

Domaines vitaux, mouvements et activité des loups (*Canis lupus*) dans la partie dalmate des Dinarides, Croatie

Eur J Wildl Res (2005) 51: 254–262
DOI 10.1007/s10344-005-0111-2

ORIGINAL PAPER

Josip Kusak · Aleksandra Majić Skrbinšek
Djuro Huber

Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia

J. Kusak (&) · D. Huber
Department of Biology, Veterinary Faculty, University of Zagreb, Heinzelova 55, 10000, Zagreb, Croatia
E-mail: kusak@vef.hr

A. M. Skrbinsek
Department of Geography, Memorial University of Newfoundland, A1B 3X St. John's, NL, Canada

Résumé

La taille des domaines vitaux, les mouvements et l'activité quotidienne des loups (*Canis lupus* L. 1758) ont été étudiés en Dalmatie (Croatie) en 1998-2001. Les domaines vitaux totaux (100% MCP) de deux meutes étaient de 160 km² et 141 km², moyenne = 150,5 km². Les zones centrales (noyau de 50%) étaient de 26,2 km² et 3,3 km², respectivement. Les différences de taille des zones centrales ont été influencées par l'activité humaine - la chasse et le pâturage des moutons. Comparés aux emplacements aléatoires, les emplacements des loups étaient plus proches de la source d'eau la plus proche (moyenne = 937 m) et plus éloignés des maisons (moyenne = 653 m). Les loups étaient significativement plus actifs la nuit que le jour (indices d'activité de 0,53 contre 0,35), et l'activité nocturne était plus élevée en été (0,58), et plus faible en hiver (0,48). Une corrélation a été trouvée entre les distances parcourues et l'indice d'activité ($r = 0,58$, $p = 0,003$). Le domaine vital, les variations saisonnières de la taille du domaine vital, l'utilisation de l'habitat et l'activité des loups en Dalmatie étaient orientés de manière à faire le compromis entre le danger de la proximité des humains et les sources de nourriture liées aux humains.

INTRODUCTION

Le radiopistage est resté la méthode de choix durant les 35 dernières années pour étudier des espèces aussi insaisissables que le loup (*Canis lupus* L. 1758) (Mech et al. 1998). La taille du domaine vital, les mouvements, l'utilisation de l'habitat, l'activité et d'autres aspects de l'écologie du loup ont été intensivement étudiés en Amérique du Nord (Mech 1970 ; Fritts et Mech 1981 ; Messier 1985 ; Potvin 1988 ; Fuller 1991 ; Mech 1992, 1994 ; Mech et al. 1998). En Europe, Okarma et al. (1998) ont décrit les résultats d'une étude de télémétrie des loups dans une zone où les proies naturelles sont abondantes et variées, et ont synthétisé les résultats de toutes les études précédentes sur les domaines vitaux des loups couvrant l'Europe et l'ancienne Union Soviétique. D'autres études Européennes se concentrent sur les domaines vitaux, les mouvements et l'activité des loups vivant dans des zones intensivement utilisées par l'homme (Vilà et al. 1990, 1995 ; Ciucci et al. 1997), et dans des zones moins utilisées par l'homme (Theuerkauf et al. 2003a, b). Récemment, les loups ont commencé à recoloniser certaines parties de leur ancienne aire de répartition en Europe,

apparaissant dans des zones à utilisation humaine plutôt intensive (Promberger & Schröder 1993). Dans ces zones, les informations sur l'activité, l'espace et l'utilisation de l'habitat des loups ne peuvent être obtenues qu'au moyen de la radiotélémétrie, et ces informations sont souvent critiques pour une conservation réussie de l'espèce.

Nous avons étudié l'utilisation de l'espace, les mouvements et l'activité des loups dans la partie méditerranéenne des Dinarides, en Dalmatie. Cette région représente l'extrémité sud-est de la distribution des loups en Croatie (Kusak 2002). Après la protection légale des loups en Croatie en 1995 (Anonyme 1995), le plus grand nombre de demandes de compensation pour les dommages causés par les loups est venu de Dalmatie (Kusak 2002). **La Dalmatie ne représente qu'un tiers de l'aire de répartition totale des loups en Croatie, mais comprend 97% des attaques de loups sur le bétail, et un nombre important d'abattages illégaux de loups s'y produisent** (Huber et al. 1999). A la fin des années 1980, on pensait que les loups n'habitaient pas en permanence la Dalmatie (Frkovic et Huber 1992), et il n'y avait pas d'autres informations sur les loups dans cette région. Au cours des années 1990, les loups sont devenus de plus en plus présents, suivis par une animosité croissante du public qui a insisté sur le besoin d'informations pour soutenir des décisions de gestion judicieuses. Une étude radiotéléométrique des loups en Dalmatie faisait partie d'un projet plus large sur l'ensemble de l'aire de répartition des loups en Croatie, dans le cadre duquel des recherches ont été menées sur la distribution, les effectifs, les tendances démographiques, les habitudes alimentaires, l'influence sur le bétail, la mortalité et l'adéquation de l'habitat. Les objectifs de notre enquête radiotéléométrique étaient d'évaluer (i) la taille du domaine vital, (ii) les mouvements et (iii) les schémas d'activité quotidienne des loups.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude (43°35'N-43°53'N et 16°07'E-16°35'E, Fig. 1) est située en Dalmatie intérieure, qui représente la partie sud de la chaîne Dinarique en Croatie. La partie de la Dalmatie présentant la plus forte densité d'attaques de loups sur le bétail (Huber et al. 1999) a été choisie comme zone d'étude. Les caractéristiques du relief sont typiques du karst calcaire : roches nues et pointues, falaises, vallées, grottes, dolines et ruisseaux souterrains. Les sols sont principalement de mauvaise qualité et se trouvent dans les vallées et entre les roches (Bozicevic 1995). Le climat est caractérisé par des étés chauds et secs, avec une température moyenne supérieure à 22°C. Les hivers sont doux et avec de la pluie, tandis que la neige est un événement rare et de courte durée (Seletkovic et Katus en 1992). Les communautés forestières de la région sont des forêts caduques thermophiles subméditerranéennes et épiméditerranéennes de chênes et de charmes méditerranéens (*Carpino orientalis* et *Quercetum virgiliane*). Ces forêts ont été soumises à une dégradation intensive causée par l'homme pendant plusieurs milliers d'années. Elles ont été utilisées comme source de bois de chauffage et comme pâturages forestiers. Le sol des pentes sud a été érodé, laissant des zones ouvertes avec des roches nues et un peu de sol avec de l'herbe entre les deux. Les pentes nord et certaines vallées sont restées couvertes de stades dégradés et en régénération de restes denses et arbustifs de la végétation autochtone - le chaparral (Raus et al. 1992).

Bien que les données scientifiques manquent, on peut affirmer qu'il n'y avait pas de loups résidents en Dalmatie à la fin des années 1980, alors que le nombre de loups dans les autres régions de Croatie était faible (Frkovic et al. 1992 ; Huber et al. 2002). **La façon courante d'élever les moutons en Dalmatie à cette époque était de laisser les troupeaux seuls sur les pâturages ouverts**, même la

nuit. La population humaine de l'intérieur de la Dalmatie a remarquablement diminué de 1960 à aujourd'hui (Korencic 1979), et cette tendance s'est poursuivie jusqu'à une époque récente (Borovac 2002). Le nombre de têtes de bétail a également diminué, ce qui a entraîné la reconstitution des forêts méditerranéennes de chênes et de charmes autochtones. De nombreuses pentes, d'anciens pâturages avec un peu d'herbe et des rochers nus, sont maintenant envahies par des peuplements denses de buissons pionniers de genévrier épineux (*Juniperus oxycedrus*). Les premiers, et toujours les seuls, ongulés qui ont recolonisé la zone étaient les sangliers (*Sus scrofa*) au début des années 1980. Les loups sont apparus dans la zone au début des années 1990, pendant la guerre en ex-Yougoslavie (Kusak 2002). D'après les analyses du contenu de l'estomac des loups morts et des excréments des loups, leur régime alimentaire se composait principalement (67,7-73,4%) d'animaux domestiques. Les loups de Dalmatie se nourrissaient d'animaux vivants qu'ils tuaient et de déchets d'abattoirs et de carcasses de bétail éliminés illégalement (Kusak 2002 ; Pavlovic 2003). Aucun autre grand carnivore n'est présent de manière permanente dans la région, tandis que la population de chacal doré persiste le long de la côte et sur certaines îles (Krystufek et Tvrtkovic 1990).

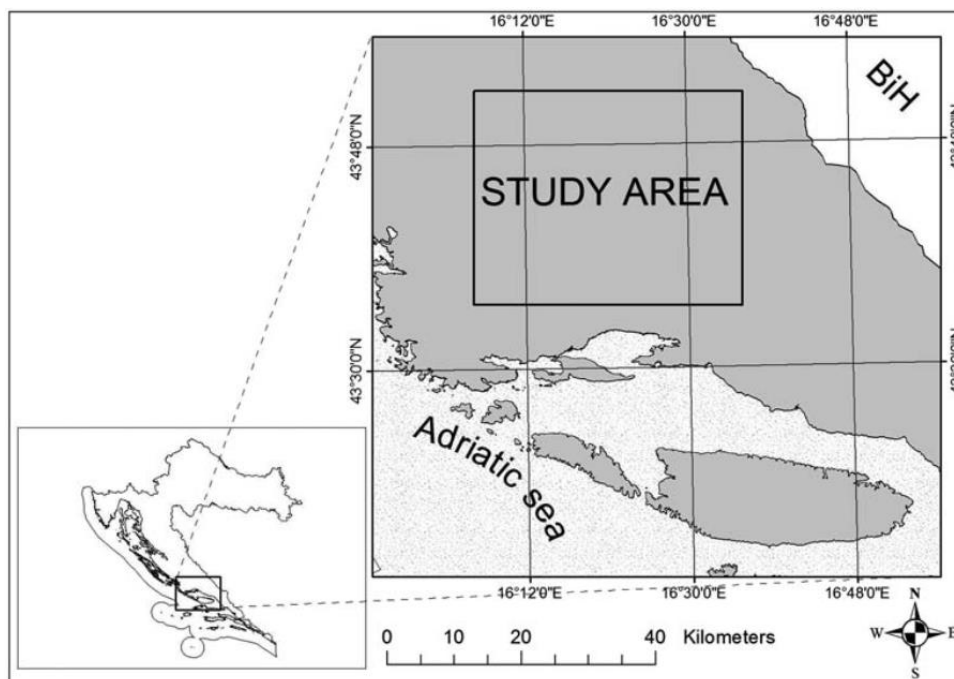


Fig. 1 Zone d'étude située dans la partie sud-est de la Croatie, la Dalmatie, et représentant la partie sud-est de l'aire de distribution du loup en Croatie

Procédures de terrain

La présence actuelle de loups dans la région a été déterminée en examinant les cas récents d'attaques sur le bétail, les postes de marquage olfactif, les enquêtes sur les hurlements, et par une observation occasionnelle pendant le travail de terrain. Les enquêtes sur les hurlements ont été utilisées pour déterminer si les meutes radiotraquées étaient seules ou par des membres de meutes correspondantes (Harrington et Mech 1982). Les domaines vitaux, les mouvements et l'activité des loups ont été étudiés par télémétrie. Deux loups femelles et un loup mâle ont été capturés, radioéquipés et suivis d'octobre 1998 à juillet 2001. Les trois loups ont été capturés avec des pièges à pied (Rancher's Supply INC, Alpine, TX, USA, piège à loup SAD-#7, modifié par les auteurs). Les loups ont été immobilisés à l'aide du « Zoletil 100 » (100 mg/ml de tiletamine et 100 mg/ml de zolazepam, Laboratoires Vibrac, 06516 Carros, France) aux doses recommandées par Ballard et al. (1991a, b). Le sexe et le statut reproducteur ont été déterminés, tandis que l'âge a été estimé sur la base de la taille du corps, de l'usure des dents (Gipson et al. 2000) et de la date de capture. Les

loux ont été équipés de collier-radio VHF (MOD-500, Telonics Inc., Messa, AZ, USA) et des étiquettes d'oreille en plastique.

En raison de la densité élevée des routes locales, la quasi-totalité du suivi radio a été effectuée à l'aide d'un petit véhicule de terrain. Le protocole de routine comprenait des sessions de télémétrie de 3 jours à intervalles de 10 jours tout au long de l'année. Au cours des trois saisons de piégeage, qui ont duré d'un à deux mois d'été, les loups préalablement marqués ont été localisés quotidiennement. Les localisations ont été effectuées pendant les 24 heures de la journée (de 06h00 à 18h00, nous avons effectué 57,9% des localisations et de 18h00 à 06h00, 42,1% des localisations), avec un minimum d'une localisation le jour et une localisation la nuit. Nous avons réussi à trouver des loups dans 89% de toutes les tentatives. Nous avons utilisé un PC portable sous DOS et le programme « Locate II » (Nams 1993) réglé sur la méthode de l'estimateur du maximum de vraisemblance (MLE) (Lenth 1981) pour calculer les localisations et la taille des zones de confiance à 95%. Les localisations ont été calculées à partir d'au moins trois relevés sur le terrain immédiatement. L'intervalle de temps entre le premier et le dernier relevé réussi était compris entre 20 et 40 minutes. Les relevés ont été mesurés jusqu'à ce que la précision souhaitée (zone de confiance à 95% de $\leq 0,3 \text{ km}^2$) de la localisation calculée soit atteinte. Les emplacements calculés ont été cartographiés, et leurs distances par rapport à la route pavée ou non pavée la plus proche menant à une maison habitée (à l'exclusion des routes forestières), à la source d'eau des étangs traditionnels et des puits pour le bétail (il n'y a pas de sources, de ruisseaux ou de lacs dans la région), au type de végétation (pâturage karstique, prairie, broussailles de genévrier épineux, forêts à feuilles caduques et rochers nus), à l'altitude et à l'exposition ont été enregistrées. Nous avons utilisé la méthode du polygone minimal convexe (MCP, White et Garrot 1990) et la méthode du noyau (Worton 1989) pour calculer la taille des domaines vitaux. Pour le calcul des domaines vitaux, nous avons utilisé la méthode du noyau fixe avec un facteur de lissage (bande passante) calculé par la méthode de la plus petite valeur quadratique (LSCV) des emplacements des loups (Seaman et al. 1999). Ces calculs ont été effectués en utilisant l'extension « Animal movement » (Hooge et al. 1999) pour ArcView GIS 3.1 (1996).

Pour estimer l'activité des loups par radiosignal, nous avons utilisé la méthode décrite par Roth et Huber (1986), qui utilise la fluctuation de la force du signal pour déterminer l'activité de l'animal suivi. La lecture de l'activité a été enregistrée immédiatement après la mesure de chaque relevé. En outre, au cours de chaque session de 3 jours, un suivi de l'activité sur 24 heures a été effectué, au cours duquel l'activité a été déterminée à des intervalles de temps de 10 à 15 minutes (quatre lectures maximums par heure ont été utilisées). Pour un loup, un suivi continu de l'activité pendant 7 jours a été effectué. Les ensembles de données ont été classés par animaux, et seuls ceux ayant fait l'objet d'au moins deux sessions complètes de suivi sur 24 heures ont été utilisés, avec une moyenne quotidienne d'au moins cinq relevés d'activité par heure, ce qui donne un minimum de 240 relevés dans un ensemble. Toutes les lectures d'activité ont été classées en quatre saisons, le printemps et l'été étant considérés comme des saisons chaudes et l'automne et l'hiver comme des saisons froides. Les données sur la durée du jour, le crépuscule et l'aube ont été obtenues auprès du U.S. Naval Observatory Astronomical Applications Department, Washington, DC 20392-5420, USA (<http://aa.usno.navy.mil/>). Les données ont été calculées pour le centre de la zone d'étude (E016°14', N43°39'), l'aube étant définie comme la période allant du moment où le bord du disque solaire se trouve à 6° sous l'horizon au moment où il touche l'horizon au lever du soleil. Le crépuscule était défini comme la période commençant au moment où le disque solaire disparaissait

de l'horizon et jusqu'à ce qu'il atteigne 6° sous l'horizon lors du coucher du soleil. La nuit était la période allant du crépuscule à l'aube ; le jour allait du lever au coucher du soleil (voir http://aa.usno.navy.mil/faq/docs/RST_defs.html#top). En raison de la petite taille des échantillons pour le crépuscule et l'aube, ces données ont parfois été fusionnées avec les ensembles de données de nuit. Les variables suivantes ont été utilisées dans les analyses d'activité des loups : la date, l'heure, la saison, l'activité des animaux, le moment de la journée (jour, nuit, crépuscule et aube) et l'heure relative du soleil en radians. Le temps a été converti en radians, le lever du soleil étant égal à 0, le coucher du soleil à π et la journée entière à 2π . La longueur de π a été attribuée au jour et à la nuit, ce qui permet de comparer l'activité indépendamment de la durée réelle en heures. L'indice d'activité a été calculé comme la moyenne de toutes les activités (0 = inactif, 1 = actif) pendant un certain intervalle. Des tests statistiques non paramétriques (test U de Mann-Whitney, test RHO de Spearman et test du chi-carré) ont été utilisés pour les analyses de la distribution de l'activité, des corrélations et de la signification des différences dans le modèle d'activité.

RESULTATS

Les trois loups radiotraqués étaient membres de deux meutes voisines. Ceci a été confirmé par quatre observations visuelles, 49 vérifications de hurlements et par un radiotracking concordant. Nous avons vu un groupe de deux loups à trois reprises, et trois loups à une occasion. **Les loups ont répondu aux hurlements 18 fois (36,7%)**. A chaque fois, il y avait plus d'un loup qui hurlait, et dans cinq cas (27,7%) nous avons distingué les voix des petits. Dans la période du 23 août 1999 au 3 août 2000, deux loups ont été suivis simultanément (202 localisations), et pendant cette période (346 jours), ils n'ont jamais été trouvés ensemble. L'effort global de pistage et les données recueillies sont présentés dans le Tableau 1. Deux femelles de deux meutes ont été suivies pendant 643 jours et 699 jours respectivement, dépassant ainsi le minimum de 9 à 12 mois de radiopistage nécessaire pour une estimation fiable du domaine vital (Okarma et al. 1988). Le loup W1 est resté avec la meute pendant 417 jours, puis il s'est dispersé et ces emplacements ($n = 23$) n'ont pas été utilisés dans le calcul du domaine vital. Le loup W2 était une femelle reproductrice de la meute pendant toute la durée du radiotracking. Les données de W3 n'étaient pas suffisantes pour les analyses. Les domaines vitaux de deux loups femelles étaient de 160 km^2 et 141 km^2 , respectivement (MCP, 100% des emplacements, Fig. 2). **Il est apparu que les domaines vitaux des deux loups se chevauchaient sur une surface de 16 km^2** (10,0% du territoire de la meute d'Opor et 11,3% de celui de la meute de Vučevica) **mais il y avait un décalage temporel de presque un an**. Les zones centrales, comprenant 50% des emplacements, ont été calculées par la méthode du noyau fixe. La largeur de bande calculée (LSCV) pour les meutes de loups d'Opor et de Vučevica était $h_{LSCV} = 1595,1$ et $h_{LSCV} = 857,6$, respectivement. La taille de la zone centrale du loup W1 était de $26,2 \text{ km}^2$ (Fig. 2). Cela représentait 16,4% du domaine vital calculé du MCP.

Tableau 1 Données de base de l'effort de radiotracking pour trois loups en Dalmatie, Croatie, pendant la période du 30 octobre 1998 au 22 juillet 2001

Pack	Wolf	Age (Y)	Gender	Mass (kg)	Capture date	Year	Days of tracking	No. of locations
Opor	W1	0.5	F	17	October 30, 1998	1998	51	34
						1999	341	168
						2000	201	22
Vučevica	W2	3-4	F	25	September 23, 1999	1999	121	42
						2000	337	139
						2001	191	16
Total	W3	0.5	M	21	October 28, 2000	2000	33	10
								431

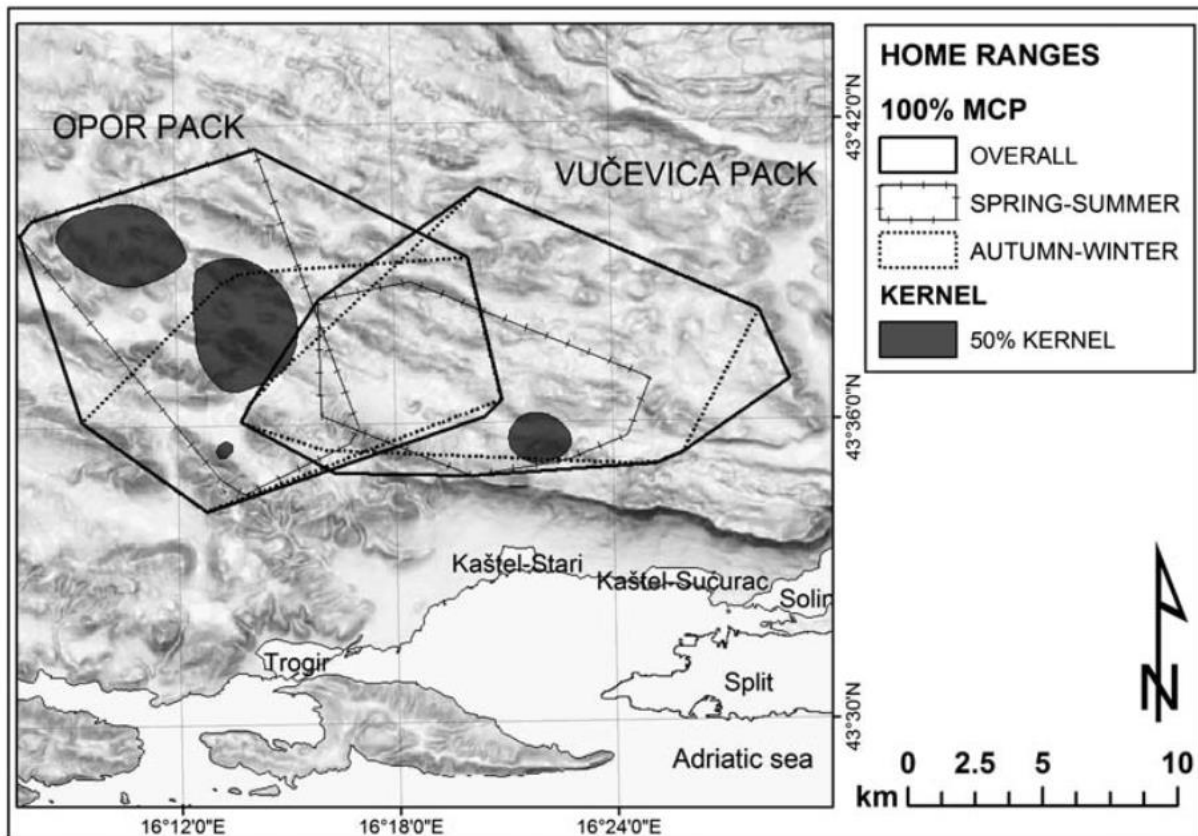


Fig. 2 Domaines vitaux (100% MCP et noyau 50%) et domaines saisonniers (100% MCP) de deux loups radiotraqués en Dalmatie, Croatie. Le loup W1 a été suivi du 30 octobre 1998 au 21 décembre 1999 et le loup W2 du 23 août 1999 au 22 juillet 2001

La zone centrale de W1 était divisée en deux grandes sous-unités, que W1 utilisait par **intermittence**. La partie sud-est a été utilisée uniformément pendant les périodes les plus chaudes et les plus froides de l'année, tandis que la partie nord-ouest a été utilisée presque exclusivement (99,5% de tous les emplacements) pendant la période la plus chaude de l'année. Au printemps/été, la taille du domaine vital de W1 était de 86,2 km², tandis qu'en automne/hiver, elle était de 91,6 km² (MCP, 100% des emplacements, Fig. 2). La taille des zones centrales pour W2 n'était que de 3,3 km², soit 2,3% de la taille calculée du domaine vital du MCP. Cette zone centrale était significativement plus petite ($\chi^2=15,149$, d.f.=1, $p<0,01$) que la zone centrale du loup W1. La femelle W2 utilisait la même **zone centrale** toute l'année, mais la taille des domaines vitaux saisonniers variait dans le temps. Au printemps/été, la taille de son domaine vital était de 59,3 km², tandis qu'en automne/hiver, elle utilisait 120,8 km², la différence étant significative ($\chi^2=56,243$, d.f.=1, $p<0,01$). Les différences saisonnières dans l'utilisation du domaine vital de W1 ont été influencées par les activités humaines - la chasse et le pâturage des moutons. La partie nord-ouest de la zone centrale présentait des pâturages ouverts sur les expositions sud et un chaparral dense sur les pentes nord.

Les moutons sont gardés dans les pâturages pendant la saison chaude, tandis qu'ils restent dans des **clôtures près des maisons pendant l'hiver** (Kusak 2002). La saison de chasse s'étendait d'octobre à mars, et le mode de chasse le plus courant était la chasse aux chiens courants. La partie nord-ouest de la zone centrale de W1 était la zone de chasse d'un club de chasse local, tandis que la partie sud-est n'avait pas de chasse ni de pâturage de moutons car la zone était densément boisée. Le loup W1 restait près des moutons lorsqu'ils étaient en pâturage pendant l'été, et se déplaçait dans une autre zone pour éviter les chasseurs pendant l'hiver. La zone centrale de W2 était située dans la vallée

Vucevica, qui était, comme la montagne adjacente, densément boisée. La vallée et la montagne constituaient la plus grande parcelle de forêt (65 km²) de toute la zone d'étude, sans aucune route ni village. La zone n'a pas été perturbée par la chasse de 1994 à 2000, car elle était alors louée comme terrain de chasse.

Un total de 90 mouvements sur 24 heures pour W1 et 93 pour W2 ont été documentés pendant toute la période de suivi. Les distances parcourues en ligne droite en 24 h allaient de 0 m à 13,2 km, moyenne = 2,5 km/jour, écart-type = 2,9. Au cours d'un suivi continu de 7 jours, les déplacements quotidiens du loup W2 étaient de 9,4 km/jour en moyenne, mesurés sur le modèle de surface 3D en tant que sommes des distances euclidiennes pour les emplacements consécutifs, alors que sur la carte 2D, le même déplacement était en moyenne de 8,9 km/jour.

Les distances entre les emplacements des loups et les caractéristiques de l'environnement environnant (routes, maisons, sources d'eau et élévation) ont été mesurées sur des cartes et comparées à des emplacements choisis au hasard. En comparaison (test *t*) avec des emplacements choisis au hasard ($n = 100$), les loups préféraient rester plus près de la source d'eau la plus proche ($p = 0,02$), et plus loin des maisons ($p = 0,03$), tandis que les autres distances n'étaient pas significativement différentes de celles choisies au hasard (Tableau 2).

Tableau 2 Distances moyennes (m) entre les emplacements des loups et les caractéristiques de l'environnement, comparées (test *t*) aux distances des emplacements aléatoires en Dalmatie, Croatie

Distances	Wolf locations			Random locations			t-test		
	<i>n</i>	Mean	SD	<i>n</i>	Mean	SD	<i>t</i> -value	d.f.	<i>p</i>
To water (m)	262	937	453	100	1074	647	-2.26	360	0.02
To house (m)	266	653	337	100	563	404	2.16	364	0.03
To road (m)	268	557	408	100	510	461	0.95	366	0.34
Elevation (m)	266	363	106	100	345	112	1.44	364	0.15

Au cours de la période du 31 octobre 1998 au 22 juillet 2001, un total de 3234 lectures d'activité a été collecté pour les trois loups. Les données du loup W3 n'étaient pas suffisantes et ont été exclues, ce qui donne un ensemble final de 3182 lectures d'activité pour deux loups femelles. Une corrélation entre le cycle solaire et l'activité des loups a été trouvée ($r = 0.389$, $p < 0.01$, test Rho de Spearman, Fig. 3). Il n'y avait pas de différence significative dans l'activité quotidienne entre W1 et W2 ($p = 0,365$, test U de Mann-Whitney), les données ont donc été regroupées. Les indices d'activité pour les crépuscules du matin et du soir n'étaient pas significativement différents des indices pour la nuit, mais étaient différents des indices pour le jour. Les indices crépusculaires ont été regroupés et analysés avec les données de la nuit. Les indices d'activité des deux loups étaient significativement plus élevés pendant la nuit que pendant le jour (0,53 *vs.* 0,35, $p < 0,001$, test du chi-deux). L'activité nocturne était significativement plus élevée pendant l'été (0,58, $p = 0,007$) et significativement plus faible pendant l'hiver (0,48, $p < 0,001$), par rapport à l'activité nocturne pendant toute l'année (0,53, Tableau 3). L'activité diurne au printemps (0,42, $p = 0,050$) et en automne (0,37, $p = 0,027$) était significativement plus élevée que l'activité diurne tout au long de l'année (0,35), tandis que l'activité globale en hiver (0,42, $p = 0,043$) était significativement plus faible que l'activité globale tout au long de l'année (0,44, Tableau 3). L'activité nocturne pendant la saison chaude (0,57) était significativement plus élevée ($p < 0,001$, test U de Mann-Whitney) que l'activité nocturne pendant la saison froide (0,51, Fig. 3).

Tableau 3 Indices d'activité des loups en Dalmatie, Croatie, pendant le jour et la nuit en quatre saisons différentes. Les indices d'activité des différentes saisons ont été testés à l'aide du test U de Mann-Whitney

Season	Night		Day		24 h	
	Activity index	<i>p</i> -value	Activity index	<i>p</i> -value	Activity index	<i>p</i> -value
Spring	0.55	0.488	0.42	0.050	0.47	0.160
Summer	0.58	0.007	0.30	0.111	0.37	0.346
Autumn	0.56	0.470	0.37	0.027	0.50	0.248
Winter	0.48	0.000	0.33	0.592	0.42	0.043
Overall	0.53	—	0.35	—	0.44	—

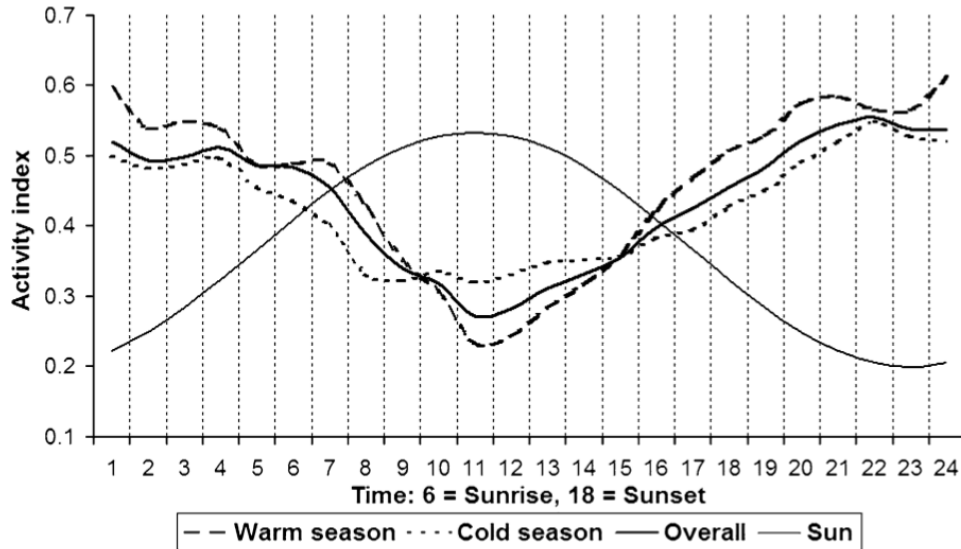


Fig. 3 Activité quotidienne globale, activité quotidienne pendant la partie chaude et la partie froide de l'année de deux loups en Dalmatie, Croatie, en relation avec les cycles solaires

Les déplacements et l'activité de W2 ont été suivis en continu lors d'une session de 163 h. Au total, 41 localisations et 639 relevés d'activité ont été enregistrés. La somme des distances euclidiennes entre les emplacements successifs du loup W2 était de 64,1 km couvrant 59,9 km² (100% MCP), tandis que l'activité globale dans le même temps était de 0,42. Une corrélation entre les distances parcourues et l'indice d'activité a été trouvée avec $r = 0.581$, $p = 0.003$ (test Rho de Spearman, Fig. 4).

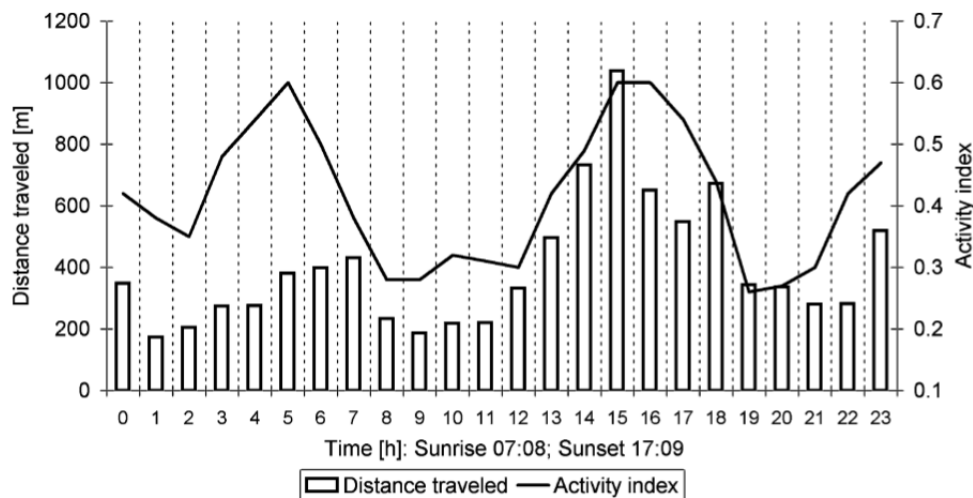


Fig. 4 La relation entre les distances moyennes parcourues et l'indice d'activité du loup W2 en Dalmatie pendant un radiotracking continu de 7 jours en février 2000. Les moyennes calculées pour chaque heure de ces 7 jours sont représentées

DISCUSSION

Le fait que seules deux meutes de loups aient été suivies incite à la prudence lorsqu'on tente d'appliquer ces données à d'autres populations de loups. Les études en cours de notre groupe montrent que même les loups d'une autre région de Croatie (Gorski kotar) se comportent différemment. Chacun des deux loups a été suivi pendant plus d'un an, remplissant ainsi les exigences discutées par Okarma et al. (1998) pour une évaluation fiable du domaine vital. Les loups ont été localisés, et leur activité a été déterminée, pendant les 24 heures de la journée, ce qui a permis de ne pas manquer d'éventuelles longues excursions nocturnes. La quantité totale de données recueillies est limitée, mais si l'on considère que nous avons été plutôt efficaces dans la recherche des animaux (89% de toutes les tentatives), que les animaux ont été suivis de jour comme de nuit (de 06h00 à 18h00 nous avons effectué 57,9% des localisations et de 18h00 à 06h00 42,1% des localisations), et que les périodes de suivi ont duré 643 et 699 jours, nous sommes confiants que nos données représentent les domaines vitaux de ces animaux et des meutes correspondantes. L'estimation du nombre de loups dans la meute n'a pas été possible de manière fiable en raison de la végétation épaisse, de l'activité nocturne des loups et de l'absence de couverture neigeuse. Cependant, grâce aux quelques observations nocturnes et aux hurlements répétés, nous savions qu'il ne s'agissait pas d'animaux solitaires, mais de membres d'une meute. Le domaine vital moyen des deux meutes de loups en Dalmatie (150,5 km²) se situe dans la fourchette de taille des domaines vitaux des populations de loups établies dans le sud et le centre de l'Europe, à savoir 82-243 km² (synthèse de Okarma et al. 1998), 197 km² (Ciucci et al. 1997), et est comparable aux domaines vitaux des loups du centre-nord du Minnesota (116 km², Fuller 1989). Le plus petit domaine du loup W2 pendant le printemps/été confirme les résultats antérieurs selon lesquels les femelles reproductrices sont liées aux sites de tanières ou de rendez-vous lorsque les petits sont en croissance (Okarma et al. 1998 ; Jedrzejewski et al. 2002).

Les distances journalières parcourues par les loups en Alaska peuvent atteindre 80 km/jour, selon la densité des proies et leur vulnérabilité (Mech et al. 1995). Dans différentes conditions écologiques en Amérique du Nord, avec une plus grande densité d'ongulés, les loups parcourent en moyenne entre 1,6 km et 9,0 km/jour (Kolenosky et Johnston 1967). Dans la forêt tempérée de plaine de Bialowieza (Pologne), avec une riche communauté d'espèces d'ongulés, les déplacements en ligne droite des loups sont de 4,4 km, et ceci est lié à la densité des proies (Jedrzejewski et al. 2002). Dans des régions comme la Dalmatie ou l'Italie centrale, où les loups dépendent principalement des sources de nourriture humaines, et n'ont pas besoin de fouiller de grandes zones, ces distances sont encore plus courtes (3,3 km/jour, PN des Abruzzes, Ciucci et al. 1997). Les distances ainsi calculées ne représentent qu'environ 21% des distances journalières réelles parcourues, basées sur le radiotracking continu (localisations à intervalles de 15-30 min, Jedrzejewski et al. 2002). Dans notre étude, cette différence était de 28,1% (2,5 km/jour en ligne droite contre 8,9 km/jour pendant 7 jours de suivi continu).

Les loups de Dalmatie préfèrent rester à l'écart des humains, comme cela a été constaté pour les loups de Bialowieza (Theuerkauf et al. 2003*a, b*). En revanche, Thiel et al. (1998) ont constaté que la population de loups en expansion dans le Minnesota, qui a atteint les zones utilisées par les humains, peut être tolérante aux activités humaines à proximité des sites de tanières ou de rendez-vous. Des distances similaires entre les loups et les humains peuvent être interprétées comme de **l'évitement** dans un cas, ou comme de la **tolérance** dans un autre, en fonction des conditions prévalant dans une zone particulière. Les loups situés en bordure de la population de loups en

expansion du Minnesota ont récemment développé une tolérance à l'activité humaine. Une telle situation se rencontre plus souvent en Europe, où les loups non seulement tolèrent la proximité de l'homme, mais en profitent également. Les loups utilisent les décharges en Italie (Ciucci et al. 1997) et en Roumanie (Promberger 1996) ou peuvent vivre dans des champs d'avoine ouverts, comme en Espagne (Blanco 1993). Les loups en Dalmatie se nourrissent principalement de sources humaines (bétail, décharges d'ordures et d'abattoirs (Kusak 2002), et à cause de déprédations de bétails, ils sont difficilement acceptés par les locaux (Bath et Majic 2000) avec pour conséquence l'abattage des loups quand cela est possible (Huber et al. 2002). **Les loups en Dalmatie restaient plus près des sources d'eau, qui semblent être un des facteurs critiques en Dalmatie, surtout pendant les mois d'été secs.** Ces sources d'eau sont pour la plupart d'origine humaine (étangs et puits) et ont été utilisées pour abreuver le bétail pendant de nombreux siècles. Les loups des prairies du Deccan de Solapur, en Inde, choisissent des sites de tanière/rendez-vous à proximité des points d'eau (Kumar 1998). Les loups de Dalmatie n'évitaient pas les routes ; ils les utilisaient même parfois pour les déplacements nocturnes. La densité des routes est souvent utilisée comme une mesure de la qualité de l'habitat (Dupré et al. 1995 ; Mladenoff et al. 1995), mais cela doit être fait avec prudence.

L'activité animale mesurée par les fluctuations de l'intensité du signal peut être surestimée par rapport à l'activité obtenue à partir des données des capteurs d'activité ou des mouvements (Theuerkauf et Jedrzejewski 2002). Nous avons utilisé les fluctuations de l'intensité du signal pour déterminer l'activité des loups. Même si cette méthode surestimait l'activité globale des loups, elle nous a permis de comparer les niveaux d'activité relatifs pour différentes périodes. Mech (1992) a constaté que les loups du Minnesota sont actifs de jour pendant l'hiver, alors que Ballard et al. (1991*a, b*) décrivent des loups actifs de nuit en Alaska pendant l'été. Theuerkauf et al. (2003*a*) ont constaté que les loups de Bialowieza étaient actifs tout au long de la journée, avec des pics au crépuscule et à l'aube, ce qui était lié à l'activité de chasse des loups. Dans ces régions, les loups se nourrissent d'ongulés sauvages et n'ont pas besoin de s'approcher de l'homme. Les loups de Dalmatie se déplacent et cherchent leur nourriture principalement la nuit. L'activité nocturne des loups était complémentaire de l'activité humaine, permettant aux loups de se déplacer et de visiter des endroits intensivement utilisés par les gens. Nous avons observé que les loups se déplaçaient sur des routes pavées et non pavées, **qu'ils se promenaient la nuit parmi les maisons des villages et qu'ils visitaient les décharges et les points d'eau à proximité des villages.** Vilà et al. (1995) ont trouvé que les loups en Espagne développaient une activité nocturne avec une tendance à la bimodalité et Ciucci et al. (1997) ont trouvé le même schéma pour les loups en Italie centrale. Nous pensons que les loups de Dalmatie suivent le même schéma nocturne, qui pourrait avoir évolué pour minimiser le contact avec l'homme. **L'activité nocturne plus importante des loups en été (par rapport à l'activité nocturne en hiver) peut s'expliquer par des températures élevées en été.** D'autre part, les attaques de loups sur le bétail sont plus fréquentes en été (Kusak 2002). Cela pourrait être le résultat de deux facteurs : un besoin accru de nourriture en raison de la croissance des petits, et une plus grande disponibilité du bétail sur les pâturages ouverts pendant l'été. Les loups devaient se déplacer des zones de retraite, où ils passaient leurs journées, vers des endroits plus proches des gens, où ils cherchaient de la nourriture. La plupart des activités consistaient en des déplacements, ce qui explique la corrélation relativement élevée entre l'indice d'activité et la distance parcourue. Des activités autres que les déplacements ont également été documentées, mais dans la plupart des cas, nous n'avons pas pu les interpréter en l'absence d'observation visuelle. Cette activité pourrait inclure le fait de se nourrir d'un animal tué ou une activité sociale autour de la tanière ou du site de rendez-vous, comme l'a observé Mech (1988).

En conclusion, nous pouvons affirmer que les variations saisonnières du domaine vital, de l'utilisation de l'habitat et de l'activité des loups de Dalmatie reflètent un compromis entre l'évitement et l'utilisation des sources de nourriture liées à l'homme et nécessitant une plus grande proximité avec l'homme. Les différences saisonnières dans l'utilisation du domaine vital et l'activité quotidienne ont été influencées par les activités humaines - la chasse et le pâturage des moutons. L'activité nocturne des loups était complémentaire de l'activité humaine, permettant aux loups de se déplacer et de visiter des lieux intensivement utilisés par les humains.