

Déplacements quotidiens et utilisation du territoire par des loups étudiés par radio-télémetrie dans la forêt Polonaise de Bialowieza

Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Bialowieza Primeval Forest in Poland

Włodzimierz Jedrzejewski, Krzysztof Schmidt, Jörn Theuerkauf, Bogumila Jedrzejewska, and Henryk Okarma

Canadian Journal of Zoology, vol. 79: 1993-2004 (2001)

Résumé

Des loups, *Canis lupus* (9 femelles et 2 mâles appartenant à quatre meutes), ont été suivis par radio-télémetrie dans une forêt Polonaise entre 1996 et 1999. Des relevés de localisations à intervalles de 30 ou 15 min durant 360 jours ont permis d'analyser les distances parcourues chaque jour (DMD) et l'utilisation du territoire par les loups. La distance parcourue quotidiennement a été évalué à 22,1 km chez les femelles et à 27,6 km chez les mâles. Chez les femelles reproductrices et les sub-adultes, la distance DMD varie en fonction de la saison, les itinéraires étant les plus courts en mai et les plus longs en automne-hiver. Il y a peu de variation d'une saison à l'autre chez les femelles non reproductrices ou pour celles qui ont raté leur reproduction. Un des mâles adultes a fait ses plus longs parcours en février (saison des accouplements). La vitesse moyenne de déplacement des loups est de 2,2 km/h. L'activité de chasse affecte la longueur et la vitesse des déplacements, plus élevées avant qu'après la capture d'une proie. Lorsque l'abondance des proies augmente, la distance DMD devient plus courte. La couverture de neige et l'abondance des précipitations n'ont peu d'influence sur les déplacements des loups. La distance quotidienne moyenne parcourue en ligne droite entre deux localités (SLD) a été estimée à 4,4 km, i.e., en moyenne 21 % de la distance totale parcourue par les loups. Le loup utilise en moyenne 21,4 km² de territoire chaque jour, i.e., 9 % de leur territoire total. La variation des valeurs de SLD et de territoire parcouru chaque jour est surtout fonction des accouplements, de la période de reproduction et de l'élevage des petits. L'utilisation du territoire varie d'une saison à l'autre. Au cours de la période printemps-été, les déplacements se concentrent autour des tanières de reproduction (*the breeding den*) et des sites de rendez-vous et les zones utilisées sur plusieurs jours consécutifs se recourent largement. En automne-hiver, les loups se déplacent sur de grandes distances et utilisent leur territoire en faisant une rotation, retournant aux mêmes endroits tous les 6 jours en moyenne. La rotation est liée au patrouillage et à la défense intensive du territoire, mais aide probablement aussi les loups à éviter la surexploitation des proies.

INTRODUCTION

Bien que les loups (*Canis lupus*) soient parmi les carnivores les plus étudiés (Mech 1970 ; Harrington et Paquet 1982 ; Carbyn et al. 1995), en ce qui concerne leur mobilité, les facteurs qui affectent leurs variations, en revanche les modèles d'utilisation du territoire sont faibles. Cela vient

du fait que la principale méthode appliquée dans les études écologiques des loups a toujours été basée sur le radio-pistage en avion, avec des localisations enregistrées à des intervalles de quelques jours à plusieurs semaines et toujours pendant le jour (Fritte et Mech 1981 ; Messier 1985a ; Potvin 1987). Les détails concernant les itinéraires quotidiens et les distances de déplacement peuvent seulement être étudiés au moyen de suivi par radio satellite continu, en suivant les loups par radio-téléométrie depuis le sol et en enregistrant des pointages aussi fréquemment que possible, ou en utilisant des colliers munis du système global de positionnement (GPS). Tandis que la première méthode a été développée récemment et que son application est encore limitée (Ballard et al. 1995), la seconde exige beaucoup de travail humain et peut être employée seulement dans des régions ayant une bonne accessibilité (une forte densité de routes et de chemins). Le suivi des pistes dans la neige par avion et sur terre, reste la première méthode et celle toujours utilisée pour suivre les loups, est de toute évidence insuffisante : elle peut être employée seulement aux latitudes nordiques et pendant l'hiver, donc avec une variation saisonnière liée à la période des mises-bas et d'élevage des jeunes qui demeure inconnue. La troisième méthode (colliers GPS) est devenue disponible tout récemment.

Notre étude a été entreprise dans une grande région boisée d'Europe de l'Est, avec un suivi durant toute l'année depuis le sol, de loups équipés de colliers émetteurs. La densité de loups dans le secteur d'étude était de 2 ou 3 individus/100 km² (Jedrzejewska et al. 1996 ; Okarma et al. 1998). Nos objectifs étaient d'étudier (i) les distances quotidiennes (DMDs) couvertes par les loups et leur variation par rapport aux phénomènes saisonniers de la biologie du loup aussi bien qu'à des facteurs ambiants ; (ii) la vitesse de déplacement des loups et (iii) le modèle d'utilisation du territoire, étant montrés par les tailles et les chevauchements des secteurs quotidiens par rapport à l'ensemble du territoire.

AIRE D'ETUDE

L'étude a été entreprise dans la partie Polonaise de la forêt primitive de Bialowieza (BPF ; 595 km², 52°45'N, 24°E). La forêt couvre un total de 1450 km² et se situe sur la frontière entre la Pologne et la Belarussie.

C'est la meilleure région boisée préservée en Europe tempérée par sa taille. La partie Polonaise de la forêt se compose de parcelles gérées (coupes et plantations) (495 km²) et d'une partie protégée (Parc National de Bialowieza, couvrant 100 km²). Les parcelles boisées se composent de sapins (*Picea abies*), de pins (*Pinus silvestris*), de chênes (*Quercus robur*), de charmes (*Carpinus betulus*), d'aulnes noir (*Alnus glutinosa*), de frênes (*Fraxinus*), et de bouleaux (de *Betula verrucosa* et *pubescens*), avec des mélanges de plusieurs autres essences d'arbres.

Le terrain est plat et l'altitude varie de 134 à 186 mètres. Les seuls terrains découverts dans cette région boisée sont des marais de carex (*Carex*. Sp.) et de roseaux (*Phragmites*. Sp.) répartis dans les vallées fluviales (de 0,1-1 kilomètre de large) et plusieurs clairières avec de petits villages. Il y a cinq routes goudronnées d'une longueur totale d'environ 50 kilomètres dans la partie Polonaise.

Pendant l'étude (1994-1999) la température moyenne était de -2,9°C en janvier et de 19,7°C en juillet. La moyenne annuelle des précipitations a été de 611 millimètres et la couverture de neige (profondeurs maximales pour plusieurs hivers de 10 à 63 centimètres) a persisté en moyenne 87 jours par an.

La forêt de Bialowieza héberge cinq espèces d'ongulés. Les plus nombreux sont les cerfs communs (*Cervus elaphus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) ; moins communs sont les chevreuils (*Capreolus capreolus*), le bison européen (*Bison bonasus*), et les orignaux (*Alces alces*) (Jedrzejewska et al 1997).

Les loups ont été protégés dans la partie polonaise de BPF depuis 1989. Pour plus d'information sur la forêt de Bialowieza, se référer à Jedrzejewska et Jedrzejewski (1998).

MATERIEL ET METHODE

Entre 1994 et 1999, 12 loups appartenant à 4 meutes ont été capturés et équipés d'un collier-émetteur. Les données rassemblées sur 11 loups (9 femelles et 2 mâles) étaient assez nombreuses pour l'analyse. La meute du parc national de Bialowieza (la meute de BNP) a été constituée de 4 à 7 loups (nombre déterminé au milieu de l'hiver sur plusieurs années) dont 4 individus de cette meute étaient équipés. La meute Lesna 1 comprenait de 4 à 7 loups dont 4 individus étaient équipés, mais les données sur les déplacements quotidiens ont été recueillies uniquement à partir de 3 loups. La meute de Ladzka était constituée de 3 à 6 loups, dont 3 étaient marqués. La quatrième meute étudiée, Lesna II, inclus seulement 2 ou 3 loups dont un était équipé.

Les loups ont été capturés dans des filets (Okarma et Jedrzejewski 1997) ou avec des lacets à pattes (lacet à pattes d'Aldrich pour les ours noir, modifiés par les auteurs). Les pièges ont été équipés d'un système de radio-alarme (A. Wagener, Cologne, Allemagne), qui nous ont permis de libérer l'animal en moins de 1 à 2h après la capture. Les animaux ont été immobilisés avec 1,2-1,8 ml d'un mélange de xylazine-ketamine (magnésium 583 de Rompun de Bayer's dissous dans 4 ml de Parke Davis Ketavet, 100 mg/ml) et équipés de colliers-émetteur (Telonics Inc., AVM Instrument Company, systèmes de télémétrie, systèmes avancés de télémétrie). Cinq colliers-émetteur ont été munis d'une sonde de position d'activité, qui nous ont aidé à déterminer si les loups s'alimentaient, se reposaient, ou étaient en déplacement.

Les loups marqués ont été situés par triangulation 2 à 5 jours par semaine, sur des chemins forestiers parcourus en véhicule ou à bicyclette. En plus des localisations quotidiennes, des sessions de 2 à 9 jours (habituellement de 4 à 6) de suivi continu ont été conduites. De mars 1994 à août 1997, nous avons tracé les positions des loups sur des cartes forestières avec une grille de maille de 533 x 533 m. Suivant la localisation de l'animal, sa position a été tracée au centre d'une parcelle, au milieu d'un côté de deux parcelles adjacentes, ou dans le coin entre quatre parcelles adjacentes. De septembre 1997 à septembre 1999, nous avons noté les localisations dans le territoire en utilisant un système métrique et nous avons mesuré la position d'un loup à 10 m près.

Pendant les sessions de suivis continus, les localisations ont été prises à des intervalles de 30 minutes (de mars 1994 à décembre 1996) ou de 15 minutes (de janvier 1997 à septembre 1999). Les observateurs ont suivi les loups à une distance moyenne de 0,94 kilomètres (écart-type = 0,58 kilomètres) et la distance entre le loup et l'observateur n'a eu aucun effet sur l'activité de l'animal (J. Theuerkauf et W. Jedrzejewski, en préparation). Puisque les loups se sont déplacés davantage pendant la nuit, tous les paramètres de l'activité quotidienne présentée dans cet article, ont été calculés pour une période comprise entre 12h-12h (c.-à-d., du midi jour n au midi le jour $n + 1$). Sur un total de 584 jours de suivi radio continu, le contact avec les loups a parfois été perdu pendant quelques heures. Dans ces là, nous avons calculé la distance en ligne directe entre le dernier endroit où fut perdu le contact et le premier endroit après qu'il fut retrouvé. Nous avons tracé la DMD de la journée, en appliquant des méthodes de Lowess (Cleveland 1979), et avons constaté que la DMD a augmenté avec la durée du suivi, et s'est stabilisée à 19 h, et n'avons pas franchi cette limite. Ainsi, nous avons inclus dans l'analyse tous les jours où le suivi radio continu a couvert la plage 19-24 h ($n = 360$ jours). La durée moyenne d'un jour de suivi pour l'échantillon entier était de 23,1 h.

Les quatre paramètres de déplacements des loups (*wolf travel*) ont été calculés : (1) DMD (km/jour) ; la somme des distances en ligne directe entre les localisations consécutives prises entre 30 et 15 minutes d'intervalles pendant un jour de suivi radio continu ; les distances sont minimales

parce qu'elles sont basées sur les distances en ligne directe entre points ; (2) la distance en ligne directe (straight-line distance) entre les endroits quotidiens (SLD ; km/jour), c.-à-d., entre le commencement et la fin des itinéraires quotidiens ; (3) le territoire quotidien (km^2) ; un polygone convexe minimum comprenant l'itinéraire quotidien des déplacements d'un loup ; (4) un index d'intensité des déplacements de loup, I , mesuré en mètres suivant l'itinéraire parcouru par jour par 1 km^2 sur l'ensemble du territoire, d'après Goszczyński (1986) : $I = \text{DMD}/T_{\text{year}}$, où T_{year} est la taille du territoire d'une meute estimée pendant toute l'année en utilisant la méthode du polygone convexe minimum avec 100 % des localisations.

Les DMDs, les SLDs, les territoires quotidiens, et les chevauchements de territoires quotidiens sur plusieurs jours consécutifs ont été calculés avec le logiciel Traqueur (A. Angerbjörn, systèmes de localisation par radio ab, Huddinge, Suède). Nous avons comparé les quatre paramètres de déplacement calculés sur la base des localisations prises entre 30 et 15 minutes d'intervalle et tracés à différents niveaux de précision. Nous n'avons trouvé aucune différence statistique entre les deux ensembles de données (Mann-Whitney U test, $U = 1064.0-1568.5$, $P = 0,06-0,7$, $n_1 = 34$, $n_2 = 81$), ainsi nous avons utilisé toutes les données. L'influence de l'activité de chasse sur la DMD des loups et la vitesse de déplacement ont été évaluées sur une période de 47 jours et les endroits exacts de mise à mort ont été trouvés grâce au radio-pistage continu, et nous avons examiné les restes de chaque proie les jours suivants, après le départ des loups.

Nous avons obtenu un index d'abondance d'ongulés en rapportant toutes les observations des animaux pendant nos travaux de terrain. Après avoir enregistré le temps passé dans la forêt par les observateurs, nous avons pu calculer des taux de rencontre avec les ongulés (le nombre d'animaux vus par 1 h passée dans la forêt par un observateur humain). En 1996-1999, un total de 4889 ongulés ont été vus pendant les 8722 h passées dans la forêt. Les données météorologiques (précipitations et profondeur de neige) ont été obtenues à partir d'une station météorologique située dans le village de Białowieża (centre de la forêt).

RESULTATS

Facteurs affectant les distances parcourues chaque jour (DMD) et vitesse de déplacement

La DMDs a varié de 0,4 à 64 kilomètres et a donné une moyenne de 22,8 kilomètres (SE = 0,62 kilomètres, $n = 360$ jours). Il y avait une variation saisonnière nette des déplacements (fig. 1). La DMDs moyenne mensuelle pour tous les loups s'est étendue de 26,2 à 26,6 kilomètres de Janvier à Mars à 15 kilomètres en mai, quand les louveteaux étaient très petits et restaient dans la tanière. La DMDs a encore augmentée entre l'été et l'automne (fig. 1). Il y avait des différences manifestes dans les déplacements qui étaient liées au sexe et à l'âge des animaux (tableau 1). La DMDs très longue (presque 34 km/jour, en moyenne) était typique d'un mâle dominant en février (saison des accouplements). Les femelles reproductrices ont réduit leurs déplacements en mai. Cependant, elles se déplaçaient en moyenne de 19 à 20 km/jour de Juin à Juillet, (tableau 1). Les jeunes femelles non reproductrices sont souvent restées à la tanière avec les jeunes. Par conséquent, leurs déplacements de Mai à Juillet étaient relativement courts et ont augmenté d'Août à Septembre. Une vieille femelle non reproductrice et un mâle reproducteur n'ont pas réduit leurs déplacements en mai (tableau 1). Les exemples de déplacements quotidiens pour diverses saisons sont présentés dans la fig. 2.

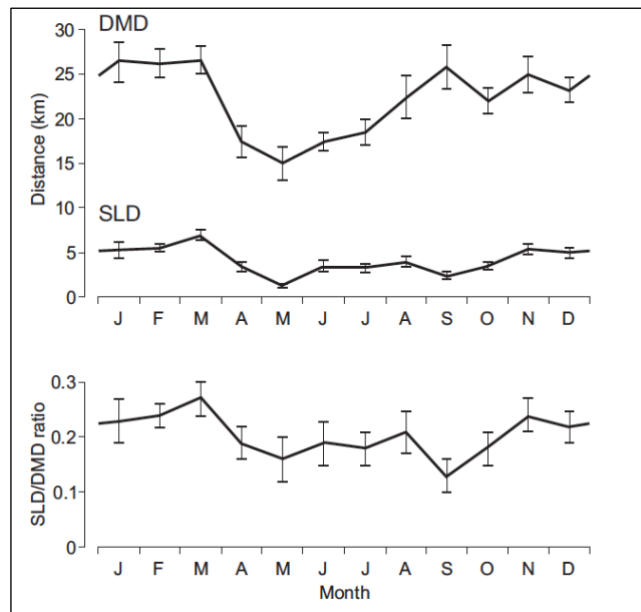


Fig. 1. Variation mensuelle (moyenne \pm SE) des distances de déplacement journalières (DMD), distances en ligne droite entre emplacements (SLD) et rapports SLD / DMD pour les loups munis d'un collier émetteur (*Canis lupus*) à Bialowieza Primeval Forest (BPF) dans l'est de la Pologne de janvier à décembre. Les données pour tous les loups et toutes les années sont regroupées. La taille de l'échantillon pour chaque mois variait de 16 à 69 jours. Les changements saisonniers (entre les mois) sont statistiquement significatifs pour les DMD (ANOVA, $F_{[11,348]} = 4,19$, $P < 0,0005$) et SLD (Kruskal-Wallis ANOVA, $H_{[11]} = 71,82$, $P < 0,0005$)

Sur une base annuelle, la DMDs a différencié de manière significative entre les sexes, la moyenne pour les femelles étant de 22,1 kilomètres (SE = 0,6 kilomètre) et celui pour les mâles de 27,6 kilomètres (SE = 1,8 kilomètres) (ANOVA, $F_{[1,358]} = 8.36$, $P = 0,004$). En outre, l'âge et le statut reproducteur des loups ont influencé de manière significative leur DMDs ($F_{[3,356]} = 3.505$, $P = 0,02$). La comparaison entre les quatre groupes de loups (Cf. tableau 1) a encore prouvé que les différences les plus prononcées étaient celles qui concernaient les sexes, c.-à-d., entre les mâles et chacun des trois groupes de femelles (essai du HSD de Tukey, $P = 0,02-0,07$), et pas entre les femelles de divers âges et de différents statuts reproducteurs ($P = 0,7-1,0$).

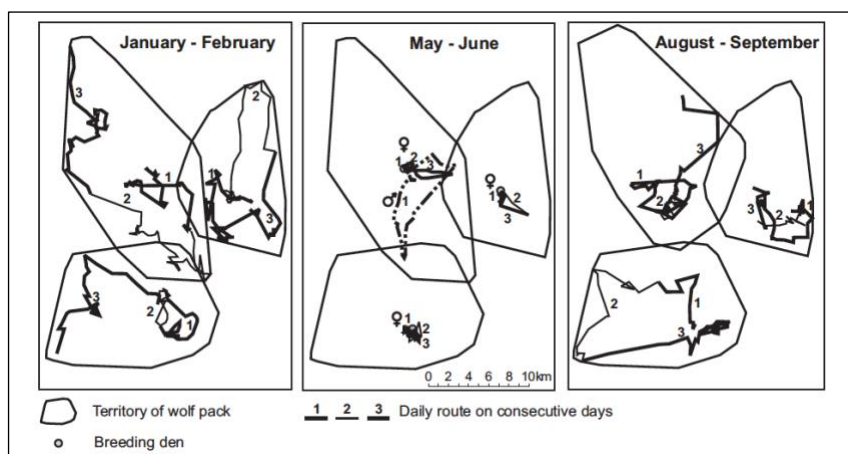


Fig. 2. Exemples d'itinéraires quotidiens de déplacement des loups de trois meutes en janvier – février (saison des amours), mai – juin (petits à la tanière) et d'août à septembre (les louveteaux commencent à voyager avec d'autres membres de la meute) dans leur territoire annuel

La SLDs (distance moyenne quotidienne entre deux points) a varié de 0 à 23,3 kilomètres, avec une moyenne de 4,4 kilomètres (SE = 0,2 kilomètres), c.-à-d., 21 % des itinéraires réels journaliers couverts par les loups. Les variations mensuelles de SLD (fig. 1) ont ressemblé aux DMD, sauf que la SLD est restée courte, non seulement en Mai-Juin, quand les louveteaux étaient aux tanières, mais également en été et en début d'automne, jusqu'à ce qu'ils aient atteint leur pleine capacité de déplacement avec d'autres membres du groupe. Il y avait quelques différences, bien que statistiquement non significatives, dans les SLD parmi les diverses catégories de sexes et d'âge (Kruskal-Wallis ANOVA, $H_{[3]} = 5,96$, $P = 0.1$). Les SLDs étaient plus courtes pour les femelles sub-adultes, plus longues pour les femelles reproductrices, encore plus longues avec des non reproductrices ou avec des femelles ayant échoué leur reproduction, et les plus longues avec les mâles (tableau 2). Sur une base annuelle, les SLD moyennes pour toutes les femelles étaient de 4,2 kilomètres (SE = 0,2 kilomètres) et celles pour les mâles de 6,2 kilomètres (SE = 1,0 kilomètre) ; la différence n'était pas significative (Mann-Whitney U test, $U = 5667,5$, $P = 0,1$, $n_1 = 318$, $n_2 = 42$). Le rapport de SLD/DMD donne un index de sinuosité de l'itinéraire quotidien d'un loup. Elle peut changer de 0, quand les loups retournent au même endroit à l'extrémité de leur itinéraire quotidien, à 1, quand elle se déplace suivant une ligne droite. Les rapports de SLD/DMD (moyens mensuels) étaient inférieurs en Avril-Octobre (0,13-0,21) par rapport à Novembre-Mars (0,22-0,24 ; Fig. 1).

Tableau 1. Distances quotidiennes de déplacement (DMD ; km) des loups munis d'un collier émetteur (*Canis lupus*) dans la forêt primitive de Bialowieza (BPF) en 1994-1999

	Young nonbreeding females (5)	Adult breeding females (5)	Adult females with litters lost (2)	Old nonbreeding female (1)	Young nonbreeding male (1)	Adult breeding male (1)
January	—	25.7 ± 4.0	25.9 ± 6.8	—	29.1 ± 2.7	—
February	21.1 ± 12.3	25.4 ± 2.1	23.2 ± 7.3	18.7 ± 5.1	—	33.8 ± 4.1
March	20.7 ± 3.5	27.7 ± 2.0	22.7 ± 1.7	25.4 ± 5.5	—	31.4 ± 4.7
April	—	17.1 ± 2.1	—	—	—	—
May	11.3 ± 3.2	9.8 ± 2.3	—	22.5 ± 1.9	—	25.7 ± 5.4
June	14.2 ± 1.4	18.9 ± 1.7	14.5 ± 3.8	—	—	—
July	16.0 ± 1.7	20.0 ± 2.5	17.2 ± 4.8	—	—	—
August	26.6 ± 3.7	20.2 ± 3.1	—	—	—	—
September	27.3 ± 3.0	29.3 ± 3.8	17.2 ± 2.0	—	—	—
October	22.5 ± 3.9	22.1 ± 3.0	23.5 ± 3.1	—	19.1 ± 3.8	—
November	26.8 ± 5.3	29.8 ± 4.2	18.6 ± 1.7	—	20.4 ± 3.0	—
December	24.6 ± 2.3	22.1 ± 2.2	—	—	—	—
Whole year	20.9 ± 1.2	22.8 ± 0.9	—	20.8 ± 1.3	—	27.6 ± 1.8
Range	0.7-45.4	0.4-64.0	—	6.6-51.3	—	7.4-59.3
No. of days	59	202	—	57	—	42

Remarque : les valeurs sont données sous forme de moyenne ± SE. Des échantillons mensuels de différents sexes et groupes d'âge de loups ont été prélevés pendant 3 à 44 jours de suivi radio. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de loups étudiés dans chaque sexe et groupe d'âge (4 femelles ont changé de statut au cours de l'étude). Les estimations moyennes pour toute l'année ont été calculées pour quatre groupes de sexe et d'âge (les mâles ont été regroupés et ne se reproduisent pas ou se reproduisent sans succès, les femelles adultes ont également été regroupées). Un tiret indique un manque de données ou que les échantillons étaient trop petits pour calculer une valeur moyenne

Tableau 2. Distances en ligne droite entre les emplacements quotidiens consécutifs (SLD ; km) des loups munis d'un collier radio dans la BPF

	Young nonbreeding females	Adult breeding females	Adult females with litters lost	Old nonbreeding female	Young nonbreeding male	Adult breeding male
January	—	4.5 ± 0.8	4.5 ± 1.4	—	7.3 ± 2.7	—
February	4.3 ± 1.2	5.7 ± 0.6	4.3 ± 1.9	5.1 ± 2.2	—	6.2 ± 1.3
March	4.8 ± 0.5	6.9 ± 1.1	2.7 ± 1.0	10.1 ± 2.2	—	11.1 ± 3.6
April	—	3.7 ± 0.9	—	—	—	—
May	1.7 ± 1.1	1.0 ± 0.4	—	1.7 ± 1.1	—	1.1 ± 0.4
June	2.3 ± 0.8	3.6 ± 1.1	6.1 ± 3.1	—	—	—
July	2.5 ± 0.7	2.9 ± 0.7	6.8 ± 3.2	—	—	—
August	3.3 ± 0.9	4.4 ± 1.2	—	—	—	—
September	0.6 ± 0.2	2.3 ± 0.4	4.1 ± 1.4	—	—	—
October	3.4 ± 0.9	3.1 ± 0.6	7.4 ± 1.7	—	1.5 ± 0.3	—
November	4.0 ± 1.9	4.9 ± 1.0	4.5 ± 0.4	—	8.1 ± 2.5	—
December	6.9 ± 1.0	3.6 ± 0.9	—	—	—	—
Whole year	3.4 ± 0.4	4.2 ± 0.3	—	4.9 ± 0.5	—	6.2 ± 1.0
Range	0–10.4	0–17.9	—	0.3–15.3	—	0.4–23.3

Remarque : les valeurs sont données sous forme de moyenne ± SE. Pour plus de détails, voir le tableau 1

Tableau 3. DMD des femelles des quatre meutes de loups par rapport aux indices d'abondance du cerf élaphe dans leur Territoires

	Pack or pack territory			
	BNP	Leśna I	Leśna II	Ladzka
Index of deer abundance*	0.506	0.136	0.125	0.101
DMD (km)	19.8 ± 0.9	21.4 ± 1.0	23.5 ± 1.4	27.5 ± 2.2
No. of days of radio tracking	129	90	42	57

Remarque : les valeurs DMD sont données sous forme de moyenne ± SE.

* Taux de rencontre avec des cerfs par des observateurs humains (nombre de cerfs vus par heure passée en forêt)

Bien que la neige ait atteint une profondeur maximale de 63 centimètres pendant l'étude, nos données sur les déplacements des loups en hiver ont été rassemblées quand il y avait une profondeur de neige de 1 à 23 centimètres. Dans cette marge, la neige a entravé légèrement la mobilité des loups mais pas de manière significative (DMD = 27,306-0,244 x profondeur de neige ; $R^2 = 0,02$, $P = 0,2$, $n = 94$ jours). De même, les précipitations, qui ont changé de 0 à 32 mm/jour, ont eu seulement un effet négatif faible sur les DMD (DMD = 22,96-0,186 x précipitations (rainfall) ; $R^2 = 0,003$, $P = 0,3$).

Des différences significatives des DMD ont été enregistrées parmi les quatre meutes de loups étudiés (ANOVA, $F_{[3,314]} = 6,536$, $P < 0,0005$) (tableau 3). Pour cette analyse, les données sur les mâles ont été exclues, car seulement une meute a été suivie. Il y avait une certaine indication montrant que la variation des déplacements quotidiens inter-meute a été liée aux différences d'abondance de cerfs entre les territoires (tableau 3) : les densités de cerfs dans chaque meute de BNP, sont 5 fois plus élevées et les DMDs couverts plus courtes que la meute de Ladzka.

L'influence de l'activité de chasse et de la consommation des proies sur la mobilité des loups fut évaluée à l'aide de 47 carcasses pour lesquelles la période de mise à mort était déterminée. Les DMDs ont été calculées 24 h précédant la mise à mort ($n = 37$) et 24h après la mise à mort ($n = 43$). Les loups ont habituellement consommé un ongulé tous les 1 à 2 jours et ont tué une nouvelle proie à intervalles de deux jours (Jedrzejewski et al. 2002b). Le jour précédant une mise à mort, la DMD s'est étendue de 5,7 à 54,7 kilomètres, la moyenne étant de 25,5 kilomètres (SE = 1,6 kilomètres), et les distances étaient sensiblement plus longues que celles effectuées le jour suivant (moyenne = 18,9 kilomètres, SE = 1,1 kilomètres, gamme = 5,8-33,9 kilomètres) (ANOVA, $F_{[1,78]} = 12,935$, $P = 0,001$). En moyenne, les loups ont réduit leur mobilité de 26 % après la réussite d'une capture.

La vitesse de déplacement est proche de celle avec laquelle les loups utilisent leurs territoires, y compris les déplacements réels aussi bien pour les accès aux sites de repos, pour l'alimentation, et d'autres activités stationnaires. Pour les loups de BPF, la vitesse de déplacement moyenne était de 0,95 km/h, variant d'une moyenne de 0,41 km/h pour la période de reproduction des femelles en mai, à 1,41 km/h pour un mâle adulte en février. La vitesse réelle des loups a été calculée sur une base de déplacements non interrompus. Les vitesses de déplacements des loups se sont étendues de 0,3 à 7 km/h, avec une moyenne de 2,2 km/h (tableau 4). Les valeurs bimensuelles moyennes ont augmenté de seulement 15 % passant d'un minimum en Mai-Juin, à un maximum en Novembre-Décembre et les changements saisonniers n'étaient pas significatifs (ANOVA, $F_{[5,590]} = 0.84$, $P = 0,5$). On a observé une plus grande variation, quand la vitesse a été analysée par rapport à la mise à mort d'une proie. Moins de 12 h avant la mort d'une nouvelle proie, les loups se sont déplacés sensiblement plus rapidement (moyenne = 2,5 km/h, SE = 0,23 km/h, gamme = 0,5-5,9 km/h, $n = 31$) que pendant les 12 h d'après (moyenne = 1,0 km/h, SE = 0,19 km/h, gamme = 0,1-2,3 km/h, $n = 13$) (Mann-Whitney U test, $U = 337,0$, $P < 0,0005$). D'ailleurs, dans 18 cas sur 31 (58 %) les loups sont restés stationnaires durant 12 h après la réussite d'une mise à mort. Si ces 18 cas sont inclus dans l'échantillon entier, la vitesse moyenne des loups pendant les 12 h après la réussite d'une mise à mort, serait de 0,5 km/h (SE = 0,12 km/h, $n = 31$).

Tableau 4. Vitesses minimales moyennes des loups voyageurs

	No. of travelling bouts	Speed (km/h)	
		Mean \pm SE	Range
January–February	150	2.24 \pm 0.09	0.3–4.9
March–April	127	2.24 \pm 0.10	0.7–7.0
May–June	79	2.01 \pm 0.12	0.4–5.0
July–August	115	2.19 \pm 0.14	0.7–5.4
September–October	91	2.18 \pm 0.12	0.4–5.1
November–December	79	2.36 \pm 0.12	0.6–5.9
Whole year	596	2.21 \pm 0.05	0.3–7.0

Remarque : seuls des épisodes de mouvements ininterrompus ont été utilisés pour les calculs

Modèle d'utilisation du territoire

Dans BPF, les territoires des meutes, estimées toutes les années par la méthode du polygone convexe minimum avec 100 % des localisations, ont donné en moyenne 232 km² (SE = 15 km², gamme = 154 à 343 km², $n = 15$). Les territoires quotidiens, calculés avec la méthode du polygone convexe minimum enfermant l'itinéraire quotidien, ont varié de 0 à 132,4 km², avec une moyenne de 21,4 km² (SE = 1,2 km²). Des exemples de territoires quotidiens utilisés sur plusieurs jours consécutifs en fin d'été et en automne-hiver sont montrés dans la fig. 3. Pour tous les loups, le territoire quotidien était le plus petit en mai (9,3 km², en moyenne) et le plus grand en Janvier-Février (29,5-30,4 km²) et les changements saisonniers des territoires quotidiens étaient statistiquement cruciaux (Kruskal-Wallis ANOVA, $H_{[11]} = 48.26$, $P < 0,0005$) (fig. 4). Il y avait clairement des différences relatives à l'âge et au sexe dans le territoire quotidien, qui se sont manifestées particulièrement pendant la période des accouplements (février) et la saison d'élevage des jeunes (à partir de mai) (tableau 5). En Mai-Juin, les territoires quotidiens des femelles reproductrices et des sub-adultes étaient nettement plus petits que ceux des mâles et des femelles adultes non reproductrices.

Quand les données de toute l'année ont été mises en commun, les territoires moyens quotidiens pour toutes les femelles étaient de 19,9 km² (SE = 1,2 km²) et celui des mâles de 31,0 km² (SE = 4,3 km²), la différence étant statistiquement significatives (Mann-Whitney U test, $U = 4870,5$, $P =$

0,004, $n_1 = 318$, $n_2 = 42$). En comparant les quatre classes de sexe et d'âge, avec le statut reproducteur (les données ont été mises en commun pour tous les mois ; voir le tableau 5), les plus grandes différences se situaient entre les mâles et les femelles subalternes ($U = 734,0$, $P = 0,001$) et entre les mâles et les femelles reproductrices ($U = 5288,5$, $P = 0,01$). Des différences presque significatives ont été détectées entre les territoires quotidiens des femelles reproductrices et des sub-adultes ($U = 1453,0$, $P = 0,07$).

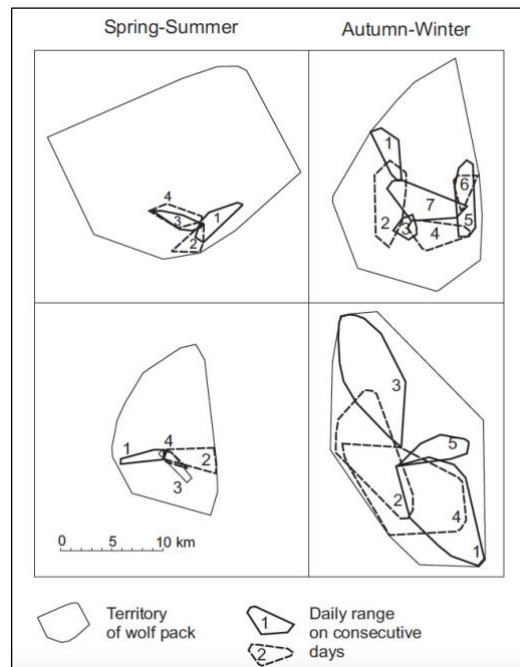


Fig. 3. Exemples d'aires de répartition quotidiennes des loups au printemps-été et en automne-hiver dans les territoires annuels des meutes de loups. Les territoires quotidiens sont des polygones convexes minimaux englobant les itinéraires de déplacement quotidiens des loups

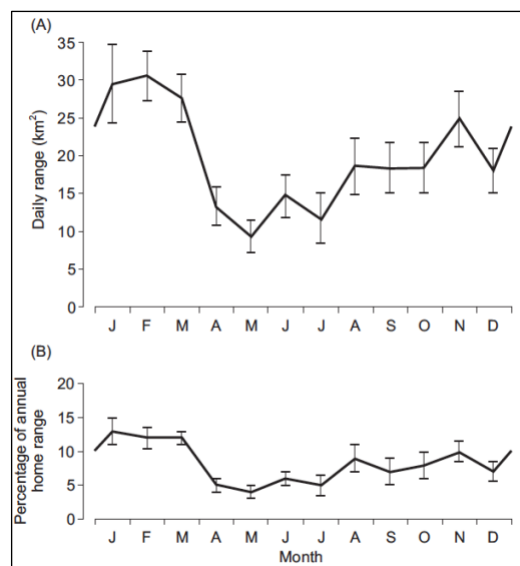


Fig. 4. (A) Variation mensuelle (moyenne \pm SE) de la taille des aires de répartition quotidiennes des loups munis d'un collier radio de janvier à décembre. Les gammes quotidiennes ont été calculées en tant que polygones convexes minimaux englobant les itinéraires quotidiens des loups. Pour la taille des échantillons, voir la figure 1. (B) Territoire quotidien en pourcentage (moyenne \pm SE) des territoires annuels des meutes de loups. Les domaines vitaux annuels sont calculés en tant que polygones convexes minimaux avec 100% des emplacements

Le cumul du territoire utilisé par les loups sur plusieurs jours consécutifs a augmenté rapidement pendant l'automne et l'hiver, d'une moyenne de 29,2 km² le jour 1 à 115,0 km² le jour 4 à 174,7 km² après 8 jours, c.-à-d., de 13 à 45 puis à 67 % de tout le territoire (fig. 5). Au printemps et en été, quand la vie d'une meute a été concentrée autour de la tanière avec les jeunes, les territoires quotidiens utilisés étaient plus petits et le domaine cumulatif couvert par les déplacements des loups s'est accru lentement, de 13 à 50 km², en moyenne (c.-à-d., de 6 à 20 % du territoire annuel) pendant 4 jours consécutifs (fig. 5).

Tableau 5. Aire de répartition quotidienne (km²) des loups en BPF

	Young nonbreeding females	Adult breeding females	Adult females with litters lost	Old nonbreeding female	Young nonbreeding male	Adult breeding male
January	—	28.4 ± 7.5	30.7 ± 13.6	—	31.1 ± 8.4	—
February	26.7 ± 20.2	28.2 ± 4.2	27.7 ± 17.0	17.4 ± 9.4	—	44.5 ± 9.8
March	15.5 ± 4.0	26.8 ± 3.8	15.5 ± 3.2	36.1 ± 17.9	—	42.9 ± 10.1
April	—	13.2 ± 3.1	—	—	—	—
May	4.3 ± 1.9	5.0 ± 2.5	—	18.7 ± 8.7	—	17.8 ± 7.1
June	8.6 ± 2.4	15.7 ± 4.4	17.8 ± 13.0	—	—	—
July	5.7 ± 1.2	12.1 ± 4.7	23.5 ± 18.3	—	—	—
August	16.8 ± 4.6	19.8 ± 5.9	—	—	—	—
September	8.7 ± 1.8	23.5 ± 8.1	13.3 ± 5.9	—	—	—
October	16.4 ± 7.7	19.8 ± 6.1	28.0 ± 6.1	—	7.2 ± 3.3	—
November	22.9 ± 13.0	29.3 ± 6.6	19.0 ± 4.9	—	22.5 ± 8.0	—
December	23.7 ± 5.8	13.4 ± 2.6	—	—	—	—
Whole year	14.2 ± 2.0	21.0 ± 1.6		21.9 ± 3.0		31.0 ± 4.3
Range	0–68.0	0–132.4		1.2–86.4		1.6–132.4

Remarque : les valeurs sont données sous forme de moyenne ± SE. Les distances quotidiennes ont été déterminées comme des polygones convexes minimaux englobant les itinéraires de déplacement quotidiens de loups. Pour plus de détails, voir le tableau 1

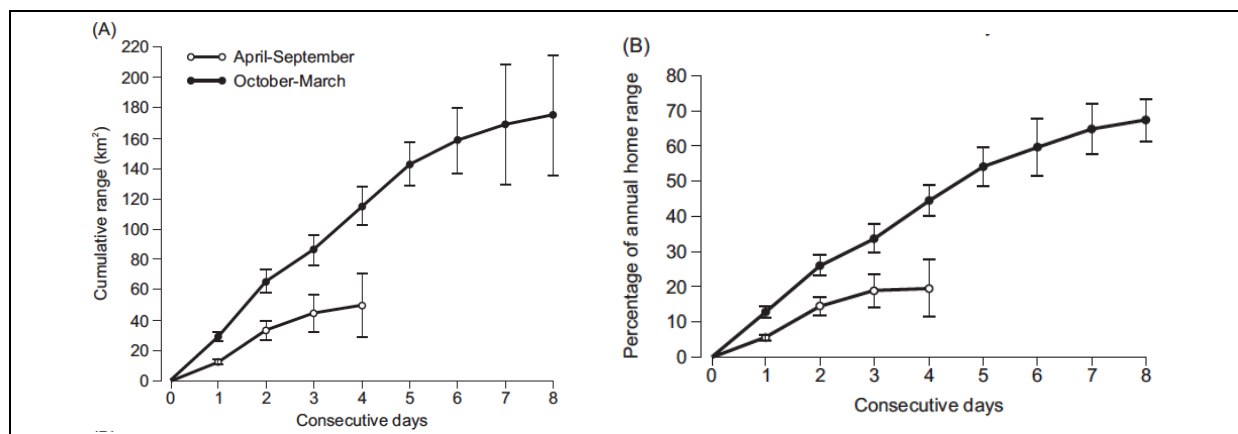


Fig. 5. (A) Territoires cumulés (moyenne ± SE) couverts par les loups pendant des jours consécutifs de suivi radio. Les plages sont calculées en tant que polygones convexes minimaux englobant 1 à 8 itinéraires quotidiens. La taille de l'échantillon pour chaque jour variait de 3 à 67 jours de radiotracking. Pour avril à septembre, les données étaient trop peu nombreuses pour indiquer > 4 jours consécutifs. (B) Plages cumulées des jours 1 à 8 en pourcentage (moyenne ± SE) des territoires annuels des loups.

L'index d'intensité d'utilisation du territoire (I) s'est étendu de 1 à 294 m/km² de territoire par jour, avec une moyenne de 97 m/km² (SE = 2,7 m/km²). Les changements saisonniers dans I étaient statistiquement significatifs (ANOVA, F_[11,348] = 4,04, P < 0.0005) et étaient semblables aux DMDs observés, avec les valeurs les plus faibles durant Avril-Mai (66-68 m/km²) et les plus élevées de Janvier à Mars (107-123 m/km²) (fig. 6).

Les loups ont eu une forte tendance à utiliser leur territoire sous forme de rotation. Les secteurs utilisés 2 jours consécutifs étaient habituellement très peu recouverts ; dans 41 % des cas, le chevauchement était en-dessous de 10 % et dans 27 % des cas, un chevauchement de 10,1 à 30 % a été trouvé. En outre, nous avons analysé les chevauchements des territoires quotidiens utilisés les jours 2 à 8 et couverts par le jour 1 (fig. 7). Au printemps et en été, le chevauchement moyen était de 26 à 35 % et n'a pas diminué les jours 2 à 4 (Kruskal-Wallis ANOVA, $H_{[3]} = 2,83$, $P > 0.4$). En revanche, en automne et en hiver, les loups ont utilisé le plus souvent de nouveaux secteurs chaque jour, ainsi le chevauchement avec le territoire du jour 1 a diminué les jours 2 à 5 (10-12 %) mais s'est alors nettement accru le 6^{ème} jour, pour diminuer encore les jours 7 et 8 (fig. 7). Le modèle d'exploitation du territoire quotidien dans le temps (des jours 2 à 8 avec le jour 1) est fortement hétérogène ($H_{[6]} = 33.32$, $P < 0,0005$) et prouve qu'en moyenne, les loups retournent dans la même partie de leur territoire chaque 6^{ème} jour. En d'autres termes, en automne et en hiver, le cycle de rotation dans l'utilisation du territoire par les loups a duré, en moyenne, 6 jours.

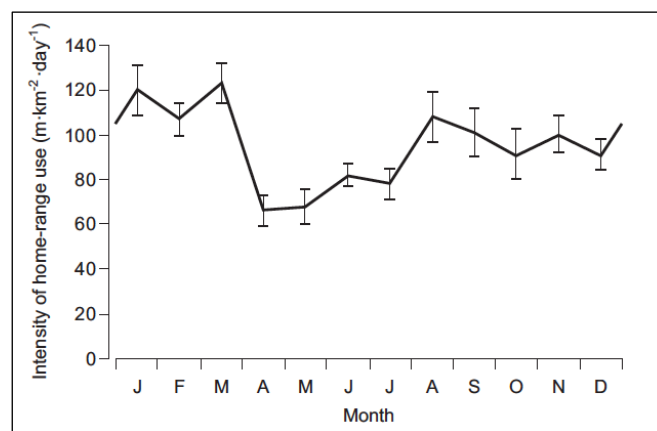


Fig. 6. Variation mensuelle de l'indice d'intensité d'utilisation du domaine vital par les loups munis d'un collier radio (moyenne \pm SE) de janvier à décembre. L'indice représente la longueur des itinéraires quotidiens en mètres pour 1 km² de territoire annuel de loups. Pour la taille de l'échantillon pour chaque mois, voir la Fig. 1

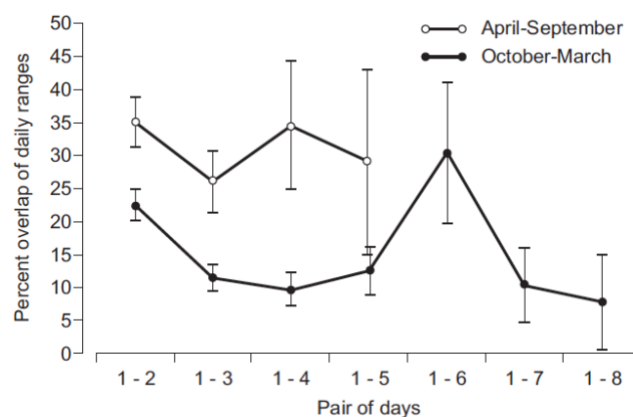


Fig. 7. Pourcentage de chevauchement (moyenne \pm SE) des distances quotidiennes des loups pendant 4 à 8 jours consécutifs de suivi radio pendant deux saisons. Les paires de jours désignent le chevauchement entre les plages couvertes le jour 1 et le jour n (jours 2 à 8). La taille des échantillons variait de 3 à 123 paires de jours. En avril-septembre, les données étaient trop peu nombreuses pour afficher des chevauchements pendant plus de 4 jours consécutifs

DISCUSSION

La DMD moyenne des loups de Bialowieza (22,8 kilomètres) est semblable aux DMDs rapportées pour les loups d'autres régions d'Europe et d'Amérique du Nord. Basée sur 15 itinéraires quotidiens de loups suivis dans la neige en Alaska, Burkholder (1959) a rapporté une DMD moyenne de 24,9 kilomètres (gamme = 9,7 à 72,4 kilomètres). Dans une région montagneuse d'Italie, Ciucci et al (1997) ont suivi 10 itinéraires quotidiens de loups équipés de colliers-émetteurs en été et en automne et ont constaté que les DMDs ont varié de 17 à 38 kilomètres, avec une moyenne de 27,4 kilomètres. Les études entreprises par les chercheurs Russes, qui ont suivi des loups dans la neige, ont rapporté une DMDs plus courte. Durant un recensement à grande échelle entre les années 1966 et 1981, 857 itinéraires journaliers ont été suivi dans la neige dans diverses régions européennes de la Russie (S.G. Pòklonskiï, données non publiées citées par Bibikov et al 1985). Les DMDs ont été estimées la plupart du temps en février et au début du mois de mars et ont donné une moyenne de 18,5 kilomètres. Les SLDs moyennes obtenues par radio-pistage au Minnesota (USA), variant de 3,1 kilomètres (Mech et al 1971) à 4,0 kilomètres (Fuller 1991) et en Italie elles correspondaient à 3,3 kilomètres (Ciucci et al 1997). Une fois de plus, ces évaluations sont semblables au SLD moyen obtenu dans notre étude (4,4 kilomètres).

Les loups se déplacent pour rechercher et tuer une proie, pour marquer leurs territoires, et, s'ils sont temporairement séparés d'autres membres de la meute, pour les rejoindre à la tanière, au lieu de mise à mort, ou à d'autres types d'endroit. Dans notre étude, les données couvrent toute l'année, et plusieurs classes de sexe et d'âge, les statuts reproducteurs ont permis de montrer comment la mobilité des loups était aussi bien liée aux phénomènes biologiques de leur cycle de vie annuel qu'à des facteurs ambiants. En premier lieu, les DMDs étaient étroitement liées aux étapes de la reproduction : période de formation des couples, mises-bas, et élevage des jeunes. Pendant la saison des accouplements en Janvier-Février, les DMDs étaient plus longues. Par ailleurs, les distances étaient de 20 à 80 % plus longues pour les reproducteurs (mâles ou femelles), que les déplacements fait par les jeunes et les très vieux membres non reproducteurs de la meute. Ce constat a aussi été fait dans l'étude Russe (Bibikov et al 1985) : pendant la période des accouplements, les DMDs des couples de loups étaient plus longues (moyenne = 20,2 kilomètres), que celles des loups solitaires (17,1 kilomètres) et des meutes entières (18,9 kilomètres).

Dans Bialowieza, les naissances avaient lieu entre le 28 avril et le 6 mai (observations non publiées des auteurs). Les DMDs se sont réduites tout au long du mois d'avril et furent plus courtes en mai, quand les petits louveteaux ont exigé des soins et une assistance presque constante de la femelle. Bien que les déplacements des mâles aient été également concentrés autour de la tanière, ils n'ont pas raccourci beaucoup leurs déplacements (seulement de 20 %, comparé à 65 % pour ceux des femelles). En outre, une vieille femelle qui n'était plus reproductrice s'est déplacée en mai autant qu'en hiver. Les femelles sub-adultes non seulement ont nettement raccourci leurs mouvements quotidiens, mais la période de restriction de mobilité a également duré beaucoup plus longtemps (mai, juin, et juillet) que les femelles reproductrices, **démontrant de ce fait que les femelles sub-adultes ont effectivement servi d'aides aux tanières et sont restées avec les jeunes, quand les adultes étaient à la chasse.**

Dès juin, la meute accompagnée de ses jeunes est partie de la tanière et a déplacé les sites de rendez-vous plus souvent. En automne, les DMDs se sont encore accrues et cette augmentation peut être expliquée par la nécessité de fournir une nourriture croissante aux jeunes. De Septembre à Novembre, les DMDs des meutes avec des jeunes étaient de 35 % plus longues que ceux des meutes sans reproduction (27 contre 19,8 kilomètres).

Comme nous le constatons dans notre étude, la densité des proies a constitué un facteur externe important, affectant la mobilité des loups. **Comme prévu, moins les cerfs étaient abondants et plus les itinéraires quotidiens des loups étaient longs.** Ceci s'accorde avec le fait bien connu que l'abondance de nourriture joue un rôle important dans les régulations de populations de loups (Keith 1983 ; Messier 1985b ; Fuller 1989), agissant par l'intermédiaire de plus longs DMDs, de plus grands territoires, et c'est ainsi, qu'il y a de plus faibles densités de loups en état de faible abondance de proies.

Dans BPF, une meute de loups tue une nouvelle proie tous les 2 jours et la consomme presque complètement dans les 1 à 2 jours (Jedrzejewski et al. 2002*b*). Par conséquent, les loups finissent rapidement de consommer une proie pour en chasser une autre. En effet, la différence dans leur course avant le jour d'une capture et le jour suivant était assez faible (26 %), ce qui contraste avec le comportement d'un autre grand carnivore présent aussi à Białowieża, le lynx eurasiatique (*Lynx lynx*). Dans BPF, les lynx suivis par radio-télémetrie ont tué une proie d'ongulés (chevreuil ou cerf) tous les 5 jours et sont restés près du cadavre pendant 2 à 4 jours, pour le consommer (Okarma et al. 1997). En moyenne, les DMD d'un lynx étaient de 14 kilomètres le jour où il recherchait et chassait, et seulement de 2,8 kilomètres le premier jour après une mise à mort (Jedrzejewski et al. 2002*a*).

La neige, si elle est assez profonde, réduit les déplacements de beaucoup d'espèces de mammifères. Fuller (1991) a constaté qu'au Nord du Minnesota, les SLDs moyennes des loups suivis par radio-télémetrie étaient de 4,6 kilomètres quand la profondeur de neige atteignait une moyenne de 22 centimètres et diminuaient pour passer à 3,2 kilomètres quand l'accumulation moyenne de neige approchait les 44 centimètres. Dans notre ensemble de données, la profondeur maximale de neige était seulement de 23 centimètres, ainsi l'effet de gêne de la neige sur les déplacements des loups était très faible.

Bibikov et al (1985) ont mentionné encore un autre facteur affectant les déplacements des loups : les perturbations occasionnées par les chasseurs. En Russie, les chasseurs pistent habituellement les loups et les suivent pendant 1 jour ou plus, jusqu'à ce qu'ils trouvent leurs emplacements de repos diurne. Plus de 19 itinéraires quotidiens de loups dérangés et poursuivis par des chasseurs ont couvert, en moyenne, 32,6 km/jour, tandis que les DMDs normales moyennes pendant cette période étaient de 18,5 kilomètres.

Les données sur la vitesse de déplacement des loups sont encore rares. Les taux moyens de déplacement (c.-à-d., la distance moyenne parcourue par heure, y compris tous les accès au repos, d'arrêt, et de pause) ont été calculés à partir de Burkholder (1959), Bibikov et al. (1985), Ciucci et al (1997), ainsi que cet article et ont varié de 0,8 à 1,1 km/h. Si seulement les itinéraires empruntés (directionnels et non directionnels) sont considérés, mais en incluant les arrêts courts et les pauses, les vitesses moyennes s'étendraient de 2 à 4 km/h (Musiani et al 1998 ; cette étude). En conclusion, une fois rigoureusement mesurée pendant le déplacement directionnel avec tous les arrêts exclus, la vitesse de déplacement a atteint 6 à 13 km/h (Mech 1994*b*).

Les loups sont territoriaux, avec des meutes maintenant une exclusivité ou ne recouvrant à peine les territoires voisins (Peterson et al. 1984 ; Ballard et al. 1987 ; Okarma et al. 1998). La prospection d'un territoire était un processus très rapide dans notre secteur d'étude, particulièrement en automne-hiver. **Les loups ont couvert presque 70 % de tout le territoire en 8 jours, en moyenne.** Au printemps et en été, les déplacements des femelles reproductrices et sub-adultes ont été concentrés à proximité de la tanière (comparez fig. 2). Malheureusement, nos données sur les déplacements des mâles sont trop faibles pour indiquer si les mâles adultes maintiennent le contrôle de tout le territoire aussi bien au printemps qu'en été.

Les changements saisonniers de l'utilisation du territoire sont en grande partie conditionnés par leur biologie de reproduction. En Mai-Juin, quand les petits étaient dans la tanière, les territoires

quotidiens étaient plus petits, avec un degré élevé de chevauchement d'un jour à l'autre, et les DMDs étaient les plus courtes. Le confinement de la chasse et la recherche de proies à un si petit secteur a été facilité par le fait que la période de mise bas des loups coïncide avec l'abondance saisonnière maximale des jeunes des deux espèces de proies principales, c'est-à-dire des cerfs et des sangliers. Les DMDs et les taux d'utilisation du territoire augmentent en automne, avec le développement des jeunes. **Alors que les DMDs couverts par les loups se développent rapidement (en septembre ils sont déjà aussi long qu'en fin d'hiver), les secteurs quotidiens utilisés par les loups en automne restent de moitié de la taille de ceux utilisés en fin d'hiver.** Par conséquent, en automne, les déplacements quotidiens sont plus concentrés qu'en hiver, ce qui résulte probablement du fait que les louveteaux ne peuvent pas encore suivre les adultes et ne doivent pas passer beaucoup d'heures aux sites de rendez-vous. D'ailleurs, durant la saison des accouplements en fin d'hiver, les loups semblent être occupés à la prospection, à la défense, et au marquage de tout le territoire, particulièrement près des frontières (Peters et Mech 1975), ainsi leurs déplacements sont plus directionnels et les secteurs quotidiens sont très étendus. La patrouille rapide d'un territoire est souvent associée aux marquages olfactifs et à la visite des restes d'anciennes proies (données non publiées des auteurs) (Jedrzejewski et al. 2002*b*). La raison principale de patrouiller l'ensemble du territoire peut être la défense de celui-ci contre les loups étrangers, comme le montre la fréquence élevée des différents intraspécifiques le long des frontières territoriales, constatés pour les loups nord-américains (Mech 1994*a*).

Une autre raison pour l'usage d'une **rotation** du territoire peut être l'effet indirect de la prédation, nommée dépression comportementale de la disponibilité des proies (Chamov et al. 1976), qui abaisse censément le succès de chasse d'un prédateur. Jedrzejewska et Jedrzejewski (1989) ont proposé que l'utilisation du territoire par **rotation** par un prédateur, c.-à-d., visitant de nouvelles parties du territoire chaque jour et retournant aux secteurs précédemment utilisés après plusieurs jours, réduirait au minimum l'adaptation à la fuite (vigilance) des proies. Les ongulés identifient l'odeur des grands prédateurs (Müller-Schwarze 1972) et sont plus en alerte quand ils détectent la présence de leur ennemi. Par conséquent, l'utilisation des diverses parties de leur territoire sur des jours consécutifs peut les aider à faire face aux adaptations anti-prédation des différents ongulés visés.