

Influence de la couverture neigeuse sur les modèles de prédation des loups *Canis lupus* dans les Montagnes de Bieszczady en Pologne

Influence of snow cover on wolf *Canis lupus* predation patterns in Bieszczady Mountains, Poland

Roman Gula

Gula, R. 2004: Influence of snow cover on wolf *Canis lupus* predation patterns in Bieszczady Mountains, Poland. - Wildl. Biol. 10: 17-23.

Résumé

Le sexe, l'âge, la teneur en graisse de la moelle osseuse (BMF), le degré d'utilisation de la carcasse et les caractéristiques du terrain ont été analysées pour 118 ongulés tués par les loups *Canis lupus* dans les montagnes Bieszczady en Pologne, au cours des hivers 1992-1995 pour évaluer l'influence de l'épaisseur de la neige sur les modèles de prédation des loups. À Bieszczady, les conditions de neige au cours de la période d'étude étaient plus douces que la moyenne, avec une épaisseur de neige annuelle totale moyenne de 1372 cm et une couverture de neige moyenne d'une durée de 94 jours. Le cerf élaphe *Cervus elaphus* était la principale proie des loups (81%), tandis que le sanglier *Sus scrofa* et le chevreuil *Capreolus capreolus* ont été moins souvent tués (9% et 10%, respectivement). La majorité des proies (74%) ont été tuées dans les ruisseaux et les ravins. L'exploitation des carcasses par les loups était élevée ; 55% des proies récupérés étaient consommées à plus de 60%. L'état moyen du cerf élaphe, selon la BMF était élevé (83,4%). La BMF variait le plus pour les cerfs rouges et les faons, et variait avec l'épaisseur annuelle de la neige ($N = 29, P < 0,01$; $N = 28, P = 0,09$) et l'épaisseur moyenne mensuelle de la neige ($\tau = -0,37, P < 0,005$; $\tau = -0,25, P = 0,06$). Les loups tuaient des cerfs rouges adultes dans les ruisseaux et les ravins avec la même fréquence quelle que soit l'épaisseur de la neige, alors que les faons ont été tués moins souvent à ces endroits qu'attendu, d'après leur proportion globale dans l'échantillon ($N = 95, \chi^2 = 24,34, P < 0,001$). Pendant les périodes de couverture de neige plus mince, la consommation des carcasses de cerf élaphe était légèrement plus élevée que pendant les périodes où la couverture de neige était profonde ($\tau = -0,42, P < 0,045$).

INTRODUCTION

La couverture de neige est un facteur abiotique majeur influençant les relations entre le loup et ses proies. Les chutes de neige supérieures à la moyenne augmentent la capacité des loups à capturer leurs proies en raison de la réduction des conditions corporelles et de mobilité des proies. Donc, les loups tuent plus de proies (Nelson & Mech 1986), chassent en groupes plus importants (Fuller 1991) et sont plus susceptibles de capturer plusieurs victimes lorsque la neige est inhabituellement profonde (Mech, Adams, Meier et Burch 1998). La neige profonde réduit également l'état corporel des faons nés le printemps précédents (Mech, McRoberts, Peterson et Page 1987, Mech, Nelson & McRoberts 1991) et augmente la condition physique et le nombre de loups (Mech et al. 1998).

Les effets de la neige peuvent être importants non seulement dans les zones où les hivers sont généralement sévères et durables, mais également dans les régions où les hivers sont plus doux avec des périodes de réchauffement et que la couverture de neige ne persiste pas l'hiver. J'ai analysé les schémas de mortalité causés par les loups, sur les ongulés par rapport à la couverture neigeuse dans les montagnes des Bieszczady dans les Carpates Polonaises, qui est une région au climat alpin doux et aux hivers fréquents doux.

Zone d'étude

L'étude a été menée dans les montagnes de Bieszczady, en Pologne (49° N, 22° E) pendant trois hivers consécutifs de 1992/93 à 1994/95. Les plus hauts sommets de cette chaîne de montagnes sont à plus de 1300 m d'altitude, et l'altitude moyenne des vallées est d'environ 500 m d'altitude. Les 70% de la superficie boisée se compose de hêtres *Fagus silvatica*, d'aulnes *Alnus incana*, de sapins *Abies alba*, d'épicéas *Picea abies* et d'érables sycomore *Acer pseudoplatanus* comme espèces d'arbres prédominantes. La densité humaine dans la plupart de la partie, correspond à environ 2 personnes / km², et la moyenne pour l'ensemble de la zone est de 10 personnes / km². La région est habitée par de nombreuses espèces d'ongulés, dont le cerf rouge *Cervus elaphus*, le chevreuil *Capreolus capreolus*, le bison *Bison bonasus* et le sangliers *Sus scrofa*, et les espèces de carnivores comprennent le loup, l'ours brun *Ursus arctos*, le lynx *Lynx lynx*, le chat sauvage *Felis rufus*, le renard roux *Vulpes vulpes*, le blaireau *Meles meles*, la loutre *Lutra lutra* et la martre des pins *Martes martes*. La zone d'étude couvre 600 km² et comprend cinq districts forestiers des Montagnes Bieszczady (Baligród, Cisna, Komancza, Stuposiany et Wetlina).

La température moyenne pluriannuelle en juillet est de 16° C et en janvier de -6° C. Les précipitations mensuelles moyennes sont de 125 mm et la moyenne annuelle de 800-1 200 mm. À des altitudes comprises entre 500 et 800 m, la couverture de neige persiste pendant 90 à 140 jours, apparaissant en octobre-décembre et disparaissant en février-avril. L'épaisseur maximale de la couverture neigeuse ne dépasse généralement pas 40- 80 cm, mais peut atteindre un maximum de 150 cm.

Le cerf élaphe est l'espèce d'ongulés la plus nombreuse de la région dont les densités officiellement estimées se situent entre 0,9-3,0 cerfs / km². Cependant, les quotas de récolte indiquent que les densités réelles sont au moins deux fois plus élevées (Perzanowski et Krzakiewicz 2000). Les chevreuils et les sangliers sont des espèces moins abondantes avec des densités moyennes de 0,2-4,5 et 4,4 animaux / km², respectivement (Perzanowski 2000, Perzanowski et Kanzaki 2000). Le poids moyen du cerf élaphe adulte est d'environ 180 kg pour les cerfs et 120 kg pour les biches, environ 20 kg pour les chevreuils adultes et environ 100 kg pour le sanglier. Les densités de loups enregistrées dans l'inventaires de l'administration forestière basées sur des enquêtes dans les districts forestiers sont de 10,5-13,1 / 100 km². Cependant, la méthode employée a tendance à surestimer le nombre de prédateurs (Smietana & Wajda 1997). Le suivi des enquêtes mené de 1991 à 1995 dans le parc National des Bieszczady et les districts forestiers environnants ont estimé une densité de 4,2 loups / 100 km² et une estimation des tailles de domaine vital de trois meutes de loups, allant de 84 à 90 km². La taille de la meute dans cette étude variait de 3 à 10 (Smietana et Wajda 1997). Les cerfs sont les proies principales des loups, alors que les chevreuils et les sangliers sont tués moins fréquemment (Lesniewicz & Perzanowski 1989, Smietana Et Klimek 1993).

RESULTATS

La couverture de neige

Tous les hivers de la période d'étude ont été plus doux que les moyennes à long terme pour la région. Les sommes d'épaisseur de neige pour chaque hiver, étaient inférieures aux moyennes pluriannuelles aux deux sites de mesure (tableau 1). La durée de la couverture neigeuse était généralement courte, même si elle était dans la moyenne l'hiver 1992/93 (voir tableau 1). Basé sur l'épaisseur et la durée de la neige, l'hiver 1992/93 a été le plus sévère, et l'hiver 1993/94 a été le plus doux.

Espèce, sexe et structure d'âge des proies

Un total de 118 proies de loups a été trouvé au cours des trois hivers 1992-1995 et inclus 95 cerfs élaphe, 12 chevreuils et 11 sangliers (tableau 2). Par rapport à leur densité, les sangliers étaient surreprésentés parmi les proies des loups, les cerfs élaphe ont été tués proportionnellement à leurs représentations et les chevreuils étaient sous-représentés parmi les animaux tués par les loups (voir tableau 2).

Parmi les 95 cerfs élaphe tués par les loups, la plupart étaient des biches (38) suivis des cerfs (29) et des faons (28 ; voir Tableau 2). Sur 29 biches d'âge connu, la majorité (59%) avait plus de sept ans, alors que

la plupart des cerfs (64%) étaient âgés de 4 à 7 ans (Fig.1). Sur les 12 chevreuils, sept (58%) étaient des faons, trois (25%) étaient des mâles adultes et seulement deux (17%) étaient des femelles adultes. Tous les sangliers tués par les loups étaient des marccassins ou des yearlings, mais leur sexe n'a pas pu être déterminé car de grandes proportions de leurs carcasses avaient été consommées (voir le tableau 2).

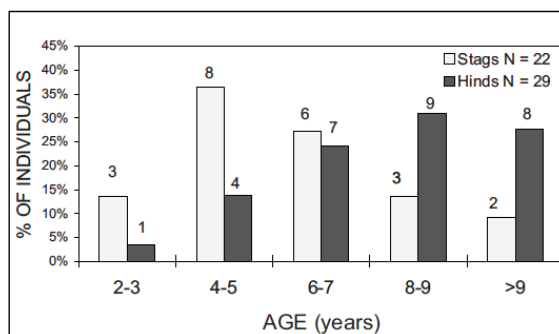


Figure 1. Composition par âge des cerfs élaphe adultes tués par les loups pendant les hivers consécutifs de 1992 / 93-1994 / 95 dans les monts Bieszczady en Pologne.

Exploitation des carcasses

Les loups ont consommé plus de 60% des carcasses de cerfs élaphe dans 53% des cas, et la plupart des carcasses de chevreuils (83%) et de sangliers (82% ; voir le tableau 2). Il n'y avait pas de différence significative dans la consommation des taux de carcasses de cerfs élaphe tout au long de l'hiver (N = 95, $\chi^2 = 0,68$, $P = 0,9$), les premières périodes d'hiver (Octobre-décembre) ou les périodes de fin d'hiver (janvier- Mars : N = 95, $\chi^2 = 0,10$, $P = 0,9$; voir le tableau 3). Cependant, les loups avaient tendance à exploiter les carcasses complètement pendant les périodes de faible épaisseur de neige (N = 13, $\tau = -0,42$, $P = 0,045$; Fig.2).

Tableau 2. Espèces proies et sélection de leur sexe / âge en fonction de l'indice de sélectivité de Manly (MSI \pm SE ; pas de sélection à 0,33), taux de consommation des carcasses, caractéristiques du site de mise à mort et teneur en graisse de la moelle osseuse (BMF) au cours des hivers consécutifs de 1992/93-1994/95 dans les montagnes de Bieszczady, en Pologne. * indique des données insuffisantes.

Prey species	N	Expected N	MSI (\pm SE)	No. of carcasses > 60% consumed	No. of carcasses found in creeks and ravines	% BMF (\pm SE)
Wild boars	11	7.3	0.48 (\pm 0.047)	9	7	75.9 (\pm 5.24)
piglets	11	*	*	9	7	75.9 (\pm 5.24)
adults	-	*	*	-	-	*
Roe deer	12	20.1	0.19 (\pm 0.030)	10	3	74.2 (\pm 7.68)
calves	7	*	*	7	-	74.2 (\pm 7.68)
adults	5	*	*	3	3	*
Red deer	95	90.6	0.33 (\pm 0.033)	50	77	83.4 (\pm 1.75)
calves	28	27.6	0.34 (\pm 0.029)	15	20	86.0 (\pm 1.98)
hinds	38	38.0	0.33 (\pm 0.029)	19	31	86.0 (\pm 2.36)
stags	29	29.4	0.33 (\pm 0.028)	16	22	77.4 (\pm 4.17)
Total	118			69	87	79.9 (\pm 1.70)

Milieux de capture

À l'exception des faons de chevreuil, la plupart des proies (74%) ont été récupérées dans les ruisseaux et les ravins, et l'apparition des restes dans ce type de terrain ne variaient pas avec l'épaisseur de neige l'hiver (N = 118, $\chi^2 = 2,33$, $P = 0,6$; voir le tableau 2) ou l'épaisseur moyenne mensuelle de la neige (N = 13, $\tau = -0,21$, $P = 0,3$). Les faons de cerf élaphe étaient moins fréquemment tués dans les ruisseaux et les ravins que les adultes des deux sexes (N = 95, $\chi^2 = 24,34$, $P < 0,001$).

État corporel des proies

La teneur moyenne en graisse de la moelle osseuse (BMF) était élevée (80,0%) pour toutes les proies récupérées. Cependant, l'échantillon concernant les sangliers et les chevreuils étaient petits (N = 7), car la plupart des carcasses étaient presque complètement consommée et la moelle des os était donc impossible à obtenir.

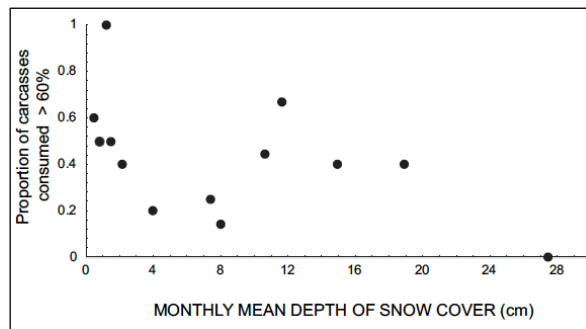


Figure 2. Corrélation entre la proportion de faons de cerf rouge consommés (> 60%) par les loups et moyenne mensuelle de l'épaisseur de la couverture neigeuse (N = 13) pendant les hivers consécutifs de 1992 / 93-1994 / 95 à Bieszczady Montagnes, Pologne ; ($\tau = -0,42$, $P = 0,045$).

L'état moyen des cerfs rouges tués était bon (BMF = 83,4%) ; les plus faibles teneurs en matières grasses (BMF = 74,3%) se sont produites pendant l'hiver moyennement rigoureux (1994-1995) et les plus élevées (BMF = 88,7%) pendant l'hiver le plus doux (1993/94 ; N = 95, $P < 0,01$; voir le tableau 3). La BMF était plus faible en fin d'hiver (N = 95, $P < 0,05$; voir le tableau 3) qu'en début d'hiver, et corrélée avec l'épaisseur mensuelle de la couverture de neige ($\tau = -0,21$, N = 95, $P < 0,005$). L'état des cerfs élaphe était le plus variable, et était le plus faible pendant l'hiver moyennement rigoureux (1994/95 ; N = 29, $P < 0,01$; voir le tableau 3). Les valeurs de la BMF des cerfs étaient significativement plus faibles à la fin de l'hiver (N = 29, $P < 0,05$; voir Tableau 3) qu'au début de l'hiver, et ont été négativement corrélées à l'épaisseur moyenne mensuelle de la couverture neigeuse (N = 29, $\tau = -0,37$, $P < 0,005$). L'état des faons était le plus faible pendant l'hiver le plus rigoureux (1992/93 ; N = 28, $P = 0,09$) et était plus faible à la fin de l'hiver (N = 29, $P = 0,06$) qu'au début de l'hiver (voir le tableau 3). Les faons tués les mois avec une faible épaisseur de couverture de neige avaient une meilleure BMF que les faons tués au cours des mois avec une couverture de neige plus épaisse (N = 28, $\tau = -0,25$, $P = 0,06$). La BMF chez les biches est apparue plus faible pendant l'hiver rigoureux (1992/93), mais n'a montré aucune baisse significative à la fin de l'hiver (voir le tableau 3) ni de variation avec l'épaisseur moyenne mensuelle de la couverture neigeuse (N = 38, $\tau = 0,08$, $P = 0,3$).

Tableau 3. Catégories et sélection de leur sexe / âge en fonction de l'indice de sélectivité de Manly (MSI \pm SE ; pas de sélection à 0,33), taux de consommation de carcasses, caractéristiques du site de mise à mort et teneur en graisse de la moelle osseuse (BMF) des cerfs rouges tués par les loups au cours des hivers consécutifs 1992 / 93-1994/95 dans les montagnes de Bieszczady, en Pologne. Les données sont fournies pour chacun des trois hivers séparément et pour le début (novembre-décembre) et fin (janvier-mars) hiver. * indique des données insuffisantes.

	N	MSI (\pm SE)	No. of carcasses > 60% consumed	No. of carcasses found in creeks and ravines	% BMF (\pm SE)
1992/93					
calves	5	*	3	4	76.6 (\pm 6.56)
hinds	7	*	4	6	89.3 (\pm 1.07)
stags	4	*	2	1	83.2 (\pm 9.11)
Total	16		9	11	83.8 (\pm 3.15)
1993/94					
calves	11	0.30 (\pm 0.042)	6	7	88.6 (\pm 2.86)
hinds	18	0.35 (\pm 0.041)	11	15	87.0 (\pm 2.77)
stags	14	0.35 (\pm 0.043)	7	12	90.9 (\pm 2.23)
Total	43		24	34	88.7 (\pm 1.54)
1994/95					
calves	12	0.38 (\pm 0.028)	6	10	87.5 (\pm 2.25)
hinds	13	0.30 (\pm 0.028)	5	12	83.0 (\pm 5.80)
stags	11	0.32 (\pm 0.026)	6	10	58.2 (\pm 7.03)
Total	36		17	32	74.3 (\pm 3.68)
Early winter					
calves	12	-	7	10	89.9 (\pm 1.68)
hinds	17	-	8	15	87.5 (\pm 2.25)
stags	17	-	10	13	84.1 (\pm 4.90)
Total	46		25	38	87.6 (\pm 2.19)
Late winter					
calves	16	-	9	11	83.0 (\pm 3.09)
hinds	21	-	10	18	83.1 (\pm 3.75)
stags	12	-	6	10	67.9 (\pm 6.59)
Total	49		25	39	79.4 (\pm 2.61)

DISCUSSION

Les caractéristiques des proies récupérées dans cette étude correspondent bien à celles rapportées dans les précédentes études sur le régime alimentaire des loups dans la région. Les cerfs rouges étaient la proie principale en hiver (81% des proies tuées) et constituaient 94,3% de la biomasse consommée. La découverte de l'absence de sélection apparente des loups pour le cerf élaphe contredit les modèles de sélection trouvés sur d'autres sites. La sélection du cerf élaphe par les loups en hiver a été signalée dans la plupart de l'Europe (Okarma 1995). Cependant, il est difficile de montrer une sélection statistique pour une proie tellement dominante dans l'alimentation, qui ne permet pas l'application de tests statistiques.

Le sanglier constituait environ 9,3% des espèces proies tuées, contre 11% de l'alimentation d'hiver d'après le contenu de l'estomac (Lesniewicz & Perzanowski 1989) et 17% sur la base du contenu des crottes (Smietana & Klimek 1993), et à l'exclusion d'autres produits alimentaires tels que les animaux domestiques et les petits mammifères, les sangliers constituent 17,2% (Lesniewicz & Perzanowski 1989) et 21,1% (Smietana & Klimek 1993) de la biomasse totale consommée par les loups, soit presque deux fois plus que trouvé dans mon étude. Cette différence peut être liée à la possibilité réduite de trouver des carcasses de sangliers (qui étaient souvent complètement consommées), alors les sangliers étaient sous-représentés dans mon échantillon. La sélection positive du sanglier comme proie des loups est connue de plusieurs endroits en Russie, alors que les enregistrements d'un autre endroit en Pologne montrent une tendance contraire (Okarma 1995). Cependant, une forte corrélation négative entre les densités de loups et les sangliers a été signalée à Bieszczady, ce qui souligne l'importance du sanglier comme proie des loups (Kanzaki Et Perzanowski 1997). Smietana & Klimek (1993) ont estimé que la quantité de biomasse de chevreuil consommée par les loups en hiver, représentent environ 3,5% de la biomasse totale consommée, et les 12 chevreuils tués par les loups trouvé dans mon étude constituait 2,3% de la biomasse totale. Ce faible pourcentage de chevreuils dans l'alimentation des loups est lié à la densité généralement faible de chevreuils dans les Monts Bieszczady (0,2 / km²; Perzanowski 2000) et le biais de recherche des carcasses de chevreuils tuées, en raison d'une consommation complète, mais cela pourrait aussi refléter une faible préférence pour cette proie, similaire à ce qui a été rapporté dans d'autres sites (Okarma 1995).

Bobek, Perzanowski & Smietana (1992) ont affirmé que les loups ont tendance à sélectionner les faons et les cerfs mâles. Mon étude n'a pas soutenu cela, car les loups ont tué des faons, des cerfs et des biches proportionnellement à leur présence dans la population, mais il est possible de ne pas avoir trouvé une sélection des faons, en raison d'une probabilité plus faible de trouver leurs carcasses qui sont souvent complètement consommées. La sélection des faons ont été rapporté dans d'autres études (Jedrzejewski, Jedrzejewska, Okarma et Ruprecht 1992, Okarma 1995).

Comme les trois hivers de mon étude ont été relativement doux, la couverture de neige n'a pas eu d'influence dramatique sur la relation loup * proie. Cependant, dans ce domaine avec généralement une faible couverture de neige, les caractéristiques du terrain semblaient importantes dans la stratégie de chasse des loups. Ils ont tué la plupart de leurs proies dans les ruisseaux et les ravins, où les animaux peuvent être plus faciles à intercepter, car à ce moment-là, ils doivent ralentir et changer de sens. Bobek et coll. (1992) ont rapporté que lorsque la couche de neige était d'environ 10 cm, toutes les captures ont eu lieu dans les vallées et les ravins, mais lorsque la couverture de neige dépassait 40 cm, seulement 59% ont été tués dans ce type de terrain. Dans mon étude, je n'ai pas trouvé une telle relation claire, probablement parce que la couverture de neige était relativement mince tout au long de la période d'étude. La plus petite proportion de faons tués dans les ruisseaux et les ravins indique que les adultes sont tués le plus souvent dans ces endroits, parce qu'ils y sont plus vulnérables. En général, une faible utilisation des carcasses se produit lorsque la neige est profonde et que les proies sont plus faciles à tuer. Dans mon étude, malgré les conditions de neige, les cerfs rouges ont été consommé à un degré moindre qu'ailleurs (Fritts & Mech 1981, Fuller 1991). Ce taux de consommation relativement faible peut refléter 1) une petite taille de meute due à la récolte humaine et 2) une forte perturbation humaine ce qui a souvent poussé les loups à abandonner leur proie. Au cours de l'enquête, nous avons trouvé des preuves que les gens poussent souvent les loups à abandonner leurs proies. Dans plusieurs cas, des

cerfs fraîchement tués ont été retrouvés sans tête, très probablement parce qu'il avait été pris par des gens à la recherche de bois (R. Gula, données inédites). Malgré le niveau de consommation global, les loups ont tendance à consommer d'avantage leurs proies lorsque la neige était peu profonde, ce qui confirme les découvertes antérieures dans les Bieszczady (Bobek et al.1992) et d'autres régions (Peterson 1977, Carbyn 1983, Potvin, Jolicoeur et Huot 1988).

Les conditions hivernales rigoureuses influencent l'état corporel des ongulés en raison des coûts énergétiques plus élevés pour la locomotion et la thermorégulation. Les données collectées par Okarma (1991) suggèrent que les loups tuent les cerfs qui ont des valeurs de BMF inférieures à la moyenne. Malgré ce modèle de sélection, le relativement bon état des proies capturées par les loups dans mon étude, suggèrent un bon état de proies dans cette population, ce qui est probablement lié à une faible rigueur hivernale. Cependant, il est impossible de montrer si cela reflète la BMF moyenne de la population, ou si l'état des animaux tués par les loups était inférieur à la moyenne, c'est-à-dire la valeur de la BMF dans la population générale aurait pu être encore plus élevée.

CONCLUSIONS

Les loups des monts Bieszczady se nourrissaient principalement de cerf élaphe, cependant, ils avaient tendance à sélectionner le sanglier, éviter le chevreuil et tuer les cerfs élaphe en proportion de leur occurrence. Cependant, cette conclusion ignore le biais connu, selon lequel les proies plus petites sont moins détectables que les proies plus grosses en raison de leur consommation complète. En outre, la domination du cerf élaphe dans l'alimentation a affaibli la puissance statistique du test de sélection. Pendant les hivers doux avec une mince couche de neige, les ongulés tués par les loups avaient des réserves de graisse élevées, ce qui reflétait probablement le bon état de la population des proies. Les loups avaient tendance à tuer la plupart des proies dans les ruisseaux et les ravins profonds et à exploiter les carcasses à un niveau relativement élevé. Les habitudes de chasse des loups ont été affectées par des changements même avec une couverture neigeuse modérée. Pendant les périodes avec une épaisseur de neige plus faible, les loups avaient tendance à consommer les carcasses à un degré plus élevé, les cerfs et les faons tués étaient en relativement bon état et les faons plus souvent tués dans les ruisseaux et les ravins.