Unis, où les orignaux ont été continuellement exposés à la prédation par les loups et/ou les ours (ours brun et ours noir [*Ursus americanus*]), les récoltes ont augmenté dans les zones où le contrôle des prédateurs a été mis en place [46]. De même, dans la région du Grand Yellowstone (GYA), aux États-Unis, qui compte une population de loups nouvellement établie et en expansion, les données empiriques et la modélisation théorique ont soutenu une réduction nécessaire des prélèvements de cerfs wapitis (*Cervus elaphus*) par les chasseurs pour prévenir un déclin du nombre de wapitis [47, 48, 49]. En revanche, il a été avancé que la prédation des loups sur les wapitis après la

réintroduction des loups dans la GYA était largement **compensatoire** et n'était pas la cause sous-jacente du déclin de la population de wapitis après le retour des loups [6], **mais que ce déclin pouvait être causé par des changements dans les conditions climatiques combinés à une augmentation de la chasse en dehors du parc** [6]. Dans le Michigan, le Minnesota et le Wisconsin, aux Etats-Unis, les populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) existent à des densités élevées et ont été relativement peu affectées par la prédation malgré un fort rétablissement des loups [50]. Les auteurs expliquent l'absence d'impact des loups sur ces populations de proies par le potentiel de reproduction élevé du cerf de Virginie, combiné à des hivers doux.

Tableau 5. Valeurs des paramètres (B) de l'année et du type de zone (territoires de loups et zones de contrôle) sur l'effort de chasse, à l'aide d'un modèle linéaire mixte généralisé

Area	Variables	B	SE	P	Odds ratio	95% CI for odds ratio	
						Lower	Upper
5+5 year	Year	-0.050	0.025	0.044	0.951	0.906	0.999
	Control area	0.381	0.352	0.280	1.464	0.733	2.924
	Wolf territory	0	0				
	Year × Control area	0.011	0.032	0.722	1.011	0.950	1.076
	Year × Wolf territory	0	0				
10-year	Year	-0.010	0.008	0.210	0.990	0.975	1.006
	Control area	-0.097	0.169	0.565	0.908	0.652	1.264
	Wolf territory	0	0				
	Year × Control area	0.003	0.011	0.758	1.003	0.982	1.026
	Year × Wolf territory	0	0				

Les analyses ont été effectuées pour les zones cinq ans avant l'établissement des loups et cinq ans avec présence de loups, et dans les zones avec présence continue de loups pendant dix ans. doi:10.1371/journal.pone.0119957.t005

Les populations d'élan Scandinaves ont un potentiel de reproduction très élevé [51] et la prédation par les loups est **fortement sélective** en faveur des veaux et des vieilles femelles [18, 20, 31]. Ainsi, la sélection des proies par les loups contraste fortement avec la récolte des chasseurs qui est biaisée en faveur d'une proportion plus élevée (que celle des loups) d'adultes et en faveur des mâles pour le **segment** des adultes [11, 52]. Chez les espèces à longue durée de vie telles que l'élan, les classes d'âge et de sexe des animaux contribuent généralement différemment à la croissance de la population en ayant des valeurs reproductives différentes [13, 53]. Par conséquent, la récolte des chasseurs aura un impact plus fort sur la croissance de la population d'élan par unité tuée. De plus, une part importante de la prédation des loups vise les veaux au début de l'été, ce qui peut **soulager** les femelles du coût de la lactation [22]. La prédation par les loups peut donc, contrairement à la chasse qui a lieu principalement à l'automne [37], entraîner dans une certaine mesure une **compensation reproductive** chez les femelles élan adultes. Cependant, même si ce mécanisme de **compensation** était présent dans la population Suédoise d'élan, les observations des chasseurs indiquent qu'il n'était pas suffisant pour compenser entièrement l'effet combiné de la prédation par les loups et de la chasse.

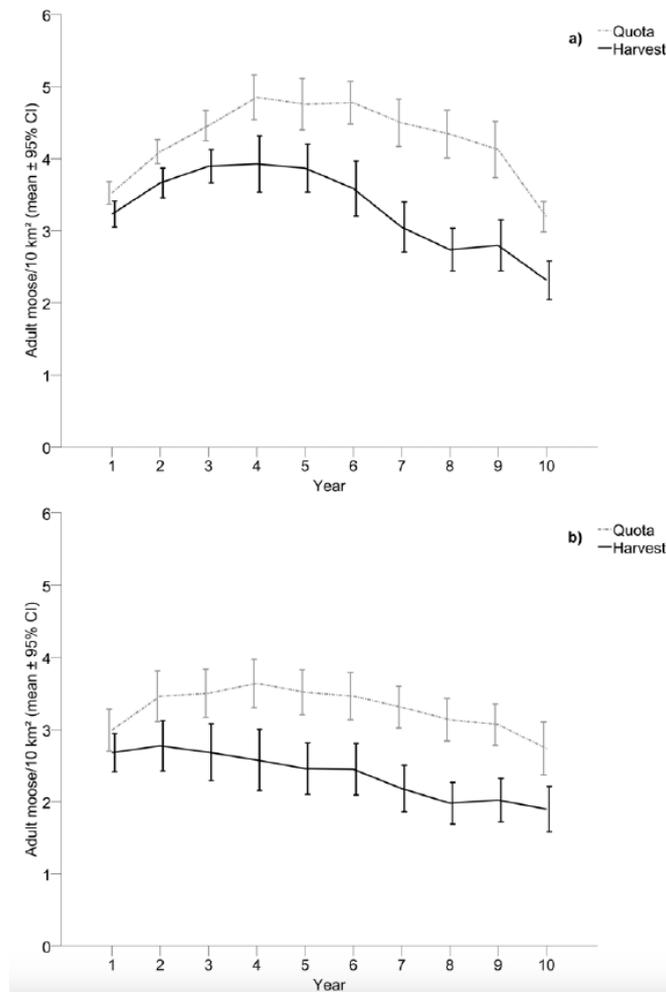


Fig. 4. Quota et récolte d'élans adultes dans les territoires de loups comparés aux zones de contrôle. Quota et récolte d'élans adultes (mâles et femelles regroupés) dans **a)** les territoires de loups avec au moins dix ans de présence de loups ($n = 38$) et **b)** les zones de contrôle adjacentes. doi:10.1371/journal.pone.0119957.g004

Dans notre étude, les chasseurs ont réagi (les quotas ne spécifiant que le nombre autorisé d'adultes à prélever) à l'établissement des loups non seulement en ajustant la taille totale des prélèvements, mais aussi en modifiant la composition des animaux chassés en diminuant la proportion de femelles dans les prélèvements. Cette réduction de la récolte de femelles peut, dans une certaine mesure, compenser une réduction numérique de la récolte inférieure à la perte estimée due à la prédation par les loups [11, 18]. Dans le GYA, il a été avancé qu'une augmentation de la survie des femelles wapitis est nécessaire pour arrêter la diminution du nombre de wapitis résultant des effets combinés du prélèvement par les chasseurs et de la prédation [48]. Outre la réduction du nombre de femelles prélevées dans la population Suédoise d'élans, la réduction du nombre de veaux prélevés peut être soit une stratégie intentionnelle des chasseurs pour compenser, soit une conséquence de la forte pression de prédation exercée par les loups sur les veaux pendant l'été [20]. Il est intéressant de noter que la stratégie de prélèvement impliquant principalement une réduction du nombre de femelles et de veaux, telle qu'elle a été démontrée dans les zones où les loups ont été présents pendant au moins dix ans, a donné lieu à une structure de sexe et d'âge des populations d'élans similaire à celle trouvée dans les zones de contrôle (d'après les observations des élans). Toutefois, il convient de noter que les prélèvements d'élans dans les territoires des loups sont restés plus élevés (zones de 10 ans) ou ont été similaires (zones de 5+5 ans) que dans les zones de contrôle.

Tableau 6. Valeurs des paramètres (B) de l'effet principal de l'année (périodes de dix ans) et du type de zone (territoires de loups et zones témoins), ainsi que de leur interaction, sur le nombre d'élans observés par les chasseurs au cours de la première semaine de récolte (nombre total d'élans, de femelles, de faons et de faons/femelle)

Moose category	Variables	B	SE	df	t	P
Total	Year	-0.0026	0.0007	19.255	-3.559	0.002
	Control area	-0.0172	0.0073	32.195	-2.372	0.024
	Wolf territory	0	0			
	Year × Control area	0.00167	0.0010	19.255	1.627	0.120
	Year × Wolf territory	0	0			
Male	Year	-1.1×10 ⁻¹⁰	9.8×10 ⁻⁸	2×10 ¹⁵	-0.001	1.000
	Control area	-7.2×10 ⁻¹⁰	1.1×10 ⁻⁶	2×10 ¹⁵	-0.001	1.000
	Wolf territory	0	0			
	Year × Control area	9.1×10 ⁻¹¹	1.4×10 ⁻⁷	2×10 ¹⁵	0.001	1.000
	Year × Wolf territory	0	0			
Female	Year	-0.00109	0.0004	25.686	-3.109	0.005
	Control area	-0.00663	0.0030	31.421	-2.220	0.034
	Wolf territory	0	0			
	Year × Control area	0.00044	0.0004	25.686	0.884	0.385
	Year × Wolf territory	0	0			
Calf	Year	-0.00123	0.0004	31.246	-3.325	0.002
	Control area	-0.00130	0.0036	32.076	-0.363	0.719
	Wolf territory	0	0			
	Year × Control area	0.00052	0.0005	31.246	0.988	0.331
	Year × Wolf territory	0	0			
Calves per female	Year	-0.00895	0.0053	26.555	-1.687	0.103
	Control area	0.10332	0.4636	21.332	2.229	0.037
	Wolf territory	0	0			
	Year × Control area	0.00252	0.0075	26.555	0.335	0.740
	Year × Wolf territory	0	0			

Un modèle linéaire mixte a été utilisé. Les analyses ont été effectuées dans les zones où la présence du loup a été continue pendant dix ans. doi:10.1371/journal.pone.0119957.t006

Dans ce contexte, nous utilisons le terme de **gestion adaptative** comme une stratégie délibérée réalisée par les chasseurs et les gestionnaires pour ajuster la taille et/ou la composition de la récolte afin de ne pas réduire davantage la densité d'élans (et le rendement durable futur). Deux observations soutiennent une stratégie de gestion adaptative des élans dans les zones 5+5 ans. **Premièrement**, la diminution des quotas et la réduction de la récolte réelle ont été suffisantes pour compenser la prédation des loups et la tendance générale à la baisse de la taille des populations d'élans, comme indiqué dans les zones de contrôle. **Deuxièmement**, la réduction la plus prononcée de la récolte réelle et des quotas de chasse a été évidente au cours de la première année suivant l'établissement des loups, démontrant une réponse instantanée des gestionnaires et des chasseurs à l'établissement d'un prédateur supplémentaire. La réponse comportementale rapide des gestionnaires et des chasseurs après l'établissement d'un nouveau prédateur dans notre zone d'étude **contraste** également avec la **réponse fonctionnelle** plus communément observée, décalée dans le temps, entre les taux de prélèvement des chasseurs et les changements dans les densités de population d'ongulés [4, 54]. Par conséquent, la réponse rapide observée dans notre étude était probablement plus le résultat d'une augmentation anticipée de la mortalité des élans déclenchée par l'information sur l'établissement des loups que par une réponse fonctionnelle biologique liée aux changements réels de la densité de la population d'élans. Cependant, une **réponse fonctionnelle** des gestionnaires et des chasseurs due à une réduction de la densité de la population d'élans peut avoir été apparente dans les zones de 10 ans puisque la taille de la récolte y a montré une réduction plus importante avec le temps par rapport aux zones de contrôle. Cette hypothèse de **surexploitation** est également soutenue par les données sur les observations d'élans par les chasseurs, qui ont montré une réduction au fil du temps du nombre d'élans observés. Il est intéressant de noter que cette tendance négative du nombre

d'élans observés ne diffère pas entre les territoires des loups et les zones de contrôle, ce qui indique que la prédation par les loups n'est peut-être pas le principal mécanisme de causalité de cette tendance.

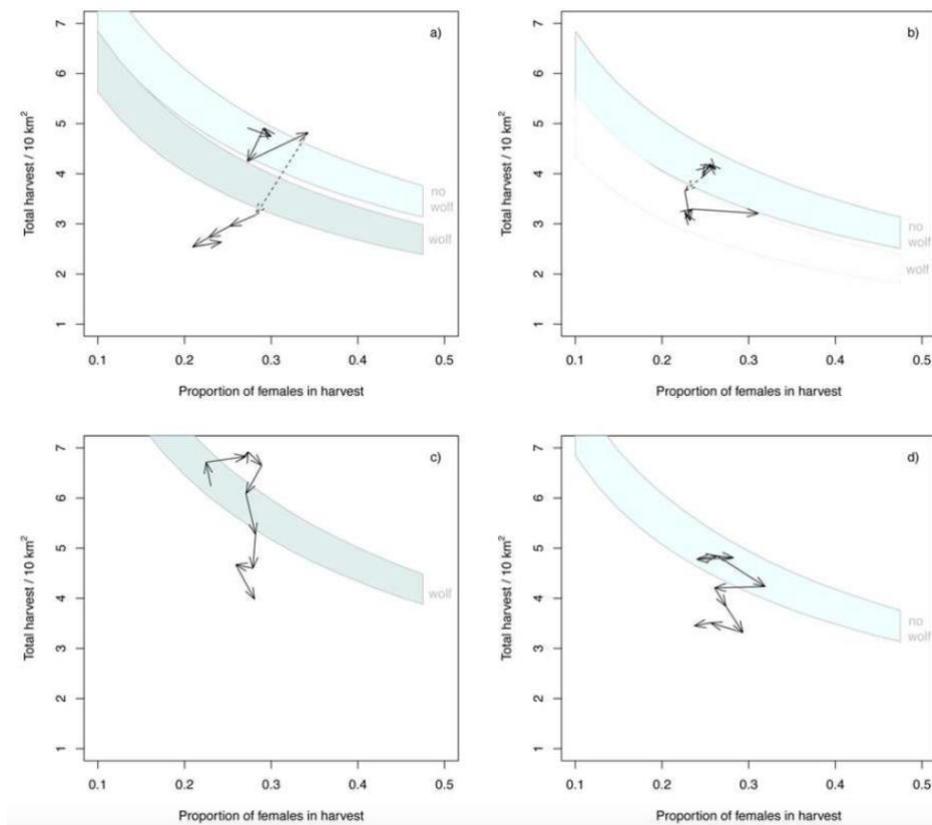


Fig. 5. Changements simulés et réalisés de la récolte d'élans dans les territoires des loups par rapport aux zones de contrôle. L'axe des x indique la proportion de femelles récoltées et l'axe des y indique le nombre total d'élans récoltés. Les bandes continues indiquent les valeurs des taux de récolte et des proportions de femelles dans la récolte (gris clair : sans loups, gris foncé : avec loups) calculées en supposant une densité d'élans qui rendrait durable la récolte de la première année. Les flèches indiquent les moyennes annuelles de la récolte totale et la proportion de femelles dans cette récolte dans **a)** les zones avec loups de 5+5 ans, **b)** les zones de contrôle de 5+5 ans, **c)** les zones avec loups de 10 ans, et **d)** les zones de contrôle de 10 ans. La ligne pointillée dans **a)** montre l'année où les loups sont revenus et dans **b)** la comparaison si les loups s'étaient établis. doi:10.1371/journal.pone.0119957.g005

Une condition préalable pour que les chasseurs puissent réagir de manière **adaptive** est que l'établissement de nouveaux territoires de loups soit correctement surveillé et communiqué à la communauté des chasseurs à un stade précoce de l'établissement du territoire des loups. En Suède, tous les conseils administratifs des comtés sont tenus de recenser et de signaler les territoires de loups nouvellement établis et d'estimer leur taille approximative et leur répartition géographique chaque année. Grâce à ces informations, les gestionnaires et les chasseurs ont la possibilité de réagir et d'ajuster les quotas de prélèvement en conséquence. La gestion de l'élan en Suède **contraste** avec la situation dans le GYA, où le prélèvement de wapitis par les chasseurs n'a pas été initialement réduit avec la réintroduction des loups, mais a été progressivement réduit au fil du temps [55].

Les informations relatives à la présence ou à l'absence de loups ne sont pas suffisantes pour une gestion efficace de d'élans. Nous avons montré que des territoires de loups plus petits étaient corrélés à une réduction relativement plus importante des prélèvements par les chasseurs par rapport à des territoires plus grands. La taille des territoires de loups diminue lorsqu'une population croissante devient saturée [56]. Une autre explication de la diminution

de la taille des territoires des loups est l'augmentation de la densité des proies [57]. Cependant, une telle relation entre la taille du territoire et la densité de loups ou d'élans n'a pas été confirmée dans la péninsule Scandinave [42]. De plus, il existe des preuves que les taux de prédation des loups sont fortement liés au ratio orignal-loup [58] ou à l'abondance des originaux dans les territoires des loups [59] qui, à son tour, est positivement lié à la taille du territoire des loups. Par conséquent, dans les petits territoires, les loups exercent un taux de prédation plus élevé que dans les grands territoires, ce qui se traduit par une récolte durable plus faible.

Les territoires de loups ayant au moins dix ans de présence (zones de dix ans) représentent les parties de la Scandinavie colonisées pour la première fois par les loups. Il est intéressant de noter que nos données montrent que les prélèvements initiaux et les observations d'élans faites par les chasseurs dans les territoires colonisés pour la première fois sont plus élevés que dans les zones de contrôle et les zones colonisées plus tard par les loups (zones de 5+5 ans). Cela indique que les loups de la péninsule Scandinave, au début de la colonisation, ont choisi des zones à forte densité d'élans pour établir leur territoire et que, même dix ans après l'établissement des loups, les densités d'élans étaient encore suffisamment élevées pour entraîner une récolte plus importante par rapport aux zones de contrôle.

Nos résultats peuvent avoir des implications importantes pour la généralité des effets sur l'écosystème qui peuvent être anticipés à partir de la colonisation par les grands prédateurs dans des zones nouvelles ou anciennement habitées. De nombreuses études sur les effets des grands prédateurs sur l'écosystème ont jusqu'à présent porté sur des zones où l'impact de l'homme est faible ou nul [60]. Il a été suggéré que la recolonisation de ces zones par les grands prédateurs entraîne de forts effets sur l'écosystème, y compris des **cascades trophiques**, en partie en raison d'effets numériques directs sur la densité des proies [61]. Dans cette étude d'un système sous forte influence humaine, nous montrons que la recolonisation des loups a entraîné une **réponse fonctionnelle** quasi instantanée d'un autre grand prédateur - l'homme - qui a empêché ou du moins réduit un effet numérique direct sur la densité de la principale proie des loups, l'élan. Étant donné que la plupart des habitats mondiaux qui seront disponibles pour une future colonisation par les grands prédateurs seront probablement fortement influencés par l'homme (comme dans notre zone d'étude), le comportement de réponse de l'homme peut constituer un facteur important qui, en fin de compte, peut régir l'impact des grands prédateurs sur leurs proies et, par conséquent, sur les cascades trophiques potentielles.

REFERENCES

1. Messier F. Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. *Ecology* 1994; 75: 478–488.
2. Hayes RD, Harestad AA. Wolf functional response and regulation of moose in the Yukon. *Can J Zool.* 2000; 78: 60–66.
3. Hebblewhite M. Consequences of ratio-dependent predation by wolves for elk population dynamics. *Popul Ecol.* 2013; 55: 511–522.
4. Solberg EJ, Sæther BE, Strand O, Loison A. Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *J Anim Ecol.* 1999; 68: 186–204.
5. Coulson T, Guinness F, Pemberton J, Clutton-Brock T. The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 2004; 85: 411–422.
6. Vucetich JA, Smith DW, Stahler DR. Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961–2004. *Oikos* 2005; 111: 259–270.
7. Wabakken P, Sand H, Liberg O, Björvall A. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Can J Zool.* 2001; 79: 710–725.

8. Eberhardt LL, Garrott RA, Smith DW, White PJ, Peterson RO. Assessing the impact of wolves on ungulate prey. *Ecol Appl.* 2003; 13: 776–783.
9. Gasaway WC, Boertje RD, Grangaard DV, Kellyhouse DG, Stephenson RO, Larsen DG. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildl Mono.* 1992; 120: 1–59.
10. Mech LD, Nelson ME. Do wolves affect white-tailed buck harvest in northeastern Minnesota? *J Wildl Manage.* 2000; 64: 129–136.
11. Nilsen EB, Pettersen T, Gundersen H, Milner JM, Mysterud A, Solberg EJ, et al. Moose harvesting strategies in the presence of wolves. *J Appl Ecol.* 2005; 42: 389–399.
12. Ballard WB, Lutz D, Keegan TW, Carpenter LH, deVos JC. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. *Wildl Soc Bull.* 2001; 29: 99–115.
13. Coulson T, Gaillard J-M, Festa-Bianchet M. Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *J Anim Ecol.* 2005; 74: 789–801.
14. Ginsberg JR, Milner-Gulland EJ. Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. *Cons Biol.* 1994; 8: 157–166.
15. McCullough DR. Male harvest in relation to female removals in a black-tailed deer population. *J Wildl Manage.* 2001; 65: 46–58.
16. Sæther BE, Solberg EJ, Heim M, Stacy JE, Jakobsen KS, Olstad R. Offspring sex ratio in moose *Alces alces* in relation to paternal age: an experiment. *Wildl Biol.* 2004; 10: 51–57.
17. Solberg EJ, Loison A, Sæther BE, Strand O. Age-specific harvest mortality in a Norwegian moose *Alces alces* population. *Wildl Biol.* 2000; 6: 41–52. PMID: [10899796](#)
18. Jonzén N, Sand H, Wabakken P, Swenson JE, Kindberg J, Liberg O, et al. Sharing the bounty—adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human-wolf-bear-moose system. *Ecol Model.* 2013; 265: 140–148.
19. Pole A, Gordon IJ, Gorman ML. African wild dogs test the “survival of the fittest” paradigm. *Proc Biol Sci.* 2003; 270: 57.
20. Sand H, Wabakken P, Zimmerman B, Johansson Ö, Pedersen HC, Liberg O. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? *Oecol.* 2008; 156: 53–64.
21. Smith DW, Drummer TD, Murphy KM, Guernsey DS, Evans SB. Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park 1995–2000. *J Wildl Manage.* 2004; 68: 153–166.
22. Swenson JE, Dahle B, Busk H, Opseth O, Johansen T, Söderberg A, et al. Predation on moose calves by European brown bears. *J Wildl Manage.* 2007; 71: 1993–1997.
23. Andersen R, Karlsen J, Austmo LB, Odden J, Linnell JDC, Gaillard JM. Selectivity of Eurasian lynx *Lynx lynx* and recreational hunters for age, sex and body condition in roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildl Biol.* 2007; 13: 467–474.
24. Lavsund S, Nygren T, Solberg EJ. Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces* 2003; 39: 109–130.
25. Storaas T, Gundersen H, Henriksen H, Andreassen HP. The economic value of moose—a review. *Alces* 2001; 37: 9–107.
26. Boman M, Mattsson L, Ericsson G, Kriström B. Moose hunting values in Sweden now and two decades ago: the Swedish hunters revisited. *Env Res Econ.* 2011; 50: 515–530.
27. Liberg O, Bergström R, Kindberg J, von Essen H. Ungulates and their management in Sweden. In: Apollonio M, Andersen R, Putman R, editors. *European ungulates and their management in the 21st century.* Cambridge University Press, Cambridge; 2010. pp. 37–70.
28. Seiler A, Helldin JO, Seiler C. Road mortality in Swedish mammals: results of a drivers questionnaire. *Wildl Biol.* 2004; 10: 225–233.
29. Olsson O, Wirtberg J, Andersson M, Wirtberg I. Wolf *Canis Lupus* predation on moose *Alces alces* and roe deer *Capreolus capreolus* in south-central Scandinavia. *Wildl Biol.* 1997; 3: 13–25.
30. Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andrén H, Pedersen HC. Using GPS-technology and GIS-cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildl Soc Bull.* 2005; 33: 914–925.
31. Sand H, Vucetich JA, Zimmermann B, Wabakken P, Wikenros C, Pedersen HC, et al. Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and pack size on wolf kill rate. *Oikos* 2012; 121: 1454–1463.
32. Sand H, Wikenros C, Ahlqvist P, Strømseth TH, Wabakken P. Comparing body condition of moose selected by wolves and human hunter’s: consequences for the extent of compensatory mortality. *Can J Zool.* 2012; 90: 403–412.
33. Esseen PA, Ehnström B, Ericson L, Sjöberg K. Boreal forests. *Ecol Bull.* 1997; 46: 16–47.
34. Wabakken P, Aronson Å, Strømseth TH, Sand H, Svensson L, Kojola I. The wolf in Scandinavia: Status report of the 2007–2008 winter. Høgskolen i Hedmark Report. 2008;6. Available: <http://www.rovdata.no/Portals/Rovdata/Dokumenter/Rapporter/statusuly01112008.pdf>.
35. Sand H, Wikenros C, Wabakken P, Liberg O. Wolf (*Canis lupus*) hunting success on moose (*Alces alces*): effects of hunting group size, snow depth and age of breeding wolves. *Anim Behav.* 2006; 72: 781–789.
36. Viltskadecenter. Resultat från inventeringar av björn i Sverige 2005: Sammanställning från Rovdjursforum. Viltskadecenter Report. 2006. Available: http://www.viltskadecenter.se/images/stories/Publikationer/resultat_fran_inventeringar_av_bjorn_05.pdf.
37. Wikenros C, Sand H, Ahlqvist P, Liberg O. Biomass flow and scavengers use of carcasses after recolonization of an apex predator. *PLOS ONE* 2013. doi: [10.1371/journal.pone.0077373](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077373)
38. Ericsson G, Wallin K. Hunter observations as an index of moose *Alces alces* population parameters. *Wildl Biol.* 1999; 5: 177–185.
39. Gundersen H, Solberg EJ, Wabakken P, Storaas T, Zimmermann B, Andreassen HP. Three approaches to estimate wolf *Canis lupus* predation rates on moose *Alces alces* populations. *Eur J Wildl Res.* 2008; 54: 335–346.

40. Rönnegård L, Sand H, Andrén H, Månsson J, Pehrson Å. Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *Wildl Biol.* 2008; 14: 358–371.
41. Field A. *Discovering statistics using SPSS*, third edition. London, SAGE; 2009.
42. Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, et al. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecol.* 2013; 173: 813–825.
43. Caswell H. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland; 2001.
44. Solberg EJ, Rolandsen CM, Heim M, Grøtan V, Garel M, Sæther BE, et al. Moose in Norway—An analysis of material collected by moose hunters 1966–2004. NINA Report. 2006;125. Available: <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2006/125.pdf>.
45. Ueno M, Solberg EJ, Iijima H, Rolandsen CM, Gangsei LE. Performance of hunting statistics as spatiotemporal density indices of moose (*Alces alces*) in Norway. *Ecosphere* 2014; 5(2):13.
46. Boertje RD, Keech MA, Paragi TF. Science and values influencing predator control for Alaska moose management. *J Wildl Manage.* 2010; 74: 917–928.
47. White PJ, Garrott RA. Northern Yellowstone elk after wolves. *Wildl Soc Bull.* 2005; 33: 942–955.
48. Evans SB, Mech LD, White PJ, Sargeant GA. Survival of adult female elk in Yellowstone following wolf restoration. *J Wildl Manage.* 2006; 70: 1372–1378.
49. Varley N, Boyce MS. Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. *Ecol Model.* 2006; 193: 315–339.
50. DelGiudice GD, McCaffery KR, Beyer DE Jr, Nelson ME. Prey of wolves in the great lakes region. In: Wydeven AP, Van Deelen TR, Heske EJ, editors. *Recovery of gray wolves in the great lakes region of the United States: an endangered species success story*. Springer, New York; 2009. pp 155–173.
51. Sæther BE, Engen S, Solberg EJ, Heim M. Estimating the growth of a newly established moose population using reproductive value. *Ecography* 2007; 30: 417–421.
52. Nilsen EB, Solberg EJ. Patterns of hunting mortality in Norwegian moose (*Alces alces*) populations. *Eur J Wildl Res.* 2006; 52: 153–163.
53. Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz N, Loison A, Toïgo C. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Ann Rev Ecol Syst.* 2000; 31: 367–393.
54. Fryxell JM, Packer C, McCann K, Solberg EJ, Sæther BE. Resource management cycles and the sustainability of harvested wildlife populations. *Science* 2010; 328: 903–906. doi: [10.1126/science.1185802](https://doi.org/10.1126/science.1185802) PMID: [20466934](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20466934/)
55. White PJ, Garrott RA. Yellowstone's ungulates after wolves—expectations, realizations, and predictions. *Biol Cons.* 2005; 125: 141–152.
56. Hayes RD, Harestad AA. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Can J Zool.* 2000; 78: 36–48.
57. Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF. Wolf population dynamics. In: Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves—Behavior, Ecology, and Conservation*. The University of Chicago Press, Chicago; 2003. pp 161–191.
58. Vucetich JA, Peterson RO, Schaffer CL. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 2011; 83: 3003–3013. doi: [10.1021/ac103134e](https://doi.org/10.1021/ac103134e) PMID: [21428305](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21428305/)
59. Zimmermann B. *Predatory behaviour of wolves in Scandinavia*. PhD thesis. Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Hedmark University College, Koppang, Norway. 2014. Available: <http://brage.bibsys.no/xmlui/handle/11250/194207>.
60. Mech LD. Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biol Cons.* 2011; 150: 143–149.
61. Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, et al. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 2014. doi: [10.1126/science.1241484](https://doi.org/10.1126/science.1241484) 151