

## Nouvel aspect de la compréhension du rôle biocénotique des ongulés domestiques dans la vie du loup (*Canis lupus* L.)

ISSN 1067-4136, Russian Journal of Ecology, 2018, Vol. 49, No. 2, pp. 152–159. © Pleiades Publishing, Ltd., 2018.  
Original Russian Text © V.V. Kochetkov, 2018, published in *Ekologiya*, 2018, No. 2, pp. 00000–00000.

### New Aspect in Understanding the Biocenotic Role of Domestic Ungulates in the Life of Wolf (*Canis lupus* L.)

V. V. Kochetkov

Central Forest Nature Reserve, Nelidovsky District, Tver oblast, 172521 Russia

e-mail: kvaldai@mail.ru

Received August 16, 2016

DOI : 10.1134/S1067413618020078

#### Résumé

La dynamique des attaques de loups sur les ongulés domestiques au niveau du groupe de population (la région de la réserve naturelle de la forêt centrale) et de la population (Région de Tver) a été analysée sur la période de 1971 à 2015. Il a été constaté que la fréquence des attaques augmente pendant la phase de croissance de la population des prédateurs sous l'effet de changements qualitatifs au sein de la population. Une augmentation de la fréquence des attaques et du nombre de moutons et de veaux tués par attaque a également lieu pendant la période été-automne, en tant que conséquence de l'entraînement des louveteaux aux méthodes de capture des proies. Par conséquent, les animaux domestiques ne sont pas seulement une source de nourriture pour le loup, mais aussi un objet de formation pour les jeunes.

#### INTRODUCTION

Le problème des relations entre le loup et les animaux domestiques est toujours d'actualité. Ce prédateur joue un rôle majeur dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes [1, 2] mais cause des dommages aux élevages. Il est généralement admis que plus le nombre de loups est élevé, plus les dommages sont importants [3]. L'analyse des attaques de loups sur des animaux domestiques dans la région de la Central Forest Nature Reserve et dans l'état du Wisconsin, aux États-Unis [4], a révélé un caractère différent de la relation entre la dynamique de la population de loups et le nombre de leurs proies. Il a également été constaté que l'impact du loup sur les animaux domestiques varie en fonction des saisons, augmentant sensiblement au cours de certains mois.

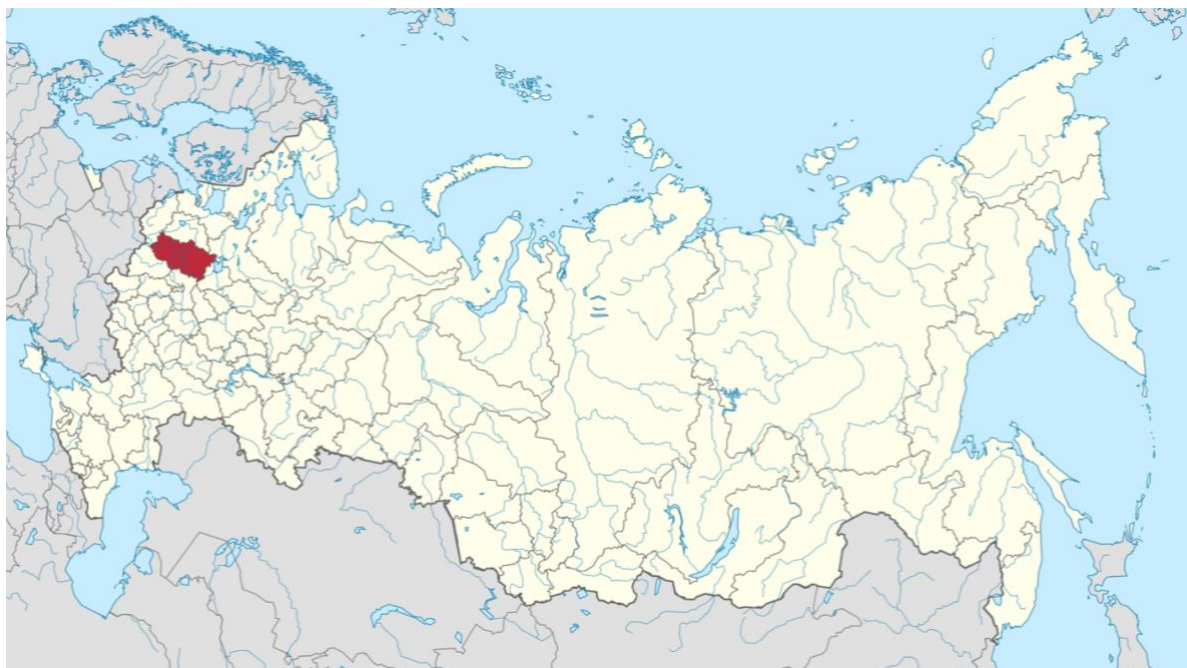
Des observations à long terme dans la région de la réserve naturelle de la forêt centrale nous ont permis non seulement d'étudier ce problème de manière plus approfondie, mais aussi d'expliquer la nature de ces interrelations dans les cycles à long terme et saisonnier. C'est la première fois que la relation entre les attaques et les phases du cycle (écologique) de la population de loups et les caractéristiques saisonnières de l'activité des familles de loups est examinée sur la base d'une étude aussi longue et détaillée de l'écologie et du comportement de ce prédateur. Cette étude démontre non seulement que la fréquence des attaques et le nombre de veaux et de moutons tués par attaque atteignent un pic entre août et septembre, mais explique également ce fait. Il est proposé et prouvé que l'augmentation des attaques sur les animaux domestiques pendant la phase de croissance de la population de loups est liée à des changements qualitatifs de la population, et une telle

augmentation pendant la période été-automne, à l'entraînement des jeunes loups aux méthodes de mise à mort des moutons et des veaux.

La compréhension des facteurs qui sous-tendent ces régularités permet de réduire considérablement les dommages causés à l'élevage en introduisant des correctifs appropriés dans la stratégie de gestion des populations de loups.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les recherches ont été menées de 1975 à 2015 sur un territoire témoin de 1000 km<sup>2</sup> dans la région de la réserve naturelle de la forêt centrale (comprenant la réserve elle-même, sa zone de protection et les terrains de chasse). Les données sont présentées en utilisant des années biologiques, c'est-à-dire des périodes allant de mai de l'année en cours à avril de l'année suivante (par exemple, 1973 se réfère à la période de mai 1973 à avril 1974). Pour améliorer la précision des données de terrain, une approche combinée a été utilisée. L'emplacement des tanières et les limites de l'aire de répartition des familles ont été déterminés par le pistage, l'imitation du hurlement des loups et l'étude des itinéraires avec cartographie ultérieure. Les paires de parents de différentes familles ont été identifiées sur la base des différences de taille de l'empreinte du pied avant droit. Le pistage pendant la période de neige a été utilisé pour estimer la composition quantitative des familles, les lieux de chasse aux animaux sauvages et le régime alimentaire des familles (sur la base du contenu des fèces). L'emplacement des portées de loups a été repéré en imitant les hurlements et lors de prospections de terrain [6].



Région (oblast) de Tver en Russie (Carte tirée d'Internet, hors article)

L'importance des ongulés domestiques dans le régime alimentaire des loups a été déterminée par l'analyse d'échantillons fécaux et d'attaques d'animaux sauvages et domestiques. Lors de la description des sites d'attaques, une attention particulière a été accordée au nombre et à la composition par âge des loups estimés sur la base de leurs empreintes et des observations des gardiens, des bergers et des résidents locaux. Un total de 251 cas d'attaques de loups sur des ongulés domestiques a été enregistré. Les coordonnées géographiques ont été déterminées pour tous les

sites d'attaques afin de construire des cartes thématiques et de réaliser des analyses statistiques et géographiques. La composition du régime alimentaire du groupe de population de loups a été évaluée par une méthode coprologique. Le contenu des échantillons fécaux a été identifié par comparaison avec un ensemble de référence d'échantillons de poils d'animaux sauvages et domestiques ou avec un ensemble similaire d'échantillons de cuticules de poils si la structure de la cuticule devait être analysée. Un total de 1396 échantillons fécaux a été inclus dans l'analyse, 578 échantillons ayant été collectés entre mai et octobre. Une banque de données des matériaux primaires traités a été compilée dans Excel 2003 et MapInfo Professional 8.5 SCP. Le traitement statistique des données a été effectué dans Microsoft Office Excel 2003.

Les données sur les paramètres individuels de l'écologie et du comportement des loups entre 1960 et 1974 sont basées sur les publications des Annales de la Nature, complétées par des informations provenant de fiches d'observation, d'enregistrements de rencontres et de communications personnelles de forestiers de la Réserve naturelle de la forêt centrale. Les informations sur le nombre d'animaux domestiques sur le territoire de la ferme d'état Vysokovsky et de la municipalité de Vysokino, qui occupe un tiers du territoire de contrôle (la zone de protection et les terrains de chasse), ont été obtenues auprès du département des statistiques de Nelidovo.

Pour améliorer la représentativité des conclusions, on a également utilisé les données du département statistique de la région de Tver sur les espèces et la composition quantitative des animaux domestiques dans les différents districts de l'oblast et celles de l'administration régionale de la chasse sur le nombre de loups et les dommages causés à l'élevage.

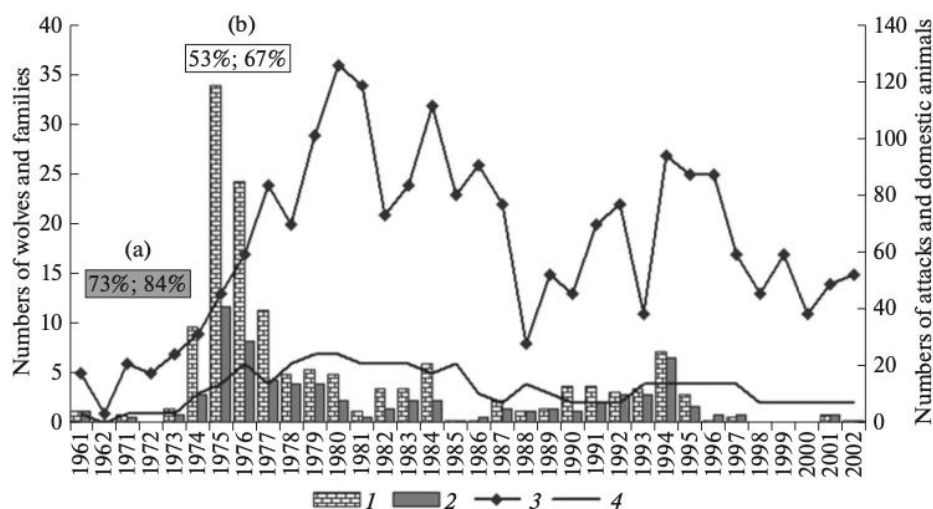
## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Au cours de la période d'observation (1960-2015), le groupe de population de loups a traversé toutes les phases du cycle (écologique) de la population : dépression de la population, croissance, pic, déclin et phase stationnaire. En 1961-1972, le groupe était en phase stationnaire et ne comptait pas plus de six individus, et seules quelques attaques sur des animaux domestiques ont été enregistrées dans le contexte de leur forte abondance. En 1973-1980, le groupe était en phase de croissance et sa taille est passée de 7 à 36 individus, le nombre de familles passant d'une à sept. De 1981 à 2002, sa taille a diminué de 32 à 11-15 ind. et le nombre de familles de six à deux (Fig. 1). Au cours des années suivantes (2003-2015), la taille du groupe était en moyenne de 15 ind., avec 10 ind. enregistrés en 2004, 19 ind. en 2006, 21 ind. en 2013 et 18 ind. en 2015 ; le nombre de familles et leur taille étaient en moyenne de trois et quatre, respectivement.

Au cours de la période 2008-2015, le nombre de villages dans le territoire de contrôle a diminué de 106 à 35, et celui des exploitations d'élevage, de 29 à 3 ; la plus grande partie des villages (77,2%) a été abandonnée, et les proportions de villages comptant 1-10 et 11-30 exploitations ne sont que de 15,8 et 7%. Par conséquent, le nombre total d'ongulés domestiques dans la région de la réserve a également diminué. Ceci s'applique aussi bien au secteur privé qu'au secteur public (tableau 1).

Dans le secteur privé, le nombre de têtes de bétail a été divisé par trois ou sept. On comptait de une à dix vaches dans sept villages, et plus de dix dans trois villages ; jusqu'à 30 moutons dans deux villages, et plus de 30 dans trois villages. En outre, en 1975, une partie du bétail était gardée dans des enclos temporaires pendant la période estivale, ce qui permettait une distribution plus uniforme des animaux le long du territoire, mais cette approche n'est plus pratiquée. La réduction du nombre

de têtes de bétail au cours de la même période a également eu lieu dans différents districts de l'oblast de Tver. Dans le district de Nelidovsky, par exemple, il y avait 13632 têtes de bétail, 4752 porcs, 5093 moutons et 414 chevaux en 1875, mais il ne restait que 2572 têtes de bétail à la fin de 2002. La ferme d'État de Vysokovsky comptait un nombre similaire d'animaux vivants en 1980.



**Fig. 1.** Dynamique de la population de loups, du nombre de familles, du nombre d'attaques ( $n = 251$ ) et du nombre d'ongulés domestiques tués par des loups ( $n = 503$ ) sur le territoire de contrôle dans la région de la réserve naturelle de la forêt centrale : (1) nombre d'attaques, (2) nombre d'animaux tués, (3) taille de la population de loups, (4) nombre de familles ; (a, b) pourcentages d'attaques et d'animaux domestiques tués (a) pendant la phase initiale de la phase de croissance de la population de loups (1973-1977) par rapport à la période 1973-1980 et (b) pendant la phase de croissance (1973-1980) par rapport à la période 1961-2002.

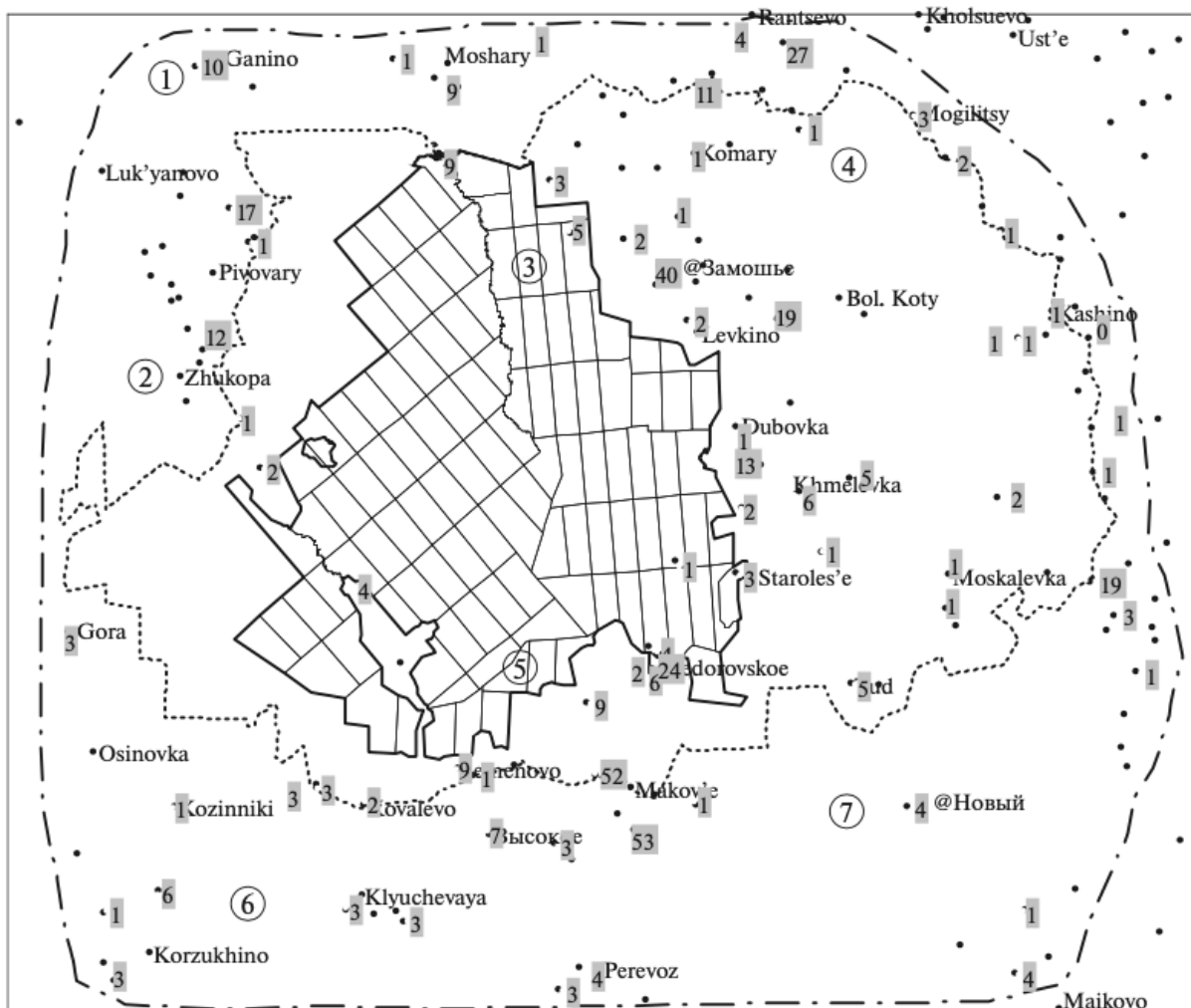
Selon des observations à long terme, des attaques sur bétail ont eu lieu dans les domaines vitaux de toutes les familles de loups (Fig. 2). Bien que toutes les familles aient chassé avec succès les ongulés domestiques, leur proportion dans le régime alimentaire des loups était insignifiante et variait de 1,9 à 12 %, avec une moyenne de 9 % (à en juger par la fréquence d'occurrence), tandis que la base du régime était constituée d'animaux sauvages, principalement l'élan [7]. Au cours de la période 1975-1977, alors que l'abondance des élan dans la réserve naturelle de la forêt centrale atteignait 320 à 340 individus pour 1000 km<sup>2</sup>, les loups ont tué 21% du nombre total de ces ongulés [7]. Le groupe de population d'élan a ensuite diminué à 255 ind. en 1978, 120 ind. en 1979, et 80-90 ind. en 1980 et 1981, a augmenté à 172 ind. en 1982, a diminué à nouveau à 66-80 ind. en 1983, et n'a pas augmenté au-dessus de ce niveau depuis lors.

L'abondance des sangliers au cours de la même période est restée relativement faible sous l'impact des loups, des chasseurs et des hivers enneigés, avec une moyenne de 50 ind. /1000 km<sup>2</sup>.

Bibikov et al. [8] distinguent les populations de loups « synanthropes » comme une catégorie à part. En particulier, ces auteurs présentent un schéma de l'aire de répartition des loups dans l'ancienne Union soviétique qui montre la distribution des loups « synanthropes », mais ils ne le confirment par aucun résultat d'études de terrain ou de données publiées. L'analyse de la littérature scientifique sur l'alimentation des loups montre qu'un régime entièrement composé d'animaux domestiques n'a jamais été enregistré dans aucun endroit de l'aire de distribution des loups. Rukovskii [9] note que « la synanthropie du loup est un phénomène secondaire. ... Dans les zones où leur nourriture naturelle est abondante, les loups n'attaquent pas le bétail et vivent uniquement en se nourrissant de la faune sauvage ». Par la suite, Ryabov [10] a également noté que « partout dans les populations de loups, il est possible de distinguer des



catégories de prédateurs écologiquement adaptés, spécialisés dans la chasse aux ongulés sauvages, des loups synanthropes se nourrissant d'animaux domestiques et de charognes. Toutefois, cette division pourrait bien être formelle, car en raison de la grande plasticité écologique du loup, ses relations trophiques sont particulièrement complexes et mobiles, c'est-à-dire qu'elles peuvent changer en fonction des conditions environnementales » (p. 74). Ainsi, ce dernier auteur a également conclu que toute population de loups peut inclure des individus montrant une tendance plus distincte à se nourrir d'animaux domestiques ou sauvages, et qu'il est donc plus correct de considérer les individus ou les familles avec une prévalence de synanthropie, plutôt que les populations synanthropiques. Par conséquent, le groupe de population de loups de la région de la réserve n'a pas besoin d'augmenter la proportion d'animaux domestiques dans son régime alimentaire, et l'intérêt accru de ces prédateurs pour les ongulés domestiques à certaines périodes est dû à des facteurs autres que la synanthropie.

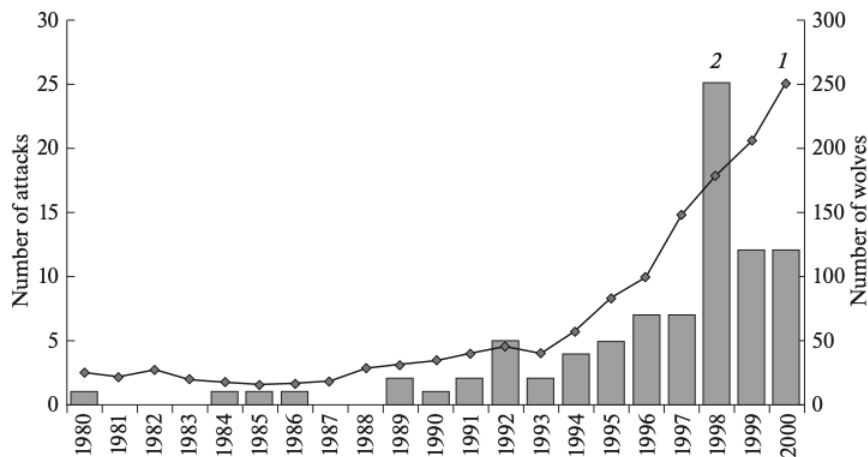


**Fig. 2.** Distribution spatiale des familles de loups (numéros dans les cercles) et de leurs proies ongulés domestiques (vaches, veaux, poulains, moutons, chèvres et porcs). La ligne pleine montre la limite de la réserve elle-même ; la ligne pointillée, la zone de protection de la réserve ; la ligne en pointillé, le territoire de contrôle. Les chiffres dans les rectangles remplis montrent le nombre d'animaux tués par des loups dans une localité donnée pendant la période d'observation (1961-2002)

Une augmentation du nombre d'attaques sur des animaux domestiques a coïncidé avec le début de la phase de croissance de la population de loups, mais ensuite, malgré une forte abondance de loups, ce nombre a de nouveau nettement diminué dans un contexte d'abondance encore assez élevée d'élan et de sangliers (Fig. 1). **Aucune corrélation n'a été révélée entre le nombre d'attaques sur des ongulés domestiques et l'abondance des loups (coefficient de détermination  $R^2 = 0,06$ ) ou**

le nombre de familles de loups ( $R^2 = 0,2$ ). De même, le nombre d'attaques n'a pas été corrélé avec l'abondance des prédateurs ( $R^2 = 0,2$ ) ou leurs familles ( $R^2 = 0,4$ ) pendant la phase de croissance de la population de loups (1973-1980). Certains changements qualitatifs ont eu lieu durant cette phase, ce qui concerne également l'attitude des loups envers les victimes potentielles : le nombre d'animaux tués par attaque et le nombre d'attaques sur les ongulés domestiques ont augmenté : le dernier paramètre a atteint 16,8 attaques par an, contre une moyenne de 7,4 attaques par an sur toute la période d'observation (1961-2002).

Une corrélation similaire a été observée dans l'état du Wisconsin, aux États-Unis, où 87 attaques sur des animaux domestiques ont été enregistrées dans les années 1980-2000, soit une moyenne de 4,24 attaques par an ; dans la phase de dépression de la population de loups (1980-1993), ce paramètre est tombé à seulement 1,1 attaque, alors que dans la phase de croissance de la population de loups, il a atteint 10,6 attaques par an [4]. Il est intéressant de noter que le nombre d'attaques a atteint un pic de 25 en 1998, lorsque la population de loups était de 178 ind., mais qu'il est tombé à 12 en 1999 et 2000, lorsque la population a augmenté à 205 puis à 251 ind. ce qui correspond bien à nos données (Fig. 3).



**Fig. 3.** Dynamique (1) de la population de loups et (2) du nombre d'attaques sur des animaux domestiques dans l'état du Wisconsin, 1980-2000 [4]

C'est durant la phase de croissance de la population de loups que 85% de toutes les attaques sur des animaux domestiques ont eu lieu dans le Wisconsin. Dans la région de la Réserve Naturelle de la Forêt Centrale, 53% des attaques et 67% des animaux domestiques tués par des loups ont été enregistrés durant cette phase, et les proportions respectives dans sa période initiale (1973-1977) étaient de 73 et 84% (Fig. 1).

Dans la phase de croissance, la plupart des attaques dans la région de la Réserve Naturelle de la Forêt Centrale étaient le fait de loups en meute. En revanche, dans la phase de dépression démographique, ils n'ont pas attaqué le bétail de 1963 à 1970, et seuls des cas isolés ont été enregistrés jusqu'en 1973 ; le nombre d'attaques dans la phase de pic démographique était inférieur à celui de la phase de croissance (Fig. 1). Le nombre d'attaques de moutons, vaches, veaux et poulains par famille était en moyenne de 1,6 en 1974, 8 en 1975, 4,5 en 1976, 2,2 en 1977, 3,5 en 1978, 2 en 1979 et 1 en 1980. Au total, 218 moutons et 86 veaux ont été attaqués par les loups durant ces années.

Bologov [11] suppose que la fréquence des attaques sur le bétail à partir du 10-15 août dépend de l'augmentation des besoins alimentaires des louveteaux en croissance et des difficultés à les satisfaire, puisque les jeunes animaux (proies potentielles) ont également grandi et ne sont pas aussi faciles à chasser qu'auparavant. Cependant, une analyse d'échantillons fécaux de louveteaux collectés dans la seconde moitié de juillet autour des tanières des familles Gorbun-Ovskaya (77 échantillons, 1976) et Stolovatskaya (37 échantillons, 1977) a montré que la composition de leur alimentation était la suivante : lièvre, 3,9 et 13,5% ; sanglier, 24,6 et 16,2% ; élan, 65 et 51,4% ; chèvre, 1,3 et 0% ; mouton, 0 et 2,7% ; porc, 0 et 2,7% ; veau, 2,6 et 13,5% ; campagnol, 1,3 et 0% ; taupe, 1,3 et 0%.

Par conséquent, les familles s'attaquaient déjà aux animaux domestiques en juin et juillet, période pendant laquelle aucune altération de l'approvisionnement alimentaire n'a été observée.

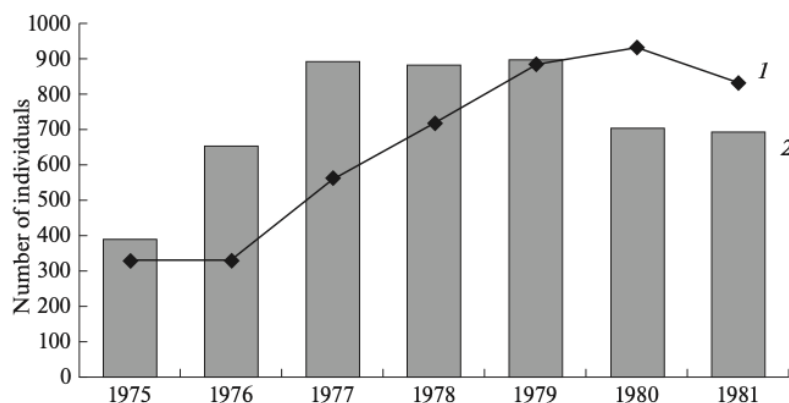
Le poids corporel des animaux nouveau-nés est faible, mais il augmente sensiblement à l'automne : par exemple, le poids d'un marcassin de sanglier passe en septembre de 900-1400 g à 22-25 kg [12] ; le poids d'un faon d'élan à la naissance est de 10-16 kg (6 kg pour les jumeaux), et il atteint 60 kg en septembre [13]. Faisons quelques calculs en supposant que, par exemple, 40 sangliers et 16 élans naissent dans le domaine vital d'une famille de loups, avec un poids total initial de 36-56 kg (sanglier) + 160-256 kg (élan) = 196-312 kg. Même si la moitié des jeunes sont tués par les loups, leur poids total en septembre atteindra 920-980 kg : 20 sangliers pesant 440-500 kg + 8 élans pesant 480 kg. Par conséquent, l'approvisionnement alimentaire des loups ne diminue pas ; au contraire, il augmente avec les besoins alimentaires croissants des louveteaux, d'autant plus que la naissance de la deuxième portée de lièvres variables (juin) et l'abondance et l'accessibilité croissantes des rongeurs murins.

Le domaine vital d'une famille de loups en mai-juin est petit (dans la zone d'étude, environ 65 km<sup>2</sup>), mais sa taille est suffisante pour que le mâle puisse se procurer suffisamment de nourriture pour le couple en mai (dans la région d'étude, les loups commencent généralement à chasser en couple en juin, les cas les plus précoces étant enregistrés fin mai). Durant cette période, les loups chassent non seulement les lièvres mais aussi les jeunes élans et les sangliers. De juillet à octobre, les limites du domaine vital s'étendent, et un nombre supplémentaire de lièvres, d'élans et de sangliers se trouvent dans la zone de chasse. Les jeunes sangliers et les élans adultes continuent d'être des proies accessibles pour les loups en raison de leur manque d'expérience pour éviter une attaque, d'autant plus que les loups chassent déjà en couples mâle-femelle. Lorsque les louveteaux sont très jeunes, les parents doivent leur apporter la nourriture à la tanière, et donc une partie des grosses proies reste non consommée par la famille, mais elle est utilisée plus complètement lorsque les louveteaux grandissent et commencent à se déplacer de la tanière à l'original tué. Au cours de l'été et de l'automne, les loups tuent non seulement les jeunes (âgés de moins d'un an) mais aussi les élans adultes, ce qui est confirmé par la présence de leurs poils dans les échantillons fécaux. Comme les loups sont capables à cette époque de chasser avec succès un animal mature capable de résister au prédateur, un jeune animal est une proie facile pour eux. Par conséquent, l'hypothèse selon laquelle les attaques de loups sur les animaux domestiques en automne sont dues à la réduction de l'offre de nourriture n'est pas confirmée dans ce cas.

L'examen de 67 loups tués par des chasseurs dans la phase de croissance de la population et au moment du pic démographique (dans un contexte d'abondance suffisante de proies sauvages) a montré que leur état corporel était élevé : des dépôts de graisse ont été trouvés dans toutes les

parties du corps, leur épaisseur atteignant un maximum de 1 cm sur le dos des jeunes animaux. Une plus grande proportion de loups (61%) a été tuée entre décembre et mars, ce qui indique qu'ils ont réussi à chasser non seulement des jeunes adultes mais aussi des animaux sauvages adultes. Ceci a été confirmé par des données sur la composition par âge des élan tués par les loups : dans un échantillon de 79 animaux, les proportions de veaux de 1 et 2 ans étaient respectivement de 43 et 4%, alors que celle des élan plus âgés atteignait 53% [7].

La taille de la population de loups dans l'oblast (Région) de Tver est restée faible jusqu'en 1975, et sa croissance ultérieure a été accompagnée d'une augmentation du nombre d'ongulés domestiques tués par les loups (Fig. 4). Cependant, leurs pertes dues à la prédation par les loups durant la période correspondante étaient généralement faibles, variant de 0,02 à 0,22% de leur nombre total dans l'oblast. Si l'on tient compte du fait que tous les animaux domestiques tués par les loups n'ont pas été entièrement ou partiellement mangés, on peut en déduire que leur rôle dans le régime alimentaire du prédateur était insignifiant. L'essentiel du régime alimentaire était donc constitué d'animaux sauvages, ce qui a été confirmé par les résultats des recensements. Le nombre d'élan dans les différentes régions de l'oblast de 1975 à 1978 variait de 40 à 2941 ind., leur population totale atteignant 17616 ind. (41 élan par loup) en 1976, 18080 ind. (23) en 1977, et 19548 ind. (19) en 1978 [6]. Ensuite, comme dans la région de la réserve, la population d'élan a commencé à diminuer de sorte que 12000 ind. ont été enregistrés en 1984 et seulement 7000 ind. en 1985. Le nombre de sangliers en 1975-1978 variait de 11 à 580 ind. par district.



**Fig. 4.** Dynamique (1) de la population de loups et (2) du nombre d'animaux domestiques (vaches, veaux, moutons, chèvres, chevaux et porcs) tués par des loups dans l'oblast de Tver

L'analyse des attaques de loups sur les animaux domestiques sous l'aspect saisonnier a révélé les caractéristiques suivantes. Le nombre de veaux et de moutons tués par les loups dans la région de la réserve et dans l'ensemble de l'oblast de Tver a commencé à augmenter en juin, a atteint un **pic** en **septembre** et est tombé à un niveau insignifiant en novembre-décembre, après le passage à la stabulation des ongulés domestiques (Fig. 5). La sélectivité saisonnière des attaques de loups sur les animaux domestiques, c'est-à-dire la dépendance du nombre de veaux et de moutons tués par rapport à la date de l'attaque, a été confirmée par l'analyse statistique. Au niveau du groupe de population (la réserve), les résultats pour les attaques sur les veaux sont les suivants :  $y = -0,1893x^2 + 1,465x - 0,5086$ ,  $R^2 = 0,67$ ,  $P > 0,05$  ; distribution  $t$  de Student :  $t > t_{5r}$  à  $P = 0,01$  ; sur les moutons :  $y = -0,2421x^2 + 2,0114x - 0,9814$ ,  $R^2 = 0,75$ ,  $P = 0,05$  ;  $t > t_{5r}$  à  $P = 0,05$  ; au niveau de la population (oblast de Tver), pour les attaques sur les veaux :  $y = -11,451x^2 + 148,91x - 245,73$ ,  $R^2 = 0,6$ ,  $P = 0,05$  ;  $t > t_{5r}$  à  $P = 0,01$  ; sur les moutons :  $y = -25,113x^2 + 327,73x - 527,08$ ,  $R^2 = 0,67$ ,  $P = 0,05$  ;  $t > t_{5r}$  à  $P = 0,001$ .



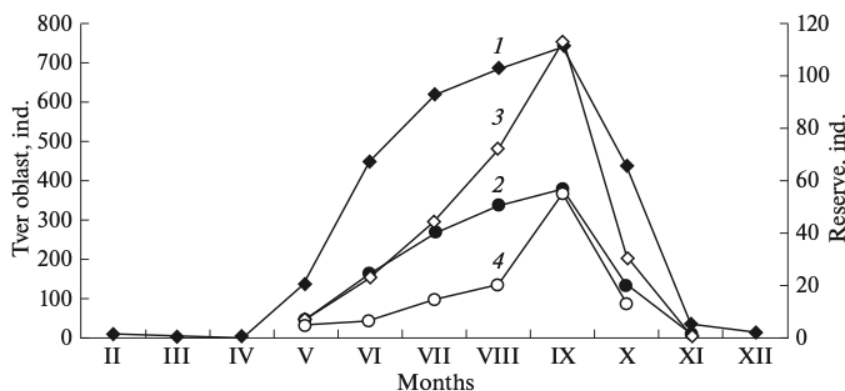


Fig. 5. Nombre mensuel de (1, 3) moutons et (2, 4) veaux tués par des loups dans (1, 2) l'oblast de Tver (1975-1981, nombre de moutons = 3125, nombre de veaux = 1331) et (3, 4) dans la région de la réserve naturelle de la forêt centrale (1961-2002, nombre de moutons = 290, nombre de veaux = 114). Les mois sont indiqués par des chiffres romains

Le nombre d'animaux tués peut refléter de manière inadéquate leur importance pour le loup pendant une certaine période de sa vie ; c'est pourquoi une analyse a également été effectuée en ce qui concerne le nombre d'attaques sur des animaux domestiques (tableau 2). Les attaques sur les veaux ont atteint un pic en septembre ( $y = -1,2262x^2 + 9,9167x - 7,4286$ ,  $R^2 = 0,54$ ,  $P > 0,05$  ;  $t > t_{5t}$  à  $P = 0,05$ ) ; sur les moutons, en août-septembre ( $y = -2,4405x^2 + 24,298x - 35,429$ ,  $R^2 = 0,89$ ,  $P = 0,01$  ;  $t > t_{5t}$  à  $P = 0,01$ ). Dans les deux cas, cependant, le nombre moyen d'animaux tués par attaque était maximal en septembre (pour les veaux :  $y = -0,1893x^2 + 1,465x - 0,5086$ ,  $R^2 = 0,67$ ,  $P > 0,05$  ;  $t > t_{5t}$  à  $P = 0,05$  ; pour les moutons :  $y = -0,2421x^2 + 2,0114x - 0,9814$ ,  $R^2 = 0,76$ ,  $P < 0,05$  ;  $t > t_{5t}$  à  $P = 0,05$ ), et il en va de même pour le nombre total de moutons et de veaux attaqués par les loups. Le nombre de ces animaux présentant des morsures (blessures) infligées lors d'une seule attaque a varié comme suit : en mai, respectivement 1 et 1-5 ind. ; en juin, 1-10 et 1-2 ind. ; en juillet, 1-15 et 1-7 ind. ; en août, 1-16 et 1-7 ind. ; en septembre, 1-41 et 1-27 ind. ; et en octobre, 1-14 et 1-7 ind. Lors d'inspections personnelles des sites d'attaques de loups sur des animaux domestiques durant la période été-automne, des empreintes de parents loups et de leurs jeunes sur un sol humide ont été notées à plusieurs reprises près d'enclos avec des veaux ou des moutons. Des attaques conjointes de familles de loups sur du bétail ont également été signalées par des veilleurs de nuit, qui ont pu observer tout le processus de leur chasse dans les enclos. A mon avis, l'augmentation de la pression de prédation des loups sur les ongulés domestiques en août-octobre est due à l'entraînement des jeunes aux méthodes d'abattage des proies de taille moyenne et grande. Cela découle également de l'identification de la localisation des blessures infligées par les loups aux élans et aux veaux.

Les moutons et les veaux ne sont pas seulement des proies plus faciles que les jeunes sangliers et les élans, qui sont activement défendus par les adultes : lorsqu'ils sont en troupeau, ils servent également de bonne cible pour l'entraînement des jeunes loups, qui imitent le comportement des adultes et tentent d'infliger des morsures aux mêmes endroits. Il s'agit là d'un enseignement indirect des jeunes par leurs parents et d'un exemple d'hérédité signalétique [14], c'est-à-dire la transmission héréditaire d'informations qui ne sont pas codées génétiquement mais transmises au fil des générations tout en étant modifiées de manière adéquate aux changements des facteurs environnementaux à chaque génération. Ce phénomène explique également les différences dans les objets chassés par les familles de loups. Par exemple, des cas de chasse réussie au sanglier dans la réserve naturelle de la forêt centrale ont été enregistrés à partir de 1972. Dans la réserve naturelle

de Darwin, cette proie n'a jamais fait partie du régime alimentaire des loups jusqu'en 1982, bien que plusieurs chasses infructueuses aient eu lieu [15]. Dans la réserve naturelle de Zhiguli, aucune attaque de loups sur des sangliers n'a été enregistrée, mais ces derniers, surtout en mars, suivent souvent les traces des loups et mangent les restes d'élans et de chevreuils tués par les loups [16].

**Tableau 2.** Dynamique saisonnière des attaques de loups sur les veaux et les moutons dans la région de la réserve naturelle de la forêt centrale de 1961 à 2002

Month	Number of attacks			Average number of animals killed per attack	
	total	including		calves	sheep
		calves	sheep		
May	12	4	7	1.25	1
June	17	5	11	1.2	2.09
July	36	9	20	1.7	2.35
August	37	9	26	2.2	2.77
September	51	20	27	2.75	4.07
October	23	7	15	1.86	2.27
November	1	0	1	0	1

## CONCLUSIONS

Les adaptations du loup sont conditionnées en premier lieu par les facteurs de l'environnement naturel, mais la transformation anthropogénique des écosystèmes a également suscité des réponses dans les populations de ce prédateur : les animaux domestiques sont devenus non seulement une partie de son régime alimentaire mais aussi un objet pour former les jeunes aux techniques de chasse des proies de taille moyenne et grande.

La fréquence des attaques sur les animaux domestiques ne dépend pas directement de l'abondance des loups, mais est corrélée aux changements qualitatifs de la population de loups ou du milieu de vie : la fréquence des attaques sur le bétail atteint un pic dans la phase de croissance de la population de loups, même en cas de faible abondance des animaux sauvages qui constituent les principales proies du loup (élan et sanglier). Il convient d'en tenir compte dans l'élaboration de plans à long terme de contrôle de la population de loups et de prévention des dommages causés aux animaux domestiques.

En raison de l'héritage des signaux, les loups de la région de la réserve et d'autres endroits de leur aire de répartition ne perdent pas leur expérience de la chasse aux animaux sauvages, même lorsque la densité des animaux domestiques est élevée et que celle de leurs proies sauvages potentielles est faible. Dans cette situation, les loups s'adaptent aux nouvelles conditions et utilisent le potentiel alimentaire de l'environnement en attaquant les animaux domestiques plus fréquemment que d'habitude. Il est donc plus juste de parler non pas de l'existence de populations « synanthropiques », mais plutôt de réponses adaptatives du prédateur, qui sont naturelles dans de tels cas. Cet aspect est très important, car dans le premier cas la priorité reste à l'environnement, qui forme un type spécifique de populations, et dans le second cas la priorité est à la population, qui s'adapte à l'environnement dans certaines conditions sans perdre ses habitudes écologiques et comportementales de base.