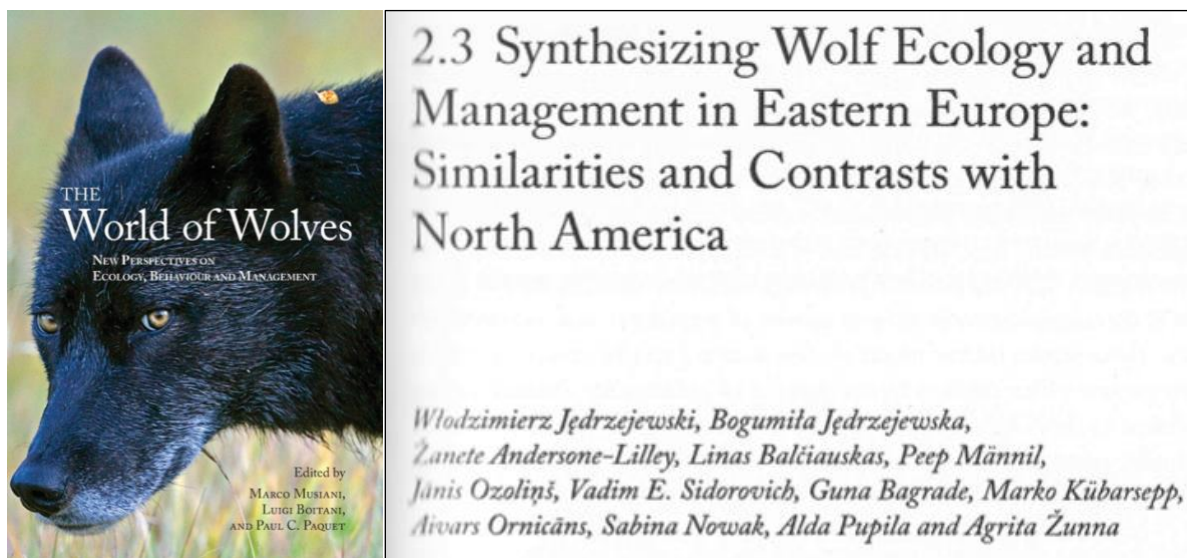


Synthèse de l'écologie et de la gestion du loup en Europe de l'Est : similitudes et contrastes avec l'Amérique du Nord



INTRODUCTION

En Europe de l'Est, les loups (*Canis lupus*) sont confrontés à une gamme de variations des conditions environnementales aussi importante que partout ailleurs dans le monde. Les caractéristiques topographiques du terrain passent de vastes plaines avec des lacs post glaciaires, à des collines et des montagnes. La densité de la population humaine et des infrastructures est si variable que l'on trouve à la fois de grandes zones sauvages (habitats idéaux pour les loups) et des paysages culturels créés par l'homme (inadaptés aux grands carnivores) dans une mosaïque de paysages à grande échelle. La couverture forestière se compose principalement de bois commerciaux gérés, dominés par le pin sylvestre (*Pinus silvestris*), mais comprend également des parcelles importantes de forêts naturelles et semi-naturelles bien préservées. Dans diverses parties de la région, les communautés d'ongulés (la principale proie des loups) sont dominées par des espèces de petite taille (chevreuil, *Capreolus capreolus*), de taille moyenne (cerf élaphe, *Cervus elaphus*) ou de grande taille (élan, *Alces alces*).

Des études récentes sur la génétique des populations de loups en Europe de l'Est (Pilot et al. 2006) ont démontré que les loups présentaient une structure génétique spatiale influencée par des facteurs écologiques. En Europe de l'Est, des sous-populations distinctes ont été délimitées sur la base des fréquences des haplotypes de l'ADN mitochondrial, et deux sur la base des fréquences alléliques de loci microsatellites. Pilot et al. (2006) ont proposé que la dispersion basée sur l'habitat natal pourrait être un mécanisme sous-jacent reliant l'écologie des populations de loups à leur structure génétique. Il est intéressant de noter que cette différenciation génétique entre les populations locales - sans barrière physique évidente au déplacement - était corrélée à des facteurs écologiques : climat, types d'habitats, composition du régime alimentaire des loups (espèces dominantes d'ongulés) et activité humaine. Ces résultats reflètent des études récentes montrant des effets écologiques similaires sur la différenciation génétique en l'absence d'isolement par la distance chez les loups de l'Arctique Canadien, où les loups de la toundra et de la forêt, bien que contigus, étaient fortement distincts génétiquement (Carmichael et al, 2007 ; Musiani et al. 2007).

En plus des facteurs écologiques qui peuvent favoriser la différenciation génétique, la pression humaine séculaire et toujours présente (Bibikov 1985 ; Jedrzejewska et al. 1996 ; Andersone-Lilley & Ozolins 2005) a certainement une forte influence sur le cycle de vie et les adaptations écologiques des loups en Europe de l'Est. La longue histoire de persécution intense des loups en Europe de l'Est peut contraster fortement avec l'histoire récente (depuis les années 1970) en Amérique du Nord (Musiani & Paquet 2004). Les pays d'Europe de l'Est ont souvent eu recours à des campagnes organisées de contrôle des prédateurs. Les méthodes de contrôle du loup comprenaient (a) des chasses hivernales utilisant les « fladry » (une technique par laquelle des lignes de drapeaux [fladry] sont utilisées pour diriger les loups vers les chasseurs ; Okarma 1989) ; (b) des chasses de fin d'été au cours desquelles les loups sont attirés par des chasseurs qui simulent le hurlement des loups (Pavlov 1990) ; et (c) des recherches printanières de tanières de loups dans le but de tuer les petits (Sidorovich et al. 2007). Ce n'est qu'au cours de la dernière décennie que l'extermination des loups en Europe de l'Est s'est atténuée et qu'une protection partielle ou totale a été initiée. Cependant, les populations protégées peuvent encore être menacées par des impacts humains directs (braconnage, abattage sur route) et indirects (fragmentation de l'habitat).

Dans ce chapitre, nous passons en revue les résultats de nombreuses études récentes peu accessibles aux scientifiques occidentaux sur l'écologie du loup, menées dans cinq pays d'Europe de l'Est : Pologne, Biélorussie, Lituanie, Lettonie et Estonie. Nous analysons les caractéristiques biologiques et écologiques des loups qui leur ont permis de **s'adapter** à la diversité naturelle des conditions de vie et de faire face avec succès à l'exploitation durable et à grande échelle et aux autres influences de l'homme. Tout au long de l'étude, nous comparons et contrastons l'écologie et la gestion des loups avec la littérature nord-Américaine, et proposons plusieurs **mécanismes** expliquant les différences entre les loups Européens et nord-Américains. Enfin, nous discutons des perspectives de gestion durable des populations de loups dans les cinq pays et identifions les orientations possibles des recherches futures sur l'espèce.

Caractéristiques de la région

Les cinq pays étudiés se situent pour la plupart dans la plaine de l'Europe de l'Est (la plus grande partie du paysage Européen dépourvue de montagnes), l'altitude moyenne étant d'environ 170 m au-dessus du niveau de la mer et l'altitude maximale atteignant 346 m au-dessus du niveau de la mer. La seule exception est le sud de la Pologne, où l'on trouve des collines et des montagnes (les Carpates, jusqu'à 2 499 m au-dessus du niveau de la mer) (National Geographic Society 1990). Au total, la région s'étend entre 49°00'-59°40'N de latitude, et 14°10'-32°40'E de longitude, et couvre 684 600 km² (Pologne - 304 510 km², Bélarus 207 600 km², Lituanie 65 200 km², Lettonie 64 100 km², et Estonie 43 200 km²). Le climat est de transition entre les types atlantique et continental, avec une température moyenne en janvier allant de -3,6°C en Biélorussie, où les caractéristiques continentales prédominent, à -2,4°C en Estonie, et -0,8°C en Pologne. La température moyenne en juillet baisse de 18,2°C en Biélorussie à 16,8°C en Estonie. La couverture neigeuse persiste pendant 40-100 jours dans les plaines Polonaises (mais 175-230 jours dans les montagnes) et 75-135 jours en Estonie (<http://www.climate-zone.com/continent/europe>).

Un tiers de la région (33%) est couvert de forêts. La part des forêts augmente selon un gradient sud-ouest-nord-est, passant de 28-29% de la superficie en Lituanie et en Pologne, 43% en Biélorussie, 45% en Lettonie, à 47% en Estonie. Les forêts appartiennent en grande partie au type

continental tempéré et sont dominées par le pin sylvestre, l'épicéa (*Picea abies*), le bouleau (*Betula* sp.,) et le chêne (*Quercus robur*), avec dans les parties méridionales des mélanges de tilleul (*Tilia cordata*) et de charme (*Carpinus betulus*) (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture [FAO] 2000). Les zones humides sont dominées par des bois d'aulnes (*Alnus* sp.). Des forêts tempérées de type océanique (avec hêtre, *fagus sylvatica*) sont présentes dans le nord-ouest de la Pologne, et des forêts tempérées de montagne (avec hêtre et sapin, *Abies alba*) dans le sud de la Pologne. L'ensemble de la région, à l'exception des collines et des montagnes du sud de la Pologne, est riche en lacs et en zones humides (Nivet & Frazie 2004). La superficie totale des zones humides, des marais et des marécages inondés par des rivières (y compris les marais forestiers) couvre environ 6-9% du pays en Pologne et en Lituanie et 30% en Biélorussie et en Estonie.

Les communautés d'ongulés comprennent deux espèces largement répandues dans toute la région : le chevreuil et le sanglier (*Sus scrofa*) ; deux espèces habitant les principales parties de la région : le cerf rouge, qui atteint la limite nord de son aire de répartition en Estonie, et l'élan, dont la limite sud-ouest de son aire de répartition se trouve en Pologne (Mitchell-Jones et al. 1999). En outre, deux autres espèces indigènes rares (le bison d'Europe, *Bison bonasus*, et le chamois, *Rupicapra rupicapra*) et trois espèces étrangères introduites (le daim, *Dama dama*, le cerf sika, *Cervus nippon*, et le mouflon, *Ovis ammon*) sont présentes localement en petites populations. Parmi les animaux de taille moyenne qui jouent un rôle de proie secondaire pour les loups, le castor (*Castor fiber*) et le lièvre brun (*Lepus europaeus*) sont présents dans tous les pays, et le lièvre variable (*L. timidus*) dans la partie nord de la région (Mitchell-Jones et al. 1999).

La population humaine des cinq pays est de 58 millions d'habitants, mais la densité moyenne varie fortement, de 29 personnes/km² en Estonie et 36/km² en Lettonie, à 49 personnes/km² en Biélorussie, 55/km² en Lituanie, et jusqu'à 155 personnes/km² en Pologne. Le niveau de transformation humaine du paysage augmente le long du gradient nord-sud, avec l'amélioration des conditions environnementales et climatiques pour l'agriculture et l'élevage. Selon les données CORINE Land Cover (Agence fédérale de l'environnement, Centre allemand de données de télédétection du Centre aérospatial allemand 2004), la part des zones agricoles passe de 32% en Estonie à 64% en Pologne. La densité des routes (une caractéristique anthropique de l'habitat fortement évitée par les loups ; Jedrzejewski et al. 2004a, 2005a) est similaire en Estonie, en Lettonie, en Lituanie et en Pologne (1,12-1,35 km/km²), et nettement inférieure en Biélorussie (0,45 km/km²) (Fédération routière internationale 2006). Les animaux domestiques élevés dans des pâturages ouverts du printemps à l'automne comprennent principalement des bovins et des ovins, avec un nombre plus restreint de chevaux et (rarement) de chèvres.

Statut, aire de répartition et effectifs estimés des loups

Le statut de conservation et de gestion des loups dans les cinq pays est inversement proportionnel à la taille de la population de loups et à la zone occupée. En Pologne, où les loups ne sont présents de façon permanente que dans l'Est et le sud du pays, les loups sont **totale**ment protégés depuis 1998, et des permis occasionnels sont délivrés par le ministre de l'Environnement pour abattre les loups qui causent des dommages fréquents et localisés au bétail. Dans les États Baltes (Lituanie, Lettonie, Estonie), l'espèce était traditionnellement traitée comme un parasite, mais avant l'adhésion de ces pays à l'Union Européenne en 2004, la législation sur la chasse a été modifiée et les loups ont obtenu le statut d'espèce gibier avec une saison de chasse fixe et un quota de chasse

planifié annuellement. Dans la République du Belarus, les loups sont toujours considérés comme des nuisibles et un prélèvement intensif de leur nombre est autorisé tout au long de l'année, la plupart des individus étant abattus lors des chasses hivernales et des recherches printanières des tanières de reproduction avec les petits. Récemment, une approche plus rationnelle de la gestion des loups est apparue dans le journal des chasseurs locaux (Sidorovich & Nikiforov 2007), mais a immédiatement suscité des contre-arguments (Tyshkevich & Vostokov 2007).

En Pologne, en Lituanie, en Lettonie et en Estonie, des recensements de loups à grande échelle ont été réalisés. Les recensements ont été organisés et coordonnés par des scientifiques et réalisés par les services locaux des forêts et des parcs nationaux, ainsi que par des chasseurs. Les recensements étaient basés sur la cartographie des traces et des observations de loups tout au long de l'année (Pologne, Estonie), et/ou sur un ou deux jours de suivi coordonné dans la neige en hiver (Pologne, Lituanie, Lettonie). Les données de recensement sont les plus complètes pour la Pologne, où un recensement national des loups a commencé en 2000 (Jedrzejewski et al. 2002a, 2004a, 2005a), et l'Estonie, où il a été initié en 2003 (P. Männil, données non publiées). En Lettonie, les enquêtes hivernales sur les loups ont commencé en 2004 et en Lituanie - en 2006 (J. Ozoliqs & L. Baldiauskas, données non publiées). Aucune enquête officielle sur la population n'a été menée en République de Belarus à ce jour.

Bien qu'aucune information cohérente sur la taille et la distribution des populations de loups ne soit disponible pour l'ensemble de la région, les données provenant de diverses sources présentent une première approximation des populations de loups dans la région. Tout d'abord, l'aire de présence est assez bien reconnue dans tous les pays, à l'exception de la Biélorussie, où elle ne peut être présentée que comme une zone approximative (très probablement surestimée) basée sur l'avis de professionnels (Fig. 2.3.1). L'aire de répartition des loups est constituée de nombreuses parcelles de tailles et de formes diverses en Pologne et dans les États Baltes, et vraisemblablement de plus grandes parcelles ou même de zones contiguës en Biélorussie (Fig. 2.3.1). Ainsi, en Europe de l'Est, les loups peuvent fonctionner comme une très grande métapopulation. Certaines zones (par exemple, en Biélorussie, à l'ouest de la Lettonie et au nord-ouest de la Lituanie, au nord-est de la Pologne) peuvent être suffisamment grandes, malgré des prélèvements localement élevés, pour soutenir des populations autonomes. Cependant, de nombreuses petites taches sur la carte de répartition des loups indiquent des meutes éphémères ou même des individus de passage. Ces parties de l'aire de répartition des loups sont très instables d'une année à l'autre.

Seule une évaluation approximative de la taille de la population de loups dans la région peut être faite. Les données disponibles suggèrent que 2600-2700 loups pourraient vivre dans l'ensemble de la région, 50% de la population étant enregistrée au Belarus (Tableau 2.3.1). Malheureusement, il n'est pas possible actuellement de vérifier la fiabilité des statistiques officielles sur le nombre de loups au Belarus, qui ne sont pas obtenues à partir d'une enquête standardisée. Néanmoins, un quota de chasse annuel très élevé (Tableau 2.3.1) indique que le nombre de loups est supérieur aux estimations et/ou suggère que les loups au Belarus pourraient être en déclin (voir les données sur la mortalité durable résumées par Musiani & Paquet 2004). En comparaison avec la Biélorussie, en Pologne, les recensements scientifiques effectués au cours de la première décennie du XXI^{ème} siècle ont révélé que les effectifs réels de loups étaient nettement inférieurs à ceux rapportés précédemment par les statistiques officielles. La raison de ce biais était la petite taille de la zone d'échantillonnage utilisée pour déterminer les inventaires de chasse (les districts de chasse font en moyenne 50 km²), comparée à la taille des territoires de loups, qui font en moyenne 210 km²

(Jedrzejewski et al. 2007). Par conséquent, une meute de loups enregistrée dans des unités adjacentes était souvent comptée deux, voire trois fois, car les inventaires officiels additionnent généralement les enregistrements de toutes les unités (Jedrzejewski et al. 2002a). Le même problème a été rencontré en Lettonie (Anderson-Lilley & Ozoligi 2005), mettant ainsi en doute les estimations rapportées dans le Tableau 2.3.1 pour ce pays.

Tableau 2.3.1. Estimation de la taille de la population de loups (comptages hivernaux), prélèvements cynégétiques et statut juridique de l'espèce dans les États Baltes, en République de Biélorussie et en Pologne ; données pour 2005-2007. ^a Recensement effectué par les scientifiques, les services forestiers et les parcs nationaux ; ^b Données issues des statistiques officielles de la chasse ; ^c Seuls les loups causant fréquemment des dommages aux animaux domestiques sont abattus

Characteristic of wolf population					
Country	Estimated numbers	Status	Annual harvest	Hunting season	Bounties paid
Estonia	230 ^a	Game	16-40	1 Dec-28 Feb	No
Latvia	200-300 ^a	Game	130	15 Jul-31 Mar	No
Lithuania	200-220 ^a	Game	20	1 Dec-1 Apr	No
Belarus	1340 ^b	Pest	~800	Whole year	Yes
Poland	650 ^a	Protected	0-2 ^c	-	-

Le prélèvement légal annuel de loups dans la région varie de presque zéro en Pologne, à 5-10% de l'estimation hivernale des effectifs en Estonie et en Lituanie, à 40-60% en Lettonie et en Biélorussie (Tableau 2.3.1). Un prélèvement aussi sévère de loups dans ces deux derniers pays peut entraîner un déficit constant d'individus (voir Jedrzejewska et al. 1996), et suggère que malgré leur grande étendue et leur taille, ces populations peuvent fonctionner comme un **puits** plutôt que comme une **source** de loups dans la **métapopulation**. À l'extrême, les populations de Biélorussie et de Lettonie pourraient être menacées d'extinction locale à long terme en raison de ces prélèvements élevés. En effet, une étude récente sur le flux génétique entre les populations locales d'Europe de l'Est (y compris la partie Européenne de la Russie) a montré que - contrairement aux attentes - **le nombre de migrants d'Ouest en Est prédominait par rapport aux migrants d'Est en Ouest** (W. J., données non publiées ; M. Pilot et al., données non publiées). Des phénomènes similaires ont été observés dans les Carpates occidentales (frontière Polono-Slovaque), où le prélèvement intense de loups en Slovaquie crée un **puits** de mortalité pour les loups du côté Polonais (Nowak et al. sous presse).

La distribution spatiale des loups dans la région correspond étroitement à la présence de grandes forêts et de marais naturels ou semi-naturels (comp. Global Land Cover Facility <http://glcf.umiacs.umd.edu/rlltx.shtml>). **Les forêts sont des habitats essentiels pour les loups en Europe de l'Est. En effet, un pourcentage élevé de couverture forestière ainsi qu'une faible densité d'autoroutes et d'établissements humains sont les meilleurs facteurs prédictifs de la présence de loups dans l'Est de la Pologne** (Jedrzejewski et al. 2004a, 2005a). A cet égard, les facteurs influençant la distribution des loups en Europe de l'Est sont très similaires à ceux de la région des grands lacs en Amérique du Nord, où la présence des loups était bien prédite par les zones à faible densité de routes et de couverture forestière (Mladenoff et al. 1995, 1999). Seules les populations de loups du sud de la Pologne ont été fortement influencées dans leur distribution spatiale par une topographie montagneuse similaire à celle de l'ouest de l'Amérique du Nord (Oakleaf et al. 2006).

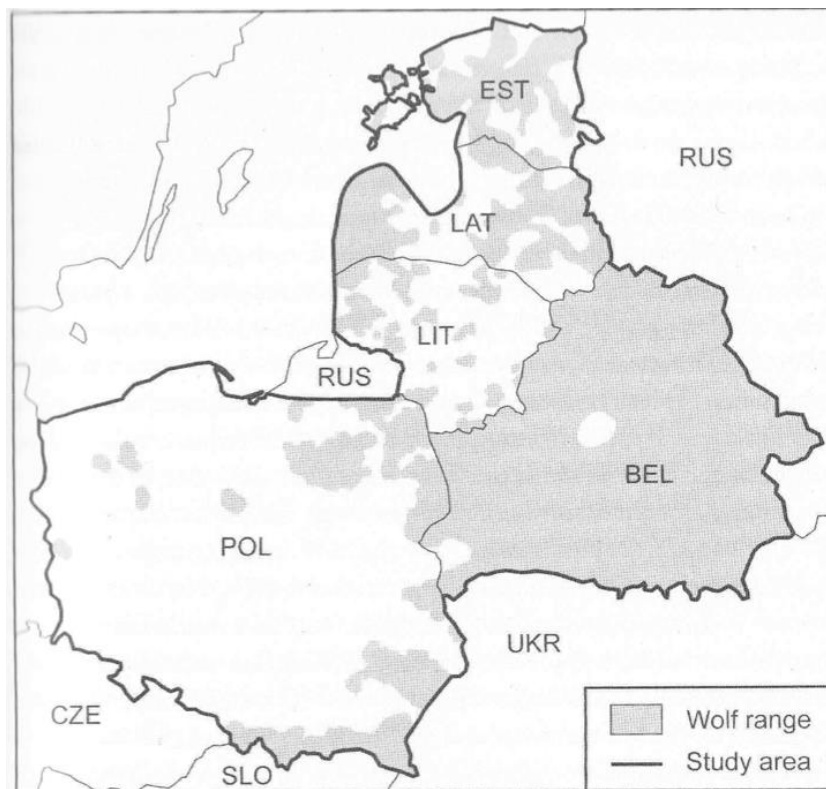


Figure 2.3.1. Répartition des loups en Europe de l'Est en 2005-2007. Les données pour les États Baltes et la Pologne sont basées sur des enquêtes hivernales menées dans l'ensemble du pays, les données pour la République de Biélorussie sont dérivées de diverses sources (enregistrements d'animaux prélevés, entretiens et enquêtes dans certaines régions). Il convient de noter que la situation du loup dans la région est dynamique et que, en particulier, la localisation des petites parcelles où des loups ont été enregistrés peut varier d'une année à l'autre. Sources : Belarus - V. E. Sidorovich, données non publiées, Estonie - Männil et Kübarsepp (2006), Lettonie - J. Ozolins, données non publiées, Lituanie - L. Balciauskas, données non publiées, Pologne - Jedrzejewski et al. (2004a, 2004b, 2005a) et W. J. et al., données non publiées

On ignore dans quelle mesure l'aire de répartition des loups au Belarus et dans les États Baltes est déterminée par le contrôle passé et actuel exercé par l'homme, et dans quelle mesure elle est limitée par les habitats disponibles. Une analyse de l'aire de répartition actuelle des loups en Pologne et une modélisation des habitats appropriés basée sur le GIS ont montré qu'il existe un grand potentiel de développement de l'aire de répartition des loups (W. J. et al., données non publiées). Les loups occupent actuellement environ la moitié de la superficie des habitats appropriés, et de grandes parcelles contiguës d'habitats optimaux avec d'abondantes ressources en proies sont disponibles en Pologne occidentale. Une grande partie de l'aire de répartition potentielle du loup a été occupée par l'espèce peu après la seconde guerre mondiale, lorsque les loups se sont développés en nombre et en superficie après la guerre (Wolsan et al. 1992). Il convient donc de déterminer ce qui entrave l'expansion contemporaine des loups vers l'Ouest. Les barrières anthropiques à la dispersion (champs agricoles, autoroutes, villes, etc.), les niveaux élevés de mortalité d'origine humaine et un effet Allee à de faibles densités de population peuvent être le facteur le plus probable. Ainsi, au début du XXI^{ème} siècle, la métapopulation de loups en Europe de l'Est est toujours sérieusement affectée par l'exploitation humaine et l'existence de barrières anthropiques à la dispersion des loups. Bien que l'importance de la chasse ait diminué au cours des deux dernières décennies en raison du changement d'attitude de l'homme envers les loups, les barrières de dispersion deviennent de plus en plus importantes avec la densité croissante des infrastructures de transport. Par exemple, le taux de propagation de la population de loups par dispersion à partir de Yellowstone a été plus lent que prévu sur la base de modèles de mouvement de recolonisation, car les loups en dispersion avaient

des probabilités réduites de trouver des partenaires en raison d'un **effet Allee** aux faibles densités de loups présentes à la limite d'une population en expansion (Hurford et al. 2006).

Ainsi, au début du XXI^{ème} siècle, la **métapopulation** de loups en Europe de l'Est est toujours sérieusement affectée par l'exploitation humaine et l'existence de barrières anthropiques à la dispersion des loups. Bien que l'importance de la chasse ait diminué au cours des deux dernières décennies en raison du changement d'attitude de l'homme envers les loups, les barrières de dispersion deviennent de plus en plus importantes avec la densité croissante des infrastructures de transport.

Taille de la meute, reproduction et structure d'âge de la population

Comme pour les analyses de la dynamique des populations de loups effectuées ailleurs, lorsque le prélèvement de loups augmente, la taille et la stabilité des meutes diminuent, la proportion de loups solitaires dans la population et le rendement reproductif de la population augmentent, et la structure d'âge **rajeunit** (Fuller 1989a ; Fuller et al. 2003). Des données provenant de l'ouest de la Biélorussie (partie Biélorusse de la forêt primaire de Bialowieza, BPF) ont démontré que la chasse intense de novembre à mars (1980-1993) a provoqué un déclin régulier de la taille moyenne des meutes, passant de 4,0 loups à la fin de l'automne, à 3,6 au milieu de l'hiver, puis à 2,3 à la fin de l'hiver. La proportion de loups solitaires parmi toutes les meutes est passée de 4% au début de la saison de chasse à plus de 30% à la fin de l'hiver, lorsque la saison s'est terminée (Jedrzejewska et al. 1996). Il est intéressant de noter que les techniques de génétique moléculaire ont révélé que les meutes qui avaient subi de grandes pertes dues à la chasse étaient plus susceptibles d'adopter des mâles adultes non apparentés (Jedrzejewski et al. 2005b). Dans le même temps, la taille des meutes de loups habitant la partie Polonaise de la BPF qui n'étaient pas chassées (bien que le braconnage ait eu lieu), variait de 4,2 en automne à 3,6 à la fin de l'hiver, et la proportion de loups solitaires ne dépassait pas 15% de tous les groupes enregistrés (Jedrzejewska et al. 1996).

En Estonie, où une réglementation stricte de la chasse a été introduite en 2003 (des limites supérieures ont été fixées pour le quota annuel de chasse), la proportion de loups solitaires dans l'ensemble des observations de loups a diminué de 43% à 27% en quatre ans (Tableau 2.3.2). La proportion de paires parmi les observations n'a pas changé, et les parts de meutes de trois individus ou plus ont légèrement (non significativement) augmenté (Tableau 2.3.2). **Cependant, ces données reflètent des mesures relatives - et non absolues - de la taille de la meute ou de la structure sociale de la population de loups.** Une étude menée en 2004-2007 dans le sud-ouest de l'Estonie, où les loups sont rarement chassés, a montré que les meutes non perturbées atteignent la taille de 7-8 loups (M. Kübarsepp, données non publiées).

De nombreuses données sur la taille des meutes sont disponibles en Pologne, où la population de loups est protégée depuis 1998. Les recensements nationaux de loups (Jedrzejewski et al. 2002a ; W. J. et al., données non publiées) ont fourni des informations sur la taille des meutes pour 79 à 122 meutes chaque année (au total 591 meutes-années) entre les saisons automne-hiver 2000/2001 et 2005/2006 (Fig. 2.3.2). La taille moyenne des meutes était de 4,9 loups (fourchette 1-12), et les meutes de 5 individus constituaient 21% de toutes les meutes (loups solitaires inclus). Peu de variations dans la taille des meutes ont été observées, puisque 50% de toutes les meutes étaient celles de 4 à 6 loups.

Tableau 2.3.2. Évolution des proportions de loups solitaires, de couples et de meutes comprenant au moins 3 individus parmi toutes les observations de loups en Estonie, où des limites supérieures ont été fixées pour les quotas annuels de chasse au loup en 2003 (source : Département de surveillance du gibier, Centre de protection des forêts et de sylviculture, Estonie). Les différences entre les années n'étaient statistiquement significatives que pour les loups solitaires ($G = 4,01$, $df = 1$, $P = 0,05$; test G pour l'homogénéité des pourcentages)

Percentage of wolf observations				Sample size (n observations)
Year	Lone wolves	Pairs	Packs of 3 inds	
2003	43	34	23	447
2004	34	36	30	559
2005	31	35	34	709
2006	27	38	35	754

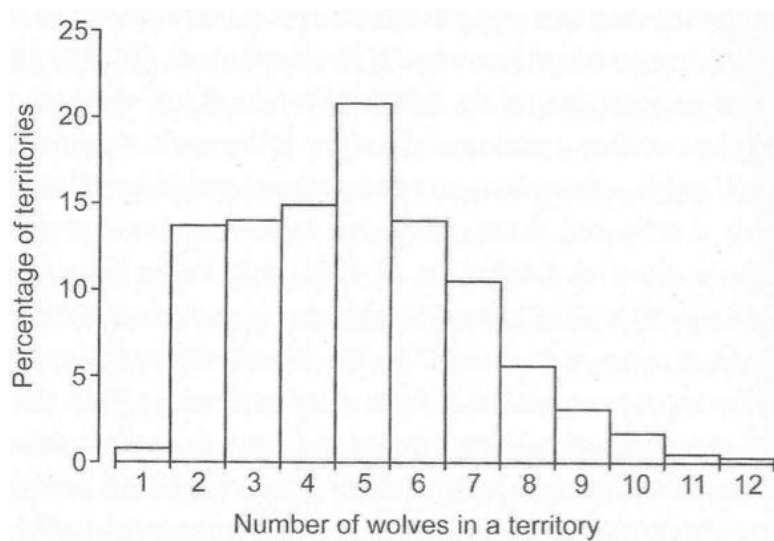


Figure 2.3.2. Distribution de fréquence de la taille des meutes de loups basée sur les données obtenues lors des recensements nationaux de loups (Jedrzejewski et al. 2002a, W. J. et al., données non publiées) au cours des saisons automne-hiver 2000/2001 à 2005/2006. Taille de l'échantillon : 79 à 122 meutes par an, au total 591 meutes-années. La proportion de loups solitaires est sous-estimée, car ils n'ont été détectés de manière fiable que lorsqu'ils se trouvaient en dehors de l'aire contiguë de la population de loups

La taille des meutes de loups a augmenté de manière significative du sud au nord le long d'un gradient biogéographique, bien que la raison de cette augmentation ne soit pas totalement comprise (Jedrzejewski et al. 2007). L'un des facteurs essentiels déterminant la taille des meutes de loups peut être la taille de la proie dominante : l'élan dans le nord, et le cerf dans les latitudes sud. Jedrzejewski et al. (2002b) ont proposé que la taille de la proie la plus fréquemment tuée détermine la taille de la meute de loups. Les loups ne gardent ni ne cachent leurs proies, donc l'utilisation optimale d'une proie (avec des pertes minimales pour les charognards) serait de la consommer immédiatement. En Europe centrale, le cerf rouge est la proie dominante et fortement préférée des loups (Okarma et al. 1995), et un cerf tué par les loups (le plus souvent un faon) est généralement entièrement consommé par une meute de 4 à 6 loups en quelques heures (Jedrzejewski et al. 2002b). Aucune donnée sur la taille des meutes et les taux de consommation des proies n'était disponible dans les parties septentrionales de la zone d'étude (Estonie, Lettonie), où les cerfs rouges se nourrissent de façon rare ou absente, et où les élans plus abondants pourraient jouer un rôle important dans le régime alimentaire des loups (voir ci-dessous). La taille des meutes de loups dans ces régions septentrionales devrait être plus importante que dans les régions méridionales, comme c'est le cas en Amérique du Nord (Fuller et al. 2003).

Tableau 2.3.3. Performances de reproduction des loups en Europe de l'Est déterminées par le comptage des cicatrices placentaires (classe in utero), les observations visuelles des portées et le comptage des petits dans les portées détruites lors de la lutte contre les prédateurs (classes d'âge des nouveau-nés à 1 an)

Age of pups	N pups in a litter		Region, years	Sample (n litters)	Source
	Mean	(range)			
<i>In utero</i>	6.4	(4–10)	Latvia, 1998–2005	32	Ozoliņš et al. (2001), J. Ozoliņš et al., unpublished data
0–1 month	6.1	(2–10)	N Belarus, 1985–2003	101	Sidorovich et al. (2007)
-	5.2	(3–8)	E Poland – W Belarus, 1975–1994	10	Jędrzejewska et al. (1996)
2–5 months	3.1	(2–5)	E Poland – W Belarus, 1975–1994	18	Jędrzejewska et al. (1996)
-	2.6	(1–7)	Poland, 2000–2001	43	Jędrzejewski et al. (2002a)
6–12 months	2.2	(1–2)	E Poland – W Belarus, 1975–1994	9	Jędrzejewska et al. (1996)

Il est intéressant de noter que la taille des meutes de loups en Europe de l'Est est similaire à celle de la région des Grands Lacs, dans les 48 états du Midwest, en Ontario et au Québec, où la taille moyenne des meutes est de 4-6 (Fuller et al. 2003 ; Mech & Boitani 2003*b*), une zone de latitude et de communautés végétales similaires (forêts de feuillus productives), mais avec une diversité d'espèces d'ongulés bien moindre. Les loups de la région des Grands Lacs d'Amérique du Nord ne fréquentent que les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), et occasionnellement les élans - alors que les loups d'Europe de l'Est fréquentent 3 à 6 espèces de proies ongulées (voir ci-dessus). Ainsi, les effets de la **diversité des communautés d'ongulés** sur la dynamique des populations de loups et la taille des meutes en Amérique du Nord pourraient ne pas être généralisés à l'Europe de l'Est. A l'échelle plus large de la population de loups, en Amérique du Nord, la **réponse numérique** des loups aux proies ongulées était plus importante dans les zones de grande diversité d'ongulés par rapport aux systèmes de loups à proie unique (Fuller et al. 2003). Comme nous le détaillons ci-dessous, la **réponse numérique négative** entre la densité de loups et la biomasse d'ongulés en Europe de l'Est, résultant de prélèvements périodiquement sévères sur de longues périodes, **contraste** avec les modèles en Amérique du Nord. La combinaison des tailles de meute plus petites que celles attendues sur la base de la diversité des ongulés et la **réponse numérique découplée** des loups suggèrent un rôle important des effets de l'exploitation à long terme par les humains sur l'histoire de vie des loups.

Le succès de la reproduction des loups en Europe de l'Est a été étudié dans plusieurs régions. Le **potentiel reproductif des loups semble élevé** (le nombre moyen de petits par portée était d'environ 6 dans trois études régionales ; Tableau 1.3.3), **mais seulement un tiers des petits survivent jusqu'à l'âge d'un an** (Tableau 2.3.3), ce qui est légèrement inférieur à la moyenne de survie des louveteaux d'Amérique du Nord (Fuller et al. 2003). Dans de nombreuses régions, le retrait des petits de la tanière par l'homme est encore courant, soit comme une méthode officielle de contrôle des loups (Belarus ; Sidorovich et al. 2007), soit comme une **pratique traditionnelle** (bien qu'illégale) de

prélèvement (Pologne ; Jedrzejewska et al. 1996). La **taille des portées** des loups varie de manière prévisible avec les changements de densité de population, comme le montre l'étude menée dans la région de Vitebsk, au nord-est du Belarus (Sidorovich et al. 2007). En 1990-2003, le nombre de loups a été significativement affecté par la pression de chasse exercée par les humains. La taille moyenne des portées était inversement dépendante de la densité et variait de 4,8 à 7,7 petits selon les années. Il est intéressant de noter que l'augmentation de la taille des portées avec le déclin de la densité de la population de loups ne concernait que les petits femelles, alors que le nombre moyen de petits mâles n'était pas lié à la densité de la population. Sidorovich et al. (2007) ont interprété l'investissement maternel sexué en accord avec l'**hypothèse de la fille favorisée** proposée par Hiraiwa-Hasegawa (1993). Selon cette hypothèse, on s'attend à ce que le sex-ratio des jeunes soit biaisé par les femelles chez les espèces où les mères sont capables d'influencer le succès reproductif de leurs filles par la transmission d'un rang ou d'une autre qualité. En effet, des études de génétique des populations ont montré que dans les meutes de loups, les femelles deviennent souvent les **successeurs de leurs mères** (Jedrzejewski et al, 2005*b*). Ainsi, dans une population fortement exploitée, produire plus de femelles peut être une **stratégie adaptative**. Cette preuve d'un **sex-ratio à prédominance féminine** contraste avec un sex-ratio de parité dans l'ensemble des études sur les loups en Amérique du Nord (Kreeger 2003) et suggère l'hypothèse intrigante que la persécution à long terme par les humains en Europe de l'Est peut avoir conduit à une adaptation évolutive en produisant plus de progéniture féminine (Milner et al. 2007).

Une caractéristique notable du comportement reproducteur des loups en Europe de l'Est, notamment par rapport aux populations de loups protégés, est leur **changement fréquent** de sites de mise-bas, à la fois entre les saisons de reproduction et au cours d'une même saison. En Pologne orientale (Schmidt et al. 2008), les femelles élevant des jeunes ont utilisé, en moyenne, 2,25 tanières pendant une période de 60 jours. La même tanière de reproduction n'a jamais été utilisée pendant plusieurs années consécutives. Le déplacement fréquent des petits vers un nouvel emplacement pendant la période de mise-bas a également été signalé en Ukraine (Gursky 1978), et dans la partie Européenne de la Russie (Ryabov 1988). Ceci contraste avec les populations de loups nord-Américaines protégées ou peu exploitées où les loups réutilisent fréquemment la même tanière d'une année sur l'autre (Fuller 1983 ; Fuller 1989*b* ; Mech & Packard 1990). Par conséquent, un tel comportement chez les loups peut être soit une adaptation à un niveau élevé de perturbation par l'homme que connaissent les loups Européens, soit une fonction de la perte de la connaissance traditionnelle des tanières historiques en raison de la **rotation** élevée de la population.

Deux autres indices des conflits entre les loups et l'homme sont la fréquence de l'**hybridation** avec les chiens et la **structure d'âge** de la population. L'hybridation entre les loups et les chiens est occasionnellement enregistrée en Europe de l'Est dans les régions où la pression de chasse est relativement élevée (par exemple en Lettonie ; Andersone et al. (2002), et à l'avant-garde de l'expansion des loups vers l'ouest (Pologne occidentale ; W. J. et al., données non publiées). Cependant, l'incidence globale des hybrides loup-chien parmi 353 individus d'Europe de l'Est étudiés par des techniques de génétique moléculaire était plutôt faible (1,7%, Pilot 2005). La **structure d'âge** de la population de loups (étudiée par l'examen des loups abattus) est apparue significativement influencée par le niveau de la pression de chasse (Tableau 2.3.4). Dans les situations extrêmes de contrôle très sévère, comme celle de la région de Vitebsk (nord-est de la Biélorussie), les années suivant une chasse intensive, les juvéniles ≤ 1 an peuvent constituer plus de la moitié (55%) de tous les loups (Sidorovich et al. 2007).

L'étude génétique menée par Jedrzejewski et al. (2005*b*) sur la population de loups de la forêt primaire de Bialowieza (ouest de la Biélorussie et Est de la Pologne) a montré que l'exploitation intense de la population (par la chasse légale et le braconnage) **a entraîné une grande instabilité des meutes. Le renouvellement des mâles et des femelles alpha était assez rapide, et la persistance des liens entre les couples ($n = 74$ couples) variait de 1 à 4 ans, en moyenne 1,8 ans (SE = 0,2).** Dans tous les cas sauf un, la cause de la rupture était la mort d'un ou des deux compagnons. Il est intéressant de noter qu'un polymorphisme génétique élevé et un excès d'hétérozygotie sont apparus dans cette population soumise à une chasse intensive. L'explication la plus probable de ce résultat est le taux d'immigration élevé observé et le recrutement de loups immigrants dans les meutes ayant subi des pertes dues à la chasse (Jedrzejewski et al. 2005*b*).

Tableau 2.3.4. Structure par âge de la population de loups dans les populations Biélorusses et Lettones en fonction de l'intensité du prélèvement par la chasse. Données provenant de : Belarus - Sidorovich et al. (2007), Lettonie - Ozolins et al. (2001), et J. Ozolins et al., données non publiées. Les différences entre la structure d'âge en pourcentage dans les populations soumises à une pression de chasse faible et élevée sont significatives pour le Belarus ($G = 9,46$, $df = 2$, $P < 0,01$), mais pas pour les récoltes élevées dans deux parties de la Lettonie ($G = 3,71$, $df = 2$, $P > 0,1$, test G pour la qualité de l'ajustement)

Population	Hunting harvest	Percentage age structure of wolf population (years)			Mean age (years)
		ff1	2-4	ff15	
Northern Belarus	Low	34	46	20	2.8
Northern Belarus	High	55	34	11	1.5
Eastern Latvia	High	36	43	21	3.0
Western Latvia	High	49	32	19	2.6

Taille du territoire, utilisation de l'espace et densité de population

Les premières estimations Européennes de la taille du territoire des loups par le suivi répété de la neige pendant une saison hivernale remontent aux années 1960. Bien que sous-estimées par rapport aux résultats de la radiotélémetrie, les données ont montré un gradient sud-nord constant de la taille du territoire des loups. Elle variait de 82-120 km² dans les montagnes du Caucase et les Carpates Polonaises, à 141-191 km² dans la partie Européenne de la Russie, à 415-500 km² en Suède (Haglund 1968 ; Kaleckaya 1973 ; Kudaktin 1979 ; Bjarvall & Isakson 1982 ; Kaleckaya & Filonov 1987 ; Smietana & Wajda 1997). **En outre, les territoires étaient plus grands dans les populations de loups non saturées, en voie de colonisation ou de reconstitution que dans les populations établies** (revue dans Okarma et al. 1998). Les récentes études Polonaises, Biélorusses et Estoniennes, basées sur un suivi intense de la neige et la simulation de hurlements, ont également donné des résultats similaires : les territoires des meutes de loups variaient de 98-227 km² dans le sud de la Pologne (Nowak et al. in press), 282-323 km² dans le centre de la Biélorussie, 334-447 km² dans le nord-est de la Biélorussie (V. E. Sidorovich, données non publiées), à 430-520 km² dans le sud-ouest de l'Estonie (M. Kübarsepp, données non publiées).

Seule une population d'Europe de l'Est (habitant la forêt primaire de Bialowieza, dans l'Est de la Pologne) a fait l'objet d'une étude approfondie par un suivi intensif de loups munis de colliers émetteurs (Jedrzejewski et al. 2007). Les territoires annuels des meutes (polygones convexes minimums avec 95% des emplacements) couvraient 116 à 310 km² (moyenne 201), et leurs zones

centrales (MCP 50%) embrassaient de 74 à 78 km² (moyenne 35). Les variations inter-meutes et inter-annuelles de la taille du territoire ont été déterminées par l'abondance des ongulés sauvages, mais n'ont pas été affectées par la taille de la meute (variation observée de 2 à 8 loups dans une meute). Très peu de chevauchement (en moyenne 7%) de territoires voisins a été observé. La seule exception était deux meutes qui s'étaient récemment séparées d'une meute maternelle (chevauchement jusqu'à 50% ; Jedrzejewski et al. 2004*b*). Les changements saisonniers dans la taille du territoire et son utilisation par les loups ont été déterminés par la biologie de la reproduction des loups. Au printemps-été, lorsque les activités des loups se concentraient autour des sites de mise-bas, les territoires couvraient 38-129 km² (moyenne 73), alors qu'en automne-hiver, ils s'étendaient à 102-283 km² (moyenne 191) (Jedrzejewski et al. 2007). Les meutes de loups se divisent souvent temporairement pour répartir les tâches liées aux soins des petits, à la chasse et à l'approvisionnement en nourriture (Jedrzejewski et al. 2002*b* ; Schmidt et al. 2008). Ainsi, les domaines vitaux des loups individuels appartenant à la même meute diffèrent quelque peu. Les domaines des femelles subadultes non reproductrices sont environ 30-40% plus petits que ceux des loups adultes reproducteurs (Jedrzejewski et al. 2007).

Les loups sont des animaux très mobiles. Leurs déplacements quotidiens sont en moyenne de 23 km (fourchette de 0,4 à 64 km) et leur vitesse de déplacement varie de 0,3 à 7 km/h (Musiani et al. 1998 ; Jedrzejewski et al. 2001). Les aires journalières couvertes par les loups étaient les plus petites en mai (moyenne de 9 km²), les plus grandes en janvier-février (30 km²), et durant toute l'année, elles étaient en moyenne de 21 km², soit environ 10% du territoire entier (Jedrzejewski et al. 2001). Les loups utilisaient leurs territoires de manière rotative (Fig. 2.3.3). Ceci était particulièrement manifeste en hiver, lorsque les jeunes se déplaçaient avec d'autres membres de la meute ; les loups chassaient dans une nouvelle zone chaque jour, et retournaient dans la même partie de leur territoire tous les six jours en moyenne (Jedrzejewski et al. 2001). L'utilisation rotative de l'espace est associée à la nécessité de patrouiller, de défendre et de marquer l'ensemble du territoire (Zub et al. 2003), mais il s'agit également d'une stratégie visant à minimiser la réponse de fuite des proies. Les ongulés reconnaissent l'odeur des grands prédateurs (Müller-schwartz 1972) et sont en alerte lorsqu'ils perçoivent un risque de la part des loups. Ainsi, le fait que les loups chassent dans différentes parties de leur territoire pendant des jours consécutifs peut les aider à faire face aux adaptations anti-prédateurs des ongulés.

À l'échelle biogéographique (holarctique), les densités moyennes de loups diminuent de 2,51 individus/100 km² aux latitudes 40-45°N à 0,7 individus/100 km² à 60°N (Jedrzejewski et al. 2007). En Pologne, où la protection des loups a été instaurée en 1998, les densités de loups sont assez stables d'année en année. Dans diverses régions du pays, les densités de population ont été rapportées comme variant entre 2-5 individus/100 km² (Smietana & Wajda 1997 ; Okarma et al. 1998 ; Nowak et al. in press). Cependant, en Europe de l'Est, l'exploitation de la chasse par l'homme plutôt que par des facteurs naturels a été un autre facteur important façonnant la densité ou la dynamique des populations de loups. La plus longue série disponible (1847-1993) de la dynamique des populations de loups de la BPF (Pologne et Biélorussie) a montré quatre périodes avec des nombres élevés de loups, chacune se produisant après des guerres ou des soulèvements, et quatre phases de déclin ou de quasi-extinction (Jedrzejewska et al. 1996), de telles fluctuations des nombres de loups avec des amplitudes plus élevées lorsque les méthodes de capture des prédateurs sont devenues plus efficaces ont été une caractéristique typique de l'écologie du loup en Europe au cours des derniers siècles (Bibikov 1985 ; Pavlov 1990).

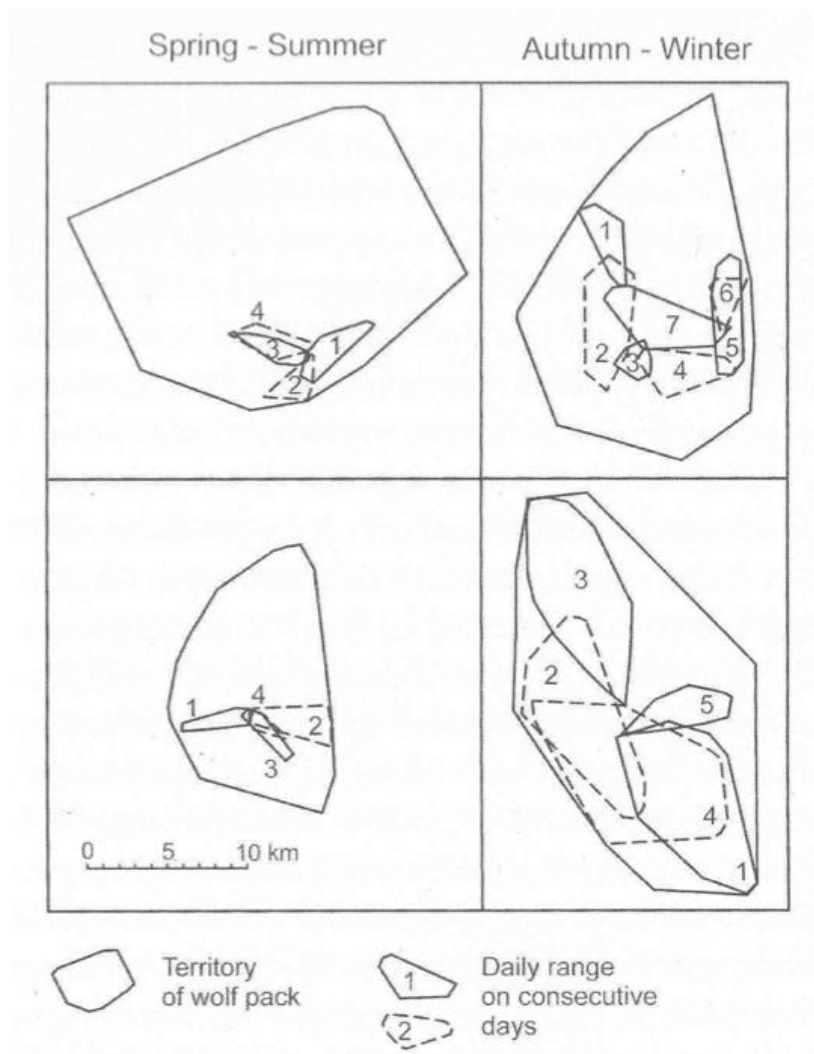


Figure 2.3.3. Exemples de parcours quotidiens de loups au printemps-été et en automne-hiver dans les territoires annuels de la meute de loups de la forêt primaire de Bialowieza, Pologne orientale (1997-1999). Les aires quotidiennes sont des polygones convexes minimums comprenant les itinéraires de déplacement quotidien des loups radiopistés. Les nombres sont des jours consécutifs. Source : Jedrzejewski et al. (2001), modifié

Le plus récent prélèvement sévère de loups a eu lieu dans toute l'Europe de l'Est et l'ancienne Union soviétique, à partir de 1946 et jusque dans les années 1970 (Bibikov 1985 ; Pavlov 1990). Les effectifs de loups ont atteint leur niveau le plus bas dans les années 1970 dans toute l'Europe de l'Est, et ont commencé à augmenter dans les années 1980 (Okarma 1993 ; Balciauskas 2002 ; Andersone 2003 ; Andersone-Lilley & Ozolins 2005). **Après l'éradication des loups, les densités d'ongulés ont commencé à croître à un rythme sans précédent (Filonov 1989 ; Jedrzejewska et al. 1997). Sans le vouloir, cela a créé d'excellentes conditions pour le rétablissement des loups dès que la persécution a cessé.** Ainsi, les schémas d'exploitation des loups reflètent ceux de l'Amérique du Nord, où les loups ont fait l'objet d'une chasse et d'une exploitation intensive des années 1940 à la fin des années 1960 et 1970, lorsque le rétablissement de la population a commencé (Musiani & Paquet 2004).

Un bon exemple de relations entre les loups, les humains et l'abondance des ongulés sauvages a été fourni par Sidorovich et al. 2003, 2007) du nord-est de la Biélorussie (région de Vitebsk). **Entre 1990 et 2003, la densité des loups a varié de 0,5 à plus de 3 individus/100 km², les loups réagissant numériquement avec un décalage de 1 à 2 ans à la pression de chasse variable exercée par l'homme.** Les raisons de l'intensification du contrôle des loups étaient les suivantes. Entre 1990 et

1996, l'abondance des ongulés sauvages (élan, chevreuil, sanglier) a connu un déclin considérable, très probablement dû à l'exploitation incontrôlée des ongulés par l'homme au cours des années de transformation politique et de régression économique (phénomène observé également dans d'autres régions d'Europe de l'Est pendant et après les guerres du XX^{ème} siècle ; Jedrzejewska et al. 1997). Les loups se sont alors tournés vers la prédation sur les animaux domestiques, ce qui a entraîné l'apparition fréquente de ces prédateurs à proximité et à l'intérieur des villages. Les populations locales ont interprété les taux croissants de dommages causés par les loups comme un signe de leur nombre élevé, et ont demandé aux autorités et aux chasseurs de lutter contre la « peste des loups ». En fait, l'impact de la chasse sur les loups a augmenté et a conduit à une réduction marquée des densités de loups. Sidorovich et al. (2003) ont suggéré que ce scénario s'est répété dans de nombreuses régions d'Europe de l'Est au cours de la dernière décennie du vingtième siècle - les années de transformation politique et économique.

En effet, l'interférence humaine est la raison pour laquelle, en Europe centrale et orientale, les relations numériques entre les loups et leurs proies étaient souvent négatives (avec une plus grande abondance d'ongulés sauvages au fur et à mesure de l'extermination des loups ; voir Filonov 1989 ; Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998), au lieu de la corrélation positive atypique entre l'abondance du prédateur et la biomasse de ses proies potentielles, rapportée en Amérique du Nord (revue dans : Fuller & Murray 1998). Cela confirme les conclusions générales selon lesquelles l'exploitation intensive des loups par l'homme en Europe de l'Est crée des différences clés en matière d'écologie, de comportement et, potentiellement, d'évolution.

Habitudes alimentaires et impact sur les populations de proies

Les ongulés sauvages sont les principales proies des loups en Europe de l'Est, constituant 80-98% de la biomasse alimentaire consommée, avec peu de variation entre les saisons estivales et hivernales (Jedrzejewski et al. 1992, 2000 ; Smietana & Klimek 1993 ; Anderson 1998 ; Sidorovich et al. 2003 ; Anderson & Ozolins 2004 ; Nowak et al. 2005). Dans les régions où les ongulés sauvages sont peu abondants, les loups peuvent **compenser** leur manque en s'attaquant fréquemment au bétail (jusqu'à 38% de la biomasse alimentaire dans le nord-est de la Biélorussie en 1994-1996 ; Sidorovich et al. 2003). Parmi les mammifères de taille moyenne, le castor peut être une proie supplémentaire importante pour les loups au printemps et en été (constituant jusqu'à 13% de la biomasse alimentaire en Lettonie ; Anderson 1999 ; Anderson & Ozolins 2004), et le lièvre tout au long de l'année (jusqu'à 17% de la biomasse alimentaire dans le nord-est du Belarus ; Sidorovich et al. 2003). Il est intéressant de noter que les carnivores de taille moyenne tels que le renard roux (*Vulpes vulpes*), le blaireau (*Meles meles*), et surtout l'espèce exotique - le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*), sont régulièrement signalés comme étant tués par les loups (Jedrzejewski et al. 2000 ; Kübarsepp & Valdmann 2003 ; Sidorovich et al. 2003 ; Anderson & Ozolins 2004 ; Nowak et al. 2005 ; Valdmann et al. 2005). Les loups se nourrissent aussi fréquemment de carcasses d'ongulés morts (Smietana & Klimek 1993 ; Selva et al. 2003, 2005). Sur la base d'un suivi radio, Jedrzejewski et al. (2002b) ont estimé que le charognage des carcasses d'ongulés fournissait 8% de la biomasse alimentaire des loups dans la BPF, en Pologne orientale.

Dans un gradient sud-nord, les communautés d'ongulés sauvages d'Europe centrale varient à la fois dans la composition des espèces et dans les densités. Le chevreuil et le sanglier sont présents dans toute la région, mais leur densité de population diminue sensiblement vers le nord (Melis et al.

2006 ; C. Melis et al., données non publiées). Le cerf rouge atteint la limite nord de son aire de répartition géographique dans le nord-est de la Biélorussie et de l'Estonie, tandis que l'élan a une limite sud-ouest de présence dans le centre de la Pologne (Mitchell-Jones et al. 1999). Tout ceci se reflète dans la composition des espèces d'ongulés sauvages tués par les loups. Le cerf rouge et le chevreuil ou le cerf rouge et le sanglier dominant parmi les proies des loups en Pologne, alors que l'élan, le chevreuil et le sanglier jouent un rôle important en Biélorussie et en Estonie (Tableau 2.3.5).

Tableau 2.3.5. Variation régionale (dans un gradient sud-nord) des proies ongulées des loups (Pourcentage d'une espèce donnée dans tous les spécimens d'ongulés tués) en Europe de l'Est, sur la base d'études ayant identifié les restes de proies au niveau de l'espèce. Données recalculées à partir de : sud de la Pologne - Nowak et al. (2005), Est de la Pologne - Jedrzejewski et al. (2002*b*), nord-est du Belarus - Sidorovich et al. (2003), sud-ouest de l'Estonie - M. Kübarsepp (données non publiées), et centre de l'Estonie - Kübarsepp et Valdmann (2003)

Prey species	Southern Poland	Eastern Poland	North-eastern Belarus	South-western Estonia	Central Estonia
Roe deer	45	4	10	67	15
Red deer	42	72	-	-	-
Wild boar	8	22	54	19	47
Moose	-	1	22	14	38
Domestic ungulate	4	1	14	-	-

Partout où le cerf rouge était présent dans la communauté, il était invariablement **fortement sélectionné** par les loups parmi les espèces d'ongulés disponibles, et les autres espèces coexistantes étaient évitées ou prises proportionnellement à leur abondance (Okarma et al. 1995 ; Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998 ; Nowak et al. 2005). Là où le cerf était absent, les loups ne montraient aucune sélectivité dans le choix de leurs proies, et tuaient les chevreuils, les sangliers et les élans en fonction de leur abondance dans la communauté locale d'ongulés (Sidorovich et al. 2003). Cette forte préférence pour le cerf rouge dans les communautés d'ongulés multi-espèces est remarquablement similaire à l'Amérique du Nord, où toutes les études qui ont examiné la sélectivité multi-proies ou la composition du régime alimentaire montrent que l'élan d'Amérique du Nord est soit la proie d'ongulés la plus ou parmi les plus préférées des loups (Huggard 1993*a* ; Weaver 1994 ; Hebblewhite et al. 2004 ; Smith et al. 2004).

L'impact des loups sur les populations de proies a été estimé dans BPF, à l'Est de la Pologne, sur la base de 43 sessions continues (chacune durant de 2 à 9 jours) de radio-pistage combinées à des recherches de restes d'animaux tués (Jedrzejewski et al. 2000, 2002*b*). **La consommation alimentaire quotidienne moyenne était de 5,58 kg par loup et le taux de prédation individuel était en moyenne de 42,3 ongulés par an** (63% des proies étaient des cerfs rouges, 28% des sangliers et 4% des chevreuils). La taille moyenne des groupes de loups chasseurs étant de 4,4 individus, les meutes ont tué, en moyenne, 0,513 proies ongulées par jour, **soit un ongulé tous les deux jours**. Les taux de prédation des cerfs augmentent significativement avec l'épaisseur de la couverture neigeuse en hiver, tandis que les taux de prédation des sangliers sont nettement plus élevés au printemps et en été, lorsque des marcassins sont présents (Jedrzejewski et al. 2002*b*). Les taux de prédation par individu diminuaient légèrement avec l'augmentation de la taille du groupe de loups chasseurs (de 2 à 6 individus). **Cependant, il est intéressant de noter que la quantité de nourriture acquise par**

loup ne différait pas entre les petites et les grandes meutes, car les grandes meutes tuaient plus souvent les plus grosses proies (>100 kg), et les petites proies (<50 kg) moins fréquemment que les petites meutes (Jedrzejewski et al. 2002b).

Parmi les espèces proies, le loup n'était une cause importante de mortalité que pour le cerf rouge, prélevant annuellement 40% de l'augmentation annuelle due à la reproduction. Le sort de la prédation était inversement dépendant de la densité. En effet, lorsque la densité de cerfs rouges diminuait, le taux de prédation des loups sur cette espèce augmentait et contribuait à la croissance de sa population jusqu'à ce qu'elle s'aggrave encore. Ainsi, les loups n'ont pas eu d'effet stabilisateur sur les effectifs de cerfs rouges, et ont limité, mais pas régulé leurs populations (sensu Sinclair 1989 ; Messier 1997). De plus, le cerf élaphe a également été considérablement affecté par la prédation du lynx et le prélèvement par l'homme. Ces trois agents de mortalité (loup, lynx et humains) étaient additifs (Okarma et al. 1997 ; Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998 ; Jedrzejewski et al. 2000). En accord avec les recherches intensives à court terme, les données à long terme (couvrant plus de 100 ans) ont montré que, lorsqu'ils étaient libérés du contrôle de l'homme, les loups entravaient la croissance des populations de cerfs et prolongeaient le temps nécessaire pour atteindre la capacité de charge de l'habitat (Jedrzejewska et al. 1997 ; Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998) qui était elle-même déterminée par les facteurs ascendants de la productivité primaire. Ainsi, en Europe de l'Est, le nombre de populations de proies comme le cerf rouge était une fonction des forces ascendantes et descendantes.

Dommmages causés aux animaux domestiques et interactions avec les humains

La déprédation par le loup sur les animaux domestiques se produit dans tous les pays de la région (Tableau 2.3.6), bien que la documentation des dommages soit effectuée différemment dans chaque pays. En Pologne, où les indemnités pour les animaux tués par les loups (pour toutes les espèces d'élevage sauf les chiens) sont payées par l'État, les enregistrements des dommages causés par les loups sont considérés comme fiables. En Lituanie, en Lettonie et en Estonie, où les cas de déprédation sont volontairement signalés par les propriétaires/administrateurs de bétail et où aucune compensation régulière n'est versée pour les pertes, les chiffres indiqués dans le Tableau 2.3.6 sont sous-estimés, notamment en ce qui concerne les petites espèces d'animaux. En Biélorussie, aucun registre des dommages causés par les loups n'est tenu à l'échelle nationale. Les principales espèces d'animaux domestiques visées par les loups sont les ovins et les bovins (Tableau 2.3.6). Une caractéristique spécifique des dommages causés par les loups en Europe de l'Est est l'incidence élevée de chiens tués, dont beaucoup sont des chiens de garde (53% dans l'échantillon Biélorusse - Sidorovich et al. 2003), souvent enchaînés près des maisons.

Même en considérant la probable sous-estimation des données rapportées, l'étendue des dommages causés par les loups en Europe de l'Est est considérablement plus faible qu'en Europe du Sud (par exemple, Ciucci & Boitani 1998 ; Vos 2000). La principale raison de cette différence pourrait être une courte saison de pâturage dans les latitudes tempérées et semi-boréales. Les dégâts s'y produisent de mai à novembre, mais la plupart des attaques sont signalées en été et au début de l'automne (Anderson et al. 2001 ; Balciuskas et al. 2002 ; Nowak et al. 2005). Pendant plus de six mois par an, le bétail n'est pas disponible pour les loups. Dans les basses terres de Lituanie et de Pologne, où les pâturages pour le bétail sont situés en dehors des forêts, des dommages ont été

régulièrement signalés dans des habitats à faible couverture forestière (Balčiauskas et al. 2002 ; Jedrzejewski et al. 2004a). Dans les montagnes du sud de la Pologne, la plupart des pâturages à moutons (petites prairies subalpines) sont situés dans la zone forestière montagnarde, les loups tuent donc les moutons dans les zones bien boisées (Jedrzejewski et al. 2002b). En Pologne, la plupart des meutes de loups (58%) n'ont pas causé de dommages aux animaux domestiques, 27% des meutes ont tué du bétail occasionnellement (1-5 têtes tuées par an), et 15% des meutes ont causé des dommages notoires ou se sont même spécialisées dans la chasse aux animaux domestiques (W.J. et al., données non publiées pour 2000-2002).

Tableau 2.3.6. Animaux domestiques signalés comme tués par des loups en Europe de l'Est en 2004 (année pour laquelle des données comparables étaient disponibles pour tous les pays de la région). ^a Enregistré comme animal domestique tué par des loups ; des entretiens ultérieurs avec les administrateurs ont révélé que dans la plupart des cas il s'agissait de moutons. Les données pour la Pologne sont bien représentatives du nombre de pertes, tandis que les données pour les autres pays sont sous-estimées en raison de l'absence de systèmes nationaux de déclaration des dommages causés par les loups. Informations non publiées fournies par : W. Jedrzejewski (Pologne), L. Balčiauskas (Lituanie), J. Ozolins (Lettonie), et P. Männil (Estonie)

Species	Number of animals killed by wolves			
	Poland	Lithuania	Latvia	Estonia
Horse	4	-	-	-
Cattle	172	19	4	3
Sheep	547	24	17	106
Goat	18	-	5	-
Dog	12	2	1	59
Not specified	-	56 ^a	-	-
Total	753	101	27	168

La raison principale de la déprédation du bétail par les loups est la **pénurie locale ou temporelle d'ongulés sauvages**. Sidorovich et al. (2003) ont constaté que, dans le nord-est de la Biélorussie, la diminution du nombre d'ongulés sauvages causée par l'homme a amené les loups à tuer très souvent des animaux domestiques (bovins et chiens). Cependant, dès que les populations d'ongulés sauvages se sont reconstituées, la fréquence des dommages a fortement diminué car les loups se sont tournés vers les proies sauvages.

Parallèlement, les interactions entre le loup et l'homme en Europe de l'Est sont largement caractérisées par la ségrégation spatio-temporelle des loups et leur évitement de l'homme (Theuerkauf et al. 2003). Les cas récents bien documentés d'attaques de loups sur des humains se limitent à de rares incidences de loups enragés apparaissant dans des villages et interpellés par des personnes (Linnell et al. 2002 ; Sidorovich et al. 2003). Quelques cas d'attaques de loups non enragés ont été décrits en Lettonie (Linnell et al. 2002). Cependant, comme le prouvent des analyses détaillées de sources historiques d'Estonie (Rootsi 2003) et de Fennoscandie (Linnell et al. 2003), dans le passé (XVIII^{ème}-XIX^{ème} siècles), les cas d'individus enragés attaquant des humains étaient plus courants qu'aujourd'hui et des mangeurs d'hommes spécialisés (ciblant principalement des enfants) ont même été observés périodiquement dans certaines régions.

Perspectives pour le statut du loup et besoins de recherche

Cette brève revue du statut et de l'écologie des loups a mis en évidence une situation diverse pour l'espèce en Europe de l'Est. Au cours de la dernière décennie, la gestion des populations de loups

s'est améliorée dans le sens d'une conservation rationnelle en Pologne et dans les États Baltes, bien que des efforts accrus pour la conservation du loup soient nécessaires au Belarus. En outre, ces pays ont déjà mis en œuvre ou ont commencé à mettre en œuvre un suivi régulier du nombre de loups et des dommages causés par les loups aux animaux domestiques. En Pologne et récemment (2007) en Estonie, un système de compensation financière pour les pertes de bétail causées par les loups a été introduit. Cependant, de tels changements dans la gestion et l'attitude n'ont pas encore eu lieu en République de Belarus, qui abrite la plus grande population de l'espèce dans la région et un prélèvement de loups potentiellement non durable. Comme présenté dans ce chapitre, les connaissances sur l'écologie du loup sont inégales dans toute l'Europe de l'Est. Cette situation exige une nouvelle approche à grande échelle pour étudier ce grand carnivore très mobile. Un effort de recherche international conjoint avec l'application d'une méthodologie moderne (par exemple, colliers GPS, génétique moléculaire, analyses basées sur le système d'information géographique (SIG)) est clairement nécessaire pour combler les lacunes de nos connaissances sur les loups dans la région.

