

Prédation par le loup et couverture neigeuse comme facteurs de mortalité dans la communauté d'ongulés du parc national de Bialowieza, en Pologne

Oecologia (1992) 90:27–36

Oecologia
© Springer-Verlag 1992

Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland

Włodzimierz Jędrzejewski, Bogumiła Jędrzejewska*, Henryk Okarma, and Andrzej L. Ruprecht**

Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 17–230 Białowieża, Poland

Résumé

Les interactions entre le loup et les ongulés ont été étudiées dans les forêts vierges à feuilles caduques et mixtes du parc national de Bialowieza de 1985 à 1989, avec deux hivers rigoureux et deux hivers doux. La communauté d'ongulés habitant le parc national de Bialowieza était composée de cerfs rouges *Cervus elaphus*, 55% de tous les ongulés ; de sangliers *Sus serofo*, 42% ; et de chevreuils *Capreolus capreolus*, d'élans *Alces alces* et de bisons européens *Bison bonasus*, environ 1% chacun. La taille moyenne des groupes de cerfs rouges a augmenté de 2,7 (SD 2,35) au printemps et en été à 6,9 (SD 6,84) en automne et en hiver. En hiver, la taille des groupes de cerfs rouges était positivement corrélée à l'épaisseur de la couverture neigeuse et négativement corrélée à la température moyenne quotidienne. La taille moyenne des groupes de sangliers n'a pas changé de manière significative entre les saisons ; elle était de 6,8 (SD 5,16) au printemps et en été et de 5,7 (SD 4,67) en automne et en hiver. **L'analyse de 144 excréments de loups a montré que les loups se nourrissaient sélectivement de cerfs rouges.** D'octobre à avril, les cervidés (principalement les cerfs rouges) constituaient 91% de la biomasse consommée par les loups, tandis que les sangliers n'en représentaient que 8%. De mai à septembre, les cerfs représentaient 77% de la biomasse des proies, et la part des sangliers augmentait à 22%. **Durant toutes les saisons de l'année, les loups ont sélectionné des jeunes parmi les populations de cerfs et de sangliers : 61% des cerfs rouges et 94% des sangliers d'âge déterminé retrouvés dans les excréments des loups étaient des jeunes < 1 an.** L'analyse de 117 carcasses d'ongulés trouvées dans le parc national de Bialowieza a montré que la prédation était le facteur de mortalité prédominant pour les cerfs rouges (40 tués, 10 morts de causes autres que la prédation) et les chevreuils (4 tués, non morts). Les sangliers ont le plus souffert des conditions hivernales sévères (8 tués, 56 morts). Le pourcentage d'ongulés morts de **dénutrition** et de **famine** dans la mortalité totale était proportionnel à la sévérité de l'hiver.

INTRODUCTION

La plupart de nos connaissances sur les relations entre loups et ongulés proviennent de deux sources : des études extensives menées aux Etats-Unis et au Canada au cours des dernières décennies (par exemple Mech 1970 ; Peterson 1977 ; Fritts et Mech 1981 ; Nelson et Mech 1981 ; Messier et Crête 1985 ; Ballard et al. 1987 ; Mech et al. 1987 ; Carbyn 1987) et de nombreuses enquêtes menées en Union Soviétique (revue dans Bibikov 1985 ; Parlor 1990). En revanche, les loups d'Europe, qui survivent dans des populations éparées, dépendent souvent des déchets et des animaux domestiques (Gavrin et Donaurov 1954 ; Boitani 1982 ; Salvador et Abad 1987). Les communautés naturelles d'ongulés et de leurs grands prédateurs sont absentes depuis des siècles de la plupart des forêts tempérées d'Europe.

Cet article décrit les interactions entre les loups et les ongulés dans le parc national de Bialowieza, qui protège le dernier vestige des anciennes forêts vierges de l'Europe continentale de plaine. Nous présentons quatre années d'études sur les habitudes alimentaires des loups dans le cadre d'un projet à long terme sur les **relations prédateurs-proies** dans le parc.

Nous avons tenté de répondre aux questions suivantes : (1) Quelle est la structure des espèces de la communauté des ongulés ? (2) Comment les loups utilisent-ils cette communauté comme proie potentielle ? (3) Dans quelle mesure les conditions hivernales affectent-elles la mortalité des différentes espèces d'ongulés ?

ZONE D'ETUDE

Le parc national de Bialowieza (47,5 km²) se trouve au milieu d'une vaste zone boisée (forêt primaire de Bialowieza) de 1 250 km², à la frontière entre la Pologne et l'Union soviétique. Les forêts anciennes du parc représentent les forêts de type basse terre de la zone boréale...

La structure de la forêt est typique des forêts vierges non modifiées par la gestion, la chasse ou le tourisme (Falifiski 1986). Les associations de forêts fraîches, assez sèches, marécageuses et inondées par les rivières, avec des arbres vivants dont l'âge varie entre les semis et plus de 500 ans, ainsi qu'avec de nombreux arbres déracinés en décomposition, rendent l'habitat extrêmement varié...

Sur le plan climatique, les caractéristiques continentales prévalent, mais son caractère transitoire le rend assez variable. Pendant les quatre années d'études (1985/86-1988/89), les hivers ont été très différents en termes de température et de couverture neigeuse (Fig. 1).

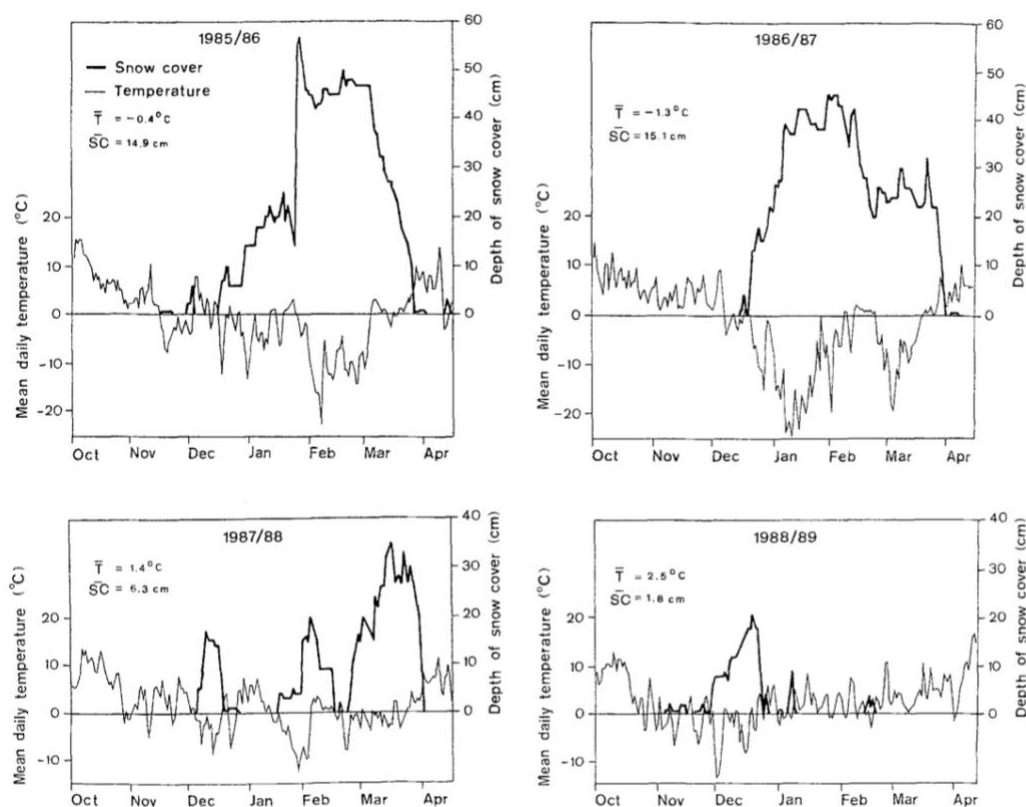


Fig. 1 : Températures moyennes journalières et épaisseur de la couverture neigeuse au cours des quatre hivers (du 1^{er} octobre au 15 avril, de 1985/86 à 1988/89) dans la forêt de Bialowieza, dans l'Est de la Pologne

METHODES ET MATERIEL

Enquêtes sur la communauté des ongulés

Les enquêtes sur les ongulés avaient pour but de déterminer les proportions de chaque espèce dans la communauté entière. De l'hiver 1985/86 à l'hiver 1989/90, toutes les observations d'ongulés ont été enregistrées pendant les journées de travail sur le terrain dans le cadre du projet prédateur-proie. Les observateurs rencontrant des ongulés ont déterminé leur espèce, la taille du groupe et, lorsque cela était possible, la présence de jeunes dans le groupe, et ont cartographié la position des animaux observés. Un total de 283 observations comprenant 1580 animaux a été réalisé.

Deux fois en février 1987 et deux fois en mars 1987, des recensements d'ongulés par pistage sur neige ont été effectués sur une grille de transects d'une longueur totale de 59 246 m, couvrant 11,2 km². Cette zone était représentative des forêts du parc national. Les observateurs ont parcouru les transects dans les 1 à 2 jours suivant une chute de neige fraîche. Le nombre de traces a été noté pour chaque section de 50 m, mais pour les calculs ultérieurs, les valeurs additionnées des sections plus longues (généralement 500 m) ont été utilisées. L'indice d'abondance des ongulés utilisé dans ce document est le nombre moyen de traces traversant 1 km de transect par jour (*n* traces par jour par 1 km) calculé comme une moyenne pour toutes les sections plus longues.

Détermination des habitudes alimentaires des loups

L'étude du régime alimentaire des loups était basée sur l'analyse de 144 crottes collectées entre l'hiver 1985/86 et l'automne 1989. L'analyse des excréments a suivi les procédures standard (Lockie 1959 ; Goszczyfiski 1974). Les proies ont été identifiées sur la base des restes osseux, conformément à la clé de Pucek (1984). Les squelettes entiers de sangliers et de chevreuils et les parties de squelettes de cerfs rouges ont été utilisés comme matériel de référence pour la discrimination des espèces d'ongulés. L'analyse microscopique des poils a été effectuée selon les clés de Dziurdzik (1973) et Debrot (1982).

L'âge des ongulés retrouvés dans les crottes de loup a été déterminé par (1) l'analyse des restes osseux (sabots, dents, ossification des structures, porosité des os articulés) par rapport aux matériaux de référence (squelettes), et (2) la comparaison macroscopique des poils retrouvés dans les crottes avec le matériau de référence (poils de cerfs, chevreuils et sangliers d'élevage d'âge connu). Deux classes d'âge ont été distinguées : les jeunes sangliers sauvages muent à l'âge de 12-14 mois et leur pelage juvénile est clairement distinct du poil adulte (Pucek 1984). Chez le chevreuil, seuls les juvéniles âgés de 3 à 4 mois peuvent être distingués par le poil des animaux plus âgés (cf. Pucek 1984). Chez le cerf élaphe, le poil juvénile était une bonne caractéristique d'identification au printemps et en été jusqu'à la première mue en automne. En automne et en hiver, la différence entre le poil juvénile et le poil adulte n'est pas marquée (Pucek 1984) ; la détermination de l'âge par le poil n'était alors utilisée qu'en relation avec la méthode d'identification de l'os.

La biomasse des proies consommées par le loup a été obtenue en utilisant les coefficients de digestibilité issus des travaux de Goszczyfiski (1974) sur les renards. (Les coefficients pour les carcasses de chevreuil ont été utilisés ici pour toutes les espèces d'ongulés).

Mortalité hivernale des ongulés

De l'hiver 1986/87 au printemps 1989, les carcasses d'ongulés tués par des loups et des lynx ou morts pour d'autres raisons ont été recherchées dans la partie ouest du parc national Bialowieza

(environ 15 km²), y compris dans les transects de pistage (11,2 km², voir ci-dessus). Les recherches ont été effectuées à pied pendant les travaux de terrain tels que le pistage de la neige, le ramassage des excréments et le pistage des prédateurs individuels. Lorsque cela était possible, la cause de la mort et l'espèce de prédateur impliquée étaient identifiées par les traces et les signes sur la neige de la carcasse. Depuis l'automne 1987, le sexe et l'âge des ongulés trouvés morts ou tués ont été déterminés. Sur 31 ongulés considérés comme tués par des loups, 16 ont été trouvés 1 à 5 jours après leur mort ; les traces visibles sur la neige ou sur le sol indiquent clairement que les loups ont effectivement poursuivi et tué ces animaux et qu'ils ne se sont pas nourris sur les carcasses d'animaux morts d'une autre manière.

Les données météorologiques ont été fournies par la station météorologique de Bialowieza et comprenaient les températures moyennes quotidiennes et l'épaisseur de la neige.

RESULTATS

Structure de la communauté des ongulés

Le cerf rouge et le sanglier étaient les ongulés les plus abondants, représentant plus de 95% de tous les ongulés documentés dans la forêt (Tableau 1). Le plus petit des ongulés, le chevreuil, et les plus grands, l'élan et le bison d'Europe, étaient rares.

Tableau 1. Composition en espèces de la communauté des ongulés dans le parc national de Bialowieza, Pologne

Species	Body mass (kg)		Observations of live animals 1987–1989		Snowtracking in Feb–Mar 1987	
	Adult females	Adult males	<i>n</i> ¹	%	<i>n</i> ²	%
Red deer	80–134	126–224	875	55.4	7.66	51.7
Wild boar	85–140	90–176	668	42.3	6.58	44.4
Roe deer	21	25	19	1.2	0.52	3.5
Moose	195–230	265–382	10	0.6	0.05	0.4
European bison	300–540	400–920	8	0.5	–	–
Total			1580	100	14.81	100

¹*n* = nombre d'observations pendant le travail de terrain de jour

²*n* = nombre moyen de traces traversant 1 km de transect par jour.

Les observations et les traces sur la neige ont donné des résultats statistiquement similaires ($G = 0,59$, $df = 2$, $P > 0,5$, G -test pour l'homogénéité des pourcentages). Sources des données sur les masses corporelles : cerf rouge (min-max), Dzieciolowski (1969) ; sanglier (min-max), Pucek (1984) ; chevreuil (moyenne), poids de la carcasse habillée d'après Mitkowski (1970), augmenté d'un tiers selon Pielowski (1988) ; élan (min-max), Pucek (1984) ; bison d'Europe (min-max), Krasiflska (1988)

Le schéma de regroupement des cerfs rouges varie selon les saisons. Au printemps et en été, les cerfs solitaires étaient plus souvent observés que tous les autres groupes (Fig. 2). En automne et en hiver, le groupe le plus fréquemment observé était composé de 5 cerfs rouges. La taille moyenne du groupe a augmenté de manière significative de 2,7 au printemps et en été à 6,9 en automne et en hiver ($t = 3,444$, $P < 0,001$, test de qualité des moyennes avec variances inégales ; Sokal et Rohlf 1981).

En hiver, les cerfs ont eu tendance à former des groupes plus importants pendant les périodes de neige profonde et de basses températures.

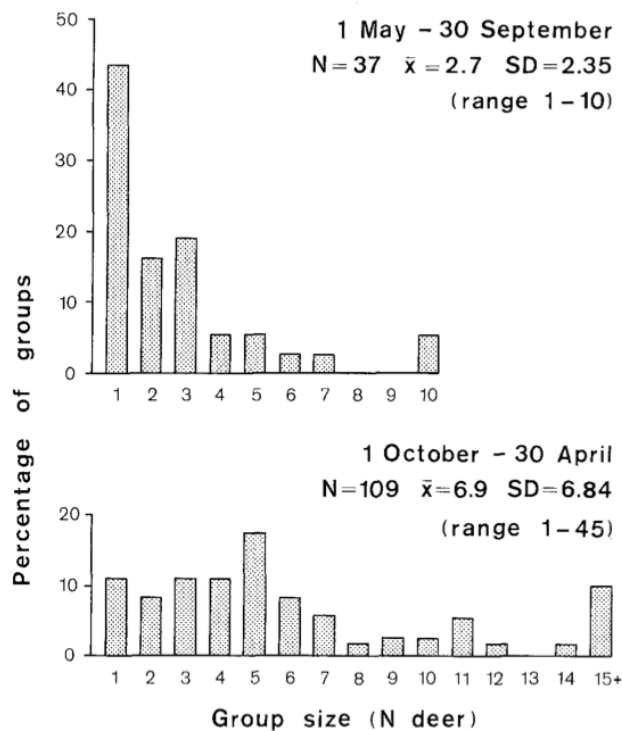


Fig. 2. Distribution de fréquence de la taille des groupes de cerfs au printemps et en été (en haut) et en automne et en hiver (en bas) dans le parc national de Bialowieza

La taille des groupes était positivement corrélée à l'épaisseur de la neige (Kendall $\tau = 0,230$, $n = 109$, $P < 0,0002$) et négativement corrélée à la température moyenne quotidienne (Kendall $\tau = -0,244$, $n = 109$, $P < 0,0002$).

Le modèle de regroupement des sangliers ne varie pas de manière distincte selon les saisons (Fig. 3). La légère diminution de la taille moyenne du groupe de 6,8 au printemps et en été à 5,7 en automne et en hiver n'était pas significative ($t = 1,13$, $P > 0,2$, test d'égalité des moyennes avec variances inégales). La taille des groupes de sangliers en hiver ne variait pas avec la profondeur de la neige (Kendall $\tau = 0,040$, $n = 73$, $P > 0,5$) ou la température (Kendall $\tau = -0,054$, $n = 73$, $P > 0,5$).

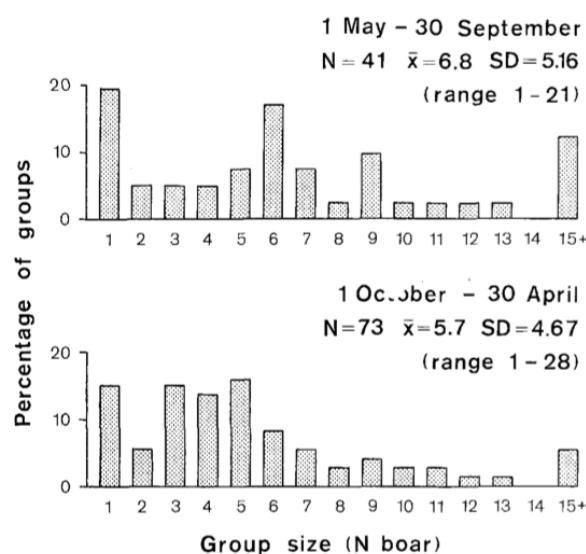


Fig.3. Distribution de fréquence de la taille des groupes de sangliers au printemps-été (en haut) et à l'automne-hiver (en bas) dans le parc national de Bialowieza, données recueillies en 1986/87-1989

Au printemps et en été, la plupart des groupes de sangliers comprenant 6 et 7 individus, et tous les groupes comprenant 8 individus et plus, étaient des familles avec des marcassins. Deux laies ou plus avec leur progéniture formaient souvent un grand groupe. Les groupes moyens avec marcassins comprenaient 2,2 adultes (individus > 1 an) (SD 1,3, fourchette 1-5) et 7,8 marcassins (SD 4,4, fourchette 2-17).

Les chevreuils observés au printemps et en été étaient des individus isolés ($n = 4$). En automne et en hiver, la taille moyenne des groupes de chevreuils était de 2,5 (SD 2,23, fourchette 1-7, $n = 6$). La différence entre la taille moyenne des groupes en été et en hiver n'était pas significative ($t = 1,65, P > 0,1$).

Régime et alimentation des loups

Les cervidés (cerf rouge et chevreuil) étaient l'aliment de base des loups en toutes saisons, dépassant 77% de la biomasse consommée, et augmentant à 93% durant les hivers les plus rigoureux (Tableaux 2 et 3). Les restes de Cervidés ont été identifiés à l'espèce dans 50% des cas en été et 30% en hiver. Néanmoins, le cerf rouge était manifestement prédominant dans le régime alimentaire des loups, et la proportion de chevreuil était faible. Au printemps et en été, la proportion de la biomasse de sanglier dans l'alimentation des loups est passée à 21%, soit presque le double de celle de l'automne et de l'hiver (Tableau 2). Les changements saisonniers dans les pourcentages de biomasse de cerf et de sanglier dans l'alimentation du loup étaient significatifs ($G = 8,16, df = 1, P < 0,005$, G -test pour l'homogénéité des pourcentages). Un changement similaire, bien que moins prononcé, a été observé lorsque la composition de l'alimentation pendant deux hivers rigoureux a été comparée à l'alimentation pendant deux hivers doux ($G = 5,084, df = 1, P < 0,025$) (Tableau 3).

Tableau 2. Composition du régime alimentaire des loups (% de biomasse consommée et % de présence de crottes), du 1^{er} mai au 30 septembre et du 1^{er} octobre au 30 avril, dans le parc national de Białowieża, en Pologne

Item	May–Sept ($n = 45$)		Oct–Apr ($n = 99$)	
	% Bio	% Occ	% Bio	% Occ
Red deer	38.1	31.1	31.5	29.3
Roe deer	3.0	4.4	2.9	3.0
Undet. Cervidae	36.4	53.3	56.8	64.6
Total Cervidae	77.5	91.1	91.2	97.0
Wild boar	20.8	46.7	7.8	29.3
<i>Lepus europaeus</i>	1.4	4.4	0.2	2.0
<i>Sciurus vulgaris</i>	–	–	+	1.0
Small rodents	+	4.4	+	5.0
<i>Nyctereutes</i>				
<i>procyonoides</i>	–	–	0.6	4.0
Birds	0.1	4.4	+	2.0
Amphibians and reptiles	0.1	4.4	+	2.0
Invertebrates	–	–	+	1.0
Plant material	0.1	24.4	0.1	24.2
Mean biomass consumed per 1 scat (g)	1394.5		1481.3	

Data for 1985/86–1989 pooled. n = number of scats

Le nombre total d'excréments avec des restes de Cervidés était de 140 et de ceux avec des restes de sangliers de 51. Nous avons supposé qu'ils représentaient 140 cerfs et 51 sangliers tués par les loups (Les excréments ont été collectés au cours d'une période de 4 ans et sont séparés par un

intervalle de temps moyen de 6 à 7 jours, mais dans certains cas, plus d'un excrément de loup a été collecté dans le parc national au cours d'une même journée. Si l'on prend l'ensemble des excréments collectés au cours d'une même journée, il y a eu 73 occurrences de cerfs et 36 de sangliers, soit une proportion de 140 cerfs et 51 sangliers).

Tableau 3. Composition du régime alimentaire des loups (% de biomasse consommée et % de présence dans les excréments) dans le parc national de Bialowieza au cours d'hivers rigoureux (décembre-avril 1985/86 et 86/87) et d'hivers doux (décembre-avril 1987/88 et 88/89) (voir Figure 1)

Item	Mild winters (n=32)		Severe winters (n=47)	
	% Bio	% Occ	% Bio	% Occ
Red deer	15.3	15.6	31.6	25.5
Roe deer	1.6	3.1	0.6	2.1
Undet. Cervidae	69.2	78.1	61.1	68.1
Total Cervidae	86.1	96.9	93.3	95.7
Wild boar	13.7	46.9	4.6	19.1
<i>Lepus europaeus</i>	0.1	3.1	0.4	2.1
<i>Sciurus vulgaris</i>	0.1	3.1	–	–
Small rodents	+	3.1	0.1	4.2
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	–	–	1.1	4.2
Birds	–	–	+	6.4
Amphibians and reptiles	–	–	0.3	2.1
Plant material	+	31.2	0.2	19.1
Mean biomass consumed per 1 scat (g)	1876.8		1259.7	

n=number of scats

Tableau 4 : Nombre d'ongulés juvéniles (< 1 an) et adultes (> 1 an) trouvés dans les excréments de loups du parc national de Bialowieza

Prey	May–September			October–April		
	Juv	Adult	Undet.	Juv	Adult	Undet.
Red deer	9	5	–	11	8	10
Roe deer	1	2	–	–	3	1
Undet. Cervidae	10	9	6	28	12	25
Total Cervidae	20	16	6	40	22	36
Wild boar	8	1	13	8	–	21

Nous avons comparé ces chiffres (73% de cerfs et 27% de sangliers parmi les proies du loup récupérées dans les excréments) aux nombres de cerfs (cerfs rouges et chevreuils) et de sangliers provenant des observations (données du Tableau 1). L'indice de sélectivité d'Ivlev D modifié par Jacobs (1974) a été calculé pour quantifier la sélectivité des loups envers ces deux principales espèces de proies. D varie de 1 (préférence la plus forte), à 0 (élimination aléatoire des deux proies), à -1 (sélection négative la plus forte). Les cerfs ont été clairement préférés par les loups ($D = 0,36$), et les sangliers ont été pris moins souvent qu'on aurait pu s'y attendre compte tenu de leur proportion dans la communauté ($D = -0,34$).

Les os délicats du chevreuil étaient très visibles et nettement plus faciles à identifier que ceux du cerf rouge. Par conséquent, nous avons accepté 7 restes de chevreuils (3,7% de tous les restes d'ongulés) comme un nombre prudent mais fiable de chevreuils dans le régime alimentaire des loups ; le reste a été classé comme cerf rouge. Ce chiffre correspond approximativement à la proportion de chevreuils dans l'ensemble de la communauté des ongulés (voir Tableau 1).

Les classes d'âge des ongulés déterminées à partir des restes d'os et de poils dans les excréments des loups sont présentées dans le Tableau 4. Chez les cerfs rouges, les sangliers et les cervidés

indéterminés, les **jeunes** ont été les plus intensément attaqués par les loups. Soixante cerfs (61% de tous les cas déterminés) étaient des jeunes de moins d'un an, et 38 étaient plus âgés (39%). Les proportions de faons parmi les cerfs tués par les loups au printemps-été et en automne-hiver étaient similaires (Tableau 5). **Tous les sangliers, sauf un, de l'âge déterminé (94%) étaient des jeunes < 1 an** (Tableau 5). Chez les chevreuils tués par les loups, aucune prévalence de jeunes n'a été notée.

Les données sur l'âge des ongulés tués par les loups (carcasses trouvées en forêt) sont rares : 7 cerfs rouges sur 15 et 2 sangliers sur 5 étaient des jeunes < 1 an.

Tableau 5. Nombre de carcasses d'ongulés trouvées dans le parc national de Bialowieza pendant les périodes automne-hiver (novembre - fin avril) de 1986/87 à 1988/89

Cause of death	Red deer	Wild boar	Roe deer
Winter 1986/87			
Wolves	13	2	–
Wolves or lynx	8	1	1
Total due to predation	21	3	1
Undernutrition and other	2	29	–
Winter 1987/88			
Wolves	11	3	–
Lynx	2	–	–
Wolves or lynx	5	1	1
Total due to predation	18	4	1
Undernutrition and other	–	21	–
Winter 1988/89			
Wolves	1	1	–
Wolves or lynx	7	–	2
Total due to predation	8	1	2
Undernutrition and other	1	4	–
All winters			
Wolves	25	6	–
Lynx	2	–	–
Wolves or lynx	20	2	4
Total due to predation	47	8	4
Undernutrition and other	3	54	–

One moose poached in winter 1986/87 was not included in the table

Rôle de la prédation et de la couverture neigeuse dans la mortalité hivernale des ongulés

La recherche de carcasses effectuée de l'hiver 1986/87 au printemps 1989 a permis de retrouver plus de 120 restes d'ongulés, dont la quasi-totalité (117) a été trouvée entre novembre et fin avril (Tableau 5) : 40 des 50 carcasses de cerfs rouges (80%) étaient des animaux tués par des prédateurs. La prédation est le seul facteur de mortalité enregistré chez le chevreuil (Tableau 5). **Chez le sanglier, 56 des 62 carcasses trouvées (90%) étaient des animaux morts de dénutrition et/ou de maladie.** La plupart des sangliers morts ont été trouvés dans leurs bauge, parfois 2-3 (max. 7) sangliers morts dans la même bauge à la fois. **Les jeunes sangliers étaient les plus vulnérables à la mort par dénutrition : sur 47 carcasses de sangliers d'âge estimé, 40 avaient moins d'un an (87%).**

La mort causée par des facteurs autres que la prédation (le plus souvent la **dénutrition**) a eu un effet sélectif sur la population de sangliers (indice d'électivité d'Ivlev $D = 0,748$) et un effet négatif sur la population de cerfs ($D = -0,753$).

La composition en espèces des ongulés tués par des prédateurs (loup et lynx) et récupérés dans les excréments de loups ne diffère pas ($G = 5,74, P > 0,05, df = 2$). Cependant, ils différaient tous deux

de manière significative de la composition en espèces des ongulés observés (excréments : $G = 9,62$, $df = 3$, $P < 0,025$; animaux tués : $G = 26,9$, $df = 3$, $P < 0,001$) (Fig. 4).

La composition par espèce des ongulés morts de dénutrition et d'isolement diffère significativement de celle des animaux observés ($G = 74,04$, $df = 3$, $P < 0,001$) et de celle des animaux tués par des prédateurs ($G = 155,86$, $df = 2$, $P < 0,001$) (Fig. 4).

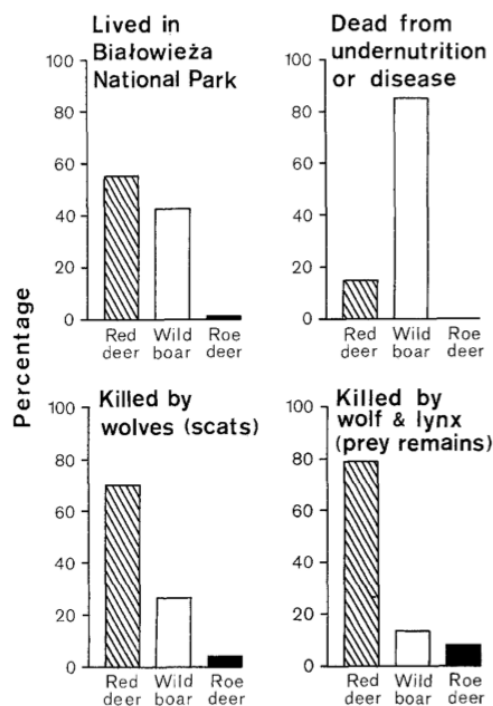


Fig. 4. Pourcentage de cerfs rouges, de sangliers et de chevreuils par rapport au nombre total d'ongulés observés dans le parc national de Białowieża (toute l'année), récupérés dans les crottes de loup (automne-hiver), tués par de grands prédateurs (automne-hiver) et morts de dénutrition et/ou de maladies organiques (automne-hiver)

Les carcasses d'ongulés sont très difficiles à trouver pendant les hivers doux et sans neige (absence de traces). Par conséquent, les changements dans le nombre de carcasses trouvées au cours d'hivers consécutifs ne sont pas seulement le résultat d'un changement dans les habitudes de consommation, mais plutôt le résultat d'un changement de méthode de travail. Cependant, nous pensons que la probabilité de trouver des ongulés tués ou morts était équivalente au cours d'un même hiver. Par conséquent, leurs abondances relatives au cours de chaque hiver montrent l'importance de la prédation et de la couverture neigeuse comme facteurs de mortalité. Au cours de l'hiver extrêmement rigoureux de 1986/87 (voir Figure 1), la mort causée par des facteurs autres que la prédation représentait 55% de tous les ongulés trouvés morts dans le parc. Pendant l'hiver plus doux de 1987/88, cette proportion était de 48%, et pendant l'hiver chaud et sans neige de 1988/89, de 31% seulement.

DISCUSSION

Choix des proies par les loups

En 1985/86-1988/89, le parc national de Białowieża a été intensément utilisé par une meute de loups (comprenant jusqu'à 5 individus). Le territoire de la meute englobait également les forêts gérées à l'extérieur du parc national. Bien que les loups se déplaçaient librement entre les forêts gérées et les forêts primaires protégées, nous pensons que le matériel que nous avons collecté dans le parc national présente à nouveau les relations entre les loups et les animaux sauvages dans les

forêts naturelles du parc. En plus des forêts matures, les parties gérées de la forêt de Bialowieza sont caractérisées par la présence de petite coupe à blanc, de petites parcelles de plantation et des arbres de jeunes classes d'âge. La composition en espèces d'ongulés dans ces forêts diffère, avec notamment une proportion beaucoup plus importante de chevreuils. Les carcasses collectées dans la partie gérée de la forêt de Bialowieza contenaient jusqu'à 30% de chevreuils et une très faible proportion de sangliers (L. Mitkowski, M.Sc., Eng., données non publiées provenant d'inventaires de gibier). Par conséquent, la structure de la communauté des ongulés et les relations loups-ongulés présentées dans cet article sont représentatives des forêts naturelles du parc national de Bialowieza.

Le groupe de loups qui pénétrait dans le parc national était isolé dans l'espace des sources de nourriture anthropogènes et bénéficiait en même temps de ressources alimentaires naturelles abondantes. Nous pensons que les résultats de cette étude décrivent les interactions vierges entre loups et ongulés qui étaient autrefois largement répandues dans les plaines d'Europe continentale. La composition en espèces de la communauté d'ongulés du parc national de Bialowieza diffère de celle des forêts gérées et des habitats agricoles de Pologne et d'Europe centrale : **le cerf rouge et le sanglier sont des espèces dominantes, et le chevreuil est étonnamment peu abondant.** Aucune donnée contemporaine ne permet d'évaluer dans quelle mesure l'assemblage d'ongulés du parc national de Bialowieza reflète le potentiel primitif de cette forêt, mais les fouilles de sites du Paléolithique supérieur et du Mésolithique apportent une certaine confirmation. Jarman (1972, cité par Clutton-Brock 1987) a passé en revue 165 sites de ce type à travers l'Europe et a indiqué que les restes osseux de cerfs rouges ont été trouvés dans plus de 95% de tous les sites, de sangliers dans un peu moins de 85%, de chevreuils dans environ 60%, d'élan dans moins de 15% et de bisons Européens dans moins de 5%.

Les loups qui vivent dans le parc national de Bialowieza et qui sont confrontés à une communauté diversifiée d'ongulés ont tendance à se spécialiser dans la chasse au cerf. Leur préférence pour le cerf était exceptionnellement prononcée pendant les hivers rigoureux, lorsqu'ils chassaient intensivement le cerf et ne tenaient pas compte des nombreuses carcasses de sanglier. Les loups devaient alors chasser davantage de sangliers. **Néanmoins, les sangliers ont été clairement évités par les loups par rapport à leur part dans la communauté des ongulés.** Les chevreuils ont été la proie des loups de façon plus ou moins proportionnelle à leur présence - rare - dans le Parc.

La **prédation sélective** sur le cerf et l'abandon du sanglier semblent être une stratégie de chasse typique des loups dans les vastes régions de forêts de plaine de la partie Européenne de l'Union Soviétique. Filonov (1989) a analysé le choix des proies par les grands prédateurs dans les réserves naturelles soviétiques. Six réserves abritent des communautés d'ongulés composées des mêmes espèces que celles de la Forêt Primaire de Bialowieza, mais sans les bisons Européens et occasionnellement avec le cerf sika *Cervus nippon* introduit. Les données fournies par Filonov (1989) sont comparées au matériel obtenu à Bialowieza (Tableau 6). **Dans tous les cas où des cerfs rouges étaient présents dans la communauté, la préférence des loups pour eux était clairement démontrée.** Dans les régions où les cerfs étaient absents ou rares dans la communauté d'ongulés, les loups choisissaient l'élan, le chevreuil ou le cerf sika introduit, tandis que les sangliers étaient toujours évités par ces prédateurs (Tableau 6). **Une forte contribution des sangliers au régime alimentaire des loups (66,7% de toutes les proies) a été rapportée par Litvinov (1981) dans la réserve de Kyzyl-Agach (au bord de la mer Caspienne) où les sangliers étaient la seule espèce d'ongulés.**

Dans la forêt de Bialowieza, les loups ont sélectionné les faons dans la population de cerfs. Il n'existe pas de données sur la structure d'âge des cerfs rouges dans la forêt de Bialowieza. Il est cependant possible de comparer les données de cette étude aux études menées par Dzieciolowski (1979) dans d'autres forêts extensives de Pologne. Dans quatre populations de cerfs rouges, les jeunes < 1 an représentaient en moyenne 24% de tous les individus (18-38%). Par conséquent, 66% des faons < 1 an parmi tous les animaux capturés par les loups signifie une forte prédation sélective sur les faons de cerfs rouges dans le parc national de Bialowieza. La prévalence des faons parmi les cerfs tués par les loups a également été ré-étudiée par Okarma (1991) dans les montagnes de Bieszczady (Carpathes orientales), en Pologne. L'analyse des restes d'animaux tués par les loups sous-estime cependant le nombre de faons et de marcassins dans le régime alimentaire des loups, car les proies les plus petites sont entièrement consommées (Litvinov 1981, et données des auteurs).

Dans la réserve de Bashkirskii, les faons de moins d'un an représentaient 23% de la population vivante de cerfs et 49% des animaux tués par les loups. Dans la réserve de l'Altai, ces chiffres étaient respectivement de 8% et 15%. Aucune sélection de faons n'a été enregistrée dans la réserve de Sayan-Shushenskii, où les faons ne représentaient que 8% de la population de cerfs.

Tableau 6. Sélectivité des loups sur les espèces d'ongulés dans le Parc National de Bialowieza (ce document) et dans les forêts de six réserves naturelles (« zapovednik ») dans la partie Européenne de l'Union Soviétique (d'après Filonov 1989)

Reserve		Moose	Red deer	Roe deer	Sika deer ^a	Wild boar
Bialowieza NP (n=191)	L	1	55	1	-	42
	K	-	70	3.5	-	26.5
Darvinskii (n=393)	L	75	-	+	-	25
	K	99	-	0.1	-	0.9
Bashkirskii (n=202)	L	53	41	5	-	1
	K	11	71	18	-	-
Pripiatskii (n=47)	L	31	-	12	-	57
	K	11	-	55	-	34
Berezinskii (n=252)	L	54	4	1	-	41
	K	65	11	1	-	23
Okskii (n=259)	L	73	-	-	12	15
	K	71	-	-	29	-
Mordovskii (n=174)	L	45	13	?	34	8
	K	15	3	-	82	-

^a alien, introduced species

L – animals that lived in the study area (in %), K – animals killed by wolves (in %). n=number of wolf kills (in the reserves in the Soviet Union; multi-year data) and number of prey recovered from wolf seats (in Bialowieza National Park)

La sélection par le loup des marcassins dans Bialowieza était évidente : 94% des restes de sangliers dans les excréments étaient ceux de jeunes âgés de moins d'un an. Un recensement effectué par Milkowski et Wdjcik (1984) dans la partie gérée de la forêt primaire de Bialowieza en mars a montré que les marcassins constituaient 57% de la population de sangliers. Dans les montagnes Slovaques des Carpathes, 80% des sangliers capturés par les loups étaient des marcassins < 1 an (Brtek et Voskar 1987). Litvinov (1981) a rapporté que 50% des sangliers capturés par les loups dans la réserve de Kyzyl-Agach étaient des marcassins de moins d'un an. Les recensements aériens ont révélé que les marcassins constituaient 32,1% de la population de sangliers au printemps. Litvinov (1981) a commenté que la sélectivité des loups envers les marcassins avait été sous-estimée car « il a été déterminé par le suivi des meutes que les nouveau-nés et les marcassins de moins de 6 mois étaient complètement consommés par ces prédateurs ». Les sangliers plus âgés, mâles et femelles,

sont une proie difficile, voire invulnérable, pour les loups en raison de leurs défenses et de leur comportement de défense active.

Risque de prédation et taille des groupes d'ongulés

Chez de nombreux mammifères et oiseaux, la **taille des groupes** augmente avec le risque de prédation (voir Elgar 1989). Ces changements saisonniers dans la structure des groupes de cerfs se produisent dans les populations de cerfs, indépendamment de la présence ou de l'absence de prédateurs (voir Dzieciolowski 1979). Cependant, la présence de prédateurs peut favoriser la formation de groupes relativement plus importants en été comme en hiver. Nous avons comparé nos données du parc national de Bialowieza avec les données recueillies de la même manière par Dzieciolowski (1979, 1991) dans cinq grandes forêts de Pologne, dont trois avec prédateurs et deux sans prédateurs (Tableau 7). Avec la présence de loups et de lynx dans la forêt, la proportion de groupes comprenant huit individus ou plus était la plus élevée et atteignait 10-21%, contre 2% dans les zones sans grands prédateurs. La proportion de « groupes » composés d'individus solitaires était la plus élevée dans la population qui avait vécu sans prédateurs pendant plus de 100 ans (Godyfi 1937). De plus, il est probable que la « prédation » exercée par les chasseurs humains (qui recherchent les cerfs visuellement), amène les cerfs à se disperser et à rester solitaires ou en petits groupes.

Par conséquent, il semble que la prédation soit le principal facteur à l'origine des grands groupes de cerfs rouges dans les zones où les prédateurs sont présents, par rapport aux zones sans prédateurs.

Tableau 7. Différences dans la taille des groupes de cerfs rouges dans les forêts Polonaises avec et sans prédateurs

Forest	Predators present	Percent of groups with		
		1 ind	2-7 inds	8+ inds
Białowieża NP	wolf, lynx	19	60	21
Borki	wolf, lynx, hunters	16	74	10
Płaska	wolf, lynx, hunters	28	59	13
Józefów	wolf, hunters	26	67	7
Hawa ^a	hunters	25	73	2
Kobiór ^b	hunters	49	49	2

^a Wolves and lynxes exterminated after World War II

^b Wolves and lynxes exterminated in the first half of 19th century

Data for Płaska, Józefów, Hawa and Kobiór forests taken from Dzieciolowski (1979), Borki Forest after Dzieciolowski (1991). Białowieża National Park – data for all seasons and years pooled

Le **risque de prédation** est également l'explication la plus probable de l'augmentation de la taille des groupes de cerfs rouges lorsque l'épaisseur de la neige augmente, ce qui a été observé dans le parc national de Bialowieza.

Les groupes de sangliers étaient assez stables tout au long de l'année (légèrement plus grands en été). Les groupes plus importants de sangliers semblent être relativement à l'abri des attaques de loups. Il a été observé que le groupe vigilant de sangliers adultes forme un cercle, avec les défenses tournées vers l'extérieur, et qu'ils ne fuient pas (S. Wasik, pers. comm.). Durant l'hiver 1985/86, le Dr. S. Reig a observé une meute de cinq loups interagissant avec une compagnie de plusieurs sangliers dans le parc national de Bialowieza. Les deux espèces ne semblaient pas prêter attention l'une à l'autre, mais il est fort probable que les loups « testaient » les sangliers. Kudaktin (1982) a décrit une **défense active** des petits marcassins par leurs congénères contre les attaques des loups.

Les schémas de regroupement des sangliers en Camargue (France) où il n'y a pas de grands prédateurs, sont très différents de ceux du Parc National de Bialowieza (Dardaillon 1988). En Camargue, les « groupes » les plus courants sont les individus isolés (47% des groupes), suivis des groupes de 2 à 5 individus (41%) et des groupes de 6 individus ou plus (19%). A Bialowieza, les sangliers solitaires ne formaient que 17% de tous les groupes, les groupes de 2-5 individus en formaient 40%, et les groupes > 6 étaient les plus nombreux (43%, données collectées pour toutes les saisons et toutes les années). Des tendances similaires de **regroupement** des sangliers ont été observées par Dzieciolowski (1991) dans la forêt de Borki (nord-Est de la Pologne) où les loups, les lynx et les chasseurs sont des prédateurs. Les individus solitaires formaient 12% de tous les groupes, 29% étaient des groupes contenant 2-5 animaux, et 59% des groupes étaient composés de 6 animaux et plus. **Par conséquent, le risque de prédation est un facteur contribuant à la formation de groupes plus grands chez les sangliers.**

Les chevreuils vivent en solitaire ou en petites familles. Dans la forêt de Kobidr (Dzieciolowski 1979), où aucun grand prédateur n'a été présent depuis plus de 100 ans, la taille moyenne des groupes de chevreuils était de 1,5, ce qui est très similaire à la population vivant sous un risque de prédation constant.

Mortalité hivernale des ongulés - importance relative de la prédation et de la couverture neigeuse

Il n'a pas été possible de déterminer l'effet régulateur des loups sur les populations d'ongulés dans le parc national de Bialowieza car les densités de proies n'ont pas été recensées et l'impact de la prédation n'a pas été quantifié. Néanmoins, la prédation s'est avérée être le facteur de mortalité hivernale le plus important chez le cerf et semble être une caractéristique typique des interactions loup-cerf en Europe. Filonov (1989) a présenté des données sur la mortalité des cerfs dans six réserves de l'Union Soviétique (données collectées par recherche de carcasses). La prédation était la cause de la mort de 78% des carcasses de cerfs localisées dans la réserve Altaiskii, 93% dans Berezinskii, 87% dans Bashkirskii, 83% dans Kavkazskii, 28% dans Mordovskii, et 20% dans la réserve Voronezhskii (moyenne = 65%).

La mortalité des sangliers dans le Parc National de Bialowieza, principalement causée par des facteurs autres que la prédation, était liée à la sévérité des hivers. La neige profonde rend la recherche de nourriture par les sangliers énergétiquement coûteuse et difficile, provoquant la famine, une détérioration rapide et éventuellement une propagation rapide des maladies. Cabofi (1958) a signalé une mortalité massive de sangliers dans la forêt de Bialowieza pendant l'hiver extrêmement rigoureux de 1956. Jezierski (1977) a analysé le taux de mortalité d'une population de sangliers vivant dans le parc national de Kampinos, dans le centre de la Pologne, où les grands prédateurs étaient absents. **Le taux de mortalité des sangliers était très élevé : 84% des jeunes sont morts au cours des deux premières années de leur vie.** Les loups peuvent exercer une forte pression sur les jeunes sangliers, mais il semble qu'en général, la mortalité due à des causes autres que la prédation prévaut dans les populations de sangliers, avec ou sans prédateurs. Dans quatre réserves d'Union soviétique (Filonov 1989), des facteurs autres que la prédation ont causé en moyenne 79% de la mortalité des sangliers (34-100%). La prédation par le loup peut être une cause majeure de mortalité des sangliers dans des cas particuliers, par exemple dans la réserve de Kyzyl-Agach, où le sanglier était la seule espèce d'ongulé et constituait près de 70% des proies du loup (Litvinov 1981).

Les informations sur le chevreuil, peu commun dans le parc national de Bialowieza, sont rares mais méritent quelques commentaires. Seulement 4 carcasses de chevreuil ont été trouvées. Toutes, cependant, ont été tuées par de grands prédateurs. Les chevreuils étaient des proies préférées des loups lorsqu'ils étaient présents (Tableau 6). Selon Filonov (1989), la prédation représentait 100% de la mortalité des chevreuils dans la réserve de Bashkirskii, 97% dans l'Altaiskii, 94% dans l'I'menskii, et 74% dans la réserve de Berezinskii (moyenne = 91%). Cela suggère que la prédation peut être un facteur important de régulation du nombre de chevreuils.

Aucune carcasse de bison Européen mort ou tué n'a été trouvée dans nos études. Depuis la réintroduction du bison dans la nature en 1952, la population a été suivie par des observations directes et des suivis. Aucun cas de bison tué par des loups ou des lynx n'a été trouvé (Drs Z. Krasifiski et M. Krasifiska, comm. pers.). Dans d'anciens rapports écrits sur les bisons de la Forêt Primaire de Bialowieza, quelques cas d'attaques de loups sur des bisons ont été enregistrés (Karcev 1903). Bunevich (1988) n'a trouvé aucune trace de bison d'Europe dans 50 estomacs, 32 excréments et 82 restes de proies de loups dans la partie Biélorusse de la forêt primaire de Bialowieza entre 1979 et 1985. Dans la réserve de biosphère du Caucase, qui abrite une population de bisons **hybrides** Européens et Américains vivant en liberté, ce grand ongulé n'a été trouvé que dans 2% des excréments de loups (Kudaktin 1986). En Amérique du Nord, les loups sont de bons prédateurs des bisons d'Amérique, tant veaux qu'adultes (Carbyn et Trottier 1988). Cependant, les bisons d'Europe survivent dans de petites populations isolées et ne constituent toujours qu'un faible pourcentage des communautés locales d'ongulés. Si on leur laisse le choix, les loups et les lynx préfèrent chasser des espèces plus petites et plus nombreuses. Par conséquent, la prédation ne peut pas être un facteur limitant pour une population de bisons d'Europe à croissance exponentielle qui a maintenant été sauvée de l'extinction.