

Taux de capture et prédation des loups sur les populations d'ongulés dans la forêt primaire de Bialowieza en Pologne

Ecology, 83(5), 2002, pp. 1341–1356
© 2002 by the Ecological Society of America

KILL RATES AND PREDATION BY WOLVES ON UNGULATE POPULATIONS IN BIAŁOWIEŻA PRIMEVAL FOREST (POLAND)

WŁODZIMIERZ JĘDRZEJEWSKI,^{1,3} KRZYSZTOF SCHMIDT,¹ JÖRN THEUERKAUF,^{1,2} BOGUMIŁA JĘDRZEJEWSKA,¹
NURIA SELVA,¹ KAROL ZUB,¹ AND LUCYNA SZYMURA¹

¹*Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 17-230 Białowieża, Poland*
²*Wildlife Biology and Management Unit, Department of Ecosystem and Landscape Management, Technical University of Munich, 85354 Freising, Germany*

Résumé

Les taux de capture des loups (*Canis lupus*), les facteurs affectant leur variation et l'impact de la prédation sur les ongulés ont été étudiés dans la partie polonaise de la forêt vierge de Białowieża (580 km²). Avec une taille moyenne de groupe de chasse de 4,4 individus, les loups ont tués, en moyenne, 0,513 ± 0,04 proie (meute)¹ d¹ (moyenne ± 1 SE) ; 63% des proies étaient des cerfs rouges (*Cervus elaphus*), 28% étaient des sangliers (*Sus scrofa*) et 4% étaient des chevreuils (*Capreolus capreolus*). Par individu le taux de capture était en moyenne de 0,116 ongulés (loup)¹ d¹, et l'apport alimentaire quotidien était de 5,58 ± 0,32 kg (loup)¹ d¹. Le taux de mortalité des cerfs rouges a été affecté par la couverture de neige (P<0,001). Une meute de loups a tué, en moyenne, 0,264 cerf/jours pendant les saisons sans neige et 0,587 cerf/jour avec 17 cm de profondeur de neige. L'augmentation des taux de mortalité a coïncidé avec une baisse de la condition des cerfs juvéniles (mais pas adultes) à la fin de l'hiver (teneur moyenne en graisses médullaires dans le fémur en octobre-janvier de 66% contre 27% en février-mars). Le taux de capture par individu a légèrement diminué (pas de manière significative) avec l'augmentation de la taille du groupe de chasse. Cependant, la quantité de nourriture acquise par loup ne différait pas entre les groupes de 2 à 6 individus, car les meutes plus grandes tuaient des proies plus grandes plus souvent et des petites proies moins fréquemment que les petites meutes. Les taux de capture de sangliers étaient plus élevés au printemps – été (0,242 ± 0,06 sanglier (meute)¹ d¹), en présence de marcassins, qu'en automne-hiver (0,106 ± 0,04 sanglier (meute)¹ d¹). **Chaque année, les loups tuent en moyenne 72 cerfs rouges, 16 chevreuils et 31 sangliers sur une superficie de 100 km².** Comparé aux densités de proies, les loups étaient un facteur important de mortalité pour le cerf élaphe seulement, absorbant annuellement 12% du nombre de cerfs du printemps – été (le plus haut en saison), ce qui équivaut à 40% de l'augmentation annuelle des cerfs due à la reproduction et 40% de leur mortalité annuelle. Comparé aux densités hivernales (3 à 6 cerfs / km²), le pourcentage la prédation par les loups était inversement densité-dépendant ; **donc les loups ont limité le nombre de cerfs mais n'ont pas régulé leurs populations.** En éliminant une proportion substantielle de l'accroissement annuel de la population de cerfs, les loups entravent sa croissance et prolongent la durée pour qu'ils atteignent la capacité de charge de l'habitat. Cependant, la prédation du loup seule est un mauvais prédicteur de la dynamique des populations de cerfs, car les cerfs sont également soumis à la prédation par le lynx (*Lynx lynx*) et la chasse.

INTRODUCTION

La vitesse à laquelle les loups tuent leurs proies par rapport à la densité des proies, connue sous le nom de **réponse fonctionnelle** (Holling 1959), est une composante essentielle de la prédation sur les ongulés. Avec différents types de réponses fonctionnelles et diverses réactions numériques des loups face aux changements de densités de proies, le rôle de la prédation peut aller de la **régulation** (taux de prédation en fonction de la densité), à la **limitation** (prédation indépendante de la densité), à dépensatoire (taux de prédation inversement dépendants de la densité) (Sinclair

1989, Messier 1991, 1995). Cependant, la rareté et la grande variabilité des données empiriques disponibles sur les taux de mise à mort des loups rendent souvent difficile la distinction entre réponses fonctionnelles de type II (asymptotique) et de type III (logistique), en particulier les gammes de faible densité de proies (Messier 1994, Boyce 2000, Hayes et Harestad 2000). Outre les erreurs d'échantillonnage, l'évaluation des variations des taux de mise à mort, proviennent du fait que la vitesse à laquelle les loups capturent leurs proies est régie par un ensemble de facteurs beaucoup plus complexes que la

densité des proies. Parmi ces facteurs figurent la couverture neigeuse (Huggard 1993), la taille du groupe de loups (Thurber et Peterson 1993, Hayes et al. 2000), la vulnérabilité des proies (Peterson et Allen 1974) et la disponibilité de proies alternatives (Dale et al. 1994). Tous ces facteurs externes peuvent ajouter des variations sur les taux de prédation, indépendamment des densités de proies.

On ne connaît pas la variation saisonnière des taux de capture des loups, en particulier la réponse à une abondance prolifique d'ongulés nouveau-nés au printemps-été. Il en résulte des restrictions de la méthode de détection utilisée (recherche de victimes en aéronefs), qui est efficace pendant les périodes neigeuses (par exemple, Mech et al. 1995, Hayes et al. 2000). Enfin, l'aspect rarement étudié des relations loup-ongulés est le taux de capture des loups avec une communautés de proies de plusieurs espèces. La plupart des études nord-américaines ont été menée dans des écosystèmes où les loups coexistaient avec une ou deux espèces de proies (par exemple, Fritts et Mech 1981, Gasaway et al. 1983, 1992, Messier 1991). En Eurasie, cependant, les loups coexistent généralement avec trois ou quatre, et exceptionnellement avec cinq ou six espèces d'ongulés (Okarma 1995). De plus, la caractéristique unique des communautés d'ongulés d'Eurasie est la présence de sanglier (*Sus scrofa*), qui sont des animaux fertiles, produisant un grand nombre de jeunes vulnérables chaque printemps (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998). L'estimation des taux de mise à mort dans ces communautés est difficile, car les petites proies, comme les marcassins, sont généralement consommées complètement par les loups. Ainsi, des techniques autres que la recherche aérienne pour trouver les restes doivent être appliqués, surtout au printemps et l'été.

Les taux de capture des loups eurasiens n'ont pas encore été étudiés directement, mais les données sur la sélection et la composition de son alimentation suggèrent que les densités de cerfs rouges (*Cervus elaphus*), la proie préférée des loups, peut influencer la mise à mort sur les cerfs et les autres espèces d'ongulés présentes (Jedrzejewski et al. 2000). L'influence de l'environnement physique, de la socialité du loup et d'autres facteurs extrinsèques sur les taux de capture du loup eurasiens restent inconnus. Le rôle de la prédation sur les populations d'ongulés a été discuté dans un cadre conceptuel qui distingue les facteurs dépendants de la densité impliqués dans la régulation des populations et d'autres facteurs qui peuvent influencer les taux de croissance, mais qui ne peuvent avoir aucun impact de régulation (Sinclair 1989, Messier 1991, 1994, 1995, Boutin 1992). En Amérique du Nord, la plupart des recherches sur l'orignal (*Alces alces*) ont démontré que les taux de prédation des loups étaient densité dépendant à de faibles densités d'originaux et sont devenus dépendant à des densités d'ongulés modérées à élevées (Messier 1991, 1994, Hayes et Harestad 2000). Certaines recherches sur le caribou (*Rangifer tarandus*) ont montré que les taux de prédation des loups étaient inversement dépendants de la densité sur toute la gamme des densités de proies (Dale et al. 1995). De plus, dans les écosystèmes multiprédateurs, la tendance générale de la dynamique des populations de proies dépend des effets combinés (généralement additifs) de tous les prédateurs (par exemple, Gasaway et al. 1992, Kunkel et Pletscher 1999).

Le rôle de la prédation dans la formation du nombre d'ongulés a été évalué indirectement, par l'analyse des réponses des ongulés au loup et au lynx (*Lynx lynx*) du contrôle par l'homme dans une série de dynamique de population de 100 ans entre prédateurs et ongulés (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998). Des « irruptions » de cerf élaphe se sont produites en l'absence de loups et de chevreuils (*Capreolus capreolus*) en l'absence de lynx. La co-occurrence de bison d'Europe (*Bison bonasus*), d'orignal et de sanglier ont répondu à l'éradication des prédateurs faiblement ou pas du tout. Ceux qui ont tenté et répliqué des « expériences » prouvent que la prédation agit comme un facteur limitant majeur pour les populations de cerfs en Europe. Mais savoir si les prédateurs peuvent également réguler leurs proies reste encore inconnu.

L'étude présentée dans ce document a été menée dans le dernier vestige des forêts tempérées naturelles typiques des plaines européennes (forêt vierge de Białowieza, en Pologne), où les loups coexistent avec cinq espèces d'ongulés (Bison d'Europe, orignal, cerf élaphe, chevreuil et sanglier) et avec le lynx eurasiens. Les objectifs de notre étude étaient les suivants : (1) Sur une période de trois ans (1996–1999) une étude intensive de suivi radio de trois à quatre meutes de loups, nous sommes efforcés de déterminer les taux de mise à mort par les loups et de montrer comment ils ont été touchés par les facteurs suivants : a) les caractéristiques sociales des loups, telles que la taille de meute et cohésion; b) les conditions ambiantes, notamment la sévérité de l'hiver; c) les caractéristiques des proies (taille et disponibilité des proies); et d) les variations saisonnières et interannuelles d'abondance et de vulnérabilité des proies. (2) Nous avons calculé l'ampleur de la prédation du loup sur trois espèces d'ongulés, et ayant combiné les nouvelles données avec les informations antérieures (1991–1995) sur la prédation du loup (Jedrzejewski et al. 2000), nous avons tenté d'expliquer le rôle des loups dans la communauté des ongulés des forêts tempérées européennes.

RÉSULTATS

Taux de mortalité et consommation des proies par les loups

Entre 1996 et 1999, trois à quatre meutes de loups, de 15 à 18 individus au total (nombres collectés en hiver), dans la zone d'étude. Au total, 269 ongulés tués par les loups ont été trouvés, principalement des cerfs rouges (72%) et des sangliers (22%), rarement des chevreuils (4%), et des originaux (1%) et vache domestique (1%). Par rapport à la structure moyenne de la communauté d'ongulés sauvages au cours des trois années (cerf rouge 35,4%, sanglier 37,8%, chevreuil 20,8%, Bison d'Europe 5,6% et orignal 0,4%), le cerf élaphe semble fortement sélectionné par les loups, ce qui confirme les constatations antérieures (Jedrzejewska et al. 1994, Jedrzejewski et al. 1992, 2000). Au cours de 323 jours d'observations, les loups ont tué 167 nouvelles proies, visité 22 restes de leurs propres proies, précédemment tuées, et récupérées les carcasses de 28 animaux morts (total n = 217). Parmi les animaux tués par les loups durant cette période (n = 189), nous avons enregistré des cerfs rouges (63%), des sangliers (28%), des chevreuils (4%), des lièvres bruns (2%), des

castors (1%), des renards roux (1%), et des spécimens uniques d'originaux, de vaches domestiques et de chiens. Les loups ont récupéré principalement des carcasses d'animaux domestiques (bovins et porcs, 39% de tous les cas de récupération, $n = 28$), et des carcasses de sangliers et de bisons d'Europe (32% et 25%, respectivement). Basé sur l'âge approximatif des ongulés tués, nous les avons affectés dans des classes de masse corporelle (Fig. 1). La masse corporelle moyenne d'un cerf rouge tué par les loups pesaient 93 kg et celui des sangliers 23 kg. Généralement, la masse corporelle moyenne de toutes les proies était de 67,2 kg (1 SD, 52,2 ; mode, 63 kg; portée, 2–300 kg).

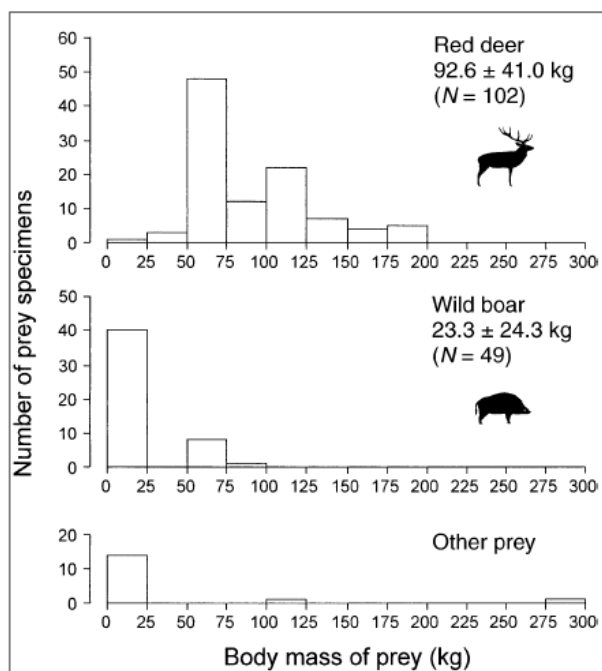


FIG. 1. Frequency distributions of body masses of 167 prey specimens killed by four wolf packs in Białowieża Primeval Forest in 1996–1999. Means \pm 1 SD reported for red deer and wild boar.

Les taux de capture moyen (estimé sur la base d'intervalles de temps entre chaque proie tuée consécutive trouvée par nous dans la forêt) étaient, en moyenne, une proie par 1,9 jours/meute (1 SD, 1,5), c'est-à-dire 0,526 proie animal (meute)⁻¹, d⁻¹. L'intervalle de temps entre chaque proie variait d'une heure à six jours. En outre, le temps qui s'est écoulé depuis la capture d'une proie n pour tuer la proie $n + 1$ a considérablement augmenté avec la croissance de la masse corporelle des proies n (Fig. 2). La deuxième méthode d'estimation des taux de mise à mort (basée sur les proies tuées trouvées et détectées à partir de crottes) a donné des résultats très similaires (Tableau 1). En moyenne, chaque meute a tué 0,513 proie animaux / jour, dont 0,486 ongulés et 0,027 petits animaux (par exemple, lièvre, castor). Ces chiffres équivalent à une proie tuée tous les deux jours. En ce qui concerne les diverses espèces de proie, une meute de loups a tué un cerf tous les 3,2 jours, plus un sanglier tous les 6,8 jours, une petite proie une fois par mois, un chevreuil tous les 44 jours, et un orignal ou une vache domestique une fois par 8 mois. De plus, chaque meute de loups a visité les restes de sa propre proies tuée auparavant une fois tous les 13 jours et

récupéré des animaux morts une fois par 12 jours (tableau 1). Pendant l'étude, le groupe en chasse comprenait, en moyenne, 4,4 loups (1 SD, 1.0; mode, 4; plage, 2–6). Les taux de capture approprié par individu sont indiqués dans le tableau 1.

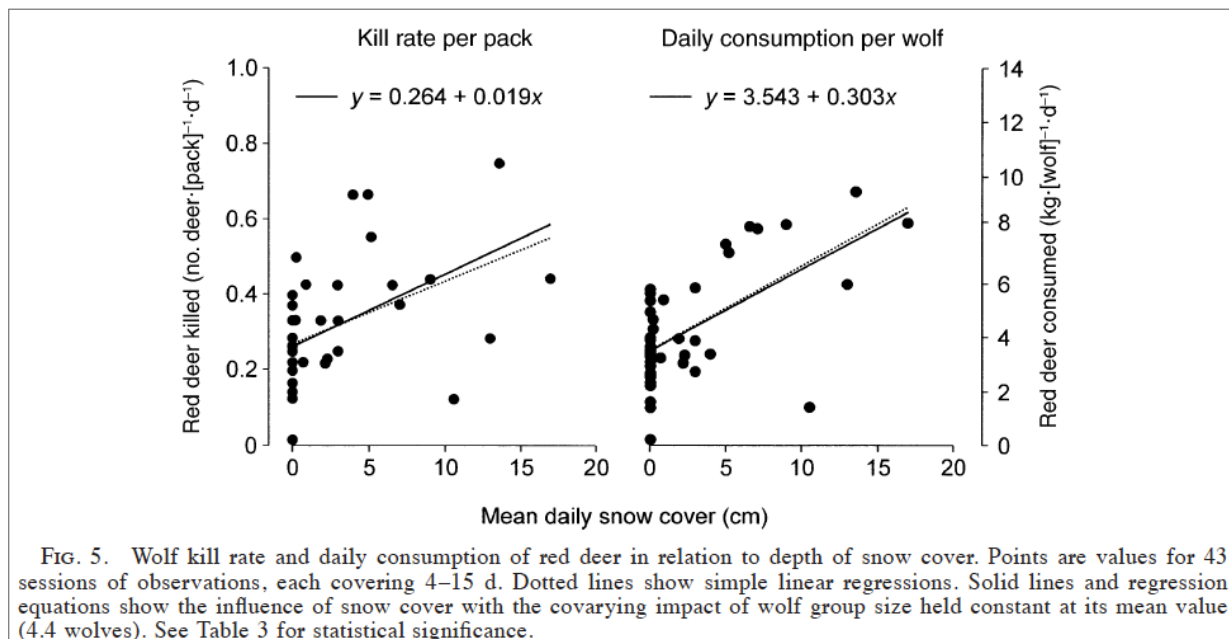
Entre 1996 et 1999, les meutes de loups étudiées variaient de deux à sept individus (Fig. 3). Une paire de loups voyageait et se nourrissait toujours ensemble. Les meutes comprenant de trois à quatre loups divisés en sous-groupes plus petits pour 18% des chasses, et celles de cinq à six loups répartis sur 41% des chasses. La plus grosse meute (sept loups) n'a pas été observé chassant ensemble. Au lieu de cela, elle s'est régulièrement divisée en deux sous-groupes (trois et quatre loups) chacun chassant seul. Pourtant, tout le groupe a vécu et voyagé ensemble et a détenu un territoire. Nous avons examiné les distributions de fréquence des proies d'ongulés tué par des groupes de différentes tailles. Avec une taille de groupe de chasse croissante, les loups ont tué beaucoup moins de petites proies et saisies plus souvent de grandes proies (tableau 2).

Les cerfs élaphe, les sangliers et les charognes d'ongulés morts représentait 95% de la biomasse alimentaire des loups, nous avons donc analysé en détail les taux de capture des loups pour les cerfs et les sangliers et leur taux de récupération. Les densités de cerfs rouges étaient plutôt stables dans la forêt de Białowieża au cours de la période 1997-1999, ce qui s'est traduit par une faible variation de prédation interannuelle (Fig. 4). Cependant, les taux de mortalité des loups pour le cerf élaphe étaient constamment plus faibles au printemps – été (0,211 \pm 0,04 cerf (meute)⁻¹, d⁻¹, moyenne 6 \pm SE,) qu'en automne-hiver (0,355 \pm 0,026), la différence étant statistiquement significative (test U de Mann-Whitney, $U = 305,5$, $P = 0,003$). C'était contraire au modèle de saisonnalité de la dynamique des populations de proies : le nombre de cerfs était toujours plus élevés en été qu'en hiver, donc les facteurs autre que le nombre de cerfs seul doit avoir influencé les taux de chasse des loups. Fait intéressant, les taux de rencontre des cervidés observés par les observateurs humains était également plus faible au printemps et en été (en moyenne 0,183 cerfs vus par heure) qu'en automne-hiver (0,325 cerf / h), ce qui aurait pu entraîner une visibilité moindre des animaux pendant la période de plein développement de la végétation. La variation des taux de mortalité entre les meutes pour les cerfs était négligeable (ANOVA Kruskal-Wallis, $H = 0,698$, $df = 3$, $P > 0,8$), mais il convient de noter que nous n'avions que quatre meutes avec une variation de taille relativement faible (deux à six individus).

Un facteur important affectant le taux de capture des loups pour le cerf était la profondeur de la couverture neigeuse (tableau 3). Ça vaut le coup de noter que c'était bien la profondeur de la neige, et non l'avance de l'hiver, qui a affecté les taux de captures ; dans le matériau analysé, la profondeur de la neige n'était pas corrélée avec le jour d'hiver consécutif (1 novembre = jours 1 ; $r = 0,02$, $P > 0,9$). Le nombre de loups dans un groupe de chasse semble prédire une petite quantité de variation des taux de mortalité (tableau 3). Si nous tenions une taille de groupe constante (un niveau moyen de 4,4 individus), alors, en moyenne, le taux de mortalité des cerfs augmenterait de 2,2 fois (de 0,264 à 0,587 cerf [meute]⁻¹, d⁻¹)

et la consommation quotidienne de biomasse de cerfs par loup de 2,4 fois (de 3,5 à 8,7 kg [loup]⁻¹, d⁻¹) avec un enneigement variant de 0 à 17 cm (Fig.5). Si, à son tour, la couverture de neige était maintenue constante (profondeur moyenne, 2,53 cm), il est apparu qu'avec un groupe de chasse passant de deux à six loups, le nombre de cerfs tués quotidiennement par le groupe n'a pas augmenté de manière

significative, mais la biomasse brute de cerfs acquise par eux a augmenté de 2,3 fois (de 16,5 à 37,6 kg [pack]⁻¹, d⁻¹) (Fig. 6). Cela a été causé par le fait que de plus grands groupes tuaient de grandes proies plus souvent (voir Tableau 2). En effet, les taux d'abattage et de consommation par individu de biomasse en cerfs n'a pas diminué de façon significative de deux à six groupes de loups (Fig. 6).



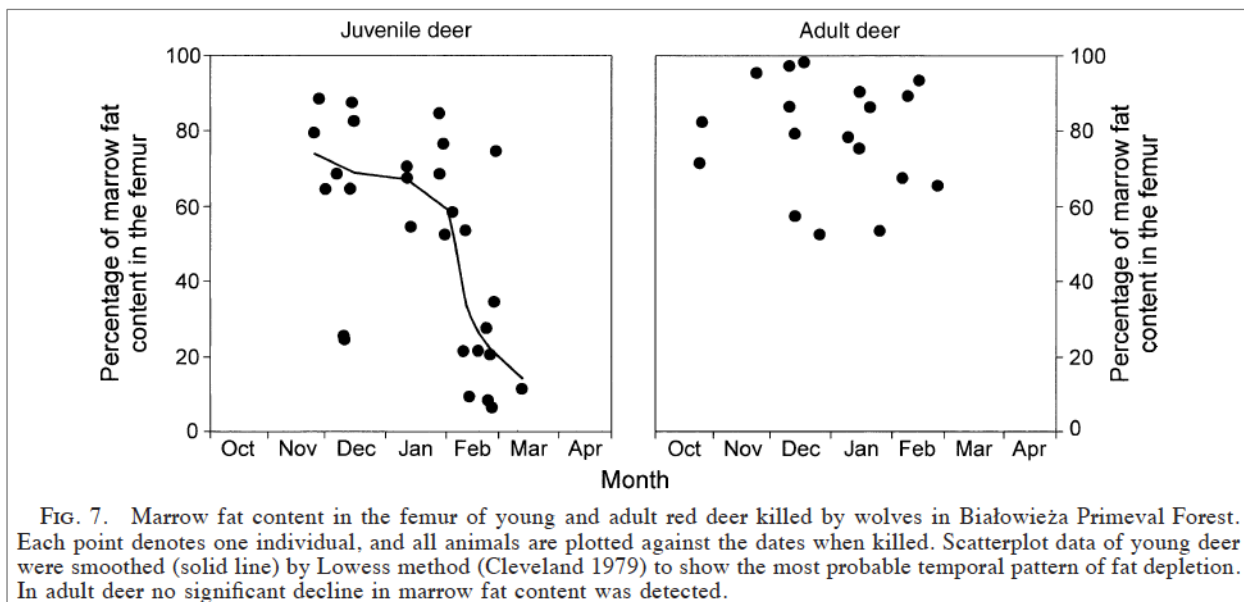
Quel mécanisme contrôlait les taux de capture plus élevés en période de couverture de neige profonde ? Nous avons testé les informations indiquant si l'état physique du cerf tué, tel qu'évalué par la teneur en matière grasse de la moelle, modifiée avec l'avance de l'hiver et des conditions ambiantes sévères. Pour les cerfs adultes tués d'octobre à mars, leur teneur en matières grasses des fémurs n'a pas diminué de façon significative ($p > 0,5$) tout au long de la saison froide (Fig.7). Ils avaient tous $>50\%$ de graisses dans la moelle osseuse ($80\% \pm 15\%$, moyenne $6 \pm SD$; $n = 18$). En revanche, les réserves de graisse des jeunes cerfs (< 1 an) tués par les loups a considérablement diminué tout au long de l'automne et l'hiver (Fig. 7). Parmi 18 jeunes cerfs tués d'octobre à janvier, 16 (89%) avaient $>50\%$ de matières grasses et le niveau moyen pour tous était de $66\% \pm 18\%$ ($n = 18$). Sur 11 cerfs tués en février–mars, seulement 2 (18%) avaient une teneur en matières grasses médullaires supérieure à 50% et la moyenne pour tous était de $27\% \pm 21\%$ ($n = 11$). Ce changement était très significatif (test G, $G = 15,5$, $df = 1$, $P < 0,001$). En effet, l'avance de l'hiver (nombre de jours consécutifs; D) et la température ambiante (T), avec une interaction de ces deux facteurs expliquent 46% de la variation totale de graisse médullaire (MF) des jeunes chevreuils ($R^2_{adj} = 0,455$, $n = 28$, $P < 0,0005$). Selon la méthode du critère de classement d'Aikake (AIC) (Anderson et al. 2000), le modèle $MF = f(D, T, D \times T)$ était le meilleur (Aikake poids $w = 0,671$) parmi sept modèles alternatifs impliquant des jours consécutifs d'hiver, la couverture de neige, la température ambiante, et les combinaisons ainsi que les interactions entre ces facteurs.

Au cours de l'étude, la population de sangliers a subi des fluctuations de leurs nombres, causées principalement par une surabondance de production de graines de chêne l'automne 1996 (voir Hansson et al. 2000). Le sanglier a répondu à la nourriture supplémentaire par une reproduction très précoce et prolifique au printemps 1997, ce qui a entraîné une forte abondance de marcassins, un segment de population plus vulnérable à la prédation des loups (voir Fig.1). Cependant, la réponse des loups par des taux de mise à mort de sangliers plus élevés se sont manifesté uniquement pour les meutes habitant le parc national de Białowieza (meute BNP; Fig.4), où les peuplements de chênes matures étaient répandus et les densités de sangliers étaient beaucoup plus élevées que dans la Forêt vierge de Białowieza (BPF; voir Jedrzejewska et al. 1994). De plus, du printemps 1997 à l'automne–hiver 1997–1998, les taux de rencontre de sangliers par les observateurs humains étaient beaucoup plus élevés dans le BNP (0,79 sanglier / h) que dans les autres parties du BPF (0,13 sanglier / h).

Les taux de rencontre des sangliers étaient généralement quelque peu plus élevés au printemps – été (en moyenne, 0,307 sanglier vu par heure) qu'en automne–hiver (0,190 sanglier / h). En conséquence, les taux d'abattage de sangliers étaient plus élevés au printemps – été ($0,242 \pm 0,058$ sanglier [meute]⁻¹, d⁻¹, moyenne ± 1 SE) qu'en automne–hiver ($0,106 \pm 0,038$ sanglier (meute)⁻¹, d⁻¹), bien que la différence ne soit pas significative en raison de la grande variation entre les différentes meutes et entre les années (Fig. 4). La fréquence des sangliers tués est en corrélation positive avec les taux de rencontre de sangliers observés par des observateurs humains

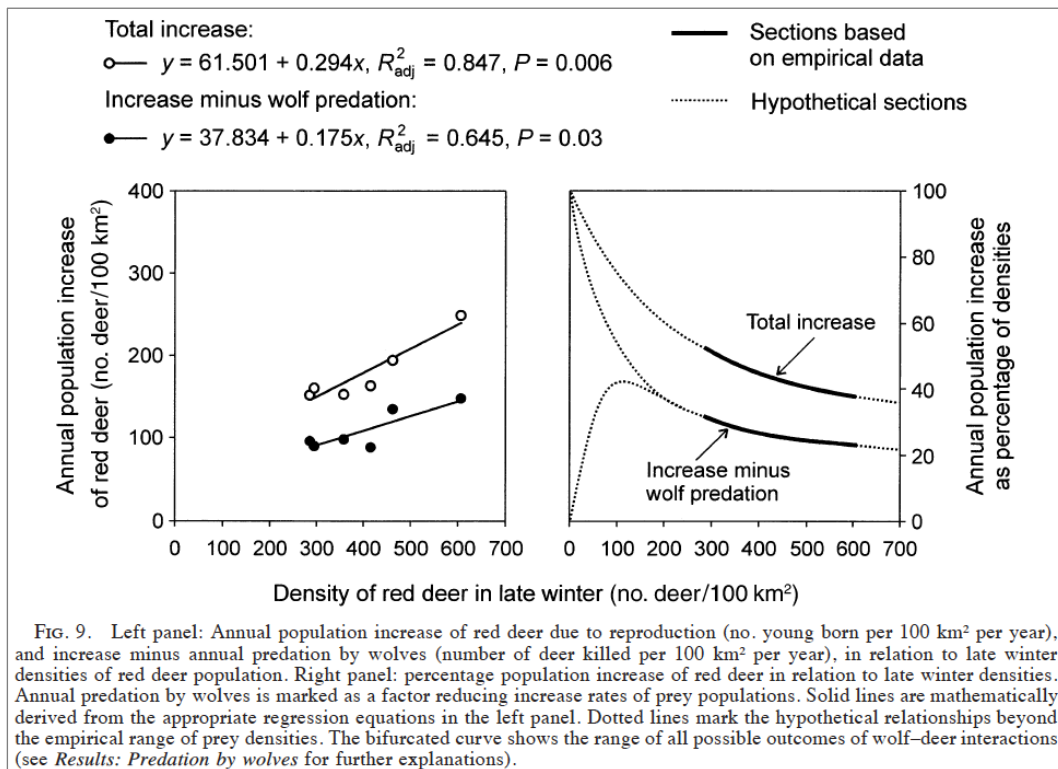
($r = 0,434$, $P = 0,004$), mais ce n'était pas lié à la couverture de neige ou au nombre de loups dans un groupe de chasse ($P > 0,6$). Les taux de mortalité pour les cerfs rouges et ceux pour les sangliers des 43 séries d'échantillonnages intensifs de plusieurs jours ont été négativement corrélés ($r = 20,37$, $P = 0,01$). Les loups ont consommé des charognes plus facilement

au cours des saisons froides qu'au printemps – été (test U de Mann-Whitney, $U = 289$, $P = 0,006$; Fig.4). En outre, les différences entre les meutes dans la fréquence de « charognage » étaient importantes (ANOVA Kruskal-Wallis, $H = 12,07$, $df = 3$, $P = 0,007$).



L'apport alimentaire quotidien total des loups était extrêmement variable (Fig.8). Dans l'analyse de régression multiple, deux facteurs environnementaux (épaisseur de la couverture neigeuse et température) et un facteur social (taille de groupe de loups en chasse) a expliqué 37% de la variation totale observée. Si nous stabilisons les facteurs covariants et séparé le seul impact de chacun des trois facteurs, il est apparu que la couverture de neige avait la plus forte influence : la consommation alimentaire quotidienne moyenne d'un loup a augmenté de 80% (de 4,9 à 9,4 kg [loup]⁻¹, d⁻¹) avec l'épaisseur de neige allant de 0 à 17 cm (Fig. 8). La température ambiante avait un impact plus faible ; dans la plage de températures moyennes observée de 20°C à -10°C, l'apport alimentaire

quotidien par loups a augmenté de 26% (passant d'une moyenne de 4,9 à 6,2 kg [loup]⁻¹, d⁻¹; Fig.8). L'effet de la taille du groupe sur les rations quotidiennes des loups était négligeable. Le rôle principal de neige pour façonner la variation d'apport alimentaire quotidien par les loups a été pris en charge par la méthode des AIC (Anderson et al. 2000), qui a montré que l'apport alimentaire en fonction de la couverture de neige avait la plus forte probabilité d'être le meilleur modèle (poids d'Aikake $v = 0,459$) parmi sept modèles alternatifs testant les effets de taille de meute, l'enneigement, la température, ainsi que les combinaisons et les interactions de ces facteurs.



Prédation par les loups en relation avec les densités d'ongulés

Les données sur l'impact de la prédation par les loups sur le cerf élaphe, le chevreuil et le sanglier étaient disponibles pendant sept ans 1991–1999 (tableau 4 ; trois ans de cette étude et quatre ans après Jedrzejewski et al. [2000]). En 1991/1992–1995/1996, les ongulés étaient soumis à une forte récolte de chasse élevée visant une réduction substantielle de leur nombre. Depuis 1996/1997, la récolte a été nettement inférieure (Kossak 1999). La dynamique du sanglier a été affectée par deux années de récolte surabondante de graines de chêne (en 1989 et 1996, ce qui a entraîné une forte densité en fin d'hiver et les saisons printemps-été de 1990 et 1997, respectivement).

La prédation du loup était la plus importante pour le cerf rouge. Chaque année, les loups capturaient en moyenne 72 cerfs/100km², soit 12% des cerfs du printemps (densités saisonnièrement les plus élevées) et était équivalente à 40% de leur augmentation annuelle due à la reproduction, et 40% de la mortalité annuelle des cerfs (tableau 4). Dans la gamme observée d'abondance des cerfs rouges, le nombre de cerfs tués par les loups par an était positivement lié à la densité des cerfs ($R^2_{adj} = 0,556$, $n = 6$ ans, $P = 0,05$ pour les densités de printemps et $R^2_{adj} = 0,517$, $P = 0,06$ pour les densités hivernales). En 1991-2000, nous avons observé une double diminution du nombre de cerfs (différence entre nombres enregistrés max et min : $G = 118.03$, $df 5$, $P < 0,001$, test G), suivi d'une plus petite baisse (1,5 à 1,8 fois) annuelle du nombre de cerfs tués par les loups. En effet, le pourcentage de prédation (nombre de cerfs tués par les loups chaque année en pourcentage de la densité des cerfs) a montré une tendance à diminuer avec une densité croissante de cerf élaphe, bien que la relation ne soit pas statistiquement significative ($r = -0,404$, $p > 0,4$ pour les densités printanières ; $r = -0,542$, $P > 0,2$ pour les densités de cerfs en fin d'hiver).

Pour le cerf élaphe, le nombre estimé de nouveau-nés a augmenté chaque année avec l'augmentation de la densité de la population ($R^2_{adj} = 0,847$, $P = 0,006$), mais le taux d'augmentation de population (nombre de jeunes en pourcentage de la densité hivernale) était inversement dépendant de la densité ($R^2_{adj} = 0,442$, $P = 0,09$). La prédation du loup sur le cerf (nombre de cerfs tués) était positivement liée à l'augmentation de la population de cerfs ($r = 0,826$, $P = 0,04$), et les loups exploitaient un milieu en proportion assez stable (32–47%) d'augmentation de la population de cerfs (Fig. 9). Ainsi, les loups ont considérablement abaissé le taux de croissance de la population de cerf rouge.

Chaque année, les loups capturaient en moyenne 16 chevreuils / 100 km², un nombre ne constituant que 3% des densités de chevreuils printanières, 7% de leur augmentation annuelle et 7% de la mortalité annuelle moyenne (tableau 4). Pendant l'étude, nous avons observé une diminution du nombre de chevreuils de 4,3 fois (différence entre les densités maximales et minimales enregistrées : $G = 252,16$, $df = 1$, $P < 0,001$), le nombre de chevreuils tués par les loups par an a diminué plus rapidement (six fois). Cela a produit une corrélation positive entre le nombre de chevreuils tués par les loups par an et les densités de chevreuils ($R^2_{adj} = 0,789$, $n = 6$ ans, $P = 0,01$ pour les densités printanières ; et $R^2_{adj} = 0,783$, $P = 0,01$ pour les densités hivernales). Cependant, le pourcentage de prédation sur les chevreuils était toujours faible avec peu de variation (1 à 4%), et il n'était pas lié à la densité des chevreuils ($P > 0,4$). Chez les chevreuils, le nombre estimé de nouveau nés chaque année a augmenté avec une densité de population croissante ($R^2_{adj} = 0,953$, $P = 0,001$), mais le pourcentage de taux d'augmentation a montré une tendance à être inversement densité dépendante ($R^2_{adj} = 0,419$, $P = 0,1$). La prédation, représentant 3 à 10% de la production annuelle de jeunes chevreuils, ne pouvait que

légèrement réduire le taux d'augmentation de population de chevreuil.

De la population de sangliers, les loups ont capturé chaque année une valeur moyenne de 31 animaux / 100 km², ce qui constituait 6% de la densité printanière moyenne des sangliers, et équivalait à 13% de leur augmentation annuelle liée à la reproduction et 24% de leur mortalité annuelle (tableau 4). Le nombre de sangliers tués par les loups chaque année n'était pas liée à la densité des sangliers ($P > 0,9$ pour les densités de printemps, et $P > 0,6$ pour les densités hivernales), mais a montré une tendance à croître avec une production annuelle de jeunes plus élevée ($r = 0,78$, $n = 6$ ans, $P = 0,07$). La prédation en pourcentage était inversement liée à la densité, bien que la relation ne soit pas significative ($r = -0,527$, $P > 0,2$ pour les densités printanières ; et $r = -0,783$, $P = 0,07$ pour les densités hivernales de sanglier). Les loups ont capturé une proportion assez stable et faible de la production annuelle de jeunes sanglier (10–17%).

En résumé, les loups ont exercé le plus fort impact sur les populations de cerfs rouges et un impact beaucoup plus faible sur les chevreuils et les sangliers. Pour toutes les espèces, cependant, le pourcentage de la prédation était soit inversement dépendant de la densité, soit ne varient pas en fonction des densités changeantes de proies.

DISCUSSION

Les estimations des taux de mortalité à Białowieża ne peuvent pas être facilement comparées par rapport aux mesures obtenues dans de nombreuses études nord-américaines (car les taux de mortalité varient fortement avec la taille de proie et la taille de meute de loups), mais la quantité de nourriture consommée par individu peut être comparée. La valeur de la forêt vierge de Białowieża (BPF; 5,6 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}) est similaire ou supérieure à celle rapportée ailleurs (4,4–6,3 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Mech [1966]; 0,5–7,0 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Fritts et Mech [1981]; 1,6–2,8 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Messier et Crête [1985]; 4,5–14,9 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Ballard et al. [1987] ; 2 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Fuller [1989] ; 4,4–7,8 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Thurber et Peterson [1993] ; 4,1–6,4 kg [loup]⁻¹, ^{d-1}, Hayes et al. [2000]). Selon Schmidt et Mech (1997), la plus faible des valeurs énumérées ici représente une sous-estimation. Aux États-Unis et au Canada, les données sur les taux de prédation ont été généralement recueillies en localisant les proies tuées par les loups en avions. **La précision de cette méthode dépend fortement de la visibilité** (la recherche aérienne de proies serait inapplicable dans les forêts fermées) **et de la taille des proies** (les grandes proies, comme l'orignal, sont plus susceptibles d'être détectée que de petites proies). Dans notre zone d'étude, un nombre de proies était de petite taille, souvent complètement mangée par les loups. La recherche de restes de proies à elle seule ne révélerait pas le véritable taux de capture, en particulier au printemps – été. En combinant le radiotracking au sol, la recherche de proies et l'identification des proies dans les crottes, nous avons pu mieux estimer le taux de captures et sa variation saisonnière. Pas moins de 41% des proies du loup ont été trouvés seulement dans des crottes, et la plupart d'entre elles concernaient de petites proies (p. ex. marcassins, chevreuils, castors). Bien que cette méthode puisse encore quelque peu sous-estimer les taux de mortalité

(deux proies ou plus de la même espèce et âge, tués et consommés par les loups dans un courte séquence de temps, serait compté comme une proie si récupéré avec les crottes uniquement), il est fortement recommandé ou même nécessaire de compléter la recherche de restes de proies avec l'analyse des crottes dans les études sur la prédation du loup dans les forêts denses et dans les régions où les loups consomment de nombreux ongulés de petite et moyenne taille (chevreuils, marcassins). Notre méthode a également fourni des données fiables pour toutes les saisons, et pas seulement pour la période avec enneigement. Des taux de capture plus élevés en hiver qu'en été ne résultent pas d'une probabilité plus élevée de détecter les proies les jours de neige. Premièrement, les taux de capture de cerfs ont augmenté, mais ceux des sangliers ont diminué pendant l'hiver. Deuxièmement, les taux de mortalité étaient similaires les saisons sans neige (printemps, été, automne) et en période hivernale avec une couverture neigeuse peu profonde, nous a permis de faire le suivi dans la neige.

En Amérique du Nord, les principaux facteurs affectant les taux de mise à mort par les loups étaient la densité des proies, la profondeur de la couverture neigeuse et la taille de meute. Ayant examiné plus d'une douzaine études sur les taux de capture des loups sur l'orignal, Messier (1994) a constaté que le taux de mortalité par individu était positivement lié à l'abondance d'originaux avec des densités observées de 0,2–2,5 originaux/km² (environ 40–500 kg de biomasse brute / km²). Par rapport à ces données, les densités hivernales des ongulés à Białowieża pendant notre étude étaient beaucoup plus élevées et moins variable (6,2–10 individus/km² et 500–800 kg/km², trois espèces regroupées). Fait intéressant, la densité dans le BPF (2 à 2,6 loups/100 km²) se trouvait dans la gamme de densités citée par Messier (1994) pour les États-Unis et le Canada (0,2 à 7,8 loups/100 km², moyenne 1,75). Ainsi, nous pensons que dans notre étude les loups n'étaient pas limités par les ressources des proies. Le faible taux de loups charognant (bien que la charogne soit très abondante pendant la saison froide ; Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998; N. Selva et W. Jedrzejewski, données non publiées) appuie cette conclusion. Nous avons cependant observé une certaine variation des taux de mortalité des loups en raison du changement de disponibilité de proie. Les loups ont tué plus de sangliers en un an quand les marcassins étaient très abondants et ont presque abandonnés de chasser le chevreuil lorsque le nombre de chevreuils a diminué. Ces cas concernaient cependant les proies secondaires et non leur principale proie, le cerf élaphe.

L'influence positive de la couverture de neige profonde sur les taux de mise à mort sont bien documentés. Huggard (1993) a rapporté que dans le parc national de Banff, au Canada, les taux de mortalité ont augmenté de 0,185 wapiti/jour en période sans neige à 0,910 wapiti/jour, lorsque la neige avait 60 cm de profondeur. Peterson et Allen (1974), qui ont observé le même phénomène dans un système loup-orignal sur l'Isle Royale, aux USA, ont proposé que la mobilité plus faible des originaux et, par conséquent, leur plus pauvre accès au fourrage dans la neige profonde a entraîné une incidence de malnutrition (en particulier chez les veaux) et, en conséquence, une plus grande vulnérabilité à la prédation.

D'autre part, Post et al. (1999) ont montré que la moyenne des tailles de meutes a augmenté pendant les hivers enneigés, et Fuller (1991) a démontré que lors d'hivers rigoureux et neigeux les loups ont passé plus de temps avec les autres membres de la meute que pendant les hivers doux. Comme les taux de capture par meute augmentent normalement avec la taille de la meute (Thurber et Peterson 1993, Schmidt et Mech 1997), la relation observée entre la profondeur de neige et le taux de capture peut être due à deux facteurs : une plus grande vulnérabilité des proies et une plus forte cohésion des meutes durant les périodes de neige profonde.

Dans cette étude, nous avons tenté de démêler le rôle de la neige et la taille de la meute. Dans la forêt vierge de Białowieża, la neige est apparue comme le facteur le plus important affectant les taux de capture des cerfs, et il a agi grâce à une plus grande vulnérabilité à la prédation des jeunes cerfs avec l'épuisement des réserves de graisses. Des études antérieures sur les habitudes alimentaires des loups de la forêt de Białowieża ont documenté que la part de cerfs dans l'alimentation des loups a augmenté au cours des hivers rigoureux et neigeux (Jedrzejewski et al. 1992). Ces résultats sont en accord avec d'autres études sur le cerf élaphe européen, qui ont montré que même en l'absence de grands prédateurs, l'hiver rigoureux est un moment critique pour la survie des faons. En Norvège, Loison et al. (1999) ont constaté que les masses corporelles des faons de cerfs rouges diminuent avec l'augmentation de la profondeur de neige en hiver. Okarma (1991) a révélé que dans les Montagnes de Bieszczady (sud-est de la Pologne), les réserves de graisses des faons (mais pas des adultes) tués par les loups étaient nettement plus faible à la fin de l'hiver (février – mars) qu'au début de l'hiver (décembre – janvier).

À Białowieża, le taux de capture par individu a légèrement diminué (et pas de manière significative) avec la taille du groupe de chasse, alors que la quantité de nourriture acquis par loup n'a pratiquement pas diminué, car les groupes plus importants avaient tendance à sélectionner des proies de grande taille plus souvent qu'en petits groupes. Cette constatation est intrigante, comme les études menées en Amérique du Nord ont montré que bien que les grosses meutes aient montré un taux de capture plus élevé, la quantité de nourriture acquise par loup a diminué de manière significative avec la taille croissante des meutes (Thurber et Peterson 1993, Schmidt et Mech 1997, Hayes et al. 2000). Il y a, cependant, deux différences essentielles entre la situation du loup dans les forêts tempérées européennes et dans la forêt boréale d'Amérique du Nord. Premièrement, dans les forêts mixtes de feuillus européennes, les loups coexistent et se nourrissent de trois à cinq espèces d'ongulés dont la taille varie de < 2 kg (marcassins au printemps) à >300 kg (orignal, Bison d'Europe) (revue dans Okarma [1995]). Ainsi, la richesse des espèces et des classes de taille des proies apporte une grande flexibilité dans le choix des proies et les taux de capture, afin de satisfaire les demandes alimentaires de tous les membres de la meute. Deuxièmement, la taille moyenne des groupes de loup en chasse (4,4 loups dans cette étude) et la taille maximale des meutes enregistrées (sept loups) était faible par rapport aux meutes nord-américaines, qui comprenaient généralement plus de six (et jusqu'à 20)

individus (Thurber et Peterson 1993, Schmidt et Mech 1997, Hayes et al. 2000).

Nous proposons que ce soit la taille de meute qui capture le plus souvent des proies qui fixent la limite supérieure de la taille de la meute de loups. Les loups ne gardent ni ne cachent leur proies (comme le fait le lynx ; Jedrzejewski et al. 1993), donc l'utilisation optimale d'une proie (c.-à-d., avec des pertes minimales pour les charognards) est de la consommer immédiatement. À Białowieża, un faon de cerf de 63 kg, la proie la plus courante des loups, serait mangée complètement par quatre à cinq loups en quelques heures. En revanche, un orignal tué soutiendrait une meute de 15-20 loups avec des rations alimentaires quotidiennes. Cela explique pourquoi des meutes de six à sept loups ont commencé à se désintégrer dans la forêt de Białowieża, et des meutes de plus de huit individus n'ont pratiquement pas été enregistrés au cours des dernières décennies (Jedrzejewska et al. 1996). Dans BPF, le charognage des carcasses d'ongulés (par ex. 30 espèces d'oiseaux et de mammifères) était répandu, et les charognards ont pu usurper une bonne partie des carcasses tués (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998 ; N. Selva et W. Jedrzejewski, données non publiées). Nous pensons donc que la taille des groupes ne peut pas être expliquée simplement par l'acquisition plus facile de proies plus grandes par de plus grands groupes. (À Białowieża, les loups ont pu saisir des cerfs mâles adultes même en chassant seul). Au lieu de cela, nous proposons que la limite supérieure pour la taille d'un groupe social, est fixée par le besoin d'utiliser de manière optimale une classe de proies dominante.

Quel est le rôle de la prédation du loup dans le fonctionnement des populations d'ongulés, en particulier le cerf élaphe, dans les forêts tempérées ? Il existe des preuves historiques qu'à BPF, loups et lynx limitent le nombre de cerfs (Jedrzejewska et al. 1997, Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998). Au cours de la période 1850–2000, les loups avaient été exterminés deux fois, et au cours des deux périodes, la population de cerfs rouges a montré une croissance irruptive et a atteint des densités où la croissance a été stoppée par la concurrence intraspécifique alimentaire. De plus, dans toute la série de données des 100 ans, le pourcentage d'augmentation de la population de cerfs annuelle était négativement corrélé avec les densités combinées des loups et des lynx (Jedrzejewska et al. 1997). Cependant, le nombre de loups étaient négativement corrélés avec des densités de cerfs rouges (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998), une situation opposée à celles rapportées pour les systèmes loup – orignal ou, loup – ongulé en Amérique du Nord, où généralement une corrélation positive du nombre de loup et la densité ou la biomasse des ongulés ont été trouvés (Keith 1983, Fuller 1989, Messier 1994). Dans BPF, la relation négative résultant des fluctuations de loups sous l'impulsion humaine (via le contrôle) et en partie aussi des cerfs (par le braconnage intense les années d'instabilité politique et de régression économique) (Jedrzejewska et al. 1997).

Il convient de noter que les loups de Białowieża ont pu maintenir des densités élevées (jusqu'à 7 à 9 individus /100 km²) même lorsque les cerfs rouges étaient rares ou temporairement absent de la communauté (Jedrzejewska et

al. 1996). Cette situation ne peut se produire que lorsque les loups s'alimentent de plusieurs espèces de proies, puis, comme suggéré par Seip (1992) pour un système loup – orignal – caribou, les proies les plus vulnérables peuvent souffrir d'une forte prédation dépendante ou même devenir complètement éliminées. Dans les forêts tempérées européennes, le sanglier semble très important dans le maintien des populations de loups. Les marcassins et les jeunes sangliers sont les proies alternatives les plus importantes pour les loups, et ils constituent les proies les plus nombreuses et les plus vulnérables à la prédation au printemps et en été, lorsque les loups élèvent les louveteaux.

Messier (1994), ayant analysé les interactions orignal-loup sur un large spectre de densités d'originaux en Amérique du Nord, a conclu que le pourcentage de prédation par les loups dépendait de la densité dans la plage de 0 à 0,65 orignal / km² et était inversement dépendante de la densité à plus fortes densités. Sur la base d'une analyse détaillée des données historiques sur les populations de loups et de cerfs dans BPF, Jedrzejewska et Jedrzejewski (1998) ont proposé que, avec une relation numérique négative entre le loup et le cerf et une réponse fonctionnelle de type II (logarithmique), le pourcentage de prédation par les loups sur les cerfs devrait dépendre de la densité à de faibles densités de cerfs (< 1 individu/km²) et être inversement fonction de la densité à des densités plus élevées. Dans cette étude, comme prévu, le pourcentage de prédation par les loups était inversement dépendant de la densité avec des densités de cerfs de 3 à 6 individus/km². Donc, les loups ont limité le nombre de cerfs, mais n'ont pas été en mesure de les réguler (sensu Sinclair 1989, Messier 1991). En éliminant un bon nombre de cerfs par rapport à leur production annuelle, les loups peuvent entraver la croissance de la population et prolonger le temps jusqu'à ce qu'ils atteignent la capacité de charge de l'habitat.

Les données empiriques sur les interactions loups-cerfs à faible densité de cerfs ne sont pas encore disponibles. L'éventail des résultats possibles de ces interactions est montré par une courbe de la Fig. 9. Ils peuvent varier d'une prédation dépendante lourde, menant éventuellement à l'élimination des cerfs (section descendante d'une courbe figure 9), à des taux de prédation en baisse à de faibles densités de cerfs assurant la coexistence de prédateurs et de proies (ascendant coupe d'une courbe, Fig.9). Nous pensons que dans la région paléarctique, où le cerf est la proie la plus appréciée des loups (Okarma 1995), deux situations peuvent se produire, en fonction d'un ensemble de facteurs extrinsèques. Les plus importants d'entre eux sont les suivants : (1) l'abondance d'espèces de proies alternatives, qui peuvent supporter des densités élevées de loups, (2) des conditions climatiques défavorables (hivers rigoureux), et (3) une exploitation intensive par l'homme, ce qui provoque une mortalité élevée des cerfs, additive à celle infligée par les loups.

Pourtant, la prédation des loups à elle seule est un mauvais prédicteur de la dynamique des populations de cerfs dans le BPF. Jedrzejewski et al. (2000) et Okarma et al. (1997) ont démontré que la prédation par le lynx et la chasse par les humains étaient également d'importants facteurs limitant le nombre de cerfs à Białowieża. Ces trois agents de mortalité des cerfs étaient additifs (Jedrzejewski et al. 2000). Cette étude a documenté que seulement dans le cas où la mortalité des cerfs par la prédation des loups se produit lors de conditions hivernales rigoureuses est jugée en partie compensatoire. En effet, certains cerfs tués par les loups avec de très faibles réserves de graisses, seraient morts de toute façon.