

Sélection de l'habitat par les ongulés en relation avec le risque de prédation par les loups et les humains dans la forêt de Białowieza, Pologne

Forest Ecology and Management 256 (2008) 1325–1332

Contents lists available at ScienceDirect

 **Forest Ecology and Management** 

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieża Forest, Poland

Jörn Theuerkauf^{a,*}, Sophie Rouys^b

^a Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, 00-679 Warsaw, Poland
^b Conservation Research New Caledonia, B.P. 2549, 98846 Nouméa, New Caledonia

Résumé

Le **risque de prédation** est un facteur important qui influence la distribution des ongulés et leur impact sur la structure des forêts. Cependant, le risque de prédation simultanée par les loups et les humains est rarement pris en compte dans les analyses de la sélection de l'habitat par les ongulés. Nous avons compté les crottes des ongulés sur des transects afin d'analyser l'influence des loups et des humains sur la distribution des densités d'ongulés dans la forêt de Białowieza, en Pologne. Nous avons évalué si (1) l'exploitation forestière influençait la sélection de l'habitat des ongulés, (2) la densité des ongulés était plus élevée dans les zones sans chasse humaine, (3) les ongulés évitaient les environs d'une route principale, (4) la densité des proies était plus élevée dans la zone de conflit entre les domaines vitaux des meutes de loups, à la fois en présence et en l'absence de chasse humaine, (5) les ongulés évitaient les zones sélectionnées par les loups, et (6) les sites de prédation des loups se trouvaient dans des zones à forte densité de proies. Le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) ont choisi les forêts surexploitées non exploitées et les zones sans chasse, tandis que le chevreuil (*Capreolus capreolus*) a préféré les forêts exploitées. Les sangliers et les bisons Européens (*Bison bonasus*) évitaient la zone située à moins de 300 m d'une route principale, alors que nous n'avons pu détecter aucun évitement de la part des cerfs rouges ou des chevreuils. La densité des proies n'était pas plus élevée dans les zones de conflit avec les loups, indépendamment de la chasse humaine. **Les ongulés n'ont pas évité les zones sélectionnées par les loups.** Les loups ont tué des chevreuils dans les zones où la densité des proies était d'environ 4 chevreuils/km², que la densité moyenne des chevreuils dans ces zones soit plus élevée ou plus faible. **Nous concluons que l'altération de l'habitat par l'exploitation forestière et la chasse par l'homme ont influencé la distribution de la densité des ongulés plus que le risque de prédation par les loups.**

1. INTRODUCTION

L'abrutissement et le pâturage des ongulés influencent la régénération des forêts, de sorte que la gestion forestière nécessite des connaissances sur les facteurs qui déterminent leur **distribution spatiale** (par exemple Ammer, 1996 ; Reimoser et Gossow, 1996 ; Jorritsma et al., 1999 ; Homolka et Heroldova, 2003 ; Palmer et al., 2004). Parallèlement, il existe une relation entre la densité des ongulés et la structure de la forêt (par exemple Jedrzejewska et

al., 1994 ; Gill et al., 1996), de sorte que l'habitat peut être considéré comme l'un des principaux facteurs de régulation de la répartition des ongulés. Outre les facteurs liés à l'habitat, le risque de prédation peut influencer le choix de l'habitat des ongulés (Lima, 1998 ; Brown et al., 1999 ; Zollner et Lima, 1999) et donc l'intensité de l'abrutissement (Ripple et Beschta, 2004). Les loups (*Canis lupus*), l'un des principaux prédateurs des ongulés, sont en train de coloniser certaines parties de l'Amérique du Nord et de l'Europe (Mech et al., 1995 ; Mladenoff et al., 1999 ; Valière et al., 2003 ; Ansorge et al., 2006). Il est donc opportun de mieux comprendre l'impact de ces carnivores sur l'utilisation de l'espace par les ongulés. Ces connaissances pourraient ensuite être extrapolées aux zones nouvellement colonisées par les loups afin de prédire tout changement de comportement de leurs proies et donc les modifications potentielles des risques d'abrutissement pour la sylviculture commerciale (Hebblewhite et al., 2006 ; Berger, 2007).

L'homme est un autre prédateur principal des ongulés dans les climats tempérés et sa présence est également une forme de risque de prédation (Fridand Dill, 2002). La chasse entraîne des changements dans la stratégie de reproduction des cerfs (Proaktor et al., 2007) et la présence humaine peut entraîner un stress chronique chez les cerfs (Sauerwein et al., 2004), qui ne fait pas de différence entre les chasseurs et les autres personnes. La prédation humaine peut donc affecter la densité des ongulés, non seulement par l'élimination directe d'individus et les comportements d'évitement, mais aussi par la réduction de la condition physique. Les études sur la sélection de l'habitat par les ongulés prennent rarement en compte le risque de prédation par les loups et les humains. Les études nord-Américaines ont parfois inclus l'impact humain (White et al., 2003 ; Hebblewhite et al., 2005 ; Bergman et al., 2006 ; Preisler et al., 2006) mais la plupart d'entre elles se sont concentrées sur le risque de prédation par les carnivores (par exemple Ripple et Beschta, 2003 ; Wolff et Van Horn, 2003 ; Frair et al., 2005 ; Hernandez et Laundré, 2005 ; Mao et al., 2005 ; Winnie et al., 2006). Les études Européennes, quant à elles, ont surtout traité de l'influence humaine, les zones d'étude étant généralement dépourvues de grands carnivores (Jeppesen, 1987 ; Döring, 1990 ; Herbold, 1990 ; Petrak, 1996 ; Hewison et al., 2001 ; Ciuti et al., 2004 ; Sauerwein et al., 2004).

Des études Américaines ont révélé que les ongulés sont plus nombreux dans les zones où les domaines vitaux des différentes meutes de loups se chevauchent, surtout en hiver (Hoskinson et Mech, 1976 ; Mech, 1977 ; Rogers et al., 1980 ; Nelson et Mech, 1981). L'une des explications de ce phénomène est que les loups passent moins de temps dans ces zones à risque (Mech et Harper, 2002). La même observation s'applique également aux populations humaines (Kay, 1998). On ne sait pas si les pré-densités sont également plus élevées dans les zones de conflit des meutes de loups en présence de chasse humaine.

Jedrzejewska et al. (1994) ont analysé l'effet de la structure forestière sur les densités d'ongulés dans la forêt de Białowieża, en Pologne. A l'époque de cette étude, la forêt de Białowieża était divisée en deux parties : la réserve intégrale du parc national de Białowieża, qui était inexploitée et dans laquelle aucune chasse n'était pratiquée, et la partie commerciale de la forêt, qui était exploitée pour le bois et dans laquelle les ongulés étaient chassés. En 1996, le parc national de Białowieża a été agrandi. Cette nouvelle partie du parc national était auparavant exploitée, mais la chasse était désormais interdite et l'exploitation réduite au minimum, créant ainsi les conditions d'une expérience naturelle. Comme il y a des mouvements saisonniers entre les différentes parties de la zone d'étude (Kamler et al., 2008),

les 3 régions nous ont permis de distinguer l'impact de l'habitat et de la chasse. L'objectif de cette étude était d'évaluer la sélection de l'habitat des ongulés dans une zone où les loups et les humains sont les principaux prédateurs. Nous avons analysé l'influence des deux prédateurs sur les ongulés afin d'évaluer si (1) les différentes structures de végétation résultant de l'exploitation forestière influençaient la densité des ongulés, (2) la densité des ongulés était plus élevée dans les zones protégées où la chasse humaine était interdite, (3) les ongulés évitaient les environs d'une grande route publique, (4) la densité des proies était plus élevée dans les zones de conflit entre les aires de répartition des loups en présence et en l'absence de chasse humaine, (5) les ongulés évitaient les zones sélectionnées par les loups, et (6) les sites de prédation des loups se trouvaient dans des zones à forte densité de proies.

2. METHODE

2. 1. Zone d'étude

La forêt de Bialowieza est un complexe forestier de 1450 km² (52°30'-53°00'N, 23°30'-24°15'E) qui chevauche la frontière Polono-Biélorusse. Le côté Polonais de la forêt de Bialowieza se compose du parc national de Bialowieza (100 km²) et d'une forêt commerciale (480 km²), où l'on pratique la chasse (principalement le long des routes et à partir des tours de chasse), l'exploitation forestière et le reboisement. Cinquante km² du parc national de Bialowieza sont protégés en tant que réserves intégrales depuis 1921. La chasse, l'exploitation forestière et la circulation motorisée sont interdites dans la réserve intégrale, et l'accès du public est limité. En juillet 1996, le parc national de Bialowieza a été agrandi à 100 km². La partie étendue du parc national (appelée aussi zone tampon) est ouverte au public, mais l'accès des véhicules est limité, la chasse n'est pas autorisée et les interventions forestières se limitent à la coupe des arbres malades et à l'installation de clôtures autour des zones de régénération. La zone d'étude est couverte par une forêt de plaine (altitude 134-202 m) dans la zone de transition entre le climat boréal et le climat tempéré (Mitchell et Cole, 1998).

...

2. 2. Densité relative des ongulés et utilisation de l'habitat

Nous avons utilisé des enquêtes sur les groupes de crottes pour évaluer la sélection de l'habitat, qui sont fiables pour les estimations de l'utilisation de l'habitat (Weckerly et Ricca, 2000 ; Forsyth et al., 2007). En 1997-1999, trois observateurs ont compté les crottes de cerfs rouges (*Cervus elaphus*), de chevreuils (*Capreolus capreolus*), de bisons d'Europe (*Bison bonasus*), d'élans (*Alces alces*) et de sangliers (*Sus scrofa*) sur 16 transects permanents (d'une longueur d'environ 10 km chacun) dans toute la forêt de Bialowieza (Fig. 1), comme décrit en détail dans Theuerkauf et al. (2008). En 1997 et 1998, nous avons échantillonné 4 de ces transects quatre fois par an (après la fonte des neiges, à la fin du printemps/début de l'été, au milieu/à la fin de l'été et en automne). En 1999, ces 4 transects n'ont été échantillonnés qu'après la fonte des neiges. En 1998 et 1999, nous avons également échantillonné les 12 autres transects. Nous avons utilisé 2 saisons pour les analyses : l'hiver (novembre-avril) et l'été (mai-octobre). Les estimations des densités de crottes ne sont pas stables au cours de l'année car les taux de décomposition et la visibilité des boulettes varient. Nous avons donc standardisé nos estimations de densité de crottes en prenant en compte les taux de disparition et la détectabilité (comme décrit en détail dans Theuerkauf et al., 2008) afin de comparer les résultats obtenus pour les différentes saisons.

Nous avons parcouru les transects en suivant un relèvement à la boussole à travers la forêt au lieu d'utiliser les routes ou les pistes forestières comme transects. Nous avons utilisé un transect en bandes de 1 m de large car la détectabilité des crottes sur les transects préliminaires était plus que réduite de moitié lorsque les crottes se trouvaient à plus de 50 cm de chaque côté de la ligne de transect (Theuerkauf et al., 2008). Il n'y avait pas de différences significatives entre les densités de méandres estimées par les différents observateurs lorsqu'ils parcouraient les mêmes transects le même jour (test *U*, tous les $P > 0,15$), nous avons donc regroupé les données pour les trois observateurs.

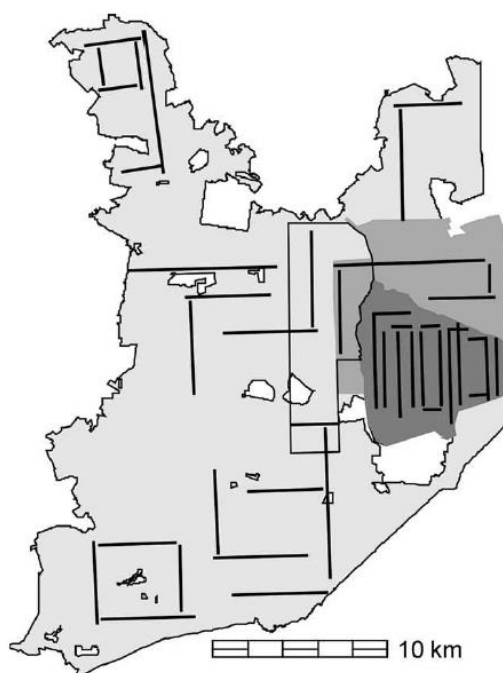


Fig. 1. Transects (barres en gras) utilisés pour estimer les densités d'ongulés sur la base de comptages de crottes dans la partie commerciale de la forêt de Białowieża (zone gris clair), la réserve intégrale du parc national de Białowieża (gris foncé), la zone tampon du parc national (zone gris moyen) et la zone de conflit (zone centrale entourée d'une ligne continue) entre les domaines vitaux des meutes de loups (d'après Zub et al., 2003 ; Jedrzejewski et al., 2007). La zone blanche à l'intérieur de la forêt représente les agglomérations et les enclos, qui ont été exclus des analyses

La forêt de Białowieża est subdivisée en compartiments carrés d'une longueur habituelle de 533 m de côté, qui sont marqués dans la forêt (chemins de traverse, allées forestières ou marquages de couleur). Nous avons donc divisé chacun des 16 transects en 19 secteurs de 533 m de côté et noté séparément le nombre de crottes de chaque espèce, obtenues dans chaque secteur. Bien que les secteurs de transects aient parfois inclus différents types d'habitats, il aurait été trop long d'enregistrer chaque changement d'habitat. Nous n'avons donc enregistré que le nombre de crottes sur chaque secteur et avons ensuite analysé la composition de l'habitat à l'aide d'un système d'information géographique (SIG). Pour calculer la proportion de types de forêts sur chaque secteur de transect, nous avons créé des zones tampons autour de la ligne de transect de chaque secteur (les zones tampons des secteurs adjacents se chevauchent donc). Les zones tampons se situaient à trois échelles différentes de la ligne de transect : distance de 0 m (proportion d'habitats sur la surface du transect de 533 m² en moyenne), distance de 125 m (taille moyenne de la zone tampon de 0). Nous avons calculé la densité de chute pour chaque habitat en calculant la moyenne de tous les secteurs du transect, pondérée par la proportion de l'habitat donné dans chaque secteur.

Par conséquent, la sélection de l'habitat a été dans une certaine mesure « moyennée », ce qui peut avoir dissimulé dans certains cas, mais pas biaisé la sélection ou l'évitement d'un habitat. Nous avons calculé les densités moyennes de crottes pour chaque habitat en fonction des 3 régions (286 secteurs de transect dans la réserve intégrale, 263 secteurs dans la zone tampon du parc national, 884 secteurs dans la forêt commerciale) et nous avons exclu des analyses les clairières avec des établissements humains et les grandes zones clôturées ($>0,25 \text{ km}^2$). Nous avons ensuite extrapolé les densités de crottes pour chaque habitat sur la carte de végétation de la forêt de Białowieża (Kwiatkowski, 1994). A l'exception de quelques bisons qui n'utilisent pas les stations d'alimentation (Rouys, 2003), les bisons de la zone d'étude se rassemblent pendant l'hiver en grandes agrégations, ce qui ne nous a pas permis d'extrapoler l'utilisation de l'habitat par les bisons à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude. Nous avons calculé les fonctions de sélection des ressources (RSF, Manly et al., 2002) en divisant la densité des ongulés sur un secteur de transect par la densité moyenne sur tous les secteurs de transect.

2. 3. Densités absolues d'ongulés

Afin de rendre nos données comparables à celles d'autres études, nous avons converti les densités de boulettes de chevreuil, de cerf et de sanglier en densités absolues, en supposant une relation linéaire entre la densité de boulettes et la densité absolue (cette transformation n'a affecté aucune analyse statistique). Nous avons estimé les densités moyennes indépendamment pour la réserve intégrale (50 km^2), la zone tampon du parc national (50 km^2) et la forêt commerciale (480 km^2), puis nous les avons pondérées par la superficie pour calculer les densités moyennes.

Nous avons basé cette conversion sur des données simultanées obtenues par échantillonnage de distance (Burnham et al., 1980) et par des recensements de conduite (Pucek et al., 1975 ; Jedrzejewska et al, 1994) à partir des rapports de S. Kossak (Institut de recherche forestière, Białowieża) et W. Jedrzejewski, H. Okarma, et K. Schmidt (Institut de recherche sur les mammifères, Białowieża) obtenus au cours des hivers 1997-1999 dans 3 districts forestiers (2 fois par an) et dans le parc national (2 fois au cours de cette étude). Les recensements en voiture ont été effectués sur des parcelles d'échantillonnage de 1 km^2 (44 dans la forêt commerciale, 17 dans le parc national, 12 dans la zone tampon), qui couvraient au total 10-30% de la surface de chaque région (la surface totale couverte par les 13 recensements en voiture était de 242 km^2). Nous avons également estimé les **densités absolues** d'animaux par un échantillonnage à distance en mars 1999 sur 172 km de transects. Lorsque nous apercevions un animal, nous prenions le relèvement de la boussole et mesurions la distance jusqu'à l'animal (au total, 66 cerfs rouges, 9 chevreuils et 44 sangliers ont été aperçus). Nous avons ensuite utilisé le logiciel Distance 4.1 Release 2 (Thomas et al., 2003) pour calculer les densités d'animaux rencontrés sur les transects.

Nous avons calculé les relations entre les comptages de crottes sur les transects et les données des recensements en battue pour 13 recensements en battue (8 dans la forêt commerciale, 2 dans la réserve intégrale et 3 dans la zone tampon du parc national de Białowieża) et 2 comptages par échantillonnage de distance (1 dans la réserve intégrale, 1 dans la forêt commerciale et dans la zone tampon). Les densités moyennes d'animaux pendant les recensements en voiture et par échantillonnage à distance étaient de 4,4 cerfs rouges/ km^2 , 1,4 chevreuil/ km^2 et 3,9 sangliers/ km^2 , tandis que nous avons simultanément estimé les

densités de crottes moyenne à 39 826 crottes de cerf rouge/km², 7022 crottes de chevreuil/km², et 11 077 crottes de sanglier/km². Nous avons donc transformé 10 000 crottes/km² en densités animales de 1,1 cerf élaphe, 2,0 chevreuils ou 3,5 sangliers/km².

2. 4. Risque de prédation

Nous avons évalué le risque de prédation par les loups en comparant la densité d'ongulés sur un secteur de transect avec la densité de loups dans la zone tampon de 250 m autour de chaque secteur de transect, en nous basant sur les emplacements de 9 loups que nous avons suivis par radio pendant la durée de cette étude (Theuerkauf et al., 2003a ; Jedrzejewski et al., 2007). Nous avons évalué l'impact de la chasse, de l'exploitation forestière et du risque de prédation en comparant les densités d'ongulés dans la réserve intégrale (zone de non-chasse inexploitée), dans la zone tampon du parc national (zone de non-chasse exploitée) et dans la forêt commerciale (zone de chasse exploitée). Nous avons utilisé l'ANOVA et l'AIC (Anderson et al., 2000) pour évaluer les facteurs ou les interactions de facteurs qui étaient les plus importants pour la densité des ongulés. Nous avons utilisé 3 catégories binaires comme facteurs indépendants : chasse-pas de chasse, forêt exploitée-non exploitée, et densité de loups inférieure à la moyenne-densité de loups supérieure à la moyenne. Les densités d'ongulés n'étant pas normalement distribuées, nous avons normalisé les données par une transformation de la racine carrée.

Pour évaluer si les sites où les loups ont tué des cerfs rouges se trouvaient dans des zones à forte densité de cerfs rouges, nous avons comparé la densité de cerfs rouges sur 49 sites de prédation trouvés lors d'une étude sur les taux de prédation par les loups (Jedrzejewski et al., 1992, 2000, 2002) avec celle de 54 sites aléatoires. Sur ces 103 sites, nous avons estimé la densité des crottes d'ongulés sur quatre transects de 100 m de long et de 1 m de large représentant un carré autour de chaque site de prédation ou site aléatoire. A chaque coin de ce carré, nous avons également estimé la densité de crottes sur des parcelles d'échantillonnage de 50 m² (surface totale d'un échantillon : 600 m²). Nous avons également noté si ces parcelles se trouvaient dans des clairières ou dans la forêt afin de vérifier si les sites de prédation étaient plus proches des clairières (lisière de la forêt) que les sites aléatoires. Nous avons attribué une valeur de 0%, 25%, 50%, 75% ou 100% de clairières pour chaque site et avons calculé par la suite les moyennes pour 49 sites de prédation et 54 sites aléatoires. La densité représente la densité hivernale moyenne des cerfs rouges, car nous avons compté les crottes sur tous les sites après la fonte des neiges.

Pour vérifier si les animaux évitaient les environs d'une route publique traversant la forêt de Bialowieza avec environ 10 000 véhicules par semaine (Theuerkauf et al., 2003a), nous avons compté les crottes sur 16 autres courts transects en avril 1999. Ces transects mesuraient entre 1,2 et 2,4 km de long (longueur totale 28,7 km) et étaient subdivisés en secteurs de 100 m de long. Ils partaient tous de la route publique et s'en éloignaient à angle droit. Nous avons choisi les transects au hasard afin qu'ils soient représentatifs de la composition de l'habitat autour de la route. Nous avons ensuite calculé les densités moyennes de crottes pour chaque classe de distance à la route et considéré qu'une distance était évitée lorsque l'intervalle de confiance à 95% pour cette classe de distance était inférieur à la densité moyenne sur les transects.

Pour vérifier si la densité des proies est plus élevée dans la zone de conflit entre les domaines vitaux des meutes de loups, nous avons comparé la densité des proies dans les zones de chevauchement entre les domaines vitaux de différentes meutes de loups avec les densités au centre des domaines vitaux des loups dans des zones où le risque de prédation humaine varie. Sur la base des domaines vitaux des loups présentés dans Zub et al. (2003) et Jedrzejewski et al. (2007), nous avons considéré les **zones de conflit** comme des zones situées en dehors des centres des domaines vitaux des loups et utilisées de manière égale par 3 meutes (chaque meute contribuant à 25-40% des emplacements dans cette zone). Nous avons limité l'analyse à cette zone (Fig. 1) parce que nous nous attendions à ce que la densité des proies soit plus élevée dans cette zone moins fréquentée par les loups que dans les zones centrales des aires de répartition des loups. La zone choisie se trouvait en partie dans la forêt commerciale et en partie dans la zone tampon du parc national. Nous avons comparé la densité des chevreuils dans ces deux zones avec la densité des cerfs dans d'autres parties de la forêt commerciale et dans la zone tampon du parc national, respectivement.

3. RESULTATS

La distribution du cerf élaphe (Fig. 2) a été principalement influencée par la chasse et l'exploitation forestière (Tableau 1). Les deux modèles les mieux classés incluaient les facteurs « chasse » et « exploitation » et totalisaient des poids d'Akaike de 1. La densité des loups était incluse dans le deuxième modèle mais généralement incluse dans les modèles de rang inférieur (somme des poids d'Akaike de 0,315). L'exploitation forestière semble avoir la plus forte influence sur la densité de cerfs rouges ($9,0 \pm 0,8$ cerfs rouges/km² dans la zone de non-chasse non exploitée contre $3,9 \pm 0,4$ dans la zone de non-chasse exploitée, toutes les moyennes avec un intervalle de confiance de 95%), suivie par la chasse ($3,0 \pm 0,2$ dans la zone de chasse exploitée contre $3,9 \pm 0,4$ dans la zone de non-chasse exploitée). La densité de sangliers semble être influencée de manière similaire ($5,4 \pm 0,8$ sangliers/km² dans la zone inexploitée sans chasse, $3,7 \pm 0,6$ dans la zone exploitée sans chasse, $1,6 \pm 0,2$ dans la zone exploitée avec chasse). Les modèles pour le sanglier qui incluaient l'exploitation de la forêt avaient une somme de poids d'Akaike de 0,538, la chasse de 0,481 et la densité des loups de 0,375. La densité de chevreuils semble dépendre principalement de la structure forestière ($0,4 \pm 0,1$ chevreuil/km² dans la zone de non-chasse non exploitée, $1,6 \pm 0,4$ dans la zone de non-chasse exploitée, $1,4 \pm 0,2$ dans la zone de chasse exploitée). La somme des poids d'Akaike était de 0,941 pour l'exploitation, de 0,547 pour la chasse et de 0,295 pour la densité de loups.

Les différences de densité étaient moins évidentes lorsqu'on comparait les types de forêts (Tableau 2). Les chevreuils ont sélectionné les forêts marécageuses oligotrophes-mésotrophes et les forêts fraîches-humides oligotrophes en été et ont évité les forêts de feuillus fraîches eutrophes et les forêts de feuillus et mixtes sèches eutrophes, alors qu'ils n'ont pas sélectionné ou évité d'habitat en hiver. Nous n'avons pas pu détecter de sélection d'un type d'habitat particulier chez le chevreuil, à l'exception de l'évitement des tourbières en hiver. Les sangliers ont sélectionné les forêts fraîches et humides en été comme en hiver et ont eu tendance à éviter les forêts sèches de conifères en été. En général, la sélection devient moins évidente lorsque la zone analysée autour de la ligne de transect est plus grande. Les sangliers évitent une zone de 0 à 300 m de la route publique principale ($21 \pm 21\%$ de la densité moyenne de chute de 0 à 100 m, $28 \pm 27\%$ de 100 à 200 m, $48 \pm 43\%$ de 200 à 300

m). Les bisons ont également évité la zone jusqu'à 300 m de la route publique principale (aucune déjection de 0 à 200 m, $14 \pm 21\%$ de 200 à 300 m). Les densités de crottes des cerfs élaphe et des chevreuils n'étaient pas plus faibles dans les environs de la route publique principale que les moyennes.

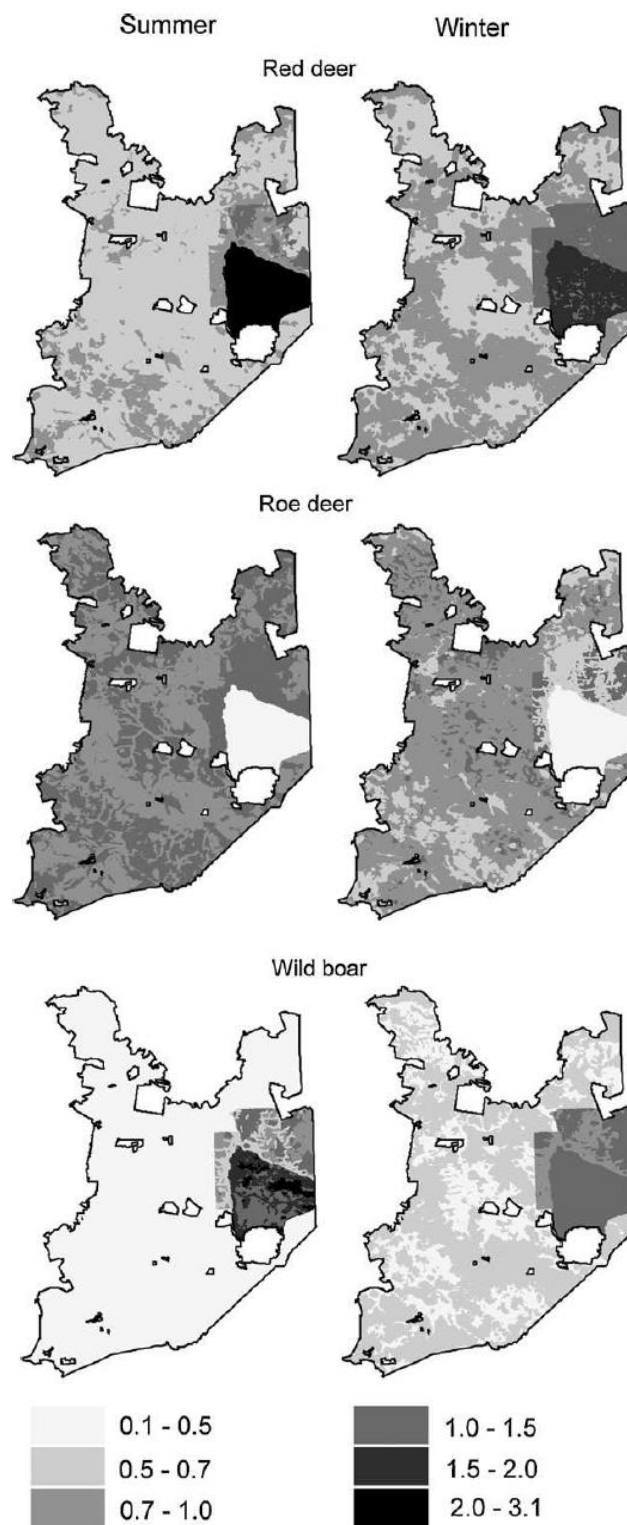


Fig. 2. Sélection de l'habitat (densité dans un habitat donné divisée par la densité moyenne dans la zone d'étude) du cerf élaphe, du chevreuil et du sanglier dans la forêt de Białowieża, en Pologne, de 1997 à 1999 (les valeurs <1 indiquent l'évitement, les valeurs >1 indiquent la sélection)

La densité de loups et de cerfs rouges était positivement corrélée en été ($r_s = 0,382$, $P < 0,001$, $n = 152$ secteurs de transect) mais pas en hiver ($r_s = 0,070$, $P = 0,231$, $n = 297$). La densité de loups n'était pas corrélée avec la densité de chevreuils en été ($r_s = 0,113$, $P = 0,165$), mais négativement en hiver ($r_s = 0,184$, $P = 0,001$), et positivement avec la densité de sangliers en été ($r_s = 0,414$, $P < 0,001$) et en hiver ($r_s = 0,192$, $P = 0,001$).

Bien que les densités de cerfs rouges dans les trois régions aient beaucoup varié, elles étaient presque identiques autour des sites de prédation (Tableau 3). La densité de cerfs autour des sites de prédation était plus élevée que sur les transects, mais pas de manière significative, uniquement dans la zone de plus faible densité de cerfs rouges (forêt commerciale), alors que la densité autour des sites de prédation était plus faible que celle des transects dans la région à forte densité de cerfs rouges (réserve intégrale). Les sites de prédation ($7,1 \pm 5,5\%$) étaient plus souvent (test U : $P = 0,005$) à proximité ou dans des clairières que les sites de randonnées ($0,5 \pm 0,9\%$). La densité de cerfs rouges dans la zone de conflit entre les domaines vitaux des meutes de loups n'était pas plus élevée qu'à l'intérieur des domaines vitaux des loups, indépendamment de la saison ou de la présence de chasseurs humains (Tableau 4).

Tableau 1. Modèles classés selon les poids d'Akaike (w) comprenant 1 à 3 facteurs (exploitation forestière, chasse humaine, densité de loups) qui influencent la densité de cerfs rouges, de chevreuils et de sangliers dans la forêt de Białowieża en 1997-1999 ($n = 449$)

| Species | Parameter included in model | w | ΔAIC_c | AIC_c |
|-----------|-----------------------------|-------|----------------|---------|
| Red deer | Exploitation, hunting | 0.685 | 0.00 | -405.32 |
| | Exploitation, hunting, wolf | 0.315 | 1.55 | -403.77 |
| | Hunting, wolf | 0.000 | 17.75 | -387.57 |
| | Hunting | 0.000 | 21.31 | -384.00 |
| | Exploitation | 0.000 | 31.22 | -374.09 |
| | Exploitation, wolf | 0.000 | 33.23 | -372.09 |
| | Wolf | 0.000 | 143.89 | -261.43 |
| Roe deer | Exploitation, hunting | 0.372 | 0.00 | -315.00 |
| | Exploitation | 0.311 | 0.36 | -314.64 |
| | Exploitation, hunting, wolf | 0.143 | 1.91 | -313.08 |
| | Exploitation, wolf | 0.115 | 2.34 | -312.65 |
| | Wolf | 0.026 | 5.29 | -309.71 |
| | Hunting | 0.022 | 5.63 | -309.37 |
| | Hunting, wolf | 0.011 | 7.11 | -307.89 |
| Wild boar | Exploitation | 0.276 | 0.00 | 27.51 |
| | Hunting | 0.241 | 0.27 | 27.78 |
| | Wolf | 0.131 | 1.49 | 29.00 |
| | Exploitation, wolf | 0.112 | 1.80 | 29.31 |
| | Exploitation, hunting | 0.107 | 1.89 | 29.40 |
| | Hunting, wolf | 0.090 | 2.25 | 29.76 |
| | Exploitation, hunting, wolf | 0.043 | 3.72 | 31.23 |

4. DISCUSSION

4. 1. Structure de l'habitat

La densité des ongulés dans la forêt de Białowieża a été principalement influencée par l'ancienne exploitation forestière et la chasse, alors que les loups ne semblent pas avoir un impact important sur la distribution à grande échelle des ongulés. Jedrzejewska et al. (1994) ont identifié la **composition de la forêt** comme le facteur le plus important pour la densité de cerfs rouges, nous suggérons que la chasse est un autre facteur important. Dans notre zone d'étude, le cerf élaphe préfère les forêts mixtes et de conifères oligotrophes. Dans une forêt gérée en Belgique, le cerf élaphe a également préféré les conifères aux feuillus (Licoppe, 2006). Les loups sélectionnent également ces habitats, il est donc peu probable que les cerfs

choisissent ces habitats pauvres pour réduire le risque de prédation. Il est plus probable que le cerf choisisse ces habitats car ils contiennent généralement plus de bruyères (*Calluna vulgaris*) et de myrtilles (*Vaccinium* spp.), qui sont des plantes alimentaires importantes pour le cerf en hiver dans la forêt de Białowieża (Gebczynska, 1980) et dans d'autres régions (Latham et al. 1999 ; Morellet and Guibert, 1999). Le cerf rouge broute principalement des plantes ligneuses en hiver (Prokesova, 2004) et choisit des forêts avec une couche d'arbustes diversifiée (Prokesova et al., 2006) en République Tchéque, que l'on rencontre également plus souvent dans les forêts mixtes. Les chevreuils Tchèques sont principalement associés aux forêts de plaine inondable (Barancekova, 2004) et lorsqu'il y a une couverture neigeuse, ils se nourrissent principalement d'arbres, de buissons et d'arbustes (Kossak, 1983). Notre méthode, cependant, pourrait empêcher la détection d'une sélection à petite échelle de l'habitat par les chevreuils à l'exception de l'évitement des forêts marécageuses en hiver. La raison pour laquelle le cerf élaphe semble ne pas avoir choisi son habitat dans notre zone d'étude pourrait être que cette espèce a des aires de répartition quotidiennes relativement vastes, d'environ 1 km² (Kamler et al., 2007b). Ces mouvements ont pu dissimuler une sélection de l'habitat à petite échelle car les cerfs défèquent non seulement lorsqu'ils se nourrissent mais aussi lorsqu'ils se déplacent d'une aire d'alimentation à l'autre. En outre, l'évaluation de l'utilisation de l'habitat par type de forêt sur la base des espèces d'arbres dominantes n'est peut-être pas la meilleure façon d'analyser la sélection de l'habitat par les cerfs. Dans les forêts de pins de plaine non indigènes, ni les aires de recherche de nourriture ni les cachettes des cerfs rouges ne sont liées aux caractéristiques des étages supérieurs, car la flore arbustive ne dépend pas d'un type de forêt particulier. (Matrai et al., 2004). Cependant, la présence de loups pourrait entraîner une utilisation aléatoire de l'habitat, comme l'ont montré Winnie et al. (2006) que la présence de loups réduit le nombre de facteurs qui influencent l'utilisation de l'habitat par le cerf élaphe.

Tableau 2. Sélection de l'habitat par les ongulés (densité/densité moyenne dans une région pendant cette saison avec un intervalle de confiance de 95%) en hiver (novembre-avril) et en été (mai-octobre) sur 1433 secteurs de transects dans la forêt de Białowieża à 3 échelles spatiales

| Season | Habitat | Red deer | | | Roe deer | | | Wild boar | | |
|--------|---------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------|
| | | 0-m buffer | 125-m buffer | 250-m buffer | 0-m buffer | 125-m buffer | 250-m buffer | 0-m buffer | 125-m buffer | 250-m buffer |
| Summer | 1 | 0.80 ± 0.12 | 0.84 ± 0.13 | 0.86 ± 0.13 | 0.98 ± 0.34 | 0.97 ± 0.32 | 0.97 ± 0.31 | 0.88 ± 0.31 | 0.94 ± 0.32 | 0.99 ± 0.34 |
| | 2 | 0.97 ± 0.10 | 0.96 ± 0.10 | 0.96 ± 0.11 | 1.09 ± 0.27 | 1.07 ± 0.27 | 1.02 ± 0.27 | 0.87 ± 0.19 | 0.89 ± 0.20 | 0.93 ± 0.22 |
| | 3 | 0.89 ± 0.17 | 0.89 ± 0.17 | 0.93 ± 0.17 | 0.83 ± 0.43 | 0.87 ± 0.45 | 0.94 ± 0.46 | 0.84 ± 0.34 | 0.89 ± 0.37 | 0.99 ± 0.41 |
| | 4 | 1.27 ± 0.28 | 1.27 ± 0.27 | 1.24 ± 0.29 | 0.83 ± 0.46 | 0.92 ± 0.50 | 0.96 ± 0.54 | 1.27 ± 0.58 | 1.22 ± 0.54 | 1.15 ± 0.54 |
| | 5 | 1.41 ± 0.19 | 1.40 ± 0.20 | 1.37 ± 0.19 | 1.25 ± 0.40 | 1.23 ± 0.42 | 1.24 ± 0.42 | 1.65 ± 0.47 | 1.62 ± 0.50 | 1.45 ± 0.46 |
| | 6 | 0.94 ± 0.20 | 0.97 ± 0.22 | 0.99 ± 0.24 | 0.89 ± 0.39 | 0.96 ± 0.42 | 1.00 ± 0.45 | 0.62 ± 0.43 | 0.63 ± 0.43 | 0.64 ± 0.45 |
| | 7 | 0.73 ± 0.14 | 0.76 ± 0.14 | 0.78 ± 0.14 | 0.85 ± 0.36 | 0.82 ± 0.33 | 0.81 ± 0.32 | 0.79 ± 0.46 | 0.76 ± 0.42 | 0.80 ± 0.42 |
| Winter | 1 | 0.91 ± 0.17 | 0.89 ± 0.16 | 0.88 ± 0.15 | 1.22 ± 0.32 | 1.22 ± 0.33 | 1.20 ± 0.34 | 0.93 ± 0.29 | 0.93 ± 0.27 | 0.94 ± 0.27 |
| | 2 | 0.95 ± 0.12 | 0.95 ± 0.12 | 0.94 ± 0.12 | 1.13 ± 0.26 | 1.10 ± 0.26 | 1.06 ± 0.27 | 0.83 ± 0.19 | 0.86 ± 0.21 | 0.89 ± 0.22 |
| | 3 | 0.90 ± 0.17 | 0.91 ± 0.17 | 0.97 ± 0.17 | 0.80 ± 0.33 | 0.95 ± 0.38 | 1.02 ± 0.37 | 0.74 ± 0.28 | 0.82 ± 0.32 | 0.86 ± 0.33 |
| | 4 | 1.05 ± 0.29 | 1.08 ± 0.30 | 1.08 ± 0.31 | 0.58 ± 0.34 | 0.56 ± 0.34 | 0.57 ± 0.35 | 0.84 ± 0.40 | 0.81 ± 0.40 | 0.81 ± 0.43 |
| | 5 | 1.15 ± 0.16 | 1.14 ± 0.16 | 1.13 ± 0.17 | 0.79 ± 0.29 | 0.75 ± 0.28 | 0.77 ± 0.30 | 1.45 ± 0.37 | 1.38 ± 0.36 | 1.32 ± 0.36 |
| | 6 | 1.20 ± 0.24 | 1.24 ± 0.27 | 1.27 ± 0.29 | 0.90 ± 0.47 | 0.93 ± 0.48 | 0.95 ± 0.50 | 1.15 ± 0.47 | 1.14 ± 0.46 | 1.06 ± 0.44 |
| | 7 | 1.02 ± 0.15 | 1.02 ± 0.15 | 1.02 ± 0.15 | 1.10 ± 0.38 | 1.05 ± 0.35 | 1.02 ± 0.33 | 1.14 ± 0.32 | 1.11 ± 0.31 | 1.11 ± 0.30 |

Habitats: (1) fresh deciduous, (2) humid deciduous, (3) flood plain forests and open marsh, (4) bog forests, (5) oligotrophic fresh-humid forests, (6) dry coniferous forests, (7) dry deciduous and mixed forests (in bold: a confidence interval above the value 1 indicates selection and a confidence interval below 1 indicates avoidance).

4. 2. Risque de prédation

Le cerf élaphe est la principale proie du loup dans notre zone d'étude, suivi par le sanglier et le chevreuil (Jedrzejewski et al., 2002) bien que les chasseurs humains tuent chaque année plus d'individus de ces espèces que les loups (Jedrzejewski et al., 2000). Aucune de ces espèces, à l'exception du chevreuil en hiver, n'a évité les zones sélectionnées par les loups. Les cerfs rouges ont même choisi les zones les plus utilisées par les loups, ce qui pourrait indiquer que les loups suivent les cerfs rouges. Les caribous (*Rangifer tarandus*) se sont

également alimentés dans des zones à haut risque de prédation (fréquemment utilisées par les loups) mais ont entrepris leurs déplacements à grande échelle dans des zones à faible risque (Johnson et al., 2002). Cela pourrait également être le cas dans notre zone d'étude car les cerfs rouges ont des aires de répartition journalières relativement grandes (Kamler et al., 2007b, 2008). De plus, Jedrzejewski et al. (2006) ont suggéré que les cerfs rouges réduisent le risque de prédation en formant des groupes plus importants en période crépusculaire, qui est le moment où les loups tuent le plus de cerfs (Theuerkauf et al., 2003b).

Tableau 3. Densité moyenne de cerfs rouges (avec un intervalle de confiance de 95%) autour de 49 sites où les loups ont tué des cerfs rouges et sur 54 sites aléatoires dans la partie commerciale de la forêt de Bialowieza, la zone tampon du parc national de Bialowieza et la réserve intégrale de ce parc national

| | Commercial part | Buffer zone | Strict reserve | ANOVA |
|--------|-----------------|-------------|----------------|-------------|
| Random | 2.9 ± 0.6 | 4.4 ± 1.2 | 6.9 ± 2.2 | $P < 0.001$ |
| Kill | 3.9 ± 1.0 | 4.1 ± 3.0 | 4.0 ± 1.6 | $P = 0.978$ |
| t-Test | $P = 0.087$ | $P = 0.837$ | $P = 0.046$ | |
| d.f. | 51.6 | 6.7 | 18 | |

Tableau 4. Densité moyenne de cerfs rouges (avec un intervalle de confiance de 95%) sur 1137 secteurs de transects à l'intérieur et à l'extérieur de la zone de conflit entre les domaines vitaux des meutes de loups dans les parties exploitées de la forêt de Bialowieza avec (forêt commerciale) et sans chasse humaine (zone tampon du parc national)

| | Summer | | Winter | |
|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|
| | With hunting | Without hunting | With hunting | Without hunting |
| Strife zone | 0.5 ± 0.4 (n = 16) | 3.6 ± 0.5 (n = 143) | 2.4 ± 1.2 (n = 29) | 4.8 ± 1.0 (n = 26) |
| Inside home ranges | 3.0 ± 0.3 (n = 552) | 4.1 ± 1.0 (n = 66) | 3.1 ± 0.2 (n = 287) | 4.6 ± 0.9 (n = 28) |
| U-test | $P < 0.001$ | $P = 0.630$ | $P = 0.008$ | $P = 0.910$ |

Les chevreuils choisissent des habitats ouverts en présence de lynx (Ratikainen et al., 2007), cette stratégie pourrait ne pas être efficace en présence de loups car les sites de prédation de notre étude se trouvaient plus souvent à proximité de clairières. Si les loups poursuivent leurs proies, les zones ouvertes pourraient être plus propices à la mise à mort des proies car ils peuvent les attaquer simultanément de plusieurs côtés. Cela pourrait expliquer pourquoi les cerfs rouges de Yellowstone évitent les zones ouvertes lorsque les loups sont présents (Creel et al., 2005). La raison de la densité de cerfs rouges d'environ 4 animaux/km² sur les sites de prédation des loups dans toutes les zones de la forêt de Bialowieza, pourrait être que le succès de la chasse est généralement plus élevé à cette densité et qu'il pourrait ensuite être réduit en raison d'une vigilance peut-être plus efficace de la part des cerfs dans les zones à fortes densités.

Dans une forêt allemande, les distances de fuite des chevreuils par rapport aux humains pouvaient atteindre 250 m (Herbold, 1990) et les cerfs rouges broutaient moins à 180 m des pistes forestières (Döring, 1990). La distance de fuite du cerf élaphe était de 300 m en Allemagne, à condition qu'il y ait une cachette (Petrač, 1996). En Chine, les cerfs évitent les chemins forestiers (Guangshun et al., 2006) et au Japon, le cerf sika (*Cervus nippon*) a des distances de fuite généralement inférieures à 40 m (Borkowski, 2001). Les humains conduisant des véhicules tout terrain ont influencé le comportement des cerfs élaphe même à une distance de 3 km (Preisler et al., 2006). Cependant, dans notre zone d'étude, ni le cerf élaphe ni le chevreuil n'ont évité les abords de la route la plus fréquentée. Cela pourrait s'expliquer par le fait que les loups évitent cette zone (Theuerkauf et al., 2003a) et que les gens chassent rarement le long de cette route (observations personnelles de l'auteur), qui est

directement entourée de forêts. En Arizona, les cerfs rouges ont choisi les environs d'une autoroute probablement en raison des habitats appropriés (Dodd et al., 2007). Les avantages liés au fait d'éviter les prédateurs doivent cependant être mis en **balance** avec les zones de recherche de nourriture potentiellement moins bonnes. Par exemple, malgré un risque élevé de prédation humaine en hiver, les ongulés n'ont pas cherché à se réfugier dans la réserve intégrale. La nécessité de trouver de la nourriture ou un abri adéquat pourrait donc avoir été plus importante à cette saison que le risque de prédation par l'homme. Bien que, dans l'ensemble, la chasse humaine ait entraîné une baisse des densités de cerfs rouges et de pensionnaires sauvages, à petite échelle, les ongulés pourraient avoir d'autres stratégies pour réduire le risque de prédation. La taille des groupes de cerfs rouges, par exemple, dépendait de l'intensité de la chasse humaine dans notre zone d'étude (Jedrzejewski et al., 2006).

5. CONCLUSION

Le risque de prédation devient plus complexe dans les systèmes à **prédateurs multiples**. Alors que dans certaines régions, une stratégie optimale d'évitement des prédateurs pour les ongulés consiste à se concentrer dans la zone de conflit entre les meutes de loups, dans d'autres régions, la sélection de la zone autour des routes qui ne sont pas utilisées pour la chasse pourrait être une meilleure stratégie. **Dans notre zone d'étude, la densité des ongulés a été principalement influencée par la gestion forestière et la chasse, alors que les loups ne semblent pas avoir d'impact sur la distribution des ongulés.** Les ongulés doivent s'adapter aux contraintes écologiques de la zone où ils vivent et sont donc susceptibles de réagir de manière différente selon la zone. Dans les zones actuellement recolonisées par les loups, on peut s'attendre à ce que le comportement et la répartition des ongulés changent. Cependant, le changement de comportement des ongulés pourrait ne pas être aussi important que prévu, en particulier dans les zones où la chasse humaine est intensive.