

# Paysage de la peur en Europe : les loups affectent les modèles spatiaux de l'abrutissement des ongulés dans la forêt primaire de Białowieża, en Pologne



EDITORIAL  
CHOICE

Ecography 36: 1263–1275, 2013

doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x

© 2013 The Authors. Ecography © 2013 Nordic Society Oikos

Subject Editor: Jean-Michel Gaillard. Accepted 3 April 2013

## Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland

D. P. J. Kuijper, C. de Kleine, M. Churski, P. van Hooft, J. Bubnicki and B. Jędrzejewska

D. P. J. Kuijper ([dkuijper@ibs.bialowieza.pl](mailto:dkuijper@ibs.bialowieza.pl)), M. Churski, J. Bubnicki and B. Jędrzejewska, Mammal Research Inst., Polish Academy of Sciences, ul. Waszkiewicza 1, PL-17-230 Białowieża, Poland. – C. de Kleine and P. van Hooft, Wageningen Univ., Resource Ecology Group, Droevendaalsesteeg 3a, NL-6708PB, Wageningen, the Netherlands.

### Résumé

Les grands carnivores peuvent soit influencer directement les populations d'ongulés, soit affecter indirectement leur comportement. Les connaissances des systèmes Européens, contrairement aux systèmes nord-Américains, sur la façon dont cela peut conduire à des effets en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs sont pratiquement absentes. Nous avons étudié si les loups *Canis lupus*, via des effets médiés par la densité et le comportement sur leurs espèces proies ongulées, influencent les modèles de broutage et de régénération des arbres à l'intérieur du parc national de Białowieża, en Pologne. L'intensité du broutage des jeunes arbres (classe de hauteur < 150 cm), indépendamment de l'espèce d'arbre ou du type de forêt, était plus faible à l'intérieur d'une zone centrale de loups (50,5%) où la présence de prédateurs est la plus élevée, que dans le reste du domaine vital de la meute de loups (58,3%). De plus, l'intensité du broutage était réduite lorsque la quantité de **débris ligneux grossiers** (CWD), qui peuvent agir comme un « obstacle à la fuite des ongulés », augmentait (dans un rayon de 5 m) à l'intérieur de la zone centrale de loups. Aucune relation n'existait en dehors de la zone centrale. En conséquence, la proportion d'arbres se développant hors du contrôle des herbivores a augmenté plus fortement avec l'augmentation de la quantité de CWD à l'intérieur qu'à l'extérieur de la zone centrale de loups. Cela suggère qu'à côté des effets directs des loups sur la densité des ongulés causés par une pression de prédation plus élevée à l'intérieur de la zone centrale, les effets de risque sont importants et sont renforcés par les caractéristiques de l'habitat. Ces résultats indiquent que les effets des prédateurs sur les proies, liés au comportement, peuvent devenir plus importants que les effets liés à la densité pour affecter les niveaux trophiques inférieurs. Il s'agit de la première étude, à notre connaissance, qui montre que la CWD peut créer des effets de risque à petite échelle sur les ongulés avec le potentiel d'effets en cascade des grands prédateurs sur les modèles de régénération des arbres pour un système forestier Européen. Ces connaissances élargissent le débat sur la façon dont l'impact des grands prédateurs sur le fonctionnement des écosystèmes dépend du paysage physique, en illustrant ces effets pour un système qui contraste largement à cet égard avec les systèmes nord-Américains.

### INTRODUCTION

Les grands carnivores peuvent jouer un rôle important dans la structuration des communautés d'ongulés avec des **effets en cascade** sur les niveaux trophiques inférieurs (Terborgh et Estes 2010). Dans la vision classique, les carnivores modifient directement ces relations en régulant de

haut en bas les populations d'herbivores et en libérant les plantes du contrôle des herbivores (Oksanen et al. 1981, Fretwell 1987, DeAngelis 1992). Pour plusieurs systèmes de forêts tempérées, ces effets des carnivores sur la communauté d'ongulés, liés à la densité, ont été illustrés à la fois en Europe (Jędrzejewski et al. 2002, Jędrzejewska et Jędrzejewski 2005) et en dehors (McLaren et Peterson 1994, Messier 1994, Ripple et Beschta 2005). **Récemment, il est de plus en plus reconnu que les effets indirects et non létaux des prédateurs sont également importants, voire plus importants que leurs effets létaux directs** (Schmitz et al. 1997, Creel et Christianson 2008).

Les prédateurs peuvent influencer indirectement les ongulés en modifiant leur distribution vers des types d'habitats moins risqués (Lima et Dill 1990, Kie 1999, Creel et al. 2005, Mao et al. 2005, Thaker et al. 2011), en changeant leurs schémas de déplacement (Fortin et al. 2005, Fischhoff et al. 2007), ou en déplaçant leur activité vers des moments moins risqués (Creel et al. 2008, Valeix et al. 2009). En plus ou au lieu de modifier leur distribution spatio-temporelle, les animaux peuvent réduire le risque de prédation en modifiant leur comportement. Une **tactique** courante chez les ongulés est d'augmenter les niveaux de vigilance pendant la recherche de nourriture (Pulliam 1973, Hunter et Skinner 1998, Brown et al. 1999). Alternativement, la taille du groupe peut augmenter pour réduire le risque de prédation individuelle en raison de **l'effet de dilution** et de **confusion** (Bertram 1978, Dehn 1990). Une augmentation de la taille du groupe peut à son tour diminuer le temps de vigilance individuelle (Pulliam 1973, Bertram 1978, Pulliam et al. 1982, McNamara et Houston 1992), et peut augmenter l'efficacité individuelle de la recherche de nourriture (Lipetz et Bekoff 1982, LaGory 1986, Lima et Dill 1990). L'évitement des zones à haut risque et les changements de comportement peuvent tous deux influencer sur la pression exercée par le broutage sur les plantes poussant dans ces zones (Ripple et al. 2001). Le broutage devrait être réduit lorsque les ongulés évitent les zones à haut risque ou augmentent leur niveau de vigilance au détriment de la recherche de nourriture. Alternativement, dans le cas où la taille du groupe augmente en réponse à la pression de prédation, coïncidant avec une réduction du niveau de vigilance individuel, la pression de broutage peut potentiellement augmenter dans les zones à haut risque.

Les effets du risque de prédation ont joué un rôle important pour expliquer les schémas de recrutement des arbres dans le parc national de Yellowstone (YNP) après la réintroduction des loups *Canis lupus*. Le comportement alimentaire des wapitis *Cervus elaphus canadensis* a changé lorsque les loups sont réapparus dans le système (Laundré et al. 2001, Ripple et Beschta 2003, Beyer et al. 2007). **Les habitats présentant un nombre élevé d'obstacles à la fuite (objets qui empêchent les cerfs d'échapper à un prédateur) ou une faible visibilité sont considérés comme présentant un risque de prédation perçu plus élevé et ont tendance à être évités par les wapitis** (Ripple et Beschta 2006, Halofsky et Ripple 2008). Les arbres qui poussent dans ces zones à haut risque peuvent subir moins d'effets du haut vers le bas de la part des herbivores. Ripple et al. (2001) en ont trouvé la preuve en montrant que la hauteur des jeunes arbres du peuplier faux-tremble *Populus tremuloides* était plus élevée et que la densité de chute des wapitis était plus faible à l'intérieur des zones fortement utilisées par les loups, ce qui suggère que les cerfs évitent ces zones. Des études ultérieures, portant sur d'autres espèces d'arbres, ont trouvé des preuves indirectes similaires de changements dans les modèles de recherche de nourriture induits par le comportement, avec un broutage plus faible et une hauteur d'arbre plus élevée dans les habitats à faible visibilité et/ou la présence d'obstacles à la fuite (Ripple et Beschta 2003, 2006). Cependant, le débat se poursuit sur l'importance de ces effets indirects (non létaux) par rapport aux effets directs (létaux) des prédateurs sur leurs proies pour expliquer les modèles de régénération des arbres (Creel et Christianson 2009, Kauffman et al. 2010, Beschta et Ripple 2011). De plus, Winnie (2012) a récemment fait valoir qu'il

existe actuellement peu de preuves incontestées de l'existence d'effets de risque à petite échelle créés par **des obstacles à la fuite** et conduisant à des effets en cascade sur le recrutement des arbres à l'intérieur du YNP.

Contrairement à l'abondante littérature consacrée aux systèmes nord-Américains, les connaissances sur **l'influence indirecte** des grands carnivores sur la végétation par le biais de leurs effets sur les proies des ongulés sont pratiquement absentes des autres systèmes, et notamment des systèmes Européens. Les raisons évidentes de ce manque de connaissances sont l'absence de prédateurs naturels dans de nombreuses régions et la rareté des zones de développement forestier non perturbé. Les parties strictement protégées de la forêt primaire de Białowieża (BPF) en Pologne offrent l'un des rares exemples en Europe où ces interactions tri-trophiques peuvent être étudiées (Jędrzejewska et Jędrzejewski 2005). Cette zone est unique car elle abrite l'assemblage Européen naturel d'espèces d'ongulés (bison d'Europe *Bison bonasus*, élan *Alces alces*, cerf rouge *Cervus elaphus*, chevreuil *Capreolus capreolus*, sanglier *Sus scrofa*) qui coexistent avec leurs prédateurs naturels (loup, lynx *Lynx lynx*). Une autre caractéristique unique est qu'il appartient à l'un des derniers systèmes forestiers naturels, tempérés et de basse altitude d'Europe où, dans une partie de la zone (le parc national de Białowieża, BNP), l'intervention humaine (chasse, sylviculture) a été exclue. La question est de savoir si les connaissances issues des systèmes nord-Américains sont directement applicables à d'autres systèmes dont les paysages sont largement contrastés. Le **paysage de la peur** dans le YNP est fortement déterminé par le paysage physique, les effets de risque les plus forts se produisant, par exemple, dans les grandes vallées fluviales et les crêtes montagneuses (Kauffman et al. 2007). Le paysage physique de la forêt primitive de Białowieża diffère largement des systèmes nord-Américains bien étudiés par au moins deux facteurs qui pourraient affecter les interactions prédateur-proie. **Premièrement**, la zone est dépourvue de grandes vallées fluviales, de montagnes et est principalement composée de forêts de plaine, puisque seulement 5% du territoire est constitué de prairies ouvertes. **Deuxièmement**, la zone est petite (partie Polonaise de la forêt primaire de Białowieża : 600 km<sup>2</sup>, parc national de Białowieża : 105 km<sup>2</sup>) par rapport au YNP (8980 km<sup>2</sup>). Par conséquent, il n'y a pratiquement aucune partie de cette zone où les loups et les lynx sont absents, tout simplement parce que leurs domaines vitaux couvrent l'ensemble du complexe forestier (Schmidt et al. 2009). Par conséquent, les ongulés ne peuvent pas réduire le risque de prédation en se déplaçant vers des zones sans prédateurs comme cela a été illustré pour le YNP (Creel et al. 2005, Fortin et al. 2005, Mao et al. 2005, Kauffman et al. 2007). Cependant, il existe des gradients de risque liés à la fréquence de présence des grands carnivores et les proies des ongulés peuvent se déplacer des habitats à haut risque vers les habitats à faible risque. Pour les loups, des zones centrales de leurs territoires de meute peuvent être définies où, sur une base annuelle, 50% ou plus de toutes les observations d'individus porteurs de colliers émetteurs ont eu lieu (Jędrzejewski et al. 2007, Schmidt et al. 2009). Pendant la saison de reproduction (printemps-été), leur distribution spatiale est limitée à l'intérieur de cette zone centrale, alors qu'en dehors de cette période, ils retournent régulièrement dans la zone centrale (Jędrzejewski et al. 2001). La taille moyenne du territoire d'une meute de loups dans la FBP est de 201 km<sup>2</sup> avec une zone centrale de 35 km<sup>2</sup> (Jędrzejewski et al. 2007). **En tenant compte du taux de mortalité moyen de leurs principales espèces proies, une meute de loups tue annuellement 118 cerfs rouges sur son territoire (Jędrzejewski et al. 2002), dont la moitié serait prédatée à l'intérieur de la zone centrale en fonction du temps que la meute de loups y passe.** Cela se traduirait par 1,7 cerf km<sup>2</sup> (59 cerfs sur 35 km<sup>2</sup>) prélevé par an à l'intérieur du noyau, contre 0,36 cerf km<sup>2</sup> (59 cerfs sur 166 km<sup>2</sup>) dans le reste du territoire. En raison de cette pression de prédation cinq fois plus élevée, on prévoit que les loups affectent directement la densité de cerfs, ce qui entraîne une densité plus faible à l'intérieur qu'à

l'extérieur de la zone centrale de loups. De plus, en raison de la présence plus fréquente des prédateurs et des signaux qui en découlent, les ongulés peuvent percevoir ces zones comme risquées et les éviter ou modifier leur comportement. **Les zones centrales des territoires des loups sont le plus souvent marquées par l'odeur des urines, des excréments et des grattages territoriaux** (Zub et al. 2003) **et les hurlements sont concentrés à l'intérieur des zones centrales** (Nowak et al. 2007). Ces indices olfactifs et acoustiques, en plus des indices visuels, pourraient être utilisés par les ongulés. La perception du risque de prédation pour le cerf rouge est censée être plus élevée à l'intérieur des zones centrales de loups, ce qui entraîne des niveaux de vigilance plus élevés au détriment du temps consacré à la recherche de nourriture. Ces changements directs et indirects induits par les prédateurs peuvent affecter les schémas spatiaux des **effets descendants** des herbivores en créant des zones où l'intensité du broutage des arbres est réduite.

La présente étude avait pour but de vérifier si ces effets directs et indirects des loups sur les cerfs sont visibles dans l'intensité du broutage des jeunes arbres et affectent les modèles de régénération des arbres. Nous avons comparé l'intensité de l'abrouissement des jeunes arbres poussant à l'intérieur d'une zone centrale de loups avec la zone située dans le reste du territoire de la meute. **En raison d'une pression de prédation plus élevée à l'intérieur qu'à l'extérieur de la zone centrale de loups, nous prévoyons que les loups, par le biais de la densité, réduisent l'intensité de l'abrouissement à l'intérieur de la zone centrale de loups.** Pour vérifier si les loups ont des effets supplémentaires liés au comportement, nous avons mis en relation les caractéristiques de l'habitat associées au risque de prédation perçu avec l'intensité de l'abrouissement. Pour ce faire, nous avons mesuré la quantité d'obstacles à l'évasion des cerfs (sensu Halofsky et Ripple 2008) à proximité de chaque jeune arbre ; les débris ligneux grossiers sont les seules barrières physiques pouvant agir de la sorte dans notre système (Fig. 2). Lorsque le risque de prédation (perçu) affecte également le comportement de recherche de nourriture des cerfs, la quantité d'obstacles à la fuite devrait renforcer les effets médiés par la densité et entraîner une forte réduction de l'intensité du broutage, en particulier dans la zone centrale du loup.

## METHODES

### Site d'étude

La forêt primaire de Białowieża (BPF, 52°45'N, 23°50'E) située dans l'Est de la Pologne (600 km<sup>2</sup>) et l'ouest de la Biélorussie (850 km<sup>2</sup>) est une grande forêt continue composée de peuplements d'arbres multi-espèces. Depuis 1921, la partie centrale la mieux préservée de la BPF (47 km<sup>2</sup>) est strictement protégée et aucune intervention humaine (y compris les activités forestières et la chasse) n'est autorisée.

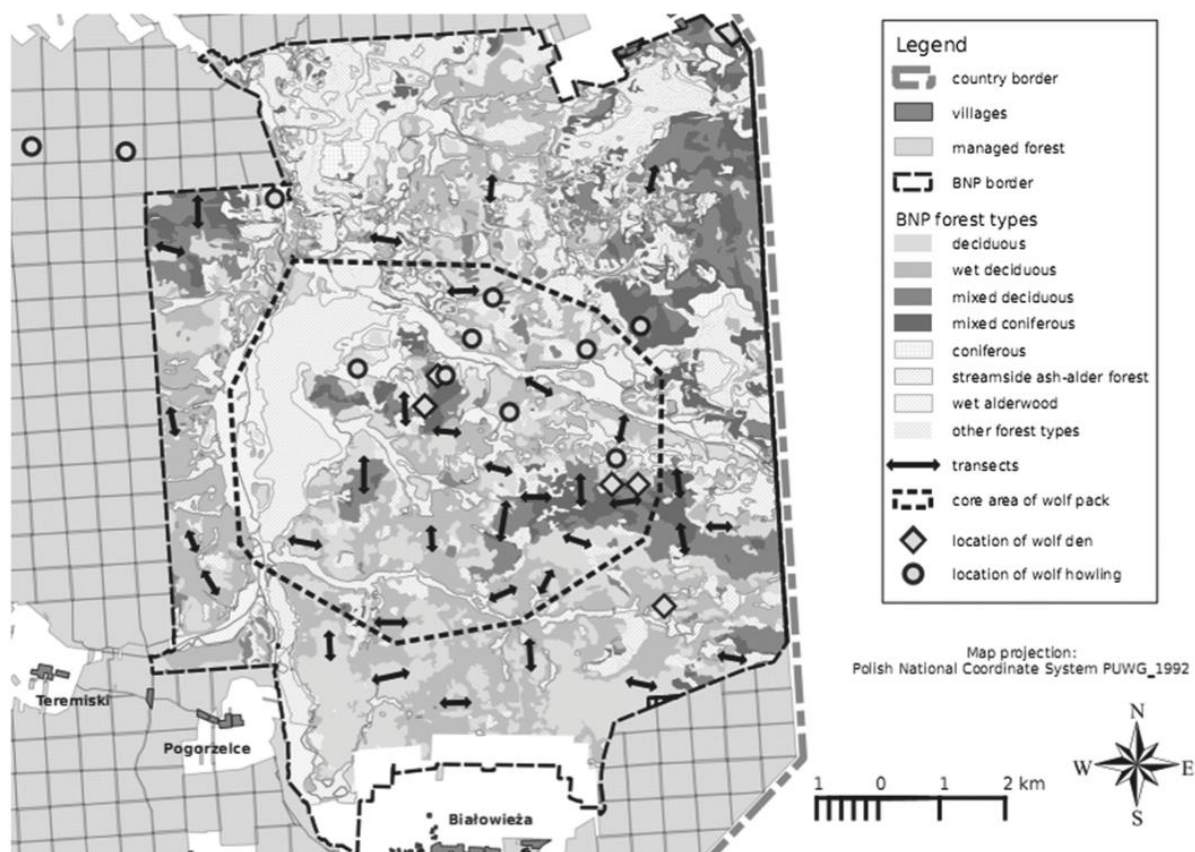
...

### Localisation de la zone centrale de loups

Les estimations précises de la taille et des zones centrales des territoires des meutes de loups proviennent d'études antérieures sur les loups munis de colliers (Jędrzejewski et al. 2007, Schmidt et al. 2009) qui sont continuellement mises à jour par de nouvelles enquêtes. Les quatre territoires actuels des meutes de loups à l'intérieur de la BPF couvrent la totalité de la zone forestière, ne laissant aucune zone vacante (Jędrzejewski et al. 2007, Schmidt et al. 2009). C'est probablement la raison pour laquelle l'emplacement et la taille des territoires des meutes et des zones centrales dans la BPF ont été très stables (Jędrzejewski et al. 2007, Schmidt et al. 2009), avec des tanières situées

au fil des ans dans les mêmes zones centrales (Theuerkauf et al. 2003a, Zub et al. 2003, Schmidt et al. 2008).

Comme la localisation d'un seul territoire d'une meute de loups chevauche le BNP, qui exclut les activités forestières et interdit la chasse, c'est le seul qui nous a permis d'étudier les modèles de régénération des arbres non perturbés par l'homme. La localisation de la zone centrale de cette meute de loups (contenant 3-8 loups) a été basée sur Jędrzejewski et al. (2007). Dans la présente étude, nous avons comparé la zone centrale de loups avec la zone située à l'extérieur de celle-ci (Fig. 1), mais toujours dans les limites du territoire annuel de la meute (95% MCP, Jędrzejewski et al. 2007). Des études précédentes ont montré que les loups à l'intérieur de la BPF hurlaient depuis les parties centrales de leurs territoires où se trouvait également la tanière pour la reproduction et non depuis les périphéries (Nowak et al. 2007). Comme indication de l'utilisation continue de la zone centrale, nous avons sélectionné toutes les observations de hurlements de loups et les sites de tanières connus de la période 2000-2012 à l'intérieur du BNP collectés par les gardes forestiers ou les scientifiques travaillant dans la zone (Fig. 1).



**Figure 1.** Carte de la zone d'étude, le parc national de Białowieża, montrant les types de forêts (d'après Michalczuk 2001) les plus utilisés par les ongulés. Sous la rubrique « autres types de forêts », sont inclus les types de forêts très humides (tels que les marécages et les forêts de tourbières) qui ont en général des effectifs d'ongulés plus faibles. Les emplacements de 34 transects, 17 à l'intérieur et 17 à l'extérieur de la zone centrale du loup, sur lesquels les gaules ont été mesurées sont indiqués. La localisation de la zone centrale du territoire annuel de la meute de loups présente est basée sur Jędrzejewski et al. (2007). Les emplacements des tanières de loups et les observations de hurlements naturels de loups au cours de la période 2000-2012 indiquent une utilisation continue de la zone centrale

### Mesure de l'intensité du broutage à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup

En avril-mai 2012, nous avons établi des transects de 150-300 m de long et de 2 m de large et nous avons enregistré toutes les jeunes pousses d'arbres entre 10-200 cm de hauteur. La longueur exacte

des transects dépendait de la densité des jeunes arbres, l'objectif étant de mesurer au moins 200 jeunes arbres par transect pour obtenir une estimation correcte de l'intensité de l'abrouissement. Pour chaque jeune arbre, nous avons mesuré sa hauteur et estimé l'intensité de l'abrouissement en mesurant le nombre de branches abrouissées (anciennes et nouvelles marques d'abrouissement) sur les 10 branches supérieures. Nous avons mesuré les branches supérieures car elles ont le plus de chance d'être broutées, et c'est probablement le principal facteur qui ralentit la croissance de l'arbre. Comme nous ne pouvons pas distinguer les marques d'abrouissement des différentes espèces d'ongulés, nous avons étudié l'intensité de l'abrouissement des arbres par l'ensemble de la communauté des ongulés. Nous n'avons enregistré que les sèves d'arbres entre 10 et 200 cm, car elles sont à la portée des ongulés dans le système et chevauchent les classes de hauteur préférées (50-150 cm) du cerf rouge (Renaud et al. 2003). Comme le cerf élaphe est le brouteur dominant dans le système (79% du nombre total d'espèces d'ongulés brouteurs à l'exception du sanglier), l'intensité du broutement est largement influencée par cette espèce (voir également Kuijper et al. 2010a).

L'emplacement des transects ( $n = 34$ ) a été attribué de manière aléatoire, mais **stratifié** au sein des types de forêts. Nous avons sélectionné quatre types de forêts qui, ensemble, couvrent 90% de la zone d'étude (Michalczyk 2001) : forêt de feuillus ( $n = 12$ ), forêt humide de feuillus ( $n = 10$ ), forêt mixte de feuillus ( $n = 6$ ), forêt mixte de conifères ( $n = 6$ ). Nous avons réparti les 34 transects de manière égale sur la zone à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup, ce qui a donné un total de 17 transects à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup, avec un nombre égal de transects dans chaque type de forêt (Fig. 1). Le nombre de transects dans chaque type de forêt est lié à la superficie de chaque type, la plupart des transects se trouvant dans le type de forêt le plus courant. Ces types de forêt constituent l'habitat principal des ongulés (surtout le cerf rouge) dans la forêt (Jędrzejewska et al. 1994, Kamler et al. 2008). Nous avons utilisé la division existante en compartiments forestiers à l'intérieur du BNP pour attribuer de manière aléatoire des transects par type de forêt à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup. Les compartiments forestiers sont des blocs de taille égale de 1,15 km<sup>2</sup> (selon l'ancien système Russe). Dans chaque compartiment forestier, un transect par type de forêt a été attribué. Dans certains cas, deux transects se trouvaient dans un même compartiment forestier, mais dans des types de forêt différents et à une distance minimale de 300 m entre les transects.

Cette configuration nous a permis d'étudier l'effet de la zone centrale de loups sur le niveau d'abrouissement des arbres au sein de chaque type de forêt et donc de prendre en compte les différences de structure forestière et de circonstances environnementales. Comme l'activité des loups et des cerfs est affectée par la présence humaine (Theuerkauf et al. 2003b, Theuerkauf et Rouys 2008), nous avons établi les transects uniquement à l'intérieur des limites du parc national qui interdit la chasse et l'accès aux véhicules motorisés et dont l'accès au public est restreint. En outre, les transects ont été établis dans toutes les directions cardinales de la zone centrale afin d'exclure tout gradient d'activité humaine présent dans la zone d'étude (Fig. 1).

### **Arbres poussant hors de portée des ongulés à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup**

Dans chaque transect, on a compté le nombre d'arbres par espèce qui ont grandi hors de portée des ongulés, mesurant entre 200 et 400 cm de hauteur. Les arbres de plus de 200 cm ne sont pas broutés sur la pousse principale (Renaud et al. 2003) et peuvent donc potentiellement être recrutés dans le peuplement. Nous avons utilisé un maximum de 400 cm, afin d'exclure les arbres en

régénération avant les années 1990, lorsqu'aucune information sur l'emplacement de la zone centrale du loup n'est disponible.

### Intensité du broutage en fonction des obstacles à la fuite

Nous avons suivi la définition de Halofsky et Ripple (2008) et avons considéré les grands morceaux de débris ligneux abattus comme des **obstacles** possibles à la fuite qui pourraient masquer la vue ou les voies de fuite des ongulés (Fig. 2). Pour étudier l'interaction entre l'intensité de l'abroustissement et les caractéristiques de l'habitat à petite échelle, nous avons compté la présence d'obstacles à la fuite dans quatre directions (vent) pour chaque jeune arbre rencontré. Nous avons mesuré cela à deux échelles spatiales : dans un rayon de 1 m et de 5 m autour de chaque jeune arbre. Nous avons considéré le bois mort comme un obstacle possible à la fuite lorsque sa taille mesurait au minimum 0,5 m de hauteur au-dessus du sol et 0,5 m de longueur pour les obstacles à la fuite dans un rayon de 1 m, et 0,5 m de hauteur et 1 m de longueur pour les obstacles à la fuite entre 1 et 5 m de rayon. Une hauteur minimale de 0,5 mètre a été utilisée (similaire à celle utilisée par Halofsky et Ripple 2008) car elle masque la vue d'un ongulé en quête de nourriture, tête baissée, et constitue un obstacle qu'un cerf devrait franchir pour s'échapper. La longueur minimale des obstacles à la fuite de 1 m dans un rayon de 1 à 5 mètres a été choisie car nous avons supposé qu'un objet de 0,5 m de long ne peut être considéré comme un obstacle pertinent lorsqu'il est situé plus loin. Un cerf rouge pourrait facilement le contourner et il ne bloque qu'une petite partie de la vue d'un ongulé en quête de nourriture.



**Figure 2.** De grands morceaux de débris ligneux grossiers peuvent agir comme des obstacles à la fuite en obstruant les voies de fuite des ongulés ou augmenter leur perception du risque de prédation en masquant la vue sur des prédateurs potentiels (photo de Hidde Zemel). Exemple d'un jeune arbre (*Tilia cordata*) poussant entre deux obstacles à la fuite (en bas)

### Facteurs de confusion possibles affectant l'abroustissement à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup

Comme la formation de trouées dans la canopée est un facteur principal de la régénération des arbres dans les forêts anciennes (Runkle 1981) et que l'abroustissement des ongulés est plus intense dans les trouées (Kuijper et al. 2009), nous avons également mesuré l'ouverture de la canopée comme **facteur de confusion** potentiel. La couverture de la canopée a été enregistrée en juin (feuilles complètement développées) avec un densiomètre sphérique avec un miroir convexe comme décrit par Lemmon (1956). Pour cela, nous avons établi des transects supplémentaires en juin 2012 pendant le pic de couverture foliaire des arbres, un dans chacun des quatre types de forêt. Nous avons estimé la couverture de la canopée dans les quatre directions du vent et calculé un pourcentage moyen de couverture de la canopée à des endroits réguliers ( $n = 50$  à l'intérieur et  $n =$

75 à l'extérieur de la zone centrale du loup) avec un intervalle de 15 m le long de ces transects avec un minimum de 10 mesures par transect.

Comme la composition ou la diversité des espèces d'arbres diffère potentiellement entre l'intérieur et l'extérieur de la zone centrale des loups en raison des préférences des loups en matière de micro-habitat (Theuerkauf et al. 2003a), nous avons calculé les indices de diversité de Shannon (Pielou 1975) par transect pour tous les jeunes arbres disponibles pour les ongulés (10-200 cm), et nous en avons fait la moyenne pour l'intérieur et l'extérieur de la zone centrale des loups, selon la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

où  $S$  est le nombre d'espèces et  $p$  la proportion de l'espèce  $i$  parmi tous les individus de la classe de hauteur. La valeur minimale de l'indice de Shannon est de 0 lorsqu'une seule espèce est présente et l'indice est le plus élevé lorsque chaque espèce est présente en proportions égales. Des valeurs faibles indiquent une forte dominance d'une seule espèce, soit en raison du faible nombre d'espèces, soit en raison de l'abondance relativement élevée d'une espèce.

### Analyse statistique ...

## RESULTATS

### Broutage à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup

Nous avons mesuré au total 7 414 gaules d'arbres (10-200 cm de hauteur) réparties de manière égale à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup (Tableau 1). La composition des espèces, basée sur la proportion de chaque espèce dans les échantillons de jeunes arbres, était similaire à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup ( $\chi^2 = 2,137$ ,  $DF = 4$ ,  $p = 0,711$ ) et dominée par *Carpinus betulus* (50%), suivi par *Acer platanoides*, *Tilia cordata* et *Picea abies* (Tableau 1). Les autres espèces d'arbres représentaient moins de 5% des arbres échantillonnés (à l'exception de *Sorbus aucuparia* en dehors de la zone centrale du loup). Le nombre d'individus enregistrés par espèce variait évidemment entre les types de forêts, mais était très similaire entre l'intérieur et l'extérieur de la zone centrale du loup (Tableau 1). Seules quelques espèces d'arbres moins abondantes (5% des arbres échantillonnés) ont fait l'objet d'un plus grand nombre d'enregistrements à l'intérieur qu'à l'extérieur de la zone centrale du loup : *Sorbus aucuparia* (93 contre 294 gaules,  $F_{1,68} = 4,65$ ,  $p = 0,035$ ), *Populus tremulus* (6 contre 26,  $F_{1,68} = 5,70$ ,  $p = 0,020$ ), *Malus sylvestris* (0 contre 10,  $F_{1,68} = 6,46$ ,  $p = 0,013$ ). La densité des arbres ( $0,52 \pm 0,06$  vs  $0,53 \pm 0,04$  gaules  $m^2$ ,  $t = 0,380$ ,  $DF = 32$ ,  $p = 0,706$ ) et l'indice de diversité de Shannon ( $0,51 \pm 0,03$  vs  $0,54 \pm 0,04$ ,  $t = 0,474$ ,  $DF = 32$ ,  $p = 0,639$ ) n'étaient pas différents entre les transects respectivement à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup. En outre, la couverture de la canopée ne différait pas entre les deux zones (à l'intérieur  $78,1 \pm 3,3$  vs à l'extérieur  $77,4 \pm 2,8$ ,  $t = 20,48$ ,  $DF = 6,259$ ,  $p = 0,963$ ). Tous ces éléments combinés indiquent que le fourrage disponible pour les ongulés était comparable à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup. Seule la hauteur moyenne des gaules était légèrement, mais significativement statistiquement plus élevée à l'extérieur ( $59,8 \text{ cm} \pm 0,61$ ) qu'à l'intérieur ( $52,9 \text{ cm} \pm 0,59$ ) de la zone centrale du loup (Tableau 1,  $t = 29,491$ ,  $DF = 7412$ ,  $p < 0,001$ ).

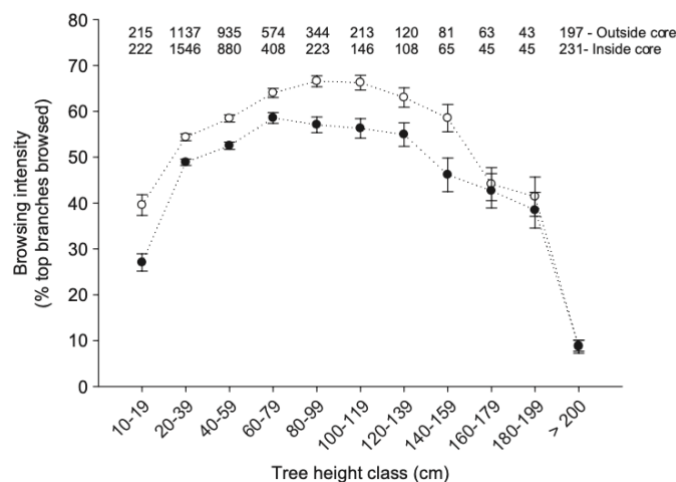
L'intensité du broutage, mesurée comme la proportion de branches broutées pour toutes les espèces d'arbres combinées, a montré un optimum entre 50 et 150 cm de hauteur de jeune arbre à



l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup (effet de la hauteur de jeune arbre :  $F_{10,7819} = 221,33, p < 0,001$ , Fig. 3). L'intensité du broutage pour toutes les classes de hauteur combinées était plus faible sur les jeunes arbres poussant à l'intérieur ( $44,7\% \pm 4,6$ ) qu'à l'extérieur ( $51,4\% \pm 5,2$ ) de la zone centrale du loup ( $F_{10,7819} = 45,64, p < 0,001$ ), mais cette différence devenait plus faible avec l'augmentation de la hauteur des jeunes arbres (interaction entre la hauteur des jeunes arbres et la zone centrale :  $F_{10,7819} = 2,62, p = 0,003$ ). Au-dessus de 160 cm, il n'y avait pas de différence. Lorsque tous les arbres situés à la hauteur préférée des cerfs sont combinés (tous les arbres 150 cm, Renaud et al. 2003), l'intensité globale de l'abroustissement était de 8% inférieure à l'intérieur ( $50,5\%$ ) qu'à l'extérieur ( $58,3\%$ ) de la zone centrale du loup ( $t = -11,95, DF = 7156, p < 0,001$ ).

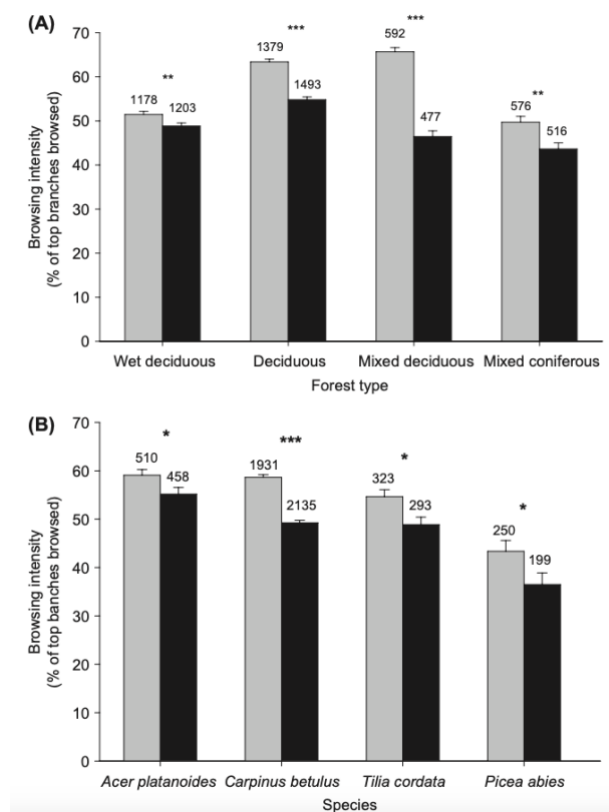
**Tableau 1.** Caractéristiques de la zone échantillonnée à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup dans le parc national de Białowieża, Pologne. Nombre de jeunes arbres enregistrés, longueur du transect, description de la composition des espèces de jeunes arbres (pourcentage de jeunes arbres, nombre de jeunes arbres) dans laquelle seuls les jeunes arbres disponibles pour le broutage des ongulés sont inclus (< 200 cm). La couverture de la canopée fait référence à la fermeture de la canopée des peuplements d'arbres à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup

Description	Inside wolf core area	Outside wolf core area
Number of trees saplings (10–200 cm)	3689	3725
Number of transects	17	17
Total transect length (m)	3570	3540
Tree sapling density (no. m <sup>-2</sup> ± SE)	0.52 (± 0.06)	0.53 (± 0.04)
Tree sapling height (in cm ± SE)	52.9 (± 0.59)	59.8 (± 0.61)
<i>Carpinus betulus</i> (% , no.)	58 (2135)	52 (1931)
<i>Acer platanoides</i>	12 (458)	14 (510)
<i>Tilia cordata</i>	8 (293)	9 (323)
<i>Picea abies</i>	5 (199)	7 (250)
<i>Ulmus glabra</i>	4 (134)	1 (45)
<i>Betulus</i> spp.	3 (123)	2 (87)
<i>Sorbus aucuparia</i>	3 (93)	8 (294)
<i>Corylus avellana</i>	2 (90)	3 (98)
<i>Quercus robur</i>	2 (82)	2 (62)
<i>Fraxinus excelsior</i>	2 (59)	2 (61)
<i>Euonymus europaeus</i>	<1 (10)	<1 (15)
<i>Populus tremula</i>	<1 (6)	<1 (26)
<i>Pinus sylvestris</i>	<1 (5)	<1 (5)
<i>Salix</i> spp.	<1 (1)	<1 (8)
<i>Sambucus nigra</i>	<1 (1)	0 (0)
<i>Malus sylvestris</i>	0 (0)	<1 (10)
Shannon diversity index (± SE)	0.51 (± 0.03)	0.54 (± 0.04)
Canopy cover (± SE)	78.1 (± 3.3)	77.4 (± 2.8)



**Figure 3.** Intensité du broutage des jeunes arbres par classe de hauteur à l'extérieur (○) et à l'intérieur (●) de la zone centrale du loup, mesurée comme la proportion des 10 branches supérieures broutées à différentes classes de hauteur des jeunes arbres. Les moyennes (± SE) sont basées sur 17 transects à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup. La taille des échantillons est indiquée en haut du graphique

Cette tendance générale à une intensité de broutage plus faible (pour toutes les espèces combinées) a également été observée en comparant les transects à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup au sein des types de forêts (Fig. 4A). L'intensité du broutage des jeunes arbres (hauteur 10-200 cm) était plus faible à l'intérieur qu'à l'extérieur de la zone centrale du loup pour les feuillus humides ( $t = -3,131$ ,  $DF = 2379$ ,  $p < 0,01$ ), les forêts de feuillus ( $t = -8,207$ ,  $DF = 2867,50$  (variances égales non supposées),  $p < 0,001$ ), les forêts mixtes de feuillus ( $t = -11,355$ ,  $DF = 909,83$ ,  $p < 0,001$ ), les forêts mixtes de conifères ( $t = -3,082$ ,  $DF = 1090$ ,  $p < 0,01$ ). De plus, l'intensité du broutage était plus faible à l'intérieur des zones centrales du loup qu'à l'extérieur en comparant les quatre espèces d'arbres les plus communes (Fig. 4B) ; *Acer platanoides* ( $t = -2,308$ ,  $DF = 922,95$ ,  $p = 0,021$ ), *Tilia cordata* ( $t = -2,565$ ,  $DF = 614$ ,  $p = 0,011$ ), *Carpinus betulus* ( $t = -12,800$ ,  $DF = 4064$ ,  $p < 0,001$ ), *Picea abies* ( $t = -2,224$ ,  $DF = 447$ ,  $p = 0,027$ ).

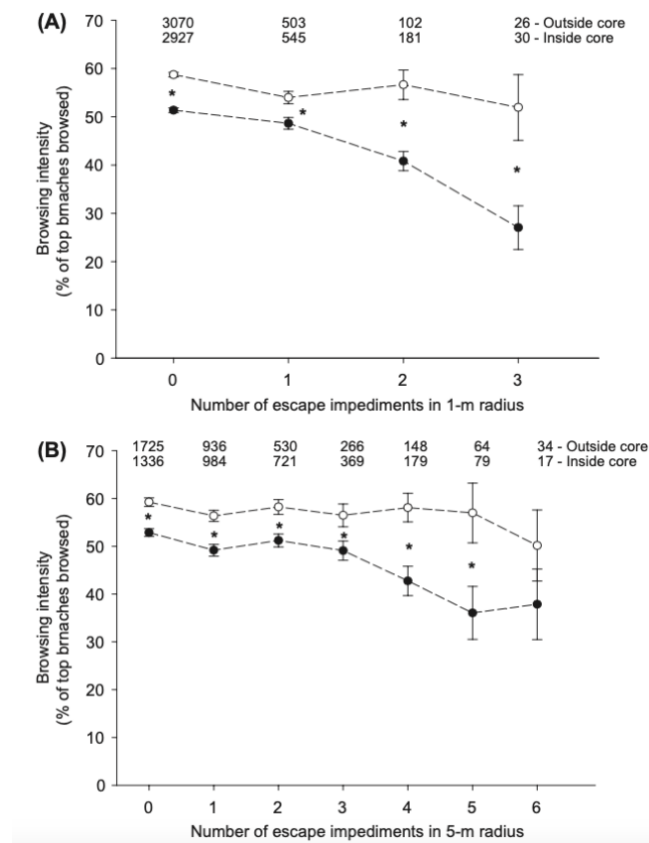


**Figure 4.** (A) Intensité du broutage des jeunes arbres (10-200 cm de hauteur) par type de forêt à l'extérieur (barres grises) et à l'intérieur (barres noires) de la zone centrale du loup. (B) Intensité du broutage des quatre gaules les plus communes (10-200 cm) par espèce d'arbre avec plus de 150 gaules à l'extérieur (barres grises) et à l'intérieur (barres noires) de la zone centrale du loup. Seules les quatre espèces d'arbres les plus communes de l'échantillon sont présentées avec au moins 150 jeunes arbres à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup (les tailles des échantillons sont indiquées au-dessus des barres). Les différences significatives dans l'intensité de l'abroustissement au sein des types de forêts et des espèces d'arbres sont indiquées par un astérisque (\*p 0,05, \*\*p 0,01, \*\*\*p 0,001)

### Intensité de la navigation et obstacles à l'évasion

Nous avons testé l'effet de la présence d'obstacles à la fuite séparément pour les gaules à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup à deux échelles spatiales : dans un rayon de 1 m et dans un rayon de 5 m (Fig. 5). Lorsque le nombre d'obstacles à la fuite dans un rayon de 1 m d'un jeune arbre augmente, le pourcentage d'abroustissement des jeunes arbres (10-200 cm) diminue à l'intérieur (test de Jonckheere  $J = 1039546,00$ ,  $z = -4,870$ ,  $p < 0,001$ ) et à l'extérieur de la zone centrale du loup (test de Jonckheere  $J = 934532,50$ ,  $z = -2,769$ ,  $p < 0,01$ , Fig. 5A). Cependant, l'intensité du broutement diminuait plus fortement avec le nombre d'obstacles à la fuite à l'intérieur (de 51 à 27%) qu'à l'extérieur (de 59 à 52%) et était toujours plus faible à l'intérieur de la zone

centrale du loup pour chaque nombre d'obstacles à la fuite présents (à  $p < 0,0125$  après correction de Bonferroni). Dans un rayon de 5 m, le pourcentage d'abrouissement des gaules diminue avec l'augmentation du nombre d'obstacles à l'évasion, mais cet effet ne se produit qu'à l'intérieur de la zone centrale du loup (test de Jonckheere  $J = 2363964,00$ ,  $z = 4,731$ ,  $p < 0,001$ , Fig. 5B). En dehors de la zone centrale du loup, l'intensité du broutage n'était pas liée au nombre d'obstacles à la fuite présents (test de Kruskal-Wallis,  $H(6) = 7,725$ ,  $DF = 1$ ,  $p = 0,259$ ).

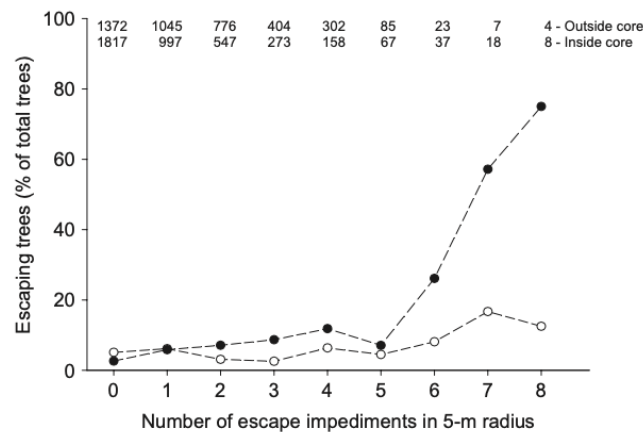


**Figure 5.** Intensité du broutage des jeunes arbres (10-200 cm) à l'extérieur (○) et à l'intérieur (●) de la zone centrale du loup en fonction de la présence d'un nombre variable d'obstacles à la fuite dans un rayon de 1 m (A) et dans un rayon de 5 m autour de chaque jeune arbre (B). La taille des échantillons est indiquée en haut de chaque graphique, l'intensité de l'abrouissement n'est déterminée que pour des échantillons de > 10 arbres. Les astérisques indiquent les différences significatives entre l'intérieur et l'extérieur du noyau selon le test de Mann-Whitney avec correction du niveau de signification par Bonferroni ( $p < 0,0125$  dans (A) et  $p < 0,007$  dans (B))

### Arbres poussant hors de portée de l'abrouissement des ongulés

Nous avons exploré les effets possibles à long terme des loups sur la régénération des forêts en comparant la proportion d'arbres qui ont échappé au broutage des ongulés (tous les arbres de 200 à 400 cm de hauteur). Dans l'ensemble, nous avons observé un nombre plus élevé d'arbres échappés (200-400 cm) à l'intérieur ( $n = 230$ ) qu'à l'extérieur ( $n = 197$ ) de la zone centrale de présence du loup. À l'intérieur de la zone centrale du loup, les arbres qui ont grandi hors de portée des ongulés étaient plus nombreux sur les sites où des obstacles à l'évasion étaient présents que sur les sites sans obstacles à l'évasion (194 avec obstacles à l'évasion contre 36 sans obstacles, ( $\chi^2 = 108,54$ ,  $DF = 1$ ,  $p < 0,0001$ ). En dehors de la zone centrale du loup, il n'y avait pas de différence entre le nombre d'arbres au-dessus de la hauteur d'abrouissement qui poussaient près des obstacles d'évasion (105) et le nombre d'arbres (92) qui n'en avaient pas ( $\chi^2 = 0,858$ ,  $DF = 1$ ,  $p = 0,354$ ). Bien que le nombre absolu d'arbres au-dessus de la hauteur d'abrouissement était faible (Fig. 6), le pourcentage qu'ils représentaient par rapport au total des arbres enregistrés dans chaque classe

augmentait avec le nombre d'obstacles à l'évasion à l'intérieur (coefficient de corrélation de Spearman,  $\rho = 0,90$ ,  $n = 9$ ,  $p = 0,001$ ) et à l'extérieur ( $\rho = 0,667$ ,  $n = 9$ ,  $p = 0,05$ ) de la zone centrale du loup. Cependant, le pourcentage d'arbres situés au-dessus de la hauteur d'abrouissement augmentait plus fortement avec le nombre d'obstacles à la fuite à l'intérieur de la zone centrale du loup (corrélation sur les différences à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale  $\rho = 0,883$ ,  $n = 9$ ,  $p = 0,002$ ). Avec un nombre élevé d'obstacles à la fuite, jusqu'à 75% des jeunes arbres ont dépassé la hauteur d'abrouissement à l'intérieur de la zone centrale du loup, contre 16% à l'extérieur.



**Figure 6.** Pourcentage d'arbres poussant hors de portée des ongulés (200-400 cm) par rapport au nombre total d'arbres présents en fonction de la quantité d'obstacles à la fuite dans un rayon de 5 m autour d'un arbre à l'extérieur (○) et à l'intérieur (●) de la zone centrale du loup. Le nombre total d'arbres présents dans chaque catégorie est indiqué en haut de la figure

## DISCUSSION

Notre étude a montré que l'intensité du broutage des jeunes arbres par les ongulés, quelle que soit l'espèce d'arbre, était réduite de 8% à l'intérieur de la zone centrale d'une meute de loups par rapport au reste de leur territoire. Cette différence d'intensité d'abrouissement entre l'intérieur et l'extérieur de la zone centrale augmente fortement avec la quantité de **débris ligneux grossiers** (CWD) à proximité directe des jeunes arbres. Par conséquent, plus la quantité de débris ligneux grossiers à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup est importante, plus le nombre d'arbres pouvant dépasser la hauteur d'abrouissement est élevé à l'intérieur par rapport à l'extérieur de la zone centrale du loup. Alors qu'une pression de prédation plus élevée peut expliquer la baisse globale de l'intensité de l'abrouissement à l'intérieur de la zone centrale, les changements de comportement des ongulés entraînent une réduction plus forte de l'abrouissement que les seuls effets médiés par la densité. Ces modèles indiquent clairement que la CWD peut créer des effets de risque à petite échelle pour les ongulés qui broutent. Il s'agit de la première étude, à notre connaissance, qui montre le potentiel des effets en cascade des grands prédateurs sur la régénération des arbres dans un système forestier Européen. Comme le paysage physique de notre zone d'étude contraste largement avec les systèmes Américains déjà étudiés, cette étude accroît notre compréhension des effets indirects des prédateurs sur le fonctionnement des écosystèmes dans différents paysages.

### Prédation des ongulés à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du territoire du loup

Nous avons observé des niveaux d'abrouissement plus faibles sur les arbres poussant à l'intérieur de la zone centrale du territoire d'une meute de loups. Les différentes espèces d'arbres ont montré une réduction similaire de la proportion de branches broutées. Comme le cerf rouge est le principal

brouteur dans notre système (Jędrzejewska et al. 1997) et qu'il joue un rôle important dans la détermination des modèles de régénération des arbres (Kuijper et al. 2010*a, b*), les modèles de broutement sont principalement déterminés par cette espèce. Cela correspond à l'intensité d'abrouissement la plus élevée observée sur les jeunes arbres dans la classe de hauteur d'abrouissement préférée du cerf rouge de 50-150 cm (Renaud et al. 2003). La réduction de l'intensité de l'abrouissement à l'intérieur de la zone centrale du loup s'explique plus facilement par les effets de la densité du loup sur le cerf (Jędrzejewski et al. 2002). **En se basant sur le fait que les loups passent plus de 50% de leur temps annuel dans la zone centrale de leur territoire** (Jędrzejewski et al. 2007, Schmidt et al. 2009) et que leur distribution spatiale au printemps-été est restreinte dans cette zone centrale (Jędrzejewski et al. 2001), nous avons calculé une pression de prédation 5 fois plus élevée (en utilisant Jędrzejewski et al. 2002) dans la zone centrale sur une base annuelle. **En dehors de la période de reproduction (automne-hiver), les loups augmentent leurs distances de déplacement quotidien et utilisent leur territoire de manière rotative** (Jędrzejewski et al. 2001), par conséquent les proies tuées peuvent être trouvées sur l'ensemble de leur territoire (Jędrzejewska et Jędrzejewski 1998). Cette pression de prédation plus élevée, combinée à la forte fidélité au territoire des cerfs rouges vivant dans cette zone (Kamler et al. 2008), devrait conduire à une plus faible densité de cerfs rouges et à une plus faible intensité d'abrouissement dans la zone centrale.

En plus de ces effets liés à la densité, les effets liés au comportement peuvent conduire à une réduction de l'intensité de l'abrouissement par les ongulés qui évitent les habitats ou les périodes à risque (Lima et Dill 1990, Mao et al. 2005, Creel et al. 2008, Valeix et al. 2009, Thaker et al. 2011) ou qui modifient leur comportement (Pulliam 1973, Hunter et Skinner 1998, Brown et al. 1999). Bien que les caractéristiques de l'habitat entre les zones centrales des loups et le reste de leurs territoires puissent différer (voir ci-dessous), la disponibilité du fourrage pour les ongulés brouteurs semble similaire dans les deux zones. Nous avons observé une composition similaire des espèces de jeunes arbres, aucune différence dans l'indice de diversité de Shannon et aucune différence dans la densité des jeunes arbres enregistrés à l'intérieur et à l'extérieur de la zone centrale du loup. Nous avons seulement constaté que la hauteur des jeunes arbres était supérieure de 7 cm à l'extérieur de la zone centrale du loup, ce qui n'a probablement pas d'effet important sur la disponibilité du fourrage pour le cerf rouge. Le fait qu'à l'intérieur de la zone centrale, plus de 50% des branches des arbres de la classe de hauteur 50-100 cm sont broutées montre que les ongulés sont encore abondamment présents. Des études antérieures menées dans le parc national de Yellowstone ont montré que les cerfs sont devenus plus vigilants après le retour des loups dans la région (Laundré et al. 2001). **D'autres études ont également montré que les cerfs peuvent répondre directement par une vigilance accrue et une recherche de nourriture plus faible uniquement lorsque les loups sont présents** (Creel et Winnie 2005, Liley et Creel 2008). Ces **effets comportementaux** étaient déjà observés lorsque les loups se trouvaient à moins de 3 km (Liley et Creel 2008). Des effets directs similaires de la présence de prédateurs sur le comportement des proies ont également été observés dans des systèmes Africains (Valeix et al. 2009). De même, les cerfs rouges de notre zone d'étude peuvent percevoir les zones centrales de loups comme plus risquées en raison de la fréquence plus élevée de présence de loups (Jędrzejewski et al. 2001, Schmidt et al. 2009) et montrer des changements comportementaux conduisant à une efficacité de recherche de nourriture plus faible lorsqu'ils sont présents à l'intérieur de la zone centrale de loups.

Le fait que les **effets de risque** constituent un mécanisme sous-jacent important expliquant les schémas observés dans l'intensité de l'abrouissement est l'intensité de l'abrouissement est très clairement indiquée par la relation que nous avons trouvée avec la présence de **débris ligneux**

**grossiers** (CWD). Il a été démontré que les ongulés des systèmes Africains évitent et sont plus vigilants dans les habitats à faible visibilité (Underwood 1982, Shrader et al. 2008, Valeix et al. 2009). Des études Américaines antérieures ont montré que les cerfs réduisent leur recherche de nourriture et augmentent leur niveau de vigilance à proximité d'objets qui réduisent la visibilité de l'habitat ou qui peuvent servir d'objets **entravant** la fuite (Halofsky et Ripple 2008, Liley et Creel 2008). Ces obstacles à la fuite peuvent être des vallées de rivière, des crêtes, des arbres tombés ou des rochers (Halofsky et Ripple 2008). Il existe un consensus sur le fait que les effets indirects des prédateurs sur les ongulés sont liés aux caractéristiques de l'habitat, mais l'échelle à laquelle ces effets se produisent est moins claire. Alors que plusieurs études Américaines ont illustré les effets de la présence de prédateurs sur la distribution à grande échelle des ongulés en fonction du risque de prédation (Lima et Dill 1990, Kie 1999, Creel et al. 2005, Mao et al. 2005), il n'existe pas de preuve incontestable que les ongulés réagissent à des facteurs de risque à petite échelle affectant le comportement de recherche de nourriture ou la sélection de parcelles à petite échelle (Winnie 2012). Le fait que, dans la présente étude, l'intensité de l'abroustissement des arbres était plus réduite avec l'augmentation de l'encéphalopathie spongiforme bovine à l'intérieur de la zone centrale du loup qu'à l'extérieur de cette zone, suggère que les cerfs subissent des effets de risque de prédation plus élevés (risque de prédation perçu). En dehors de la zone centrale de loups, où le taux de rencontre avec les loups est plus faible, l'intensité de l'abroustissement des cerfs n'était pas liée à la présence de la maladie débilitante chronique. De même, le nombre d'arbres poussant hors de portée des herbivores (200 cm) a augmenté avec l'accroissement de la présence de l'encéphalopathie des cervidés uniquement à l'intérieur de la zone centrale du loup. Cela montre qu'une présence plus importante de loups n'est pas le seul facteur, mais que des facteurs de risque à petite échelle sont importants, liés aux caractéristiques de l'habitat, comme la présence de CWD. La présente étude suggère que les effets comportementaux des prédateurs sur les proies peuvent ainsi devenir plus importants que les effets liés à la densité pour affecter les niveaux trophiques inférieurs.

Selon l'**hypothèse de l'allocation des risques**, les niveaux de vigilance des cerfs peuvent en fait diminuer lorsque la rencontre avec un prédateur augmente (Lima et Bednekoff 1999). Des preuves de cette **théorie** ont également été trouvées dans les systèmes loup-cerf rouge (Creel et al. 2008). Cependant, ces effets comportementaux des cerfs rouges en réponse à la présence du loup ont été observés dans des systèmes avec un paysage ouvert où les cerfs voient souvent les loups approcher et peuvent y répondre à l'avance (Creel et al. 2008). La façon dont les cerfs réagissent à la présence de prédateurs dans des systèmes forestiers fermés, avec une faible visibilité et moins de chance de détecter les prédateurs à vue, comme notre zone d'étude actuelle, est encore largement inconnue et peut différer de ces modèles. Les effets interactifs des indices de la présence de prédateurs et des caractéristiques de l'habitat semblent influencer dans ces systèmes, les schémas spatiaux de régénération des arbres et fournir des endroits locaux où la pression des herbivores est réduite et la régénération des arbres accrue.

### **Paysage de la peur ou explication alternative des différences d'abroustissement ?**

Nous expliquons la plus faible intensité d'abroustissement des jeunes arbres observée à l'intérieur de la zone centrale du loup comme étant le résultat d'une **combinaison** d'effets directs (létaux) et indirects (non létiaux) des prédateurs sur leurs espèces-proies. Cependant, il pourrait y avoir plusieurs **facteurs de confusion** expliquant nos résultats.

Comme la zone centrale et la zone non centrale n'ont pas été choisies au hasard, d'autres **facteurs de confusion** ne peuvent être contrôlés. Des études antérieures menées dans la FBP ont montré

que les tanières de loups se trouvent souvent dans des parties de leur territoire qui sont associées à la moindre activité humaine et souvent les plus éloignées de toute route ou village (Theuerkauf et al. 2003*b*, Theuerkauf et Rouys 2008). Pour minimiser ces différences potentielles entre l'intérieur et l'extérieur des zones centrales, nous avons placé des transects dans toutes les directions cardinales à partir des zones centrales afin d'exclure les gradients possibles dans l'activité humaine. En outre, nous avons limité notre étude au BNP, où les véhicules motorisés, la chasse et les activités forestières sont interdits. Quoiqu'il en soit, la zone centrale du loup étudiée est la partie de la zone d'étude la moins visitée par les gens, principalement en raison de la concentration de touristes en visite dans le coin sud-ouest de la forêt. **Cela peut avoir affecté les schémas de distribution du cerf et l'intensité du broutage. Des études menées dans d'autres systèmes ont montré que les cerfs peuvent se concentrer dans les parties les plus fréquemment visitées par les humains pour échapper à la pression de prédation** (Kloppers et al. 2005, Muhly et al. 2011, Rogala et al. 2011). On ne sait pas si les cerfs de notre zone d'étude présentent également des réponses comportementales similaires. Cependant, si c'est le cas, les niveaux d'abrouissement plus faibles à l'intérieur de la zone centrale du loup peuvent toujours être interprétés comme résultant d'effets indirects des prédateurs créant un risque de prédation perçu plus élevé à l'intérieur des zones centrales. Il est également possible que les cerfs de notre zone d'étude réagissent différemment à la présence humaine, car ils sont chassés intensivement en dehors de la zone strictement protégée. Des études antérieures menées dans la forêt primaire de Białowieża ont montré que les cerfs évitent également les zones d'activité humaine (Theuerkauf et Rouys 2008). Dans ce cas, on aurait pu s'attendre à une tendance inverse dans les niveaux d'abrouissement des arbres observés, avec un abrouissement plus important dans la zone la moins perturbée, donc à l'intérieur de la zone centrale du loup. Comme cela ne s'est pas produit, nous ne considérons pas l'activité humaine comme un facteur de confusion important expliquant nos résultats.

En outre, la localisation des zones centrales de loups peut être liée à d'autres caractéristiques de l'habitat. Nos résultats ont montré que la densité des arbres, l'indice de diversité de Shannon et le couvert végétal sont comparables dans les zones centrales et non centrales. Seule la hauteur moyenne des jeunes arbres était plus élevée (7 cm) à l'extérieur de la zone centrale du loup par rapport à l'intérieur de la zone centrale. Cette différence ne peut pas être expliquée par l'intensité de l'abrouissement, car elle était plus élevée à l'extérieur de la zone centrale du loup. Comme il n'y avait pas de différence dans la couverture de la canopée, qui est un indicateur de la disponibilité de la lumière, une plus grande fertilité du sol à l'extérieur de la zone centrale du loup pourrait potentiellement entraîner un taux de croissance plus élevé des jeunes arbres et expliquer ces résultats. Des études antérieures ont montré que les tanières et les sites de repos des loups dans notre zone d'étude sont plus souvent situés dans les forêts de conifères que dans des endroits aléatoires, mais qu'ils sont également présents dans tous les autres types de forêts présents (Theuerkauf et al. 2003*a*). Nous avons observé que la plus faible intensité d'abrouissement à l'intérieur de la zone centrale du loup se retrouve dans chaque type de forêt. Ceci indique que les différences de type de forêt entre l'intérieur et l'extérieur de la zone centrale de loups ne sont pas un facteur de confusion dans nos analyses. D'autres caractéristiques de l'habitat liées au risque de prédation perçu, telles que la visibilité de l'habitat (Shrader et al. 2008, Valeix et al. 2009) et la quantité d'obstacles à la fuite (Halofsky et Ripple 2008), n'étaient pas différentes entre l'emplacement des tanières (dans la zone centrale du loup) et l'emplacement aléatoire en dehors de la zone de tanière (Theuerkauf et al. 2003*a*), ce qui suggère qu'il ne s'agit pas non plus d'un facteur de confusion important expliquant nos résultats.

Enfin, les modèles observés peuvent être causés par le second prédateur du système, le lynx, qui prédate également les cerfs rouges (Okarma et al. 1997). De plus en plus de preuves suggèrent que les prédateurs en embuscade, tels que le lynx, produisent des effets de risque induits par le comportement plus fort que les chasseurs en « course » tels que les loups (Schmitz et Suttle 2001, Thaker et al. 2011). Les domaines vitaux des loups et des lynx dans la FBP se chevauchent considérablement et, dans certains cas, les zones centrales de leurs territoires se chevauchent (Schmidt et al. 2009). Cependant, le territoire des loups utilisé dans la présente étude à l'intérieur du parc national de Białowieża a montré peu de chevauchement avec les territoires actuels des lynx. Alors que le territoire du lynx avait une zone centrale située au sud du BNP, les loups avaient les leurs dans les parties nord (Schmidt et al. 2009). De plus, la localisation des territoires (et de la zone centrale) du lynx n'est pas stable et change chaque année (K. Schmidt comm. pers.). Par conséquent, la localisation des territoires de lynx ne constitue pas une explication probable des niveaux d'abrutissement qui sont réduits pendant de plus longues périodes, permettant des effets sur la proportion d'arbres échappant au contrôle des herbivores.

En conclusion, nous sommes enclins à interpréter la plus faible intensité d'abrutissement des arbres observée à l'intérieur des zones centrales de loups comme étant principalement le résultat d'une pression de prédation plus élevée et d'une **perception accrue du risque de prédation** par les ongulés plutôt que d'autres facteurs associés à la zone centrale de loups.

### **Paysage de la peur dans les systèmes Européens**

Les grands carnivores ont disparu dans de nombreuses régions du monde, entraînant des effets en cascade sur le fonctionnement des écosystèmes (Estes et al. 2011). En particulier dans les zones densément peuplées, comme l'Europe, la **fonction** des grands carnivores a souvent été perdue ou leur nombre est tombé en dessous du niveau significatif sur le plan écologique. Cependant, on a assisté récemment à une expansion du loup et du lynx à partir de populations prospères d'Europe de l'Est vers des zones d'Europe occidentale (Breitenmoser 1998, Enserink et Vogel 2006, Trouwborst 2010). Cette recolonisation par les grands prédateurs pourrait restaurer le comportement anti-prédateur des ongulés, avec des conséquences importantes pour le fonctionnement des écosystèmes. Les connaissances que nous avons sur les interactions prédateurs-ongulés, provenant principalement de systèmes d'étude Américains, sont souvent appliquées pour prédire comment la recolonisation ou la réintroduction de prédateurs peut influencer le comportement des ongulés (Manning et al. 2009). Cependant, les effets indirects des prédateurs sur les ongulés dans les systèmes Européens peuvent différer de ceux des systèmes Américains pour plusieurs raisons, par exemple la taille plus petite et par conséquent l'hétérogénéité plus faible du paysage des réserves naturelles, un paysage plus fragmenté et une pression humaine plus élevée. Par conséquent, l'étude des effets indirects des prédateurs sur le comportement des ongulés dans une variété de systèmes est nécessaire pour prédire avec précision leur rôle futur. La présente étude est la première, à notre connaissance, à avoir abordé la manière dont les effets directs et indirects des prédateurs sur les ongulés peuvent entraîner des effets en cascade sur la performance des arbres et affecter les modèles spatiaux de régénération des arbres dans un système Européen. Elle montre que dans les zones densément boisées, où les prédateurs sont présents pratiquement partout, les effets indirects des prédateurs semblent se produire, mais qu'ils pourraient être plus **subtils** (c'est-à-dire ne pas entraîner de grands changements dans la distribution spatiale ou la sélection des habitats) que ceux observés dans les parcs nationaux Américains à grande échelle. Le mécanisme sous-jacent pourrait également différer, par exemple



les indices olfactifs pourraient être un attribut important indiquant les effets du risque de prédation dans ces habitats à faible visibilité.

Alors que la gestion des ongulés se concentre souvent uniquement sur les effets directs des prédateurs sur le nombre d'ongulés, le potentiel d'effets indirects dans les systèmes Européens doit être reconnu (voir également Cromsigt et al. 2013). La présente étude est une première étape pour montrer comment les prédateurs structurent les écosystèmes dans un contexte Européen et pourrait contribuer à élargir la discussion sur les effets des prédateurs dans une variété de systèmes.