

Sélection des proies et prédation des loups dans la forêt Polonaise de Bialowieza

Journal of Mammalogy, 81(1):197–212, 2000

PREY SELECTION AND PREDATION BY WOLVES IN BIAŁOWIEŻA PRIMEVAL FOREST, POLAND

WŁODZIMIERZ JĘDRZEJEWSKI,* BOGUMIŁA JĘDRZEJEWSKA, HENRYK OKARMA, KRZYSZTOF SCHMIDT,
KAROL ZUB, AND MARCO MUSIANI

Résumé

Les relations entre les loups (*Canis lupus*) et les ongulés, ont été étudiées dans la partie Polonaise de la Forêt vierge de Białowieza, à forte densité de proies. Le nombre de loups, variait de 7 à 19, et le nombre de meutes variait de 2 à 4. Les densités moyennes étaient de 2,3 loups /100 km². Le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) était la proie principale des loups. Le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le sanglier (*Sus scrofa*), l'orignal (*Alces alces*) et le bison d'Europe (*Bison bonasus*) ont moins été chassés que prévu, en rapport de leur abondance. La masse moyenne des ongulés, tués par les loups était de 55 kg. Les proies ont été consommées rapidement, avec 57% des carcasses, complètement mangé le 1^{er} jour après la capture. Le taux de mortalité moyen, était de 0,78 ongulé/meute/jour (0,14 proie/loup/jour). Les résultats de cette étude, combinés avec les données obtenues dans la partie biélorusse de la forêt vierge de Białowieza, en 1946–1985, ont permis l'analyse de la **réponse alimentaire** des loups aux changements de densité des ongulés. Les loups ont **réagi** à l'abondance des cerfs élaphe. La quantité d'autres ongulés dans leur alimentation, dépendait de la densité des cerfs élaphe. De 1991 à 1996, les loups ont prélevé chaque année 57 à 105 cerfs élaphe, 19 à 38 sangliers, 19 à 25 chevreuils et 0 à 2 orignaux par 100 km². Ces quantités équivalaient entre 9 et 13% des densités printemps-été de cerf élaphe, 4 à 8% de sangliers, 3–4% de chevreuils et 0–29% d'orignaux. De plus, les chasseurs ont récolté chaque année, 131-140 cerfs élaphe, 44-114 chevreuils, 1–7 orignaux et 45–142 sangliers pour 100 km². Les effets de la prédation et des prélèvements par les chasseurs, sur la mortalité des ongulés, étaient probablement **additifs** et ont provoqué un déclin des populations d'ongulés au cours de notre étude.

INTRODUCTION

Dans la forêt vierge de Białowieza (BPF) de Europe de l'Est, les loups (*Canis lupus*) coexistent avec 5 espèces d'ongulés sauvages : le bison européen (*Bison bonasus*), l'orignal (*Alces alces*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*). Notre étude visait à estimer l'impact des loups, sur les ongulés sauvages, et définir les éléments et **mécanismes** de la prédation, y compris les réponses alimentaires des loups, avec les changements de densités des ongulés et les taux de mise à mort. Lors d'enquêtes antérieures (Jedrzejewski et al. 1994 ; Jedrzejewska et coll. 1992), nous avons montré que les loups sélectionnaient les cerfs élaphe et chassaient d'autres espèces, moins souvent que prévu, en rapport de leur disponibilité. En outre, nous avons documenté que l'effet relatif de la prédation, par les loups, parmi toutes les causes de mortalité, étaient faibles chez le bison, l'orignal, et le sanglier et plus significatif sur les cerfs et sur les chevreuils (Okarma et al. 1995).

Dans les conditions d'une base de proies diversifiées, on peut s'attendre à ce que les loups montrent des schémas compliqués et localement variables, de sélection des proies et de **réponses fonctionnelles**. Messier (1995a) ont suggéré que les loups se nourrissant de 2 espèces d'ongulés, répondraient aux changements, avec une proie **plus vulnérable**, évoquant une réponse de type 2 ou asymptotique (selon la classification d'Holling 1959) et une proie **moins vulnérable**, évoquant une réponse de type 3 ou sigmoïde.

La réaction des loups aux changements de disponibilité de >2 proies sympatriques, n'avait pas encore été étudié théoriquement ou empiriquement. Basé sur les données obtenues dans les **systèmes multi-proies** Eurasiens, nous avons prédit que les loups **répondraient fonctionnellement** à la proie principale préférée, le cerf élaphe. Les fluctuations des effectifs de cerfs, peuvent également déterminer la prédation des loups, sur d'autres espèces d'ongulés coexistantes.

Notre objectif était d'évaluer les composants de la prédation : le nombre de loups, la composition de leur alimentation, la consommation et la sélection des proies, les réponses alimentaires aux changements d'effectifs des ongulés, et les taux de mise à mort moyen – tous basé sur des données accumulées sur ≥ 10 ans. Nous avons calculé l'ampleur de la prédation, par les loups, sur 4 ans, et avons comparé ce nombre, avec des densités d'ongulés et d'autres principaux facteurs de mortalité des ongulés, en particulier, les prélèvements par les chasseurs et la prédation par les lynx (*Lynx lynx* — Okarma et al. 1997). Pendant notre étude, les densités d'ongulés étaient élevées, mais en déclin, et les loups étaient relativement non perturbés par les humains (pas de chasse, braconnage occasionnel - B. Jedrzejewska et coll. 1996).

MATERIEL ET METHODE

Analyse de la composition du régime alimentaire et des proies des loups

En 1985–1996, nous avons collecté 411 crottes de loups. Les résultats présentés ici comprennent les données antérieures de 144 crottes, décrits par Jedrzejewski et coll. (1992). L'analyse des matières fécales a suivi la méthode standard de séchage et de lavage à travers un tamis à mailles de 0,5 mm (Goszczyński 1974 ; Lockie 1959). Les proies ont été identifiées d'après les restes d'os, de poils et de plumes, selon la clé taxonomique de Pucek (1981) et Debrot et al. (1982) et par comparaison avec notre propre matériel de référence. Les quantités relatives des diverses proies, ont été présentées en pourcentage d'occurrence, par rapport au nombre total de crottes et au pourcentage de biomasse consommée par les loups. Pour obtenir la biomasse de chaque espèce proie, le poids des restes de proies récupérés dans les excréments, a été multiplié par les coefficients de digestibilité (Goszczyński 1974). Les chevreuils et les cerfs élaphe étaient distingués, uniquement dans les cas, où les restes d'os ou de sabot ont pu être trouvés dans les excréments. L'analyse microscopique des poils a permis une certaine différenciation (Teerink 1991), mais ne permettait pas l'identification des espèces de cerfs. Ainsi, dans de nombreux cas, le matériel de cerf élaphe dans les excréments, a été classé comme cervidé. Néanmoins, les proportions des diverses espèces de cervidés, parmi les loups tués, ont été déterminées sur un large échantillon de cadavres trouvés dans la forêt.

En 1986–1996, nous avons trouvé 136 carcasses d'ongulés, tué par les loups, en cherchant délibérément le long des pistes de loups dans la neige, et occasionnellement, lors d'autres travaux sur le terrain. Nous avons cherché plus intensément pendant l'hiver, lorsque des étudiants et des volontaires ont participé au travail de terrain, pendant 1 à 2 semaines. La neige améliorant la détection des carcasses. Lorsqu'une carcasse a été trouvée, nous avons déterminé l'espèce, l'âge et le sexe (cf. Jedrzejewski et al. 1992, 1993 ; Okarma et coll. 1995). Afin d'analyser les taux de consommation, nous avons décrit le degré d'utilisation des proies, par les loups, et avons regroupé toutes les carcasses en 4 classes : I = 25% d'une carcasse consommée par les loups (seule une petite partie des proies est mangée), II = 50%, III = 75% et IV = 100% (il ne reste que les gros os, la peau, les pattes, la tête et les intestins). Pour 85 carcasses fraîches, la date approximative de la capture, a été estimée à partir des signes sur la neige et des conditions météorologiques récentes connues. Toutes les traces de charognards ont également été notées (cf. Jedrzejewski et al. 1993). Parce que c'était difficile d'évaluer la consommation entre les loups et les charognards, les carcasses avec de grandes portions de viande, qui ont apparemment été consommée par les charognards (principalement les sangliers) ont été exclus de l'analyse du taux de consommation.

Nous avons également inclus 513 carcasses d'ongulés, tué par les loups et enregistré par les gardes-chasse dans la partie exploitée de BPF, les hivers de 1985–1986 à 1993–1994 (Okarma et al. 1995). Dans cette étude, les données sur les proies des loups collectées par nous et les gardes-chasse ont été combiné pour chaque saison d'hiver, et nous avons calculé les pourcentages de chaque espèce proie

dans l'échantillon total. Pour l'analyse de la prédation, nous avons également utilisé des pourcentages de proies, recalculés d'après les excréments.

Sélection des proies et réponse alimentaire

Pour évaluer la sélection par les loups, d'espèces ongulés particulières, l'indice de sélectivité d'Ivlev (D ; modifié par Jacobs 1974) a été calculé : $D = (r - p) / (r + p - 2rp)$, où r est une fraction d'une espèce, parmi les proies des loups (649 tués trouvés en 1985–1996) et p est la fraction d'une espèce dans une communauté ongulés. D variait de -1 (évitement total d'une espèce) à 0 (sélection proportionnelle à l'occurrence) à 1 (sélection positif maximum).

La **réponse** alimentaire des loups aux changements de densités d'ongulés, a été analysé sur la base de nos données, de 1985 à 1993 (carcasses d'ongulés, tués par les loups) et des informations antérieures sur l'alimentation des loups, obtenu dans la partie biélorusse de BPF par Gavrin et Donaurov (1954), qui a couvert les années 1947 à 1950 et Bunevich (1988) qui ont étudié les loups entre 1979 et 1985. La proportion relative de chaque espèce dans le régime alimentaire du loup a été documentée.

Estimation du taux de mise à mort par les loups

De tous les ongulés tués par les loups, nous en avons sélectionné 53, trouvés lors de nos recherches intensives, combinées avec le suivi dans la neige et en 1995–1996 avec la radio-téléométrie. Ces captures étaient concentrées en 15 séquences de temps, chacune comprenant 2 ou plus de nouvelles victimes (≤ 10) trouvées dans le même territoire des loups, mais séparés de < 5 jours et présumé tué successivement. Les proies des loups non équipés (trouvés en 1987–1994) provenaient en grande partie d'une meute et dans la plupart des cas, ont été localisé par radiotracking les années suivantes, dans la zone centrale de son territoire (environ 50 km² du parc national de Białowieża). La date et l'heure estimée de la mise à mort, ont été enregistrée pour les proies d'1 séquence. Pour toutes les séquences couvrant 70 jours, le nombre moyen de jours par proie, a été calculé comme une mesure du taux de mise à mort pour 1 meute. Cette méthode a donné une estimation moyenne unique, du taux de mise à mort, pour toutes les années et saisons entre 1987–1996. Les variations pluriannuelles des taux de mise à mort n'ont pas été suivi.

En tant que contrôle auxiliaire de la précision de l'estimation du taux de mortalité, nous avons examiné nos données de radiotracking pour 4 loups équipés (2 femelles reproductrices et 2 femelles subadultes) appartenant à 2 meutes, de 1994 à 1996 (Okarma et coll. 1998). Nous avons radio-pisté les loups pendant 5 à 7 jours / semaine, en parcourant les routes forestières avec une voiture ou un vélo. En plus d'un pistage quotidien des loups, nous avons radio-pisté en continu, un loup sélectionné, pendant 5 jours consécutifs, une fois par mois. Les loups radio-pistés ont été suivis sur une distance de 1 à 2 km. En fonction de notre distance par rapport aux loups et de leur activité, la précision estimée des emplacements était de 100 à 500 m. Seize séances de radio-pistage en continu ont été réalisé, dont 11, contenaient des données adaptées, pour évaluer les taux de mise à mort. Nous avons cartographié les déplacements des loups, en relevant la date et l'heure des déplacements et de repos et en avons déduit le nombre minimum de proies ongulés, utilisées par les loups lors de chaque session. Dans la plupart des cas, nous n'avons pas essayé de trouver les proies des loups lors d'un radio-pistage continu, mais nous avons supposé que la localité d'une nouvelle proie, a été marqué par un long séjour des loups, au même endroit la nuit. Les loups tuaient un nouvel individu ou revenaient sur les restes d'une proie précédente. Si les loups restaient dans un nouvel emplacement, sans retourner aux endroits visité les jours précédents, nous avons supposé qu'ils étaient en train de se nourrir d'une nouvelle proie. Nous étions capables d'identifier les emplacements de tanières permanentes et les sites de repos connus, grâce à notre radio-pistage continu, aussi ils n'ont pas été confondus avec des sites de mise à mort. Bien que les données de radio-pistage en continu aient permis uniquement l'évaluation indirecte du taux de mise à mort, il corrobore les résultats obtenus par la recherche des carcasses.

Le calcul de l'impact total de la prédation des loups sur les ongulés, était basé sur le nombre de meutes détectées chaque année, et la taille de leurs domaines vitaux, les quantités relatives d'espèces proies

tuées, le taux de mortalité moyen des ongulés par meute et les densités d'ongulés. L'impact de la prédation a été analysé pour les années 1991–1993 et 1995, avec les estimations de densités d'ongulés obtenues par les recensements.

RÉSULTATS

Nombre de loups

En 1985–1996, les effectifs de loups de la partie Polonaise de BPF, n'ont pas montré toutes les tendances (tableau 1). Nous avons enregistré de 7 à 19 loups (moyenne :14,3). Nos données de radiopistage ont donné des résultats similaires, mais ont suggéré que certaines années, les gardes peuvent avoir compté 2 meutes au lieu d'une. La correction (en excluant le double comptage d'une meute) donne un nombre de loups moyen de 13,4. Toutes les données indiquaient la présence permanente de 2 meutes au centre de la partie de BPF (Parc national de Białowieża et Lesna packs) et d'une occurrence assez régulière d'une petite meute dans la partie nord-ouest de BPF (Ladzka pack — Okarma et al. 1998). En 1991–1992, une 4^{ème} meute a été enregistré. En 1985–1996, la taille moyenne des 3 meutes stables, variaient de 2,6 à 6 loups. La densité moyenne des loups dans la partie Polonaise de BPF était de 2,31 loups / 100 km².

TABLEAU 1. — Nombre de loups dans la partie polonaise de la forêt vierge de Białowieża (580 km²) au cours des saisons d'hiver de 1985–1986 à 1995–1996. Les données sur le nombre de loups ont été estimées par les gardes-chasse (Jedrzejska et al.1996) et obtenus par radiotracking (Okarma et al.1998). Le nombre de loups dans chaque meute a été déterminé en cartographiant les résultats des inventaires de chasse et du suivi dans la neige. Lorsque ces 2 estimations diffèrent, la dernière est indiquée entre parenthèses. Le nombre corrigé de loups est les sommes d'effectifs de loups dans chaque meute (dans le cas de 2 valeurs pour le parc national de Białowieża [BNP], la valeur la plus élevée est prise). Parce que les estimations des gardes-chasse ne tenaient pas compte des territoires des loups ont compté deux fois 1 meute certaines années, leurs estimations sont plus élevées que l'effectif corrigé de loups.

Winter season	Number of wolves in Polish BPF		Number of wolves/pack				Corrected number of wolves	Number of packs
	Game warden estimates	Radio-tracking	BNP pack	Leśna pack	Ladzka pack	Other packs		
1985–1986	17		5 (6)	6			12	2
1986–1987	18		6	6	1		13	3
1987–1988	19		6 (7)	5	4		16	3
1988–1989	7		4	3			7	2
1989–1990	10		4	5	3		12	3
1990–1991	18		7	5	3		15	3
1991–1992	19		8	7	2	2	19	4
1992–1993	12		6	4	2		12	3
1993–1994	10	12	6	4	2		12	3
1994–1995		14	7	5	2		14	3
1995–1996		15	5	6	4		15	3
Mean		14.3	6.0	5.1	2.6		13.4	2.9
SD		4.05	1.26	1.14	1.01		3.04	0.54

Composition du régime alimentaire et sélection des proies

Les proies les plus importantes des loups, étaient les ongulés sauvages, représentant 97 à 98% de la biomasse consommée (tableau 2). Les cervidés ont compris 84% de la biomasse totale, consommée par les loups en automne-hiver et 79% au printemps et en été. La 2^{ème} proie la plus importante était le sanglier (13–17%). Les autres proies, de la taille des musaraignes aux bisons européens, ne représentaient que de petits pourcentages de la biomasse totale, consommée par les loups, quel que soit la saison. Les restes d'animaux domestiques (vaches et chevaux) ont été trouvés dans seulement 4 échantillons. Dans un tiers de toutes les crottes, nous avons détecté des graminées et des carex. Il y avait très peu de variation saisonnière dans le régime alimentaire. Au printemps-été, les sangliers (principalement les jeunes animaux) ont été chassés plus souvent qu'en automne – hiver (tableau 2).

TABLEAU 2. — Composition du régime alimentaire (d'après l'analyse fécale) des loups dans la partie Polonaise de la Forêt vierge de Białowieża au printemps-été (1^{er} mai-30 septembre) et automne-hiver (1^{er} octobre-30 avril), 1985–1996.

Item	Spring–summer		Autumn–winter	
	% occurrence in feces	% total biomass consumed ^a	% occurrence in feces	% total biomass consumed ^a
Eastern hedgehog, <i>Erinaceus concolor</i>			0.3	0.2
Common shrew, <i>Sorex araneus</i>			0.9	+
Insectivora total			1.2	0.2
Bank vole, <i>Clethrionomys glareolus</i>	1.5	+	1.5	+
Undetermined vole, <i>Microtus</i>			1.7	0.1
Undetermined mouse, <i>Apodemus</i>	1.5	+		
Undetermined small rodent	1.5	+	0.6	+
Small rodents total	3.0	+	3.2	0.1
Brown hare, <i>Lepus europaeus</i>	3.0	0.9	1.2	0.1
Beaver, <i>Castor fiber</i>	3.0	2.3		
Red squirrel, <i>Sciurus vulgaris</i>			0.3	+
Raccoon dog, <i>Nyctereutes procyonoides</i>			1.2	0.2
Medium-size mammals total	6.0	3.2	2.7	0.3
Wild boar, <i>Sus scrofa</i>	43.3	17.4	35.2	12.7
Red deer, <i>Cervus elaphus</i>	20.9	24.5	9.3	10.7
Roe deer, <i>Capreolus capreolus</i>	4.5	1.9	3.2	3.9
Undetermined cervids	68.7	52.8	80.2	69.0
European bison, <i>Bison bonasus</i>			0.6	1.8
Wild ungulates total	100.0	96.6	98.6	98.1
Cattle carcass			0.6	0.7
Horse carcass			0.6	0.5
Livestock carcass total			1.2	1.2
Great spotted woodpecker, <i>Dendrocopos major</i>			0.3	+
Nuthatch, <i>Sitta europaea</i>			0.3	+
Tawny owl, <i>Strix aluco</i>			0.6	+
Undetermined large bird	1.5	0.1		
Undetermined medium-size bird			0.9	+
Bird egg	1.5	+		
Birds total	3.0	0.1	1.7	+
Undetermined reptile	1.5	+	0.3	+
Undetermined anuran	4.5	+	0.3	+
Plant material	28.4	+	32.6	0.1
Total number of fecal samples or total grams of biomass consumed per fecal sample	67	1,466	344	1,506

^a + = <0.05%.

Parmi les 649 carcasses trouvées dans BPF, le cerf élaphe était l'espèce dominante (Tableau 3). C'était aussi la seule espèce positivement sélectionnée parmi les ongulés sauvages. Toutes les autres proies, en particulier le bison, ont été tuées moins souvent que prévu, par rapport à leur abondance. Les loups chassaient de jeunes individus de toutes les espèces, sauf le chevreuil (la plus petite espèce), plus souvent que les adultes (tableau 3). Le sexe et la structure d'âge connus des proies ongulés, ont été pris en compte pour le calcul de la masse corporelle moyenne des proies. Avec une dominance de jeunes animaux, la masse moyenne des proies, étaient plutôt faible (tableau 3). La masse d'un ongulé moyen tué par les loups en 1985–1996 était de 55 kg (pondérée).

TABLEAU 3. - Espèces et structure par âge des ongulés tués par les loups en 1985–1996 dans la Forêt primitive de Białowieża. Le pourcentage de chaque espèce dans la communauté vivante est la moyenne pour 1985–1995 (Jedrzejewska et al. 1997 ; Kossak 1995 ; Okarma et al. 1997). L'indice de sélectivité D varie de 21 (éviterment total) à 1 (sélection positive la plus forte). Les données sur le sexe et la structure d'âge de l'original tués par les loups proviennent d'Okarma et al. (1995). Pour les autres ongulés, les valeurs moyennes des sources suivantes sont données : cerf élaphe - Bunevich (1988), Jedrzejewski et al. (1992), Okarma et al. (1995) ; chevreuil - Jedrzejewski et al. (1992), Okarma et al. (1995) ; sanglier - Jedrzejewski et al. (1992, in litt.). Les masses corporelles moyennes des ongulés tués par les loups ont été calculées comme moyenne des masses moyennes dans chaque classe de sexe et d'âge d'espèces données (Bobek et al. 1992 ; Dzieciolowski 1969 ; Dzieciolowski et Pielowski 1993 ; Fruzinski 1992 ; Miłkowski 1970 ; Pielowski 1988) et les proportions respectives de ces classes de sexe et d'âge parmi les proies du loup.

Species	Mean percentage in community	Wolf kills		D index	Sex and age structure of wolf kills (%)			Mean body mass of prey (kg)
		n	%		Adult male	Adult female	Juvenile	
European bison	3.7	1	0.2	-0.90				
Moose	1.3	4	0.6	-0.37	0	25	75	122.5
Red deer	38.5	445	68.6	0.55	13	36	51	69.0
Roe deer	31.7	111	17.1	-0.38	15	64	21	18.1
Wild boar	24.8	88	13.5	-0.36		32	68	44.1
Total	100	649	100					55.0

Deux sources de données (matières fécales et carcasses) pour les espèces d'ongulés tués par les loups, présentaient des schémas de variation annuel similaires (Fig.1). Le pourcentage de cerf élaphe a diminué de 82% en 1986 à 53% en 1994, alors que celui du chevreuil est resté assez constant et faible (17% en moyenne). L'analyse des matières fécales, a également révélé, que le pourcentage de cervidés dans l'alimentation des loups a diminué. La tendance inverse a été observée dans la part de sangliers parmi les ongulés prédatés. En 1986–1991, les sangliers constituaient en moyenne 6% des carcasses, mais en 1992–1994, ils sont passés à 22%. De même, l'analyse des matières fécales a révélé une augmentation de sanglier à partir de 4% de la biomasse consommée en 1986–1987 à 24% en 1995–1996 (Fig. 1).

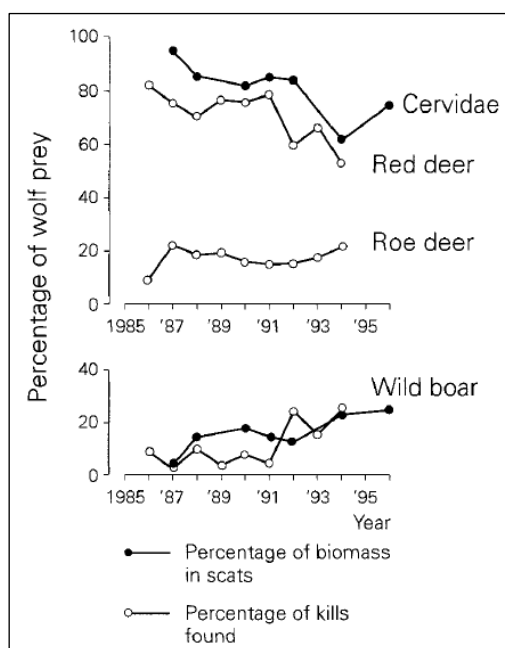


Figure. 1. - Changements des pourcentages de cervidés et de sanglier dans le régime alimentaire des loups, comme le révèlent les analyse et recherche des proies tuées à Białowieża de 1985–1986 à 1995–1996. Parce que les restes de cerf élaphe, de chevreuil et d'originaux des excréments récupérés étaient rarement identifiés aux espèces, une seule ligne pour tous les cervidés est donnée.

Réponse de régime alimentaire

Nous avons constaté, une forte réponse alimentaire, à l'augmentation de densité de cerfs élaphe (Fig. 2). Avec les 14 changements de densités de cerf élaphe, entre 1947 et 1991 (0,4 à 5,7 individus / km²), le pourcentage de cette espèce, parmi les proies des loups, variaient d'environ 10% à presque 80%. Avec une densité croissante de cerfs rouges, les loups chassaient moins les chevreuils et les sangliers. Cependant, il y a eu une réponse négative à l'augmentation des densités de ces 2 espèces (Fig. 3). La disponibilité du cerf rouge, a déterminé les proportions des autres ongulés dans l'alimentation des loups.

Le taux de diminution de la pression de chasse, sur les proies alternatives, avec l'augmentation de densité du cerf élaphe, était plus rapide pour le sanglier que pour le chevreuil (Fig. 2). Entre 1946 et 1991, le pourcentage moyen de sangliers (calculé à partir d'équations de régression) parmi les items, sont passés de 37% à 3%, alors que celui du chevreuil a diminué de 29% à 11%. Ainsi, les chevreuils étaient plus communément recherchés que les sangliers.

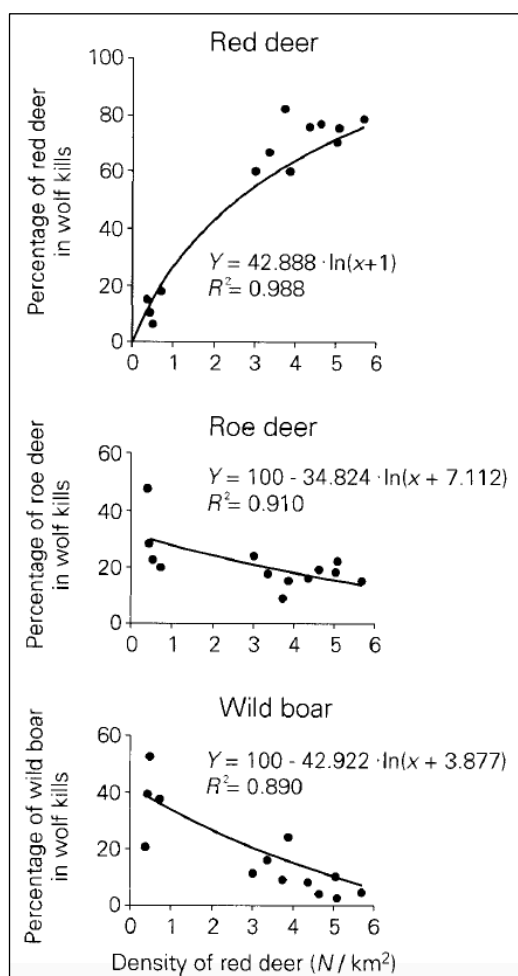


Figure. 2. — Réponses alimentaires des loups aux changements de densité de cerfs élaphe. Chaque point indique 1 année ou une valeur moyenne sur plusieurs années. Données de Gavrín et Donaurov (1954) et Bunevich (1988) pour la partie Biélorusse de Białowieza Primeval Forest (4 saisons pour 1946–1947 à 1949–1950 et 1 valeur en moyenne pour 1979–1985) ont été combinées avec les données sur les carcasses analysées dans cette étude, pour l'hiver seulement, de 1985–1986 à 1992–1993. Les densités de cerfs élaphe pendant les années adéquates et les parties de la forêt de Białowieza provient de Jedrzejewska et al. (1997).

Taux de consommation des proies

Pour 85 carcasses (65 cerfs élaphe, 16 sangliers et 4 chevreuils), nous avons pu estimer le temps qui s'est écoulé, depuis la capture. De toutes les proies trouvées, le 1^{er} jour après la capture (n = 39), 57% étaient de classe IV, 15% étaient de classe III, 18% étaient de classe II et 10% étaient de classe I. Des ongulés trouvés le 2^{ème} jour après la capture (n = 24), 83% étaient de classe III ou IV et 17% de classe II.

Des 22 restes de proies trouvés le 3^{ème} jour, ou plus tard, la plupart (64%) était complètement mangé, et tous les autres (36%) étaient de classe III. Les loups ont utilisé en moyenne 91% des parties comestibles de proies ongulés. Aucune différence significative, entre le taux de consommation des ongulés jeunes ou adultes n'a été détecté. La consommation moyenne des carcasses trouvées, le premier ou le deuxième jour après la capture, était de 82% chez les jeunes ongulés et 79% chez les adultes (Le test G pour l'homogénéité des pourcentages, $G = 0,056$, $d.f. = 1$, $P > 0,50$).

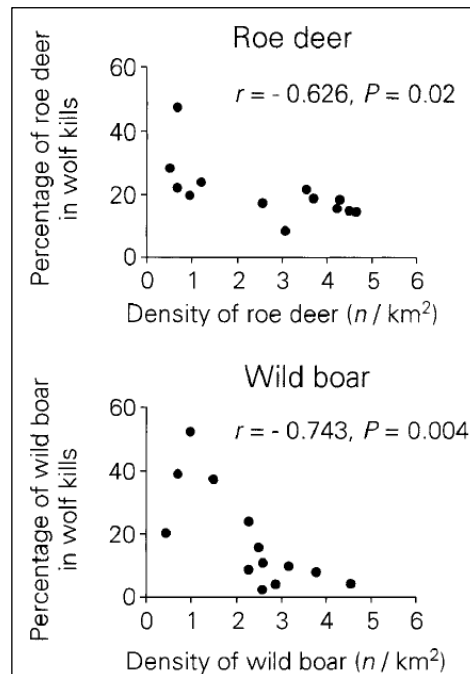


Figure. 3. Pourcentages de chevreuils et sangliers parmi les proies des loups en relation aux densités de population de ces ongulés. Chaque le point indique 1 an ou une valeur moyenne pour plusieurs années ; r est le coefficient de corrélation de Pearson (sources comme sur la figure 2).

Taux de mortalité (Kill rate)

Chacune des séquences de proies ($n = 15$) utilisées pour calculer le taux de mise à mort, a contenu de 2 à 10 ongulés, présumés avoir été tués consécutivement par les loups. Les séquences ont couvert 70 jours et inclus 53 carcasses (40 cerfs élaphe, 12 sangliers, et 1 chevreuil). Sur 56% des jours, les loups ont tué 1 ongulé, et sur 10% des jours, ils ont tué 2 ongulés. Sur 30% des jours, nous n'avons trouvé aucun ongulé tué par les loups. Sur la base de ces données, le taux de mise à mort, variait de 0,6 à 1,0 proie par meute par jour, avec un taux de mise à mort de $0,78 \pm 0,15$ ($X \pm SD$) proies par meute par jour ou 1 proie tous les $1,32 \pm 0,23$ jours. Avec les données de taille moyenne d'une meute de 5,6 loups (Parc national de Białowieża et packs Lesna en 1985–1996), cela équivalait à 0,14 proie ongulée tuée par 1 loup par jour.

Une autre estimation du taux de mise à mort, est issue de 11 sessions continus de radio-pistage de 47 jours, et comprenait 33 emplacements de proies présumées et 3 proies trouvées. Dans chaque session, le taux de mise à mort, aurait pu varier de 0,4 à 1,0 ongulé par meute par jour. Le taux de mise à mort serait de $0,78 \pm 0,22$ ongulé par meute de loups par jour ou 1 proie tous les $1,4 \pm 0,49$ jours. Cette évaluation était presque identique à celle basée sur les séquences de carcasses du suivi dans la neige.

Avec la masse corporelle moyenne des proies, estimée de 55 kg, la biomasse moyenne utilisée par 1 loup était de 7,7 kg / jour, mais cela comprenait les restes laissés par les loups. En supposant que la fraction consommable d'une proie soit de 75% (Messier et Crête 1985) et un degré moyen d'utilisation des parties comestibles (91%) a été comptabilisé, la consommation alimentaire pour 1 loup, était de 5,3 kg/jour.

Impact de la prédation

En 1991-1996, les loups ont tué 117-160 ongulés / 100 km² par an (Tableau 4). La prédation la plus élevée était sur les cerfs rouge (57-105 individus / 100 km²), puis les sangliers (19-38 individus / 100 km²) et les chevreuils (19-25 individus / 100 km²). Le nombre d'orignaux tués par les loups était toujours très faible (0-2 individus / 100 km²).

En 1991-1996, la prédation par les loups sur les **cerfs élaphe**, exprimée en pourcentage du nombre de cerfs était assez stable. Il représentait 9 à 13% des saisons printemps-été (le plus élevé de la saison), soit un nombre de cerfs de 32 à 47% par rapport à la production annuelle de jeunes (tableau 4). Au cours de l'étude, les prélèvements de cerfs élaphe par les chasseurs étaient élevés (en moyenne 21% du nombre de cerfs au printemps-été et 72% de l'accroissement annuel). La prédation combinée par les loups et les lynx (Estimée par Okarma et al. 1997) et les prélèvements des chasseurs, a dépassé la production annuelle de cerf élaphe, et a provoqué un déclin de la population (Fig. 4). Par rapport à la mortalité annuelle des cerfs élaphe (mesuré comme la différence entre les densités de printemps et d'été et de fin d'hiver), **les prélèvements des chasseurs sont apparus plus importants** (moyenne de 45% de la mortalité totale) que la prédation des loups (29%).

La prise en compte de la prédation sur les **chevreuils** représente 3 à 4% de ses effectifs au printemps-été, et 8 à 10% de l'augmentation annuelle. La prédation a joué un petit rôle dans la mortalité des chevreuils (moyenne de 5,5%), moins que l'impact des prélèvements par les chasseurs et la prédation par le lynx (tableau 4 ; figure 4). Donc, les loups ont peu contribué au déclin du chevreuil, causé par la chasse et la prédation des lynx.

Côté **sanglier**, la récolte par les chasseurs était plus importante que la prédation des loups, par rapport aux densités de sangliers au printemps-été (moyenne, 16% récoltés par les chasseurs et 6% prises par les loups) ou leur augmentation annuelle due à la reproduction (37% et 13%, respectivement). Aux densités de sangliers les plus élevées rencontrées en 1991-1992, les 2 facteurs de mortalité combinés, avaient un impact moindre sur la population (36% de la mortalité annuelle) qu'à des densités plus faibles, après le déclin de la population (100% de la mortalité ; Fig. 4).

La prédation sur l'original était la plus variable ; elle était faible (0- 5%) à des densités élevées d'orignaux, mais a augmenté à 29% des effectifs de printemps-été ($\leq 100\%$ de la production annuelle de jeunes) à faibles densités, causées par les prélèvements des chasseurs (tableau 4).

DISCUSSION

Notre étude a révélé les principales caractéristiques de prédation du loup sur les ongulés, dans les régions tempérées des forêts d'Europe, dans des conditions de densités d'ongulés assez élevées. **Premièrement, nous avons documenté un lien fort entre les loups et le cerf élaphe.** Les cerfs étaient les proies préférées des loups ; les changements dans la taille de la population des cerfs élaphe ont provoqué une réaction alimentaire des loups. Contrairement aux prédictions de Messier (1995a), les loups n'ont pas répondu à la densités croissance des autres espèces proies. **La consommation d'autres ongulés, en particulier le sanglier, a été façonné par les densités de cerf élaphe.** Le chevreuil, le plus petit ongulé de BPF, était un composant assez stable du régime des loups, toujours capturé moins souvent que prévu au regard de leurs prévalence, dans la communauté des ongulés. De très petits groupes et un style de vie discret et insaisissable dans les forêts (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998) font des chevreuils une proie difficile pour les loups.

La relation mutuelle entre les loups et le cerf élaphe, était également évidente lors de l'analyse de la série de données sur 100 ans, concernant les densités d'ongulés et de loups dans BPF (Jedrzejewska et coll. 1997). Le nombre de cerfs élaphe et de loups était corrélé négativement, résultant d'une augmentation substantielle de la population de cerfs en période de persécution et d'extermination des loups. En outre, le taux de croissance démographique annuelle du cerf élaphe était corrélé négativement avec les densités combinées de loups et de lynx. Les densités d'aucune des autres

espèces d'ongulés n'étaient corrélées aux densités de loups aussi nettement que celles du cerf élaphe (Jedrzejewska et al. 1997).

La 1^{ère} estimation des taux de mortalité par les loups Européens, mesurés directement à Białowieża, était de 0,14 proies d'ongulés par jour et par Loup. Ce chiffre est plus élevé que celui habituellement rapporté en Amérique du Nord. Dans le parc national de l'Isle Royale, les loups chassaient l'orignal à un taux de 0,01 à 0,05 proie par loup par jour (Messier 1991). Les orignaux, cependant, sont 3 à 4 fois plus lourd que la proie moyenne à Białowieża (recalculé à partir de Messier et Crête 1985 ; Thurber et Peterson 1993). Nos résultats sont similaires aux données sur les loups qui se nourrissent de caribous (Rangifer) ou de cerfs de Virginie (Odocoileus). En Alaska, les loups ont tué des caribous avec un taux de 0,03-0,11 ($\bar{X} = 0,09$ — Dale et coll. 1994 ; Stephenson et James 1982). En Ontario, un taux de mise à mort de 0,06 cerf/loup/jour, a été enregistré par Kolenosky (1972). De plus, une grande disponibilité des ongulés et une faible densité de loups dans notre zone étude, ont contribué aux forts taux de mortalité que nous avons observé.

Sur l'Isle Royale, Thurber et Peterson (1993) ont établi un lien entre le taux de capture et la taille des meutes. Avec une taille de meute croissante de 2 à 8 loups, le taux de capture quotidien d'une meute a augmenté de 0,09 à 0,16 ongulés/jour. Pour une meute de 5 à 6 loups (taille de meute typique dans notre étude), le taux de capture quotidien de l'Isle Royale aurait été 0,12 orignal/meute ou 0,02 orignal/loup (calculé d'après l'équation de régression de Thurber et Peterson 1993). Dans notre étude, les meutes de loups variaient en taille de 2 à 8 animaux, mais la taille moyenne (utilisée dans les calculs de l'impact de prédation) variait peu, d'une année à l'autre. Ainsi, la variation possible du taux de capture liée à une taille de meute variable, avait peu d'influence sur la précision des calculs de l'impact de la prédation dans notre étude.

Les taux potentiels de consommation des proies, par les loups Européens, ont été calculés par Głowacinski et Profus (1997) basé sur les taux métaboliques des loups, calculés à partir d'expériences en laboratoire. Ces auteurs sont arrivés selon des estimations de 1,7 à 2,8 kg de biomasse de proies/loup/jour. Ce n'est que la moitié de la valeur obtenue dans notre étude, ce qui suggère que l'impact total des loups sur les ongulés, calculés par Głowacinski et Profus (1997) des besoins énergétiques des loups sont sérieusement sous-estimés.

Dans la BPF, les loups ont exercé le plus fort impact de prédation sur les cerfs élaphe. Ils ont pris plus de cerfs que les lynx, mais moins que les chasseurs humains. Pour les saisons 1991–1992, jusqu'en 1995–1996, la mortalité due à ces 3 facteurs dépassaient généralement la production annuelle des jeunes, et a provoqué le déclin de la population de cerfs. Ce déclin s'est accéléré en 1996 et 1997 (Jedrzejewski et al. 1999). Les résultats de notre étude, suggèrent que les effets de la prédation et des prélèvements par les chasseurs, sur la mortalité totale des ongulés est **additive**. La chasse dans BPF est la plus intense à partir d'octobre, et dure jusqu'en février. A ce moment, la prédation par les loups et les lynx, est largement déterminée par la densité d'individus adultes et par le nombre de jeunes présents. En 1991, le personnel forestier a commencé une réduction intense des ongulés afin de protéger les plantations forestières du broutage. Ajoutée à ce processus d'abattage, la prédation a contribué significativement au déclin du nombre d'ongulés.

Il reste encore de nombreuses questions sans réponse concernant les loups dans les biomes européens. La variation des taux de mortalité en fonction des saisons et des changements d'abondance des ongulés demeure inconnue. En outre, les réponses alimentaires des loups aux changements d'abondance des ongulés, dans les localités où le cerf élaphe est rare ou absents, doivent faire l'objet de recherche. Le rôle de la prédation, que ce soit sur le plan **régulation** ou **limitation** (sensu Messier 1995b ; Sinclair 1989) des populations d'ongulés européens, a besoin d'être plus étudié.