

Choix des proies et régime alimentaire des loups en fonction des communautés d'ongulés et des sous-populations de loups en Pologne



Journal of Mammalogy, 93(6):1480–1492, 2012

Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland

WŁODZIMIERZ JĘDRZEJEWSKI, MAGDALENA NIEDZIAŁKOWSKA, MATTHEW W. HAYWARD, JACEK GOSZCZYŃSKI, BOGUMIŁA JĘDRZEJEWSKA,* TOMASZ BOROWIK, KAMIL A. BARTOŃ, SABINA NOWAK, JOANNA HARMUSZKIEWICZ, ANDRZEJ JUSZCZYK, TOMASZ KAŁAMARZ, AGNIESZKA KŁOCH, JOANNA KONIUCH, KATARZYNA KOTIUK, ROBERT W. MYŚLAJEK, MONIKA NĘDZYŃSKA, ANNA OLCZYK, MARTA TELEON, AND MARIUSZ WOJTULEWICZ

Résumé

Les loups (*Canis lupus*) appartiennent à 3 sous-populations génétiquement distinctes malgré l'absence de barrières topographiques limitant la dispersion. Sur la base de données sur le régime alimentaire des loups provenant de 13 localités et de restes de prédation de loups provenant d'un recensement à l'échelle nationale, nous avons étudié la **variation régionale** du régime alimentaire des loups en relation avec la **structure** des espèces des communautés d'ongulés et la différenciation génétique spatiale des populations de loups. Nous avons également testé si différentes sources de données sur les proies des loups (excréments et prédation) et la disponibilité des ongulés (inventaire du gibier et récolte) donnaient des résultats comparables sur la **sélection** des proies. Les principales proies des loups étaient le cerf rouge (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*). La proportion de proies principales dans le régime alimentaire des loups augmentait avec la **disponibilité** des proies dans la communauté, mais les loups sélectionnaient le cerf rouge, s'attaquaient au chevreuil proportionnellement à leur **abondance** relative et évitaient le sanglier. Les grandes proies ont été enregistrées parmi les animaux tués plus souvent que les petites proies.

Malgré une structure d'espèces similaire des communautés d'ongulés dans toute la Pologne, il y avait des différences régionales significatives dans le régime alimentaire des loups, qui correspondaient à la structure génétique des populations. Dans le nord-est de la Pologne, les loups chassaient fréquemment les cerfs rouges, les chevreuils, les sangliers, les castors (*Castor fiber*) et les élans (*Alces alces*). Dans l'est de la Pologne, le chevreuil dominait les cas de prédation. Dans le sud-est de la Pologne, les loups étaient fortement spécialisés sur le cerf rouge. Nous proposons que la spécialisation des loups en matière de proies et d'habitat, plutôt que la distance géographique ou les barrières topographiques à la dispersion, soit responsable de la divergence écologique observée entre les populations de loups, comme le reflète la composition de leur régime alimentaire.

INTRODUCTION

La Pologne abrite certains des paysages les moins perturbés, et les communautés d'ongulés indigènes les plus diversifiées, du continent Européen (Okarma 1995). Le loup (*Canis lupus*) est un grand carnivore dominant en Pologne, atteignant des abondances bien plus élevées que dans la plupart des autres pays d'Europe occidentale (Boitani 2000 ; Jedrzejewski et al. 2008). Cette forte abondance fournit d'excellentes conditions pour étudier le rôle des loups dans la régulation de

l'abondance des ongulés et de la structure des communautés d'ongulés. Les interactions entre les grands prédateurs et leurs proies en Pologne ont été étudiées dans les montagnes des Carpates (Lesniewicz et Perzanowski 1989 ; Nowak et al. 2005 ; Smietana et Klimek 1993) et dans la forêt de basse altitude de la région de Białowieża (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998 ; Jedrzejewski et al. 1992, 2000, 2002). Ces études ont montré que les loups s'attaquent préférentiellement aux cerfs rouges (*Cervus elaphus*) et évitent les sangliers (*Sus scrofa*), tout en prélevant des chevreuils (*Capreolus capreolus*) en proportion de leur abondance (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998 ; Nowak et al. 2005).

Ces études de cas locales n'ont jusqu'à présent couvert qu'une petite partie de la variation des ressources en proies observée dans toute la Pologne. En Pologne, les communautés d'ongulés se composent de 2 (chevreuil et sanglier) à 5 (bison Européen [*Bison bonasus*], élan [*Alces alces*], cerf rouge, chevreuil et sanglier) espèces indigènes. Dans les montagnes Tatra du sud de la Pologne, une petite population de chamois (*Rupicapra rupicapra*) persiste, et dans plusieurs autres localités, des espèces non indigènes introduites (daims [*Dama dama*], cerfs sika [*Cervus nippon*] et mouflons [*Ovis aries*]) sont présentes en petit nombre (Wawrzyniak et al. 2010). En outre, les communautés locales d'ongulés varient fortement en termes **d'abondance relative** des espèces, tant en termes de nombre que de biomasse brute. Cette variation offre l'opportunité d'étudier la plasticité alimentaire des loups dans la même région biogéographique et dans les conditions environnementales similaires des forêts tempérées.

Sur la base d'un examen des données à l'échelle continentale (zone forestière Européenne) sur le choix des proies du loup en fonction des espèces d'ongulés disponibles, Okarma (1995) a suggéré que la niche alimentaire des loups s'élargit à mesure que la communauté d'ongulés se diversifie, tout en montrant régulièrement une préférence pour le cerf rouge. Le degré de sélection d'une espèce donnée par les loups peut dépendre non seulement de l'**abondance relative** de cette espèce mais aussi de la **disponibilité** de **proies alternatives**. Par exemple, en Europe centrale et orientale où les grands cervidés (élan ou cerf rouge, ou les deux) prédominent les communautés d'ongulés, les loups évitent notamment de s'attaquer aux sangliers (Filonov 1989 ; Jedrzejewska et al. 1994). A l'inverse, dans le sud de l'Europe où les grands cervidés sont absents ou rares, les loups s'appuient souvent sur les sangliers et les préfèrent aux chevreuils, plus nombreux (Mattioli et al. 2004).

La disponibilité variable des espèces de proies n'est peut-être pas le seul facteur qui détermine la variation du régime alimentaire des loups. Récemment, Pilot et al. (2006) ont étudié la variabilité génétique des loups d'Europe centrale et orientale et ont constaté qu'une structure génétique spatiale non aléatoire de la population en l'absence de barrières topographiques limitait la dispersion. Ils ont démontré une corrélation significative entre la structuration génétique et les facteurs écologiques, à savoir le climat, le type d'habitat et la composition du régime alimentaire des loups. Les loups Polonais semblent appartenir à 3 ou 4 sous-populations génétiquement distinctes délimitées sur la base des fréquences des haplotypes de l'ADN mitochondrial (ADNmt) et à 2 sous-populations sur la base des loci microsatellites. Les marqueurs d'ADNmt et d'ADN nucléaire suggéraient tous deux un flux génétique restreint entre les populations de loups habitant le nord-est, le milieu-est et le sud-est de la Pologne (Pilot et al. 2006 ; W. Jedrzejewski et collaborateurs, obs. pers.). De plus, le regroupement des loups Polonais en sous-populations d'ADNmt résulte d'un gradient abrupt des fréquences des haplotypes appartenant à 2 haplogroupes principaux, qui représentent une subdivision majeure au sein de la population mondiale de loups (Pilot et al. 2010).

Dans cet article, sur la base de données sur le régime alimentaire des loups recueillies dans l'aire de répartition de l'espèce en Pologne, nous avons évalué les relations entre le choix des loups pour les proies ongulées et leur **abondance relative** dans les communautés locales, ainsi que la différenciation génétique des loups entre les sous-populations. Nous avons vérifié si les différences dans le régime alimentaire, le cas échéant, reflétaient la structure des espèces des communautés locales d'ongulés ou résultaient d'une spécialisation différente de la chasse ; si la variation régionale de la composition du régime alimentaire des loups était conforme au modèle spatial décrit de leur variation génétique neutre ; et si l'analyse de diverses sources d'information sur les proies des loups (excréments contre restes d'animaux tués) et l'abondance des ongulés (données officielles sur les inventaires de gibier contre récolte de chasse) donnait des résultats comparables.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Zones d'étude

Les données sur les proies des loups ont été collectées à 2 échelles spatiales : l'ensemble de l'aire de répartition des loups Polonais lors du recensement national des loups (Jedrzejewski et al. 2004, 2005), et dans 11 sites où des études locales détaillées ont été réalisées (Fig. 1 ; Annexe I). Les données publiées de 2 autres sites (sites 8 et 13 ; voir annexe I) ont été incluses dans les analyses. Les sites d'études locales étaient situés dans les parties nord-est, est, sud-est et sud de la Pologne (Fig. 1). Les zones d'études allaient de 170 à 8 590 km² (Annexe I) et couvraient au total 22 640 km² (7,3 % du pays).

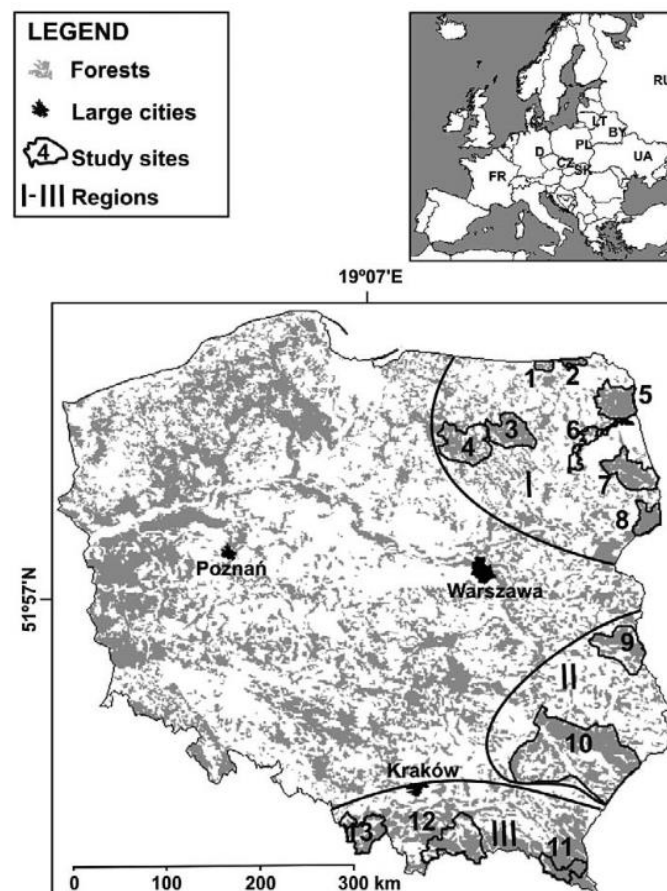


FIG. 1. Localisation des 3 régions (I-III) habitées par des sous-populations de loups génétiquement distinctes délimitées sur la base de Pilot et al. (2006) et de W. Jedrzejewski et collaborateurs (Institut de recherche sur les mammifères, Académie Polonaise des sciences, communication personnelle) et des 13 sites d'études locales détaillées sur la composition du régime alimentaire et les préférences de proies des loups (*Canis lupus*). La description des sites est donnée dans l'annexe I

La superficie de la Pologne (environ 311 900 km² ; 49°00'-54°50'N, 14°08'- 24°09'E) est principalement couverte de plaines, 91% du territoire étant situé à moins de 300 m au-dessus du niveau moyen de la mer. Le paysage de plaine a été façonné par les glaciations (principalement le Riss, il y a 310 000-130 000 ans, et le Würm, il y a 70 000-10 000 ans). Les montagnes, qui s'étendent le long de la frontière sud-est et sud de la Pologne, font partie de la chaîne de montagnes des Carpates. La Pologne est située dans la zone climatique tempérée de la région paléarctique, et son climat est caractérisé par des influences mixtes atlantiques et continentales. Environ 60 % de la superficie du pays est couverte de terres agricoles, avec une prédominance de champs arables et de petites quantités de prairies, de pâturages et de vergers. Les forêts couvrent 29% du pays (Fig. 1). La densité moyenne de la population humaine est de 124 individus/km² (Annuaire statistique de la République de Pologne [Office central des statistiques 2007]).

La plupart des sites d'étude locaux étaient situés en plaine (sites 1-9), 1 était dans les hautes terres (site 10), et 3 étaient dans les montagnes (sites 11-13). L'altitude des sites d'étude allait de 75 à 1 557 m au-dessus du niveau moyen de la mer. Les sites étaient caractérisés par une forêt tempérée mixte, principalement sous la forme de peuplements commerciaux gérés par l'Office national des forêts, mais aussi par des forêts protégées en tant que parcs nationaux (parcs nationaux de Bialowieza, Biebrza, Roztocze et Wigry) et de petites réserves naturelles. Les espèces d'arbres dominantes sont le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), l'épicéa commun (*Picea abies*), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le sapin (*Abies alba*), les 2 dernières espèces se trouvant principalement dans les montagnes. Les autres arbres sont le chêne (*Quercus robur*), le frêne (*Fraxinus excelsior*), le bouleau (*Betula pubescens* et *B. verrucosa*), le charme (*Carpinus betulus*), l'érable (*Acer platanoides*) et l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*).

La température moyenne en juillet (été) était de 15,6°C à 18,8°C, tandis qu'en janvier (hiver) la température variait de 3°C à 5,7°C (Annexe I). La température moyenne annuelle était de 5,5°C à 7,3°C. La couverture neigeuse restait au sol pendant 60 à 100 jours. Les précipitations annuelles totales étaient de 510-898 mm. La communauté des ongulés se composait de 3 à 5 espèces (cerf rouge, chevreuil, sanglier, élan et bison d'Europe). La densité de la population de loups dans les sites étudiés variait de 0,9 à 4,7 (en moyenne 2,0) individus/100 km² (Annexe I). Les données sur la masse corporelle des loups en Pologne sont disponibles dans les montagnes des Carpates (sud-est de la Pologne). Les mâles adultes pesaient, en moyenne, 46,4 kg (SE = 0,86 kg, minimum-maximum = 35-67 kg) et les femelles adultes 39,3 kg (SE = 0,70 kg, minimum-maximum = 27-50 kg-Okarma 1989). Outre les loups, les autres grands prédateurs présents dans les zones d'étude sont le lynx (*Lynx lynx*) et l'ours brun (*Ursus arctos* ; Annexe I). Tous ces prédateurs sont protégés par la loi en Pologne.

Collecte et analyse des données

RÉSULTATS

Proies ongulées des loups en Pologne

La communauté des ongulés vivant à l'état sauvage était dominée par les chevreuils (68,9% des effectifs officiels d'ongulés et 49,4% des prélèvements de chasse), les sangliers (15,6% et 36,8%) et les cerfs (13,8% et 12,9% ; tableau 1). Ces 3 espèces représentaient 98,3% du nombre estimé d'ongulés et 99,1% des ongulés abattus en Pologne. Parmi les dépouilles de loups enregistrées dans le pays, 7 espèces d'ongulés sauvages (ainsi que 2 espèces de proies non ongulées, le renard roux

[*Vulpes vulpes*-4 spécimens] et le lièvre brun [*Lepus europaeus*-2 spécimens]) ont été recensées (Fig. 2 ; Tableau 1). Le cerf rouge (près de 60% des ongulés tués) et le chevreuil (32,6%) dominent le régime alimentaire des loups, suivis par le sanglier et l'élan. La comparaison des proies des loups avec la structure des espèces de la communauté des ongulés en Pologne a montré que le cerf rouge était une espèce de proie préférée, alors que le sanglier était significativement évité (tableau 2). Les chevreuils semblaient être moins prélevés que ce que l'on attendait de leur abondance relative, mais seule une des comparaisons (nombre de cas de prédation tués par rapport à la taille estimée de la population) était significative (tableau 1).

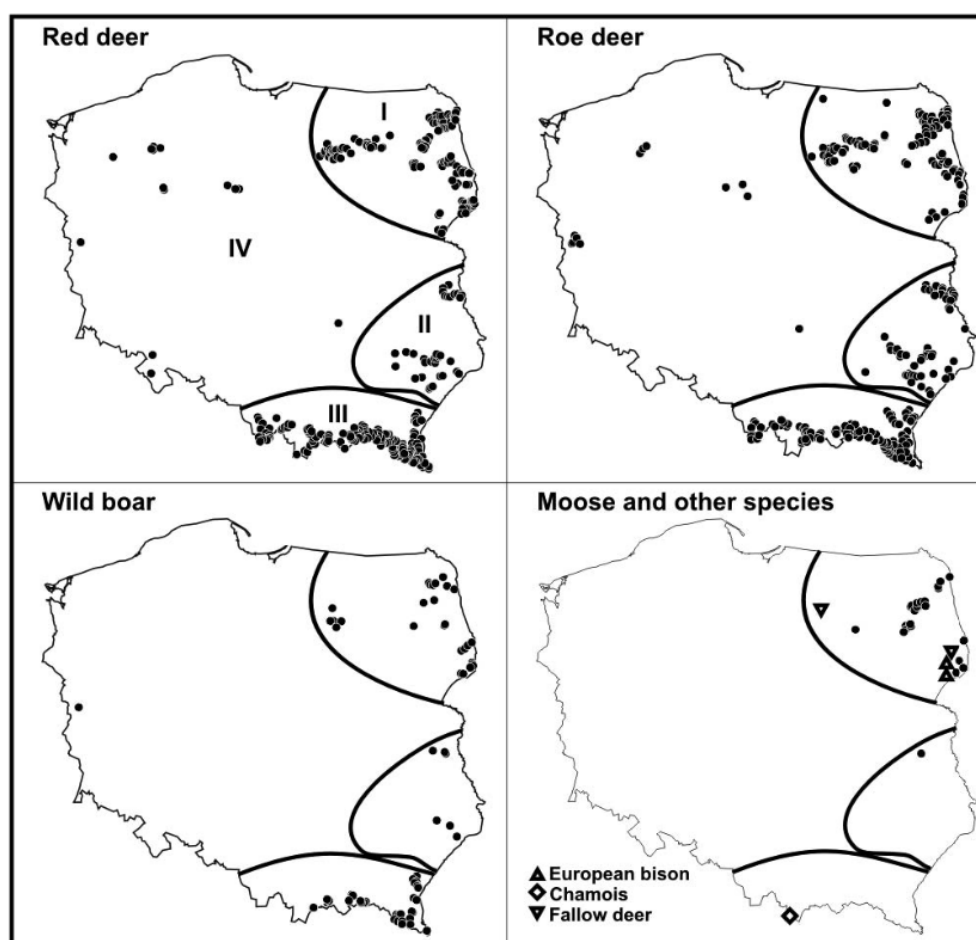


FIG. 2. Distribution des carcasses de proies en Pologne enregistrées lors du recensement national des loups en 2000-2007, sur fond des 3 sous-populations de loups génétiquement distinctes (I-III). Les enregistrements des carcasses de proies des loups ayant colonisé le centre et l'ouest de la Pologne sont également présentés (points épars dans la région IV)

Composition du régime alimentaire des loups et choix des espèces d'ongulés dans 13 sites d'étude locaux

L'analyse des excréments a montré que les ongulés sauvages représentaient en moyenne 86,6% (fourchette = 68,3-96,4%) de la biomasse alimentaire totale consommée par les loups en Pologne (tableau 2). Les composants alimentaires secondaires, en fonction de leur biomasse, étaient les ongulés domestiques (principalement les bovins et les ovins, au total de 0 % à 15,3%, \bar{X} = 5,2%) et le castor (0-24,6%, \bar{X} = 5,2%). Cette dernière espèce a joué un rôle important dans le nord-est de la Pologne (notamment dans les sites 1, 2 et 7 ; tableau 2). L'étendue de la niche B de l'espèce loup variait de 1,08 à 1,85 (\bar{X} = 1,24) ; ainsi, les loups en Pologne semblaient se spécialiser sur les ongulés sauvages.

TABLEAU 1. Nombre et pourcentages de diverses espèces d'ongulés dans la communauté, récolte de chasse et prédation de loups (*Canis lupus*) en Pologne. Le symbole plus (+) indique des proportions <0,05%. *D* = Indice de sélectivité de Jacobs. La sélection positive ou l'évitement sont statistiquement significatifs à * *P* <0,05, *** *P* <0,001 (test *G* pour l'homogénéité du pourcentage). L'indice de diversité *B* est d'après Levins (1968)

Species	Wolf kills		Estimated population size		<i>D</i>	Annual hunting harvest		<i>D</i>
	<i>n</i>	%	<i>n</i> , thousands	%		<i>n</i> , thousands	%	
Roe deer	623	32.6	644.5	68.9	-0.64***	153	49.4	-0.34
Wild boar	96	5.0	145.5	15.6	-0.56*	114	36.8	-0.83***
Red deer	1,146	59.9	129	13.8	0.81***	40	12.9	0.82***
Fallow deer	5	0.3	11.1	1.2		2.4	0.8	
Moose	40	2.1	3	0.3				
Mouflon			1	0.1		0.2	0.1	
European bison	2	0.1	0.6	0.1				
Chamois	1	+	0.1	+				
Sika deer			0.1	+		0.02	+	
Diversity index <i>B</i>		2.14		1.93			2.52	

TABLEAU 2. Composition du régime alimentaire (pourcentage de la biomasse consommée) des loups (*Canis lupus*) dans l'est et le sud de la Pologne, basée sur l'analyse des excréments. Voir Fig. 1 pour la localisation des régions et des sites d'étude et l'Annexe I pour la description des sites et la taille des échantillons. Les excréments n'ont pas été collectés dans le site 12. Un symbole plus (+) indique des parts de proies inférieures à 0,05%. La largeur de la niche alimentaire *B* est d'après Levins (1968)

Prey item	Study site													$\bar{X} \pm SE (n = 13)$
	Region I								Region II		Region II			
	1	2	3	4	5a	5b	6	7	8	9	10	11	13	
European bison									1.7					0.1 ± 0.13
Moose								14.8	0.3					1.1 ± 1.06
Red deer		8.6	6.2	1.3	30.5	29.9	10.2	15.9	22.7	35.8	19.5	44.2	42.2	19.1 ± 4.13
Roe deer	42.9	27.5	60.4	38.0	23.1	24.4	41.9	30.6	1.7	57.2	57.7	26.6	32.5	33.2 ± 4.95
Undetermined Cervidae	8.3	24.5	20.4	38.5	14.9	8.3	19.5	6.2	49.2		13.4	9.5	16.4	17.6 ± 3.75
Wild boar	31.2	10.5	6.8	9.4	9.9	18.5		15.6	20.0	1.6	5.8	15.1	4.2	10.6 ± 2.35
Total wild ungulates	82.4	71.1	93.8	87.2	78.4	81.1	86.4	68.3	95.6	94.6	96.4	95.4	95.3	86.6 ± 2.70
Livestock	0.8	14.0	3.5	3.5	15.3	13.7		4.9	3.1	4.0	0.6	0.8	2.7	5.2 ± 1.51
Domestic dog	1.2		1.8					0.3	0.1	1.1	2.1	3.6	0.1	0.8 ± 0.31
Wild Carnivora		0.2	+	0.1	0.1	0.1			0.2				0.2	0.1 ± 0.02
Beaver	15.4	13.4		3.8	5.6	4.5		24.6	0.3					5.2 ± 2.17
Brown hare	0.2	0.1	0.8	5.3		0.5	5.9	1.8	0.4	0.2	0.8		1.6	1.3 ± 0.54
Small mammal	+		+	+	+	0.1	0.4	+	0.1	+	+	0.2	+	0.1 ± 0.03
Undetermined mammal							7.3						+	0.6 ± 0.56
Birds						+			+		+		+	+
Plant material		1.2	+	+	+	+		+	0.1	+	+		+	0.1 ± 0.09

Sur l'ensemble des sites d'étude locaux, les espèces les plus nombreuses dans les communautés d'ongulés étaient les chevreuils ($\bar{X} = 48,3\%$ sur la base des inventaires de gibier et 38,0% sur les prélèvements), le cerf élaphe ($\bar{X} = 30,5\%$ et 24,7%) et le sanglier ($\bar{X} = 18,4\%$ et 37,2% ; Tableau 3). Les 2 estimations de la structure spécifique des communautés d'ongulés ont donné des résultats fortement corrélés sur l'ensemble des sites d'étude. Pour 3 espèces dominantes, le nombre d'individus récoltés a augmenté avec leur abondance selon les données d'inventaire du gibier (cerf rouge : $R^2 = 0,98$, $n = 10$, $P < 0,0001$; chevreuil : $R^2 = 0,96$, $n = 10$, $P < 0,0001$; sanglier : $R^2 = 0,97$, $n = 10$, $P < 0,0001$, d'après les données de l'annexe II). Pour l'abondance relative des ongulés, les données de récolte ont donné un pourcentage moyen de contribution du sanglier deux fois plus élevé que celui obtenu à partir des inventaires de gibier (tableau 3). Pour le cerf rouge et le chevreuil, les estimations basées sur la récolte étaient inférieures à celles basées sur les inventaires de gibier, mais la différence n'était significative que pour le cerf rouge (tableau 3).

Parmi les ongulés sauvages prédatés, les espèces qui se sont produites chez le loup étaient le plus souvent des cerfs rouges ($\bar{X} = 45,6\%$, fourchette = 21-81 %) et le chevreuil ($\bar{X} = 43,9\%$, fourchette = 4-71 % ; tableau 3 ; annexe II). Sur la base de la proportion d'occurrences d'ongulés dans les crottes, le chevreuil ($\bar{X} = 49,9\%$, fourchette = 15-83%) et le cerf rouge ($\bar{X} = 27,1\%$, fourchette = 4-58%) étaient les proies les plus fréquentes. Les sangliers ont été retrouvés dans 9,4% (fourchette

= 0-22%) des restes de prédation et 22,7% (fourchette =0-51 %) des ongulés retrouvés dans les crottes. L'élan n'est présent que dans le nord-est de la Pologne, et les loups en ont fait une proie importante sur un site (marais étendus du parc national de Biebrza, site 6), où ils constituaient 24-26% de tous les ongulés tués (Annexe II).

TABLEAU 3. Pourcentages moyens ($\pm SE$) des 3 espèces les plus communes dans les communautés d'ongulés d'après les inventaires officiels de gibier (Census) et les prélèvements de chasse (Harvest), et parmi les ongulés tués par des loups (*Canis lupus*) d'après l'analyse des excréments et des restes d'animaux tués. Les valeurs moyennes sont calculées pour les résultats des études locales présentées à l'annexe II (seules les études comportant les 4 sources de données sont incluses). Les valeurs moyennes ($\pm SE$) de l'étendue de la niche alimentaire (B) et de l'indice de sélectivité de Jacob D sont calculées sur la base des 4 sources de données. L'indice B inclut également les élans et les bisons d'Europe lorsqu'ils sont présents ou tués par les loups. Les valeurs D sont significativement différentes de 0 à ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$ (test U de Mann-Whitney effectué sur les parts respectives en pourcentage des espèces proies dans le régime alimentaire des loups et la communauté d'ongulés, $n_1 = 10$, $n_2 = 10$; NS = non significatif).

Parameter	Red deer	Roe deer	Wild boar	Ungulate diversity B
Species structure of the living community of ungulates				
Census	30.5 \pm 3.4	48.3 \pm 4.5	18.4 \pm 2.9	2.58 \pm 0.14
Harvest	24.7 \pm 4.7	38.0 \pm 5.2	37.2 \pm 6.2	2.43 \pm 0.13
Mann-Whitney U -test	$P = 0.041$	NS	$P = 0.013$	NS
Species structure of ungulates killed by wolves				
Wolf kills	45.6 \pm 5.9	43.9 \pm 6.7	9.4 \pm 2.4	2.14 \pm 0.14
Wolf scats	27.1 \pm 5.0	49.9 \pm 6.6	22.7 \pm 4.0	2.33 \pm 0.16
Mann-Whitney U -test	$P = 0.019$	NS	$P = 0.010$	NS
Selectivity indexes D				
Census—kills	0.31 \pm 0.08**	-0.13 \pm 0.11	-0.46 \pm 0.08***	
Census—scats	-0.11 \pm 0.14	0.02 \pm 0.11	0.12 \pm 0.08	
Harvest—kills	0.45 \pm 0.06***	0.08 \pm 0.12	-0.73 \pm 0.04***	
Harvest—scats	0.02 \pm 0.14	0.23 \pm 0.11	-0.29 \pm 0.12***	
D averaged	0.17	0.05	-0.34	

Les proportions de cerf rouge, de chevreuil et de sanglier dans le régime alimentaire des loups évaluées par les 2 méthodes (carcasses versus crottes) étaient positivement corrélées pour toutes les espèces, mais les relations étaient statistiquement significatives chez le chevreuil ($r = 0,923$, $n = 12$, $P < 0,0005$, d'après les données de l'annexe II) et le sanglier ($r = 0,828$, $n = 12$, $P = 0,001$), mais pas le cerf rouge ($r = 0,448$, $n = 12$, $P = 0,14$). Si les 2 méthodes (analyse des restes de proies et analyse des excréments) donnaient des résultats similaires, les proportions relatives de chaque espèce d'une communauté multi-espèces de proies récupérées dans les excréments de loups et trouvées parmi les proies seraient proches de 1:1 ; **cependant, les recherches de restes de proies ont détecté les grandes proies (orignaux et cerfs rouges) plus souvent que les petites proies.** La différence était significative chez le cerf rouge (test U de Mann-Whitney, $n_1 = 10$, $n_2 = 10$, $P = 0,019$; tableau 3). Dans le cas de l'orignal, la taille de l'échantillon était trop petite pour des analyses statistiques, mais dans 4 des 6 sites, les orignaux ont été enregistrés comme tués mais pas dans les excréments (Annexe II). Pour le chevreuil, les excréments et les animaux tués ont donné des résultats similaires (Tableau 3). **Les loups chassaient principalement les jeunes sangliers et les consommaient souvent entièrement** (Jedrzejewski et al. 1992, 2002). Il n'est pas surprenant que les sangliers aient été retrouvés dans des proportions significativement plus faibles parmi les restes de proies que parmi les ongulés retrouvés dans les crottes (tableau 3). Le biais moyen d'un rapport 1:1 (proportion de la même espèce parmi tous les ongulés trouvés dans les crottes et comme tués par les loups) était de 1:0,4 chez les sangliers (la masse corporelle médiane des sangliers tombés comme proies des loups était de 12,5 kg- Jedrzejewski et al. 2002), de 1:0,8 chez les chevreuils (20 kg), de 1:1,4 chez les cerfs rouges (62,5 kg) et de 1:1,6 chez les élans (>80 kg).

Les proportions de cerfs et de sangliers dans le régime alimentaire des loups augmentent avec leur proportion dans la communauté, quelle que soit la méthode utilisée, bien que la relation soit

statistiquement significative dans 8 des 12 paires de variables : 4 chez le sanglier (tués par rapport à la communauté : $r^2 = 0,72$, $F_{1,11} = 31,64$, $P < 0,0005$; tués par rapport à la récolte : $r^2 = 0,71$, $F_{1,9} = 25,09$, $P = 0,001$; excréments par rapport à la communauté : $r^2 = 0,47$, $F_{1,11} = 11,79$, $P = 0,006$; excréments par rapport à la récolte : $r^2 = 0,39$, $F_{1,8} = 6,77$, $P = 0,03$), 2 chez le chevreuil (tués par rapport à la communauté : $r^2 = 0,48$, $F_{1,11} = 11,96$, $P = 0,005$; tués par rapport à la récolte : $r^2 = 0,34$, $F_{1,9} = 6,14$, $P = 0,03$), et 2 chez le cerf élaphe (tués par rapport à la récolte : $r^2 = 0,45$, $F_{1,9} = 9,32$, $P = 0,01$; tués par rapport à la communauté : $r^2 = 0,27$, $F_{1,11} = 5,41$, $P = 0,04$; Fig. 3).

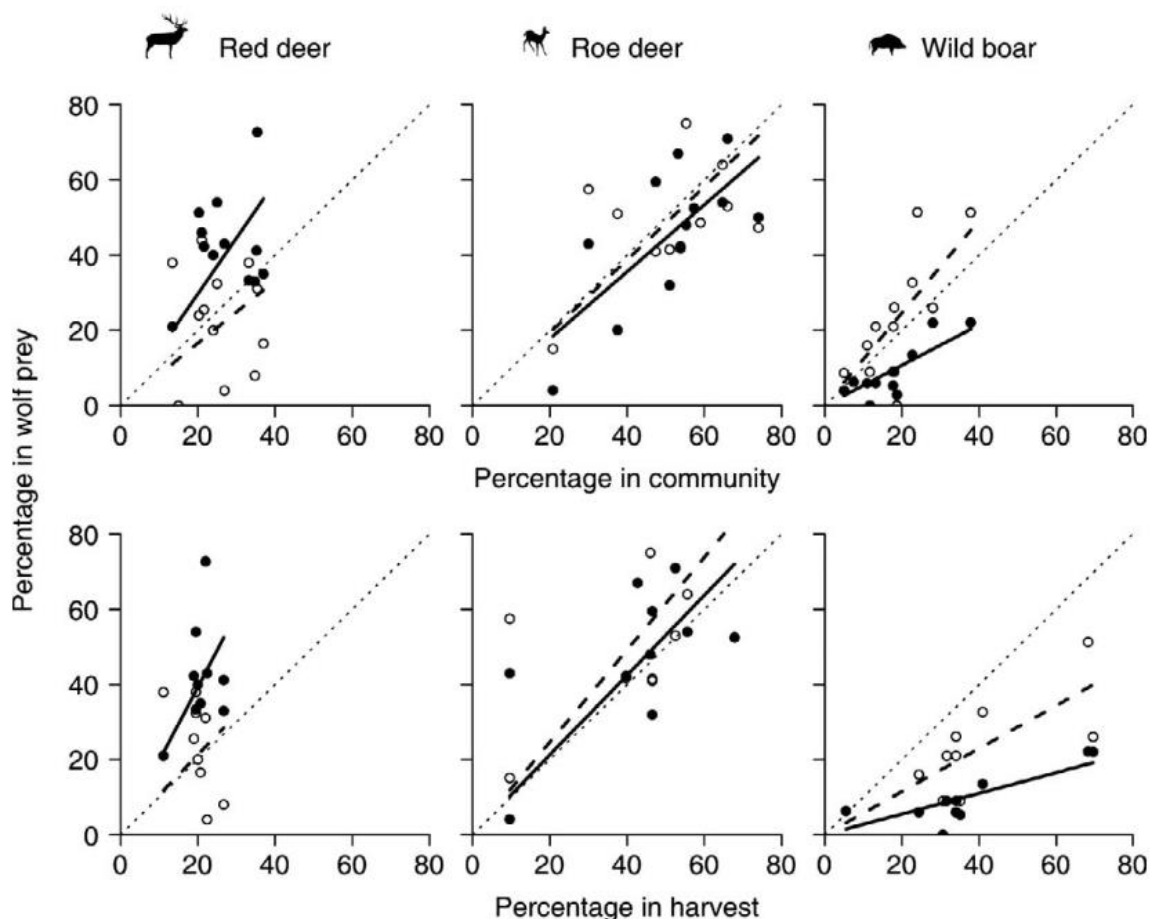


FIG. 3. Relations entre le pourcentage d'une espèce donnée d'ongulés parmi tous les ongulés tués par les loups et la proportion de cette espèce dans la communauté locale d'ongulés (d'après l'inventaire du gibier, indiqué en pourcentage dans la communauté ; et d'après les prélèvements de chasse, indiqué en pourcentage dans les prélèvements) dans les 13 sites d'étude locaux. Les points et les lignes noirs indiquent le pourcentage d'une espèce donnée parmi les animaux tués par les loups, et les points ouverts et les lignes brisées indiquent le pourcentage d'une espèce donnée parmi les restes d'ongulés récupérés dans les excréments des loups. La ligne pointillée fine indique que la proportion d'ongulés dans le régime alimentaire des loups est égale à celle de la communauté. Voir le texte pour les coefficients de corrélation et la signification. Les points de données se trouvent à l'annexe II

Les indices de sélectivité de Jacob (D) ont révélé que les loups sélectionnent généralement de manière positive les cerfs rouges, s'attaquent aux chevreuils proportionnellement à leur abondance relative et évitent les sangliers (Tableau 3). Nous avons constaté que l'étendue de la niche du loup B (tant pour les proies que pour les excréments) augmentait avec la diversité croissante de la communauté d'ongulés sauvages, mais la relation n'était pas statistiquement significative (B pour les proies par rapport à la communauté : $r^2 = 0,202$, $F_{1,11} = 2,79$, $P = 0,12$; B pour les excréments par rapport à la communauté : $r^2 = 0,141$, $F_{1,11} = 1,81$, $P = 0,2$; points de données dans l'Annexe II).

Variation du régime alimentaire des loups et choix des proies ongulées en relation avec la différenciation génétique des populations de loups

Les données sur les proies de loups et la structure des communautés d'ongulés provenant de 2 sources (recensement national des loups et 13 études locales détaillées) ont été regroupées en 3 groupes régionaux pour se conformer à la structuration génétique de la population de loups Polonais. Les enregistrements de restes de proies par des loups colonisant le centre et l'ouest de la Pologne n'ont pas été utilisés dans cette analyse en raison de la petite taille de l'échantillon ($n = 32$). Il est intéressant de noter que les données du recensement national des loups et celles de 13 études locales ont donné une image similaire de la structure des espèces des communautés d'ongulés (test G d'homogénéité des pourcentages ; $G_6 = 1,09-2,91$, $P > 0,1$; 3 régions comparées) ainsi que de la composition des proies des loups dans les mêmes régions ($G_6 = 1,77-6,76$, $P > 0,05$; Fig. 4).

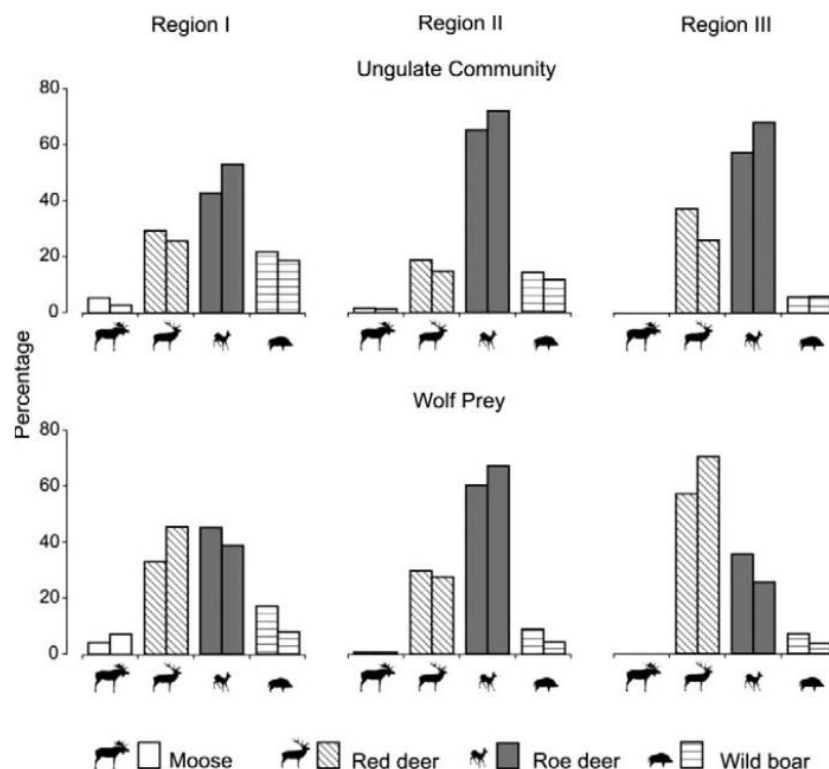


FIG. 4. Structure spécifique des communautés d'ongulés et des proies de loups tués dans 3 régions de Pologne (voir Fig. 1 pour la délimitation des régions). Dans chaque paire de barres, la barre de gauche montre les données moyennes des sites d'étude locaux, et la barre de droite présente les données collectées lors du recensement national des loups

La structure spécifique en pourcentage des communautés d'ongulés différait significativement entre les 3 régions ($G_6 = 17,98$, $P < 0,01$ pour les données du recensement national et $G_6 = 29,04$, $P < 0,001$ pour les valeurs moyennes des études locales), tout comme la composition spécifique des proies des loups ($G_6 = 54,65$, $P < 0,001$ et $G_6 = 29,33$, $P < 0,001$, respectivement). La structure des espèces des meutes de loups était plus dissemblable entre les régions (α moyen de Pianka = 0,87, SE = 0,04) que celle des communautés d'ongulés (α moyen = 0,96, SE = 0,01) et la différence entre le chevauchement des niches (α s) pour les communautés et les meutes de loups était significative (test U de Mann-Whitney, $U = 31,50$, $n_1 = 6$, $n_2 = 6$, $P = 0,03$). Dans le nord-est de la Pologne (région I), les loups avaient la niche alimentaire la plus large ($B = 2,68-2,88$ par rapport à $B = 1,77-2,64$ dans les autres régions ; calculé à partir des données présentées dans la figure 4) et ils chassaient fréquemment 2 grands ongulés, le cerf rouge et l'élan. De plus, les loups avaient la plus grande part de mammifères de taille moyenne (notamment les castors ; voir tableau 2) dans

les régimes alimentaires. Dans l'est de la Pologne (région II), les chevreuils constituaient la majorité des animaux tués par les loups (>65%), mais les cerfs rouges, malgré leur faible part dans la communauté des ongulés, étaient sélectionnés positivement ($D = 0,30$ et $0,37$). Dans cette région, la masse corporelle moyenne des proies des loups (46 kg) était nettement plus faible que dans les 2 autres régions (74,5 kg dans le nord-est de la Pologne et 79 kg dans le sud-est de la Pologne). Dans le sud-est de la Pologne (région III), les loups étaient fortement spécialisés sur les cerfs rouges (plus de 50% des proies, $D = 0,39$ et $0,74$). Ainsi, les habitudes alimentaires régionales des loups divergeaient plus que prévu de la variation des proies disponibles.

DISCUSSION

Les loups de Pologne, vivant avec des communautés multi-espèces d'ongulés, s'attaquent à toutes les espèces indigènes présentes et les 4 ongulés les plus communs et les plus répandus constituent l'essentiel de leur régime alimentaire. La proportion de ces 4 espèces (cerf rouge, chevreuil, sanglier et élan) dans le régime alimentaire des loups augmentait avec leurs proportions dans les communautés d'ongulés ; cependant, seule une espèce proie, le cerf rouge, était régulièrement sélectionnée de manière positive.

Notre étude a également démontré certains problèmes méthodologiques qui devraient être pris en compte dans les études sur les habitudes alimentaires des grands carnivores. Premièrement, nous avons montré que, si la structure de la communauté des ongulés est estimée sur la base des prélèvements effectués par les chasseurs, la part relative d'une espèce productive, telle que le sanglier, est plus élevée par rapport aux espèces peu productives. Ce problème a déjà été identifié par Wawrzyniak et al. (2010), qui ont signalé que la chasse au sanglier dans toute la Pologne dépasse souvent les estimations officielles des effectifs de la population, sans conséquences à long terme pour la taille de la population. Une autre source d'erreur provient de la détectabilité des proies du loup en fonction de leur taille, d'après les restes des animaux tués. Plus la proie est grande, plus elle a de chances d'être trouvée. Les petites proies sont souvent entièrement consommées. De plus, les restes des grandes proies persistent plus longtemps dans la forêt. Par exemple, Selva et al. (2003) ont rapporté que les carcasses de bisons Européens étaient encore bien visibles et utilisées par les charognards (y compris les loups) 4 mois après la mort d'un bison. Ce biais méthodologique affecte non seulement les résultats des études basées sur des méthodes traditionnelles (par exemple, le suivi de la neige) mais aussi celles qui appliquent des techniques de télémétrie (Jedrzejewski et al. 2002). En outre, Marucco et al. (2008), qui ont étudié le régime alimentaire des loups dans les Alpes occidentales (Italie et France), ont constaté que les espèces communes d'ongulés étaient surreprésentées parmi les proies des loups.

Pour minimiser l'erreur d'estimation de la composition du régime alimentaire des loups et de la sélection des proies dans une communauté multi-espèces, nous recommandons que les deux méthodes de collecte de données (recherche de restes de proies et analyse des excréments) soient appliquées ensemble, comme cela a été fait dans cette étude. Ces résultats peuvent même être combinés comme proposé par Jedrzejewski et al. (2002) et Marucco et al. (2008) pour obtenir une image complète des habitudes alimentaires des loups. Si seulement 1 source de données est disponible et que le but de la recherche est d'évaluer la sélection des proies des loups dans une communauté multi-espèces d'ongulés, nous suggérons, en plus d'être conscients des faiblesses de chaque méthode, de comparer les données sur les restes de carcasses à la structure de la communauté évaluée par les inventaires de gibier (les deux donnent des estimations plus élevées

des parts relatives des grandes espèces par rapport aux petites), tandis que la composition des proies dérivée de l'analyse des excréments peut être mise en relation avec les prélèvements de chasse par les humains (les deux surestiment les parts des petites espèces et des espèces très productives).

On sait que la composition du régime alimentaire des loups varie dans le temps en réponse aux changements d'abondance des ongulés (pour l'ampleur de cette variation en Europe centrale et orientale [voir Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998 ; Sidorovich et al. 2003]). Ainsi, pour la comparaison spatiale, il est important de considérer des échantillons collectés à des périodes similaires. Dans notre étude, les plus grandes différences temporelles ont eu lieu entre les sites 8 (1985-2000) et 5 (2000-2006). Nous pensons qu'un tel écart temporel n'a pas affecté l'interprétation des données, car, malgré certains changements dans le nombre d'ongulés, la proportion relative des différentes espèces dans les communautés d'ongulés est restée remarquablement stable à la fois à l'échelle locale (Jedrzejewski et al. 2000) et dans l'ensemble du pays (Wawrzyniak et al. 2010) au cours des dernières décennies.

Les loups Européens habitant les écosystèmes forestiers sont connus pour leur plasticité notable en matière de régime alimentaire. Okarma (1995), qui a passé en revue plus de 50 études sur l'écologie trophique des loups en Europe, a trouvé une relation positive significative entre la richesse en espèces de la communauté locale d'ongulés et l'étendue de la niche alimentaire des loups. Pourtant, dans la plupart des études, le cerf rouge (ainsi que le cerf sika introduit) était la proie préférée des loups. Parce que les loups équilibrent la difficulté à tuer une proie avec la récompense en biomasse alimentaire obtenue, il a été démontré que le cerf rouge était la proie de taille optimale pour les meutes typiques d'Europe centrale de 4 à 6 loups (Jedrzejewski et al. 2002). Dans toute l'Europe, la sélection des élans et des chevreuils variait fortement, mais les valeurs moyennes de l'indice de sélectivité des loups pour ces 2 espèces ne différaient pas de 0 (Okarma 1995). **Le sanglier était généralement (à quelques exceptions près) une espèce proie nettement évitée.** Nos résultats sont cohérents avec cette image générale. La nouvelle conclusion de notre étude est que la variation de l'abondance relative des espèces d'ongulés dans une communauté n'est pas le seul facteur déterminant la composition du régime alimentaire des loups. Nous proposons qu'un autre facteur contribuant à la variation observée dans les habitudes alimentaires des loups entre les régions peut résulter **d'écotypes** distincts de loups, dont la présence se reflète dans la structuration génétique de leur population (voir Pilot et al. 2006).

Une structuration génétique similaire des populations animales liée à l'alimentation a été rapportée chez les loups nord-américains (Carmichael et al. 2001), les orques (*Orcinus orca*-Hoelzel et al. 1998) et les renards arctiques (*Alopex lagopus*-Dalen et al. 2005). Dans cette dernière étude, 2 **écotypes** alimentaires distincts de renards (« lemming » et « côtier »), souvent rapportés par les études écologiques, sont apparus concordants avec la structuration génétique des populations de renards dans leur vaste aire de répartition circumboréale (Dalen et al. 2005). Des preuves que les adaptations à des niches écologiques distinctes (nourriture, habitat et voies de migration) peuvent entraîner une divergence génétique et phénotypique ont également été fournies par des études sur les fauvettes à tête noire Européennes (*Sylvia atricapilla*-Rolshausen et al. 2009) et les loups au Canada (Musiani et al. 2007). Cette dernière étude a montré que les loups migrants de la toundra chassant des caribous migrants (*Rangifer tarandus*) et ceux résidant dans la forêt boréale et chassant des proies résidentes diffèrent non seulement par des marqueurs génétiques mais aussi par des caractéristiques phénotypiques (couleur du pelage). **Musiani et al. (2007) ont conclu que la**

spécialisation proie-habitat, plutôt que la distance ou les barrières topographiques à la dispersion, était responsable de la divergence observée entre les populations de loups.

À cet égard, la situation des loups Polonais décrite dans notre étude doit être considérée dans un contexte géographique plus large. Les 3 sous-populations génétiques de loups en Pologne constituent la pointe la plus occidentale (ou la plus septentrionale dans le cas des Carpates) du vaste éventail de sous-populations identifiées en Europe centrale et orientale (voir la carte dans Pilot et al. [2006]). Cette différenciation génétique à grande échelle entre les sous-populations était corrélée au climat, au type d'habitat et à la composition du régime alimentaire. Le flux génétique était important au sein de chaque sous-population, mais il était restreint entre elles (W. Jedrzejewski et collaborateurs, obs. pers.). Par conséquent, les adaptations prédatrices spécifiques des loups issus de différentes sous-populations génétiques peuvent expliquer pourquoi, dans notre étude à l'échelle nationale, la composition alimentaire des loups des régions I-III différait entre eux plus que prévu par rapport à la variation régionale des communautés d'ongulés.

Cependant, il faut garder à l'esprit que tous les articles cités ci-dessus sur la structuration génétique des populations animales liée au régime alimentaire ont fait état de la variation génétique neutre, étudiée par des analyses de marqueurs microsatellites non codants ou de fragments non codants de la région de contrôle de l'ADNmt, ou les deux. Il reste à étudier si et comment les facteurs écologiques façonnent également la variation génétique adaptative de l'espèce (voir Joost et al. 2007). De plus, le schéma spatial de la structuration génétique d'une population peut varier en fonction des marqueurs analysés. Sur la base de marqueurs microsatellites, Carmichael et al. (2007) ont détecté 8 sous-populations de loups gris d'Amérique du Nord, tandis que Knowles (2010), grâce à l'utilisation d'un large ensemble de marqueurs de polymorphisme de nucléotide simple, a trouvé des preuves pour seulement 5 sous-populations. Néanmoins, 4 d'entre elles correspondaient à celles rapportées par Carmichael et al. (2007) et soutenaient la séparation écologique des sous-populations. Ainsi, l'hypothèse d'une relation entre les habitudes alimentaires et la variation génétique adaptative chez les loups Européens devrait faire l'objet de recherches futures.

Enfin, nos résultats suggèrent la nécessité d'une étude plus approfondie sur la préférence des loups pour les cerfs rouges. Sur la base de la phylogéographie de l'ADNmt, Polzichn et Strobeck (2002) et Ludt et al. (2004) ont suggéré que les espèces modernes de *Cervus* ont commencé leur spéciation il y a 0,5-2 millions d'années, aidées par des glaciations récurrentes. Originaire de la région entre le Kirghizistan et le nord de l'Inde, le cerf rouge a colonisé le Paléarctique occidental (cerf rouge occidental) ainsi que le Paléarctique oriental et l'Amérique du Nord (cerf rouge oriental-Ludt et al. 2004). Bien qu'aucune étude aussi complète n'ait été réalisée jusqu'à présent sur les loups, l'analyse des séquences d'ADNmt a montré que les lignées les plus anciennes de loups existants se trouvent dans le nord de l'Inde et dans l'Himalaya (Sharma et al. 2004), ce qui suggère que la même région pourrait avoir été celle de l'évolution du cerf rouge et du loup. L'adaptation évolutive du loup à *C. elaphus* expliquerait pourquoi le cerf élaphe est la proie préférée de ce prédateur. Si tel est le cas, on peut s'attendre à ce que, dans toute la zone holarctique, les loups chassent sélectivement le *C. elaphus*, partout où ils sont sympatriques.