

Interactions spatiales entre loups et lynx dans la forêt Polonaise de Bialowieza

Ecol Res (2009) 24: 207–214
DOI 10.1007/s11284-008-0496-y

ORIGINAL ARTICLE

Krzysztof Schmidt · Włodzimierz Jędrzejewski
Henryk Okarma · Rafał Kowalczyk

Spatial interactions between grey wolves and Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest, Poland

Résumé

Diverses espèces de grands prédateurs sont signalées s'influencer les uns les autres par interférence ou concurrence alimentaire qui peut affecter la démographie et la survie des espèces subordonnées. Nous avons analysé spatialement les relations entre le loup gris (*Canis lupus*) et le lynx d'Eurasie (*Lynx lynx*) dans la forêt vierge de Białowieża (BPF, Pologne de l'Est) pour déterminer comment ils ont partitionné l'espace. Les loups (n=8) et les lynx (n=14) ont été suivis par radio pistage entre 1991 et 1999. Trois loups et sept lynx ont été suivis simultanément par radio en 1994-1996. Les territoires des meutes de loups et les domaines vitaux des lynx se chevauchaient considérablement (76% des territoires de loups et 50% des domaines vitaux des lynx, en moyenne). Dans trois cas, leurs zones centrales se chevauchaient également. Les dyades loup-lynx avec un chevauchement des domaines vitaux ont été simultanément situées à des distances de 0 à 28 km les uns des autres. Nous n'avons trouvé ni évitement ou attraction entre loups et lynx occupant les mêmes zones. Nous avons conclu que dans BPF, les deux grands prédateurs coexistent en raison de la spécialisation sur différentes proies préférées, habitant un milieu hétérogène.

INTRODUCTION

Ce qui permet à divers mammifères carnivores de coexister et comment ils interagissent les uns avec les autres lorsqu'ils vivent de manière sympatrique a fait l'objet de nombreuses études. Rosenzweig (1966) a suggéré que les résultats de la coexistence des différences de taille entre les espèces prédatrices de félidés et de canidés semblent être particulièrement prédisposés à une «**Coexistence pacifique**» (Major et Sherburne 1987) par la séparation de leurs niches écologiques, qui probablement résulte de l'évolution de leurs différents systèmes (Kleiman et Eisenberg 1973).

D'autre part, l'exclusion compétitive a été récemment suggéré entre les tigres (*Panthera tigris*) et les loups (*Canis lupus*) malgré des différences de taille extrêmes (Miquelle et al., 2005). Les cas de mortalités interspécifiques sont communs parmi les prédateurs, y compris les félidés et les canidés (Revue dans Palomares et Caro 1999). Dans certains cas, la prédation intragilde peut avoir de graves conséquences sur la démographie et la survie de l'espèce inférieure, comme suggéré pour les guépards (*Acinonyx jubatus*) (Laurenson 1995) et les chiens sauvages africains (*Lycaon pictus*) (Creel et Creel 1996, Carbone et al., 1997).

Les loups gris et les lynx Eurasiens (*Lynx lynx*) sont sympatriques à travers la plupart de leurs vastes aires de

répartition géographiques, qui s'étend de l'Europe de l'Est à l'Extrême-Orient et l'Asie (Bibikov 1985, Nowell et Jackson 1996). Cependant, les interactions spatiales entre ces deux espèces ne sont pas encore étudiées. Les informations anecdotiques sur leurs relations interspécifiques (sur la base de données d'observations fortuites) sont disponibles auprès d'une partie de leurs territoires de Scandinavie. Selon ces rapports, la coexistence des deux grands carnivores est souvent caractérisée par l'influence négative du loup sur le lynx (Pulliainen 1965, Myrberget 1970 et Matyushkin 1985; Malafeev et al. 1986; Matyushkin et Vaisfeld 2003). La dynamique de population des loups et des lynx rapporté là, suggèrent que le lynx peut atteindre un nombre plus élevé seulement quand les loups sont rares. Des cas de loups tuant des lynx ont également été signalés (voir Matyushkin et Vaisfeld 2003 pour examen). D'un autre côté, il a également été suggéré que les relations entre les deux espèces peuvent différer avec les circonstances écologiques (Matyushkin 1985). En effet, dans certaines régions, les populations des deux prédateurs existent en grand nombre sans influence réciproque apparente (par exemple, la région de la Haute Volga: Zheltukhin 1986) ou ont même augmenté simultanément (Sibérie occidentale: Azarov et Shubin 2003,

Pologne orientale et Biélorussie occidentale: Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998). Les données de suivi dans la neige dans plusieurs zones d'étude d'Eurasie (par exemple, la région de la Haute Volga: Zheltukhin 1986; Nord-ouest de la Russie: Danilov et al. 2003; Extrême-Orient de l'Asie: Matyushkin et al. 2003) ont montré que les lynx et les loups n'évitent pas d'utiliser les mêmes sites et n'exposent pas un intérêt particulier les uns envers les autres, ce qui suggère un manque de concurrence d'interférence (sensu Case et Gilpin 1974).

Les loups et les lynx ont également des régimes alimentaires similaires à travers leur gamme commune (voir Matyushkin et Vaisfeld 2003 pour la revue). Par conséquent, on peut s'attendre à ce que les loups limitent les populations de lynx grâce à l'exploitation des ressources alimentaires communes (concours d'exploitation), suggéré par Litvaitis et Harrison (1989) pour les espèces sympatriques comme le lynx roux (*L. rufus*) et le coyote (*C. latrans*) dans le Maine (ETATS-UNIS).

Dans la forêt primaire de Białowieża (BPF, Pologne de l'est), les deux prédateurs coexistent, et aucune relation négative entre leur dynamique à long terme n'a été noté ; les densités de loups et de lynx étaient significativement corrélées avec le temps (Jedrzejewska et Jedrzejewski 2005). Leurs nombres ont été façonnés simultanément par variation de la chasse dans le temps. L'écologie des deux espèces dans BPF ont été étudiées en détail (Jedrzejewski et al. 1996; Okarma et al. 1997; Schmidt et al. 1997; Okarma et al. 1998; Schmidt 1999; Jedrzejewski et al. 2000; Theuerkauf et al. 2003), mais leurs interactions interspécifiques n'ont pas été analysées. Les niches d'alimentation des deux carnivores se chevauchent en partie, comme les loups chassent principalement le cerf rouge (*Cervus elaphus*) et complètent leur régime avec le sanglier (*Sus scrofa*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Jedrzejewski et al., 2000), alors que le lynx consomme principalement des chevreuils avec l'ajout de femelles et de jeunes cerf rouge (Okarma et al., 1997). Compte tenu des fortes densités d'ongulés dans BPF (Jedrzejewski et al., 2002), la concurrence alimentaire est peu probable.

Le but de cette étude était d'analyser les données d'interactions spatiales entre les loups et les lynx habitant la BPF. Nous avons étudié ces relations à **trois échelles spatiales**: (1) le niveau d'utilisation de la zone d'étude de la forêt par les deux espèces, (2) le degré de chevauchement des domaines vitaux des deux espèces, et (3) les interactions individuelles entre les dyades lynx/loups situées au même endroit au même endroit. De cette façon, nous avons l'intention de déterminer si loups et lynx ont tendance à être spatialement séparés et à montrer des signes d'exclusion de l'un par l'autre (interférence concurrence) dans BPF.

RESULTATS

Les loups et les lynx utilisaient la zone d'étude dans la même étendue (figure 1). Bien que les huit loups appartenant à quatre meutes étaient plus intensivement suivi par radio que les 14 lynx, les polygones convexes minimum avec 95% des emplacements de tous les individus des deux espèces se chevauchaient à 88%. Les zones les plus fréquemment utilisées par les deux prédateurs (75% noyau fixe) ont également

montré un important chevauchement: les loups sont sur 18% de la zone centrale de lynx, et les lynx sont sur 32% de la zone centrale des loups. Il est frappant de voir que les deux espèces utilisaient principalement la même partie de forêt. Cependant, les loups semblaient errer hors de la forêt un peu plus facilement que le lynx (notez les endroits les plus occidentaux des loups sur Fig. 1).

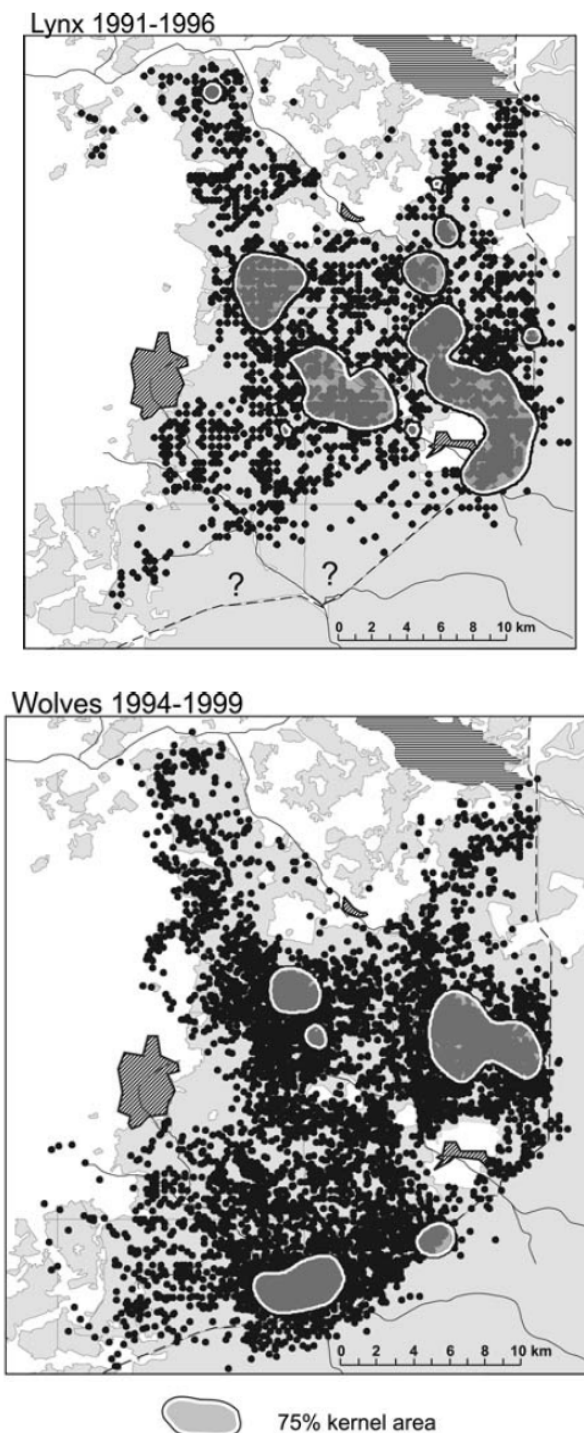


Fig. 1 : Répartition de tous les emplacements radio de lynx (n = 7 521 sur 14 individus radio-pistés en 1991-1996) et les loups (n = 28 857 sur huit individus appartenant à quatre meutes radio-pistés en 1994-1999) dans la forêt vierge de Białowieża et les zones les plus souvent utilisées (75% noyau fixe) estimées pour tous les emplacements regroupés pour chaque espèce. Les points d'interrogation indiquent une zone où le lynx n'était pas équipé

Les domaines vitaux des lynx et les territoires des meutes de loups se chevauchent largement (figure 2). Le territoire de chacune des meutes de loups étudiées était en moyenne, couverte par les domaines vitaux des lynx radio-pistés à 76% (Tableau 1). Le domaine vital de chaque lynx était couvert par les territoires de loups à 50%, en moyenne. Le plus petit chevauchement (moyenne 12-14%) a été enregistrée entre les zones centrales de leurs territoires (Tableau 1). Ces mesures de chevauchement sont certainement sous-estimées, puisque dans les deux années illustrées à la Fig. 2, il y avait d'autres meutes de loups (sans collier) et des lynx enregistrés par suivi dans la neige à proximité des territoires / domaines vitaux des animaux radio-pistés (voir Jedrzejewski et coll., 1996, Okarma et al., 1998). Lorsque trouvé à peu près au même moment, en particulier les dyades de loups et de lynx avec les territoires qui se chevauchent, les distances les séparant étaient situées en moyenne à 11,0 km (tableau 2). Il est à noter que de temps en temps, ils ont été trouvés au même endroit, comme la distance minimale enregistrée était de 0 ou 0,3 km dans certaines dyades. Selon l'analyse des interactions dynamiques (basé sur l'indice de Jacobs, D) effectué pour des paires d'emplacements simultanés de loups et de lynx, **les animaux n'ont montré ni évitement ni attraction l'un pour l'autre** (Tableau 2). Une légère attraction a été enregistrée dans le cas d'une dyade L4-W3, qui a également montré un chevauchement de leurs domaines vitaux le plus étendu.

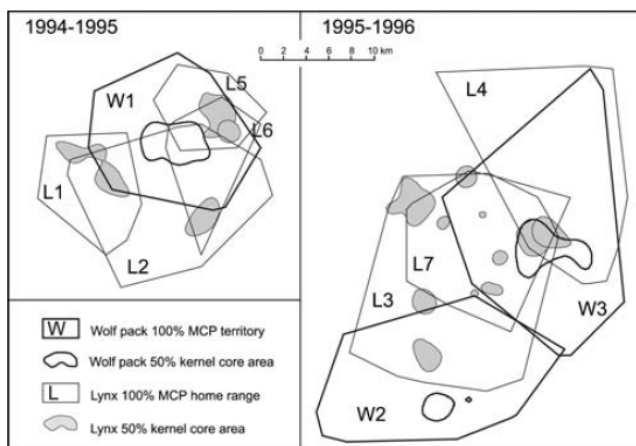


Fig. 2 Territories (100% MCP) and core areas (50% fixed kernel) of wolf packs ($n = 3$) and home ranges of lynx ($n = 7$) radio-tracked in the Białowieża Primeval Forest (BPF) in 1994–1996

Le lynx mâle L4 et un lot de loups avec une femelle W3 ont été suivis simultanément à trois occasions où les animaux ont été trouvés à des distances très proche (moins de 1 km) les uns des autres (Fig. 3). Le 23 mai 1995, le lynx a approché le site où la meute de loups est restée et est restée à proximité des loups (0,25-0,8 km) pendant 5 h. Le lynx a quitté cette zone dans la soirée et s'est dirigé dans la direction opposée à celle d'où il était arrivé. Le 22 juin 1995, à la fois le lynx et le loup étaient plus ou moins au même emplacement (maximum 0,25 km l'un de l'autre) pendant 1 h. Par la suite, ils se sont séparés, bien qu'ils soient restés proches (0,25-1,4 km) dans une zone d'environ 0,8 km² pendant les 8 heures suivantes, avant le départ du lynx. Lors d'une autre occasion, les 23 et 24 octobre 1995, une louve avec sa meute et un lynx se déplaçaient presque

sur la même route sur 13 km pendant 22 h. Pendant ce temps, les animaux se sont reposés quatre fois, chaque fois dans un endroit différent, à une distance de 0,5 à 1,5 km l'un de l'autre. Après les épisodes de repos qui ont duré de 0,5 à 2,5 h, ils se sont déplacés alternativement se suivant, se dirigeant approximativement dans la même direction jusqu'au petit matin, quand ils se sont séparés (Fig. 3).

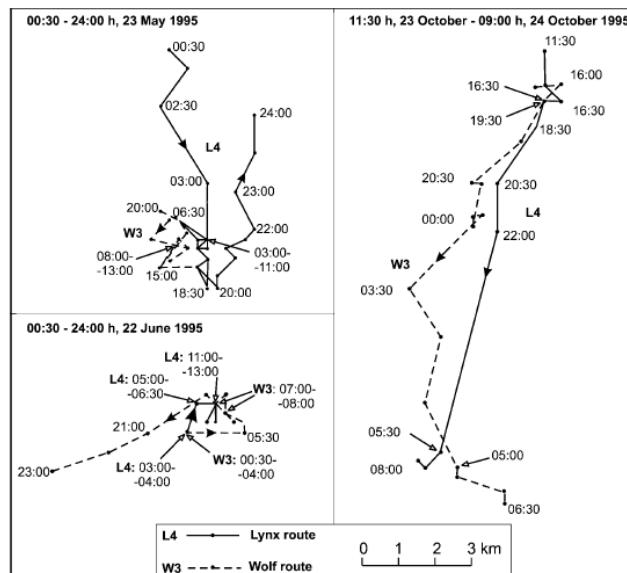


Fig. 3 Examples of movement routes of a pack of wolves (with the female W3) and male lynx (L4) recorded during simultaneous, continuous radio-tracking of both carnivores in Białowieża Primeval Forest (BPF)

DISCUSSION

La compétition entre deux espèces de prédateurs peut être atténué par divers facteurs, tels que les différences de taille (Rosenzweig 1966) et l'organisation sociale (Kleiman et Eisenberg 1973). Par conséquent, il est difficile de prédire l'effet des interactions entre espèces données. Les loups gris qui habitent BPF sont près de deux fois plus lourd que le lynx eurasiens (45 et 35 kg en moyenne, pour les loups mâles et femelles adultes, respectivement: Jedrzejewski et al. 2007; 22 et 17 kg pour le lynx mâle et femelle, respectivement: Schmidt et al. 1997). La différence de taille peut conduire à une concurrence d'interférence par mise à mort interspécifique, comme suggéré par Palomares et Caro (1999). D'autre part, la concurrence alimentaire peut diminuer à travers le partage des ressources de proies (Scognamillo et al. 2003). Différentes habitudes de vie des canidés et des félinés comme la socialité et le comportement de course-chasse des loups, contre la vie solitaire et la chasse par embuscade des félinés - peut encore faciliter la partition des ressources, trouvé par Husseman et al. (2003) pour les loups sympatriques et les cougars (*Puma concolor*).

Notre étude a montré que loups et lynx ne s'excluent pas spatialement dans BPF. Ils se sont comportés de manière neutre, ni en s'évitant ni en s'attirant l'un l'autre, ce qui suggère qu'ils ont utilisé les zones disponibles complètement indépendamment. Les cas de chevauchement important des zones centrales et les déplacements parallèles enregistrés pendant cette étude, indiquent également que les individus

des deux espèces ne tendent pas particulièrement à se séparer les uns des autres en utilisant la même zone. Les modèles de leur activité se chevauchent beaucoup (comparer Schmidt 1999 et Theuerkauf et al. 2003) parce que les loups étaient actifs tout au long de la journée avec des pics à l'aube et au crépuscule, tandis que la période la plus active des lynx a couvert toute la nuit y compris l'aube et le crépuscule. De plus, à l'exception d'un enregistrement par Gavrín et Donaurov (1954) des restes de lynx dans les crottes de loups, nous n'avons pas obtenu du passé récent ou d'autres rapports sur des cas de lynx tués par des loups ou vice versa dans BPF.

Comment la «**coexistence pacifique**» (Major et Sherburne 1987) est-elle possible entre loups et lynx dans la Forêt de Białowieża? La séparation des niches écologiques dans une communauté de carnivores se trouve souvent dans différents régimes alimentaires (Sunquist et al., 1989, Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998; Karanth et Sunquist 2000; Ray et Sunquist 2001). Cependant, chez les lynx et les coyotes sympatriques, aucune concurrence d'interférence n'a été trouvée dans des situations où leurs régimes se chevauchent presque complètement (Major et Sherburne 1987). Dans BPF, le cerf et le chevreuil sont les proies essentielles des deux carnivores. Le lynx préfère hautement les chevreuils, les prenant plus souvent que prévu que leur proportion dans la communauté des ongulés (Okarma et al. 1997). D'autre part, le cerf rouge a été capturé par les loups plus souvent que prévu par leur abondance (Jedrzejewski et al., 2000). Le régime alimentaire des deux prédateurs, cependant, s'est chevauché en partie en raison d'une prédation du lynx sur le cerf rouge (22% des proies tuées) et des loups sur les chevreuils (17% des proies tuées) moins élevée. Bien que les loups semblaient être fortement dépendants du cerf rouge dans BPF, ces canidés sont également bien adaptés pour tuer et maintenir eux-mêmes les plus petites espèces, comme par exemple, le chevreuil. Dans les zones où les cerfs rouges sont absents ou très rares, le chevreuil peut devenir un aliment de base des loups (Valdmann et al., 2005). Néanmoins, il existe probablement un large éventail de densités auxquelles les loups concentrent leur prédation sur le cerf rouge. Dans les Carpates occidentales, les loups s'attaquent principalement au cerf rouge, en dépit de sa part relativement faible (21%) dans la communauté des ongulés (Nowak et al., 2005). Ainsi, il semble que la possibilité d'une compétition alimentaire entre les loups et le lynx soit faible et serait très probable seulement en cas d'altération sévère des proportions de cerfs et de chevreuils dans la communauté d'ongulés (par exemple, en raison de la récolte de chasse). Pour exemple, on a suggéré que les coyotes qui sont sympatrique avec le lynx du Canada

(*L. canadensis*) influencent les densités de lynx grâce à l'exploitation intensive des lièvres à raquette (*Lepus americanus*) (Buskirk et al., 2000).

Une autre façon d'éviter la concurrence consiste aux différents comportements de chasse entre loups et Lynx. En tant que prédateur solitaire, le lynx est capable de dissimuler lui-même sa proie, la rendant moins détectable pour les loups, comme suggéré par Stander et al. (1997) pour les léopards (*Panthera pardus*) en Afrique. Les lynx traînent habituellement leurs proies dans une végétation épaisse et la couvrent avec le matériel disponible (feuilles, neige, etc.) (Jedrzejewski et al., 1993). Dans BPF, les loups ont rarement été enregistrés en train de fouiller les cachettes des Lynx (Jedrzejewski et al., 1993, Selva et al., 2005). Les lynx ont également jamais été trouvés se nourrissant sur les proies des loups (Selva et al., 2005).

Selon Matyushkin (1985), la concurrence directe entre loup et lynx est possible, mais les relations entre ces deux espèces diffèrent selon les circonstances dans lequel ils partagent leurs ressources. De même, basé sur les interactions entre les chiens sauvages africains et d'autres carnivores, Creel (2001) a proposé que l'effet de la concurrence sur la dynamique des populations de carnivores, puisse être significativement modifié par plusieurs facteurs, y compris les caractéristiques d'habitat. Bien que la forêt de Białowieża soit caractérisée par un manque d'hétérogénéité topographique qui pourrait assurer des voies d'évasion, il offre un habitat hétérogène, ce qui peut faciliter la coexistence de ces deux grands carnivores. Le lynx sélectionne un habitat spécifique caractéristique (bûches tombées, arbres déracinés et fourrés denses) pour la chasse et le repos (Podgorski et al., 2008). Dans une étude sur les loups sympatriques et les cougars, Husseman et al. (2003) ont montré que les deux carnivores utilisaient le même habitat de manières différentes en chassant sur de petites taches facilitant l'embuscade, tandis que la **poursuite** des proies par les loups s'est faite indépendamment d'un type d'habitat spécifique. Les loups, contrairement au lynx, étaient aussi occasionnellement trouvés en dehors de la forêt au cours de cette étude. Donc, les loups peuvent bien se comporter dans des habitats moins diversifiés, tandis que le lynx a besoin d'un environnement hétérogène pour échapper à la concurrence avec un prédateur plus fort.

En **conclusion**, les différences de morphologie, d'alimentation, d'utilisation d'habitat, et le comportement de chasse contribuent à permettre au loup gris et au lynx Eurasiens de coexister là où l'habitat et les ressources proies disponibles répondent aux exigences des prédateurs.