

Taille des portées, sex-ratio et structure d'âge des loups gris, *Canis lupus*, en relation avec la fluctuation de la population dans le nord de la Biélorussie

295

NOTE / NOTE

Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus

V.E. Sidorovich, V.P. Stolyarov, N.N. Vorobei, N.V. Ivanova, and B. Jędrzejewska

Received 30 May 2006. Accepted 15 November 2006. Published on the NRC Research Press Web site at <http://cjz.nrc.ca> on 6 March 2007.

V.E. Sidorovich¹ and N.V. Ivanova. The Vertebrate Predation Research Group, Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Belarus, ul. Akademicheskaya 27, 220072 Minsk, Belarus Republic.

V.P. Stolyarov. Hunting Club Shumilino, Shumilino, Vitebsk region, Belarus Republic.

N.N. Vorobei. Hunting Club Interservice, Dobropoley, Vitebsk region, Belarus Republic.

B. Jędrzejewska. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences (PAS), 17-230 Białowieża, Poland.

¹Corresponding author (e-mail: vadimsid@mustbel.open.by).

Can. J. Zool. 85: 295–300 (2007)

doi:10.1139/Z07-001

© 2007 NRC Canada

Résumé

Les fluctuations de la population de loups gris (*Canis lupus* L., 1758) dans le nord de la Biélorussie (région de Vitebsk) entre 1990 et 2003 ont été significativement affectées par la pression de chasse exercée par les humains. La taille moyenne des portées dépendait inversement de la densité et variait de 4,8 à 7,7 petits (intervalle 2-10). L'augmentation de la taille des portées avec la diminution de la densité de la population de loups ne concernait que les louveteaux femelles, alors que le nombre de louveteaux mâles dans une portée n'était pas lié à la densité de la population. Le sex-ratio des louveteaux variait de manière significative : la proportion de femelles atteignait 70% dans une population de loups à faible densité et baissait à 40-50% dans une population à forte densité. La structure d'âge a également varié. Les années suivant une forte pression de chasse, 55% des individus abattus étaient des juvéniles <1 an (avec une forte prédominance des femelles qui constituaient 69% des juvéniles abattus), et seulement 11% des loups avaient plus de 4 ans. L'âge moyen de tous les loups abattus était de 1,5 ans. Les années suivant une faible pression de chasse, 34% des animaux abattus étaient des juvéniles et 20% avaient plus de 4 ans. L'âge moyen était de 2,8 ans. Un sex-ratio biaisé par les femelles chez les louveteaux est conforme à l'hypothèse de la fille favorisée de Hiraiwa-Hasegawa, proposée pour les espèces chez lesquelles les mères sont capables d'influencer le succès reproductif de leurs filles par la transmission du rang.

INTRODUCTION

L'effet négatif de la densité de population sur les taux de reproduction chez les mammifères est bien documenté et a été interprété comme une preuve de l'augmentation de la compétition pour la nourriture et de la diminution des ressources par habitant lorsque la population augmente (par

exemple, Messier 1991). Chez les loups gris (*Canis lupus* L., 1758), une relation directe entre la biomasse de proies (ongulés) disponible par loup et la taille des portées a été démontrée en Alaska lors de déclin importants et rapides des populations d'ongulés (Boertje et Stephenson 1992). Les changements de taille des portées en fonction de la densité peuvent également être déclenchés par l'exploitation humaine des populations de loups. Pimlott et al. (1969) ont rapporté de petites portées (4,9 petits en moyenne) dans une population non exploitée de l'Ontario, au Canada, alors que Rausch (1967) a documenté des portées plus grandes (6,5 en moyenne) dans les populations exploitées de l'Alaska.

Les données sur la variation du sex-ratio des petits dans les populations de loups sont anecdotiques. Mech (1975) a rapporté un sex-ratio fortement biaisé par les mâles dans des zones saturées à forte densité et des rapports de 1:1 ou biaisés par les femelles dans des zones à faible densité dans le Minnesota. Cependant, comme de telles études sont plutôt rares, Kreeger (2003) a suggéré que, sur la base des preuves empiriques disponibles, il n'y aurait aucune raison de suspecter un sex-ratio biaisé des louveteaux à la naissance.

Il a été documenté que la structure d'âge d'une population de loups est affectée par la chasse : une forte pression de chasse entraîne une plus grande proportion de jeunes par adulte, des âges moyens et maximaux plus courts, et un âge de première reproduction plus précoce chez les femelles (Smirnov et Korytin 1985 ; Jedrzejewska et al. 1996 ; Jedrzejewski et al. 2005).

Dans cet article, nous rapportons la taille des portées, le sex-ratio des louveteaux, des juvéniles et des adultes, et la structure d'âge des individus tués dans une population contrôlée de loups au nord de la Biélorussie, en Europe de l'Est. Sur la base de données à long terme (1985-2003 pour la taille des portées et 1990-2003 pour l'indice d'abondance des loups), nous avons étudié l'effet de différents niveaux de pression de chasse sur (i) la taille des portées et le sex-ratio des petits et (ii) la structure d'âge et le sex-ratio des individus tués.

MATERIEL ET METHODES

Le matériel a été collecté dans la forêt de Poozere au nord de la Biélorussie (28°-31°E, 55°-56°N), principalement dans les districts de Gorodok, Rossony et Shumilino de la région de Vitebsk. La zone fait partie de la région de transition entre les forêts tempérées et boréales. Le terrain est plat ou vallonné, avec de nombreux lacs. L'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) sont les espèces d'arbres dominantes. Les arbres à feuilles caduques comprennent l'aulne noir (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), l'aulne gris (*Alnus incana* (L.) Moench.), le bouleau blanc (*Betula pendula* Roth), le bouleau pubescent (*Betula pubescens* Ehrh.) et le tremble (*Populus tremula* L.). La température moyenne en janvier est de -6°C et celle en juillet est de 18°C. La couverture neigeuse persiste généralement pendant 3-4 mois avec une profondeur maximale de 30-90 cm.

La guilda des grands carnivores se compose de trois espèces : le loup gris, le lynx d'Eurasie (*Lynx lynx* L., 1758) et l'ours brun (*Ursus arctos* L., 1758). La communauté des ongulés sauvages comprend l'original (*Alces alces* (L., 1758)), le chevreuil occidental (*Capreolus capreolus* (L., 1758)) et le sanglier (*Sus scrofa* L., 1758). En plusieurs endroits, le cerf rouge (*Cervus elaphus* L., 1758) est présent en faible nombre.

Le loup a un statut d'espèce gibier et fait l'objet d'un contrôle par deux méthodes : la chasse au fusil toute l'année (mais surtout en hiver) et la recherche au printemps (mai) de sites de tanières avec des petits généralement âgés de moins d'un mois. Dans les deux cas, des primes sont versées pour les loups tués. Les données sur 101 portées (4-9 portées par an) trouvées par des chasseurs expérimentés entre 1985 et 2003 ont fourni des informations sur la taille des portées et le sex-ratio des petits. Des informations sur les prélèvements annuels de 1988 à 2003 ont été reçues des organisations de chasse Biélorusses (Gorodok et Rossony Raisovet BOOR). Parmi tous les loups tués, 329 spécimens (39%) ont été examinés par les auteurs pour identifier leur âge et leur sexe et ont été utilisés dans cette étude. L'âge a été déterminé sur la base du baguage cémentaire des dents (principalement des canines) selon la méthode de Klevezal (1996). L'usure des dents a été utilisée comme information supplémentaire sur l'âge (Gibson et al. 2000). Comme les méthodes de chasse au loup (principalement les chasses aux « fladry », c'est-à-dire des cordes avec des drapeaux rouges utilisées pour entourer les loups dans leur site de repos (voir Okarma et Jedrzejewski 1997) mais aussi les tirs depuis des hélicoptères) sont peu ou pas sélectives envers une classe d'âge ou de sexe des loups (par exemple, Jedrzejewska et al. 1996), la structure d'âge et le sex-ratio des loups tués sont supposés refléter ceux de la population entière.

Les données sur l'abondance des loups dans la zone d'étude sont disponibles pour la période 1990-2003. Chaque année, à la fin de l'hiver (janvier-mars), un transect (36 km dans le district de Gorodok et 44 km dans le district de Rossony) a été parcouru à pied, et le nombre de pistes de loups traversant le transect a été compté, en essayant de dénombrer les loups se déplaçant ensemble. Le transect a traversé différents types de forêts, des vallées fluviales, des rives de lacs, des marais ouverts et des zones rurales afin de représenter la structure et la composition du paysage de l'ensemble de la zone d'étude. Un indice d'abondance des loups a été calculé comme le nombre de traces divisé par le nombre de kilomètres parcourus et le nombre de jours écoulés depuis la dernière chute de neige, puis multiplié par 2 (N traces/km par 2 j). Comme source supplémentaire de données, des estimations du nombre de loups provenant des départements locaux de l'organisation de chasse Biélorusse (Gorodok Raisovet BOOR) ont également été utilisées pour l'analyse. Ces estimations couvraient une partie de la zone d'étude (728 km² dans la région de Gorodok) et provenaient des gardes-chasse et des gardes forestiers, qui inspectaient leurs districts à de nombreuses reprises au cours de l'hiver et de l'été.

Les estimations couvraient une partie de la zone d'étude (728 km² dans la région de Gorodok) et provenaient des gardes-chasse et des gardes forestiers, qui inspectaient leurs districts à plusieurs reprises au cours de l'hiver et enregistraient les traces, les observations visuelles et d'autres signes de la présence des loups. Sur la base de tous les enregistrements de loups, ils ont tenté de compter le nombre de meutes vivant dans la région et la taille de chaque meute. Le nombre de loups obtenu auprès de l'organisation des chasseurs a été recalculé pour 100 km². Cette estimation a été traitée comme un indice d'abondance et non comme la densité réelle. Les deux indices d'abondance des loups étaient significativement corrélés ($r = 0,642$, $P = 0,013$, $N = 14$ ans), nous pensons donc qu'ils reflètent les tendances de la population de loups.

RESULTATS

Les indices d'abondance des loups de l'année n sont significativement et négativement corrélés avec la somme des prélèvements des deux années précédentes, ce qui suggère que les fluctuations des effectifs de loups entre 1990 et 2003 ont été significativement affectées par la pression de chasse

exercée par l'homme ($R^2 = 0,36$, $P = 0,025$ pour les traces de loups et $R^2 = 0,30$, $P = 0,04$ pour l'indice de tanière des loups, $N = 14$ ans ; données du Tableau 1).

Tableau 1. Indices d'abondance du loup gris (*Canis lupus*) (nombre de traces/km de transect par 2 jours et nombre de loups/100 km² basé sur l'évaluation du nombre de loups en hiver par les gardes-chasse), nombre de loups tués, taille des portées et pourcentage de femelles dans toutes les portées trouvées dans la forêt de Poozere (région de Vitebsk, nord du Belarus)

Year	Wolf abundance index (<i>N</i> tracks/km per 2 d)	Estimated density (<i>N</i> wolves/100 km ²)	Number of killed wolves	Litter size			Percentage of females in all litters
				<i>N</i>	Mean ± SE	Min.–max.	
1985	?	?	?	5	6.0±1.0	3–9	53.3
1986	?	?	?	4	6.3±1.0	4–8	52.0
1987	?	?	?	4	5.3±0.9	3–7	52.4
1988	?	?	50	4	5.3±0.6	4–7	42.9
1989	?	?	50	5	4.8±0.7	3–7	54.2
1990	1.2	2.2	64	5	5.6±0.7	4–8	47.8
1991	1.0	1.3	66	4	5.8±1.3	3–9	47.8
1992	1.1	1.5	80	4	5.0±1.2	2–7	53.9
1993	0.5	0.9	42	6	7.5±0.6	5–9	60.5
1994	0.6	1.6	34	7	7.1±0.7	4–9	61.1
1995	1.8	3.6	38	9	4.8±0.6	3–8	48.7
1996	3.2	2.1	74	8	5.1±0.7	3–8	39.0
1997	2.4	3.0	62	5	5.6±0.8	3–8	53.6
1998	0.7	0.5	64	5	7.4±0.5	6–9	67.6
1999	0.4	0.8	61	6	7.7±1.0	3–10	69.6
2000	0.3	1.7	54	6	7.0±0.7	5–9	69.0
2001	0.7	0.5	35	4	6.0±0.4	5–7	54.2
2002	0.8	0.7	40	5	7.6±0.4	7–9	57.9
2003	0.9	1.9	36	5	5.8±0.7	5–8	51.7
All years	—	—	850	101	6.1±0.2	2–10	55.5

Note: ?, no data available.

La taille des portées de loups variait de 2 à 10 petits, avec une moyenne de 6,1 (Tableau 1). Il y a eu une **variation marquée** entre les années dans la taille moyenne de la portée, de 4,8 à 7,7 petits, qui a été significativement et négativement liée aux indices du nombre de loups (Fig. 1).

Cependant, l'augmentation de la taille des portées, **inversement** dépendante de la densité, ne concerne que les femelles. Le nombre moyen de femelles par portée variait d'environ 1,6 petit à la plus forte densité de population à 3 petits à la plus faible densité (Fig. 1). Le nombre de louveteaux mâles dans une portée n'était pas lié à la densité de loups ($P = 0,96$ pour l'indice de densité et $P = 0,09$ pour l'indice de suivi) et était en moyenne de 2,8 petits (SE = 0,15) pour toutes les portées entre 1990 et 2003. Globalement, le sex-ratio des louveteaux ne différait pas significativement de 1:1 ; 55,5% étaient des femelles et 44,5% des mâles (test *G* pour l'homogénéité des pourcentages, $G = 1,212$, $df = 1$, $P > 0,1$). Cependant, le sex-ratio a significativement changé entre les années : la proportion de femelles a atteint 70% dans une population de loups à faible densité et a diminué à 40%-50% dans une population à forte densité (Fig. 1).

La structure d'âge de la population de loups au cours de deux périodes contrastées, à savoir une forte pression de chasse et une pression de chasse relativement faible, différait nettement ($G = 9,85$, $df = 4$, $P < 0,05$) (Figure 2). Pendant et après une forte pression de chasse, 55% des individus tués étaient âgés de moins d'un an et seulement 11% des loups avaient plus de 4 ans ; l'âge moyen des loups tués était de 1,5 ans. Après une faible pression de chasse, 34% des individus tués étaient des juvéniles et 20% avaient plus de 4 ans. L'âge moyen des loups était de 2,8 ans. Dans l'échantillon de loups collecté après une forte pression de chasse, les femelles étaient plus nombreuses que les mâles parmi les juvéniles, les yearlings et les adultes. Cependant, si l'on compare avec l'échantillon obtenu après une faible pression de chasse, une différence significative n'a été trouvée que pour les juvéniles (Tableau 2).

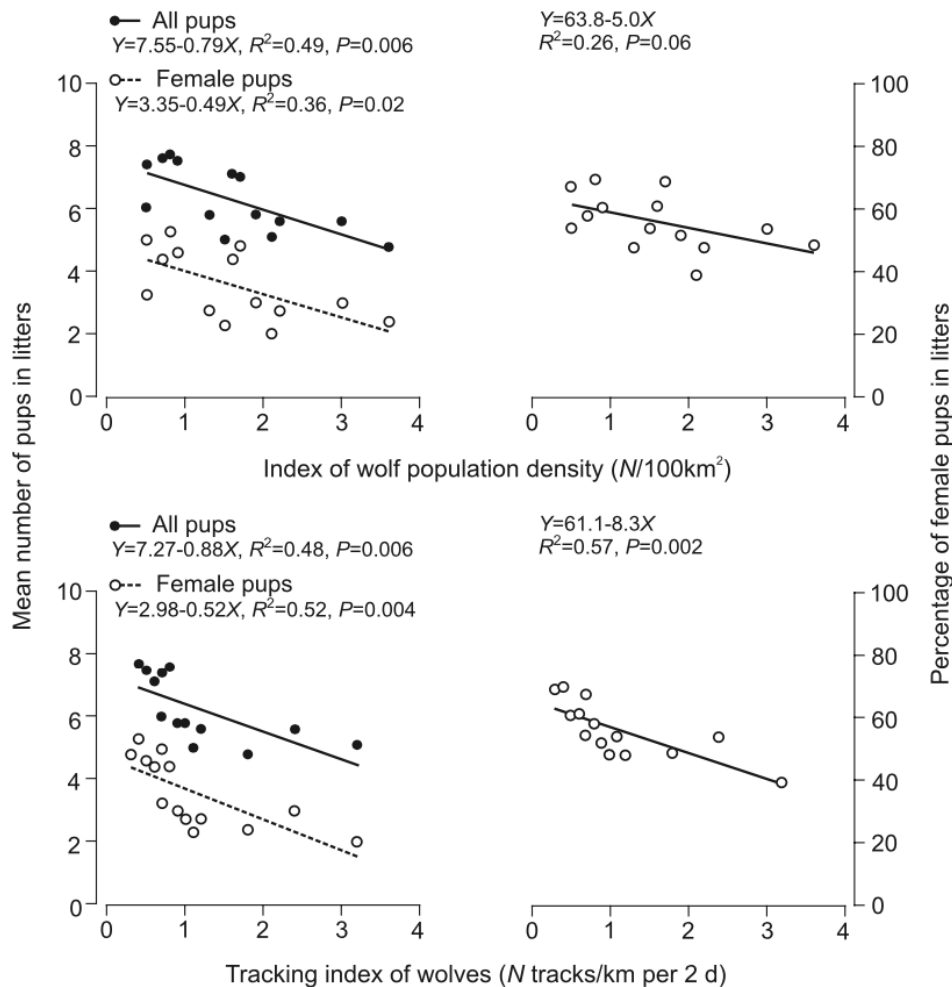


Figure 1. Nombre moyen de louveteaux dans les portées (tous les louveteaux et les louveteaux femelles) et pourcentage de louveteaux femelles dans les portées en relation avec deux indices d'abondance du loup gris (*Canis lupus*) dans la forêt de Poozere, au nord de la Biélorussie, entre 1999 et 2003. Chaque point est une valeur moyenne pour une année

Tableau 2. Sex ratio des loups dans différentes classes d'âge basé sur l'analyse du baguage du cément dentaire ($N = 329$ loups) au cours de deux périodes différentes en termes de pression de chasse dans la forêt de Poozere

Age class	Percentage of females after low hunting pressure	Percentage of females after heavy hunting pressure	<i>P</i> for <i>G</i> test
Juveniles (0.5–1 year)	45.8	68.6	<0.05
Yearlings (1–2 years)	43.3	58.6	ns
Adults (>2 years)	53.1	57.1	ns

Note : Voir l'explication de la Fig. 2 pour les échantillons d'années à faible et forte pression de chasse.
ns = non significatif

DISCUSSION

Dans des conditions de forte pression de chasse, la proportion de jeunes (0,5-1 an) dans les populations de loups étudiées a nettement augmenté. Pour l'ex-Union Soviétique, Smirnov et Korytin (1985) ont rapporté que durant les décennies où le contrôle des loups était le plus intense (années 1950-1970), le pourcentage de jeunes parmi les loups tués était de 49%, alors que dans une décade de contrôle modéré ou faible (années 1940), il était de 32%. Dans les années 1980 et 1990, les loups ont été modérément exploités dans la partie Biélorusse de la forêt de Białowieza, et le pourcentage de juvéniles parmi les loups tués a atteint 35% (Jedrzejewska et al. 1996). Ces données correspondent bien à nos résultats sur la structure d'âge de la population de loups dans le nord de la Biélorussie pendant différents niveaux de pression de chasse.

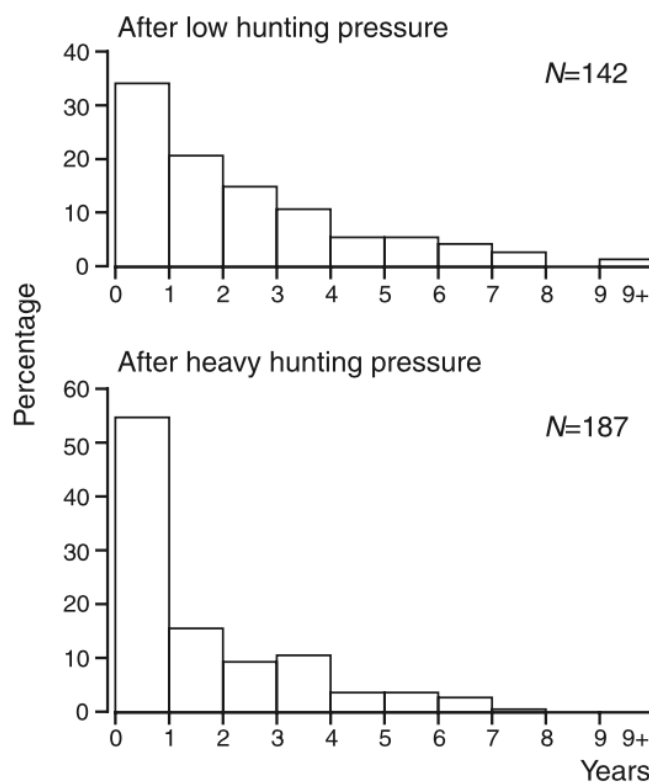


Figure 2. Structure d'âge (déterminée par le baguage du cément dentaire) des loups gris abattus au cours de deux périodes où les niveaux de présences de chasse étaient différents. La première classe d'âge comprend les juvéniles âgés de 0,5 à 1 an (ne comprend pas les petits dépendants). La faible pression de chasse s'est produite entre 1993 et 1995 (voir Tableau 1), et l'échantillon de loups abattus au cours des années suivant la faible pression de chasse provient de 1995 à 1997. Une forte pression de chasse a eu lieu entre 1996 et 2000, et l'échantillon de loups abattus au cours des années suivant une forte pression de chasse va de 1998 à 2003

En termes de taille de portée, notre population étudiée de loups du nord de la Biélorussie s'inscrit dans la variation observée dans la zone holarctique. Dans 16 populations Eurasiennes de loups gris, la taille moyenne des portées variait de 4,4 à 7,7 petits, avec une moyenne de 5,9 (revues dans Danilov et al. 1985 ; Jedrzejewska et al. 1996). En Amérique du Nord, la taille moyenne des portées de loups gris dans 17 populations locales variait de 4,2 à 6,9 petits, avec une moyenne de 5,4 (revue dans Fuller et al. 2003). Les études menées en Eurasie et en Amérique du Nord ont rapporté des portées nettement plus petites dans les écosystèmes les moins productifs (par exemple, dans le Haut Arctique d'Amérique du Nord et les déserts d'Asie centrale) que dans les écosystèmes productifs (Vyrypaev et Vorobev 1983 ; Danilov et al. 1985 ; Mech 1995).

En accord avec la théorie de la limitation intrinsèque des populations, la productivité élevée des populations de loups fortement exploitées a été interprétée comme une réponse au niveau de la population à la vacance des territoires et à la réduction des limitations sociales (Vyrypaev et Vorobev 1983 ; Danilov et al. 1985). **De plus, Danilov et al. (1985) ont proposé qu'un contrôle sévère des loups entraînerait la naissance d'un plus grand nombre de petits femelles afin de mieux compenser les pertes.** Des études récentes suggèrent que si les facteurs sociaux peuvent jouer un rôle, c'est la nourriture disponible par loup qui détermine la productivité des populations de loups (revue dans Fuller et al. 2003). Dans notre zone d'étude, les données sur l'abondance des ongulés (disponibles pour le district de Gorodok, 1990-2000 ; voir Sidorovich et al. 2003) suggèrent que, avec le déclin de l'abondance des loups, le ratio de la biomasse des ongulés par loup a augmenté. Ainsi, même dans le nord de la Biélorussie, la croissance inversement dépendante de la densité

observée dans la taille de la portée peut être expliquée par l'augmentation de l'approvisionnement en nourriture par loup.

Pourtant, la question reste posée de savoir pourquoi le nombre de femelles augmente avec la taille de la portée alors que le nombre de mâles n'augmente pas. L'âge très précoce des louveteaux rapporté dans notre étude (<1 mois) suggère que l'investissement maternel sexué a lieu au stade de la conception, de la mortalité in utero, et (ou) pendant les premières semaines suivant la naissance. **L'investissement maternel** sexué n'a pas été étudié jusqu'à présent chez les canidés, bien qu'il ait été étudié chez les ongulés (revue dans Hewison et Gaillard 1999), les primates (e.g., Brown 2001 ; Ostner et al. 2005), et les rongeurs (e.g., Koskela et al. 2004). Les chercheurs ont fréquemment utilisé le modèle de Trivers et Willard (1973), développé pour le caribou (*Rangifer tarandus* (L., 1758)) en tant qu'espèce exemplaire. **Le modèle** prédit que, chez une espèce polygyne hautement dimorphe où la variance du succès reproductif des mâles est supérieure à celle des femelles, les mères disposant de ressources supplémentaires devraient orienter leurs **investissements** vers leurs fils. **L'histoire de vie** du loup gris est assez différente. Cette espèce est caractérisée par des couples monogames avec des liens à long terme et des **soins biparentaux** des jeunes, donc le succès reproductif des femelles et des mâles est très probablement **similaire**. Par conséquent, bien que cela ne soit pas explicitement indiqué par Trivers et Willard (1973), on peut s'attendre à ce que leur modèle indique que dans des conditions de ressources supplémentaires, l'investissement maternel chez les loups ne sera pas biaisé par les mâles. Au contraire, il devrait être biaisé par les femelles, comme le prédit l'hypothèse de la fille favorisée (Hiraiwa-Hasegawa 1993). Selon cette hypothèse, on s'attend à ce que le sex-ratio des jeunes soit biaisé par les femelles chez les espèces où les mères sont capables d'influencer le succès reproductif de leurs filles en leur transmettant leur rang ou une autre qualité. Des études de génétique des populations menées dans la forêt vierge de Bialowieza, dans l'Est de la Pologne et dans l'ouest de la Biélorussie ont montré que, lorsque les femelles reproductrices étaient tuées ou perdaient leur position, leurs filles devenaient leurs successeurs. Les successeurs des mâles reproducteurs étaient moins prévisibles : ils pouvaient être soit leurs fils, soit des mâles étrangers (Jedrzejewski et al. 2005). Ainsi, dans une population de loups fortement exploitée, produire plus de filles peut être une stratégie adaptative.