

# Activité de hurlements des loups (*Canis lupus*) en liberté dans la forêt primaire de Białowieża et les montagnes Beskidy occidentales (Pologne)

J Ethol (2007) 25:231–237  
DOI 10.1007/s10164-006-0015-y

ARTICLE

## Howling activity of free-ranging wolves (*Canis lupus*) in the Białowieża Primeval Forest and the Western Beskidy Mountains (Poland)

Sabina Nowak · Włodzimierz Jędrzejewski ·  
Krzysztof Schmidt · Jörn Theuerkauf ·  
Robert W. Mysłajek · Bogumiła Jędrzejewska

### Résumé

Nous avons étudié les **hurlements spontanés** de loups *Canis lupus* munis de colliers émetteurs habitant la Forêt Primaire de Białowieża (BPF), dans l'Est de la Pologne, ainsi que le comportement de hurlements des loups de la BPF et des Montagnes Beskidy Occidentales, dans le sud de la Pologne. **Plus de la moitié (58%) de tous les hurlements spontanés enregistrés au cours d'une année se sont produits entre juillet et octobre, avec un pic en août.** Le schéma quotidien de l'activité vocale des loups était caractérisé par un **pic** entre 18h00 et 00h00 heures, qui coïncidait avec le premier pic (crépuscule) de mobilité des loups. **Les loups hurlaient depuis les zones centrales de leurs territoires et non depuis les périphéries.** Les hurlements servaient de communication entre les membres d'une meute temporairement séparés (43% des cas), après une réunion (18%) et avant de partir à la chasse (22%). Très peu de hurlements spontanés (2%) étaient dirigés vers une meute voisine. **Les loups ont répondu aux hurlements simulés par l'homme en juin-septembre, avec un pic en août (taux de réponse : 39%).** La durée des hurlements provoqués augmentait significativement avec la taille du groupe : les hurlements de loups seuls ou en couple duraient, en moyenne, 34-40 s, alors que ceux de cinq à sept loups (y compris les petits) avaient une durée moyenne de 67-95 s, avec une durée maximale de près de 4 min. Dans les populations de loups Polonais étudiées ici, les hurlements spontanés servaient principalement à la communication intra-meute. Néanmoins, le taux élevé de réponses aux simulations de hurlements montre que - si nécessaire - les loups annoncent volontiers leur présence sur un territoire à des étrangers.

### INTRODUCTION

Le hurlement du loup occupe un rôle important dans la communication inter et intra meute (Joslin 1967 ; Theberge et Falls 1967 ; Harrington et Mech 1978a, b, 1979 ; Dekker 1985 ; Harrington 1987 ; Nikolskii et al. 1986 ; Nikolskii et Frommolt 1989 ; pour une revue, voir : Harrington et Asa 2003). Au sein des meutes, le hurlement sert d'appel de contact à longue distance, facilitant le regroupement (Harrington et Asa 2003). Entre les meutes, le hurlement est un signal de communication qui permet aux résidents et aux intrus d'éviter les confrontations et aux résidents de conserver leur territoire (Harrington et Mech 1979).

La plupart des études sur le hurlement des loups se sont basées sur l'utilisation d'enregistrements ou d'imitations humaines en direct comme stimuli pour susciter des réponses. Des études menées en Amérique du Nord (Harrington et Mech 1979) ont révélé que les imitations humaines de

hurlements sont traitées par les loups adultes comme un appel d'intrus et que la principale raison de répondre est de maintenir le loup étranger à distance. Les louveteaux de moins de 4 mois, en revanche, semblent traiter les stimuli humains comme des hurlements d'autres membres de la meute et y répondent volontiers. Le taux élevé de réponses des adultes en été a été pensé comme étant lié à la plus grande protection de la meute envers les jeunes louveteaux durant cette période (Harrington et Mech 1979). Un pic similaire de hurlements provoqués en fin d'été et début d'automne a également été rapporté dans les Apennins du Nord, en Italie (Gazzola et al. 2002) et en Russie (61% en août, Nikolskii et Frommolt 1989). En plus du pic estival, Harrington et Mech (1979, 1982), dans leurs études sur des loups munis de colliers émetteurs, ont trouvé un pic secondaire, hivernal (pendant la saison des amours) de réponse aux **hurlements simulés**.

Cependant, les données sur les **hurlements spontanés** restent rares. La plupart des données disponibles ont été collectées à partir d'observations opportunistes occasionnelles lors d'expéditions de pistage de loups tout au long de l'année ou à partir de programmes de suivi systématique au printemps et en été seulement, lorsque les meutes passent une grande partie de leur temps sur les sites de tanières et de rendez-vous en raison de l'élevage des petits (Harrington et Mech 1978a ; Nikolskii et al. 1986). Harrington et Mech (1978a), qui ont étudié les hurlements spontanés des loups pendant la saison d'élevage des petits, ont constaté une augmentation significative de la fréquence des hurlements vers le début du mois d'août. Ces chercheurs ont estimé que cette augmentation représentait un besoin croissant de communication à longue distance au sein de la meute, les petits devenant plus mobiles, ainsi qu'une demande croissante de publicité à longue distance (communication entre meutes) pour éviter les rencontres avec des loups étrangers. Ils ont prédit que le taux de hurlement devrait rester élevé ou même augmenter pendant l'automne et l'hiver, lorsque les meutes abandonnent leurs sites d'habitation et commencent à voyager sur l'ensemble de leurs territoires (Harrington et Mech 1983). Malheureusement, jusqu'à présent, il n'y a pas eu d'études systématiques sur les hurlements spontanés pendant la majeure partie de l'année, lorsque les meutes se déplacent beaucoup sur leurs territoires.

Nous présentons des données sur les hurlements spontanés des loups qui ont été étudiés par radiopistage tout au long de l'année dans la forêt primaire de Białowieza (BPF), dans l'Est de la Pologne, et sur les hurlements provoqués par des hurlements stimulés dans deux populations - celle de la forêt primaire de Białowieza et la seconde des montagnes Beskidy occidentales, dans le sud de la Pologne. Notre objectif était d'étudier : (1) les variations quotidiennes et saisonnières des taux de hurlements des loups ; (2) le contexte social des hurlements ; (3) les taux de réponse des loups à la stimulation ; (4) la durée des hurlements par rapport au nombre de loups qui vocalisent.

## ZONES D'ETUDE

La forêt primaire de Białowieza (BPF) (52°30'-53°N, 23°30'-24°15'E), dans l'Est de la Pologne, est l'une des dernières zones boisées naturelles dans les plaines de l'Europe tempérée.

...

Les montagnes des Beskides occidentales (WBM ; 49°23'-49°53'N, 18°45'-19°48'E), dans le sud de la Pologne, sont situées dans la chaîne ouest des Carpates, près des frontières Polono-Slovaque et Polono-Tchèque. La région comprend les chaînes de montagnes Silésie et Zywiec Beskidy. Les crêtes montagneuses sont coupées par de profondes vallées fluviales, et l'altitude varie de 300 à 1725 m. La plupart de la zone est couverte de forêts d'épicéas avec des mélanges de hêtres (*Fagus*

*sylvatica*), de sapins (*Abies alba*), d'aulnes noirs, de frênes et d'érables sycomores (*Acer pseudoplatanus*). La plupart des forêts sont exploitées commercialement. L'étude a été menée dans une zone d'environ 300 km<sup>2</sup>. La communauté des ongulés est composée de cerfs rouges, de chevreuils et de sangliers, tandis que la guilda des grands prédateurs comprend le loup, le lynx et l'ours brun (*Ursus arctos*) (Nowak et al. 2005). En 1997-2001, quatre meutes (14-23 loups au total) vivaient dans la zone d'étude. La densité de population était de 2,2-3,2 loups/ 100 km<sup>2</sup>, et les territoires des meutes couvraient une superficie de 98-227 km<sup>2</sup> (Nowak 2002 ; Nowak et al. 2005).

## MATERIEL ET METHODES

Les données sur les hurlements spontanés des loups ont été collectées par le biais du radiopistage des loups dans la BPF au cours de la période 1994-1999. Douze loups appartenant à quatre meutes ont été capturés vivants et équipés de radio VHF (pour plus de détails, voir Jezdrzejewski et al. 2001). Les loups radio-équipés ont été localisés par triangulation 2 à 5 jours par semaine en suivant les routes forestières avec un véhicule ou une bicyclette. En plus des localisations quotidiennes, des sessions de 2-9 (généralement 4-6) jours de radio-pistage continu ont été menées avec des localisations prises à 30 minutes (mars 1994-décembre 1996) ou 15 minutes d'intervalle (janvier 1997-septembre 1999) (Jezdrzejewski et al. 2002). Les observateurs suivaient les loups à une distance moyenne de 0,94 km (Theuerkauf et Jezdrzejewski 2002). Pendant 390 jours de radiopistage continu, 136 hurlements spontanés de loups ont été entendus. Dans 115 cas, les observateurs ont noté l'heure du hurlement en détail, et dans 93 cas, le contexte du hurlement a été décrit sur la base du comportement des loups avant et après le hurlement (mouvements, restes d'animaux tués trouvés, radio-pistage antérieur et consécutif, suivi consécutif dans la neige, composition connue de la meute, etc.) Nous nous sommes efforcés de couvrir toutes les meutes et toute l'année avec une intensité similaire de radiopistage continu ; les échantillons mensuels variaient de 19 jours en décembre à 55 jours en février, avec une moyenne de 32,5 jours par mois (erreur standard : 2,5).

Les données sur les hurlements provoqués ont été collectées principalement dans le WBM entre 1997 et 2001 en utilisant des imitations de hurlements faites par l'homme (Joslin 1967), qui consistaient principalement en un stimulus « unique » (plutôt qu'un stimulus « de groupe ») (Harrington et Mech 1982). Si les conditions météorologiques le permettaient (nuits calmes sans pluie), **une personne émettait trois hurlements de 6 à 7 secondes, séparés par des pauses de 2 à 3 secondes, dans des endroits ouverts** (par exemple, sommets, routes forestières, coupes à blanc). Au total, chaque essai durait environ 35 secondes. Si nous n'obtenions pas de réponse dans les 2 min, un deuxième essai de hurlements était produit, suivi d'un troisième si nécessaire. Dans le WBM, les sessions de hurlements ont été réalisées pendant 163 jours, durant tous les mois de l'année. Au total, nous avons obtenu 61 réponses de loups sur 24 jours. Pour toutes les réponses, nous avons noté la date, l'heure d'initiation et la durée du hurlement. Nous avons évalué le nombre de loups adultes ayant répondu ainsi que la présence et le nombre de petits sur la base d'une analyse auditive en direct des réponses pendant que les loups hurlaient ou d'une analyse ultérieure des enregistrements des réponses.

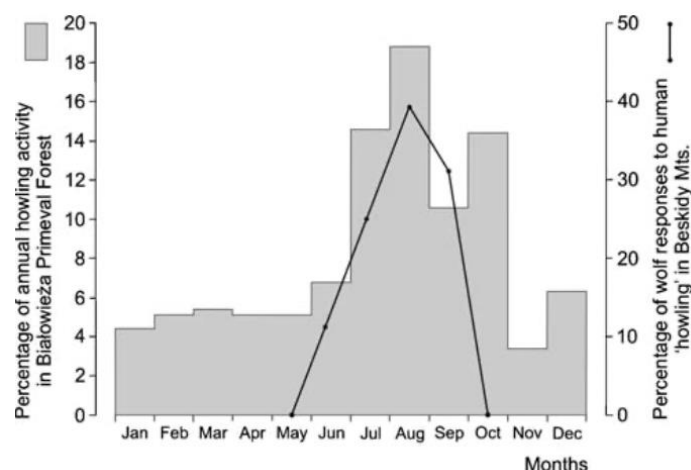
Au cours des mois d'août 1997, 1998 et 1999, nous avons réalisé 17 sessions de hurlements stimulés dans la BPF dans des situations où des loups porteurs de colliers radio étaient localisés à proximité. Des assistants de terrain ont été placés dans la forêt à une distance de 1,5 km les uns des autres afin

d'entendre les loups qui répondaient. Un ou deux hurleurs émettaient des stimuli, comme décrit ci-dessus. Le temps était noté et le nombre de loups était estimé pour chaque réponse.

## RESULTATS

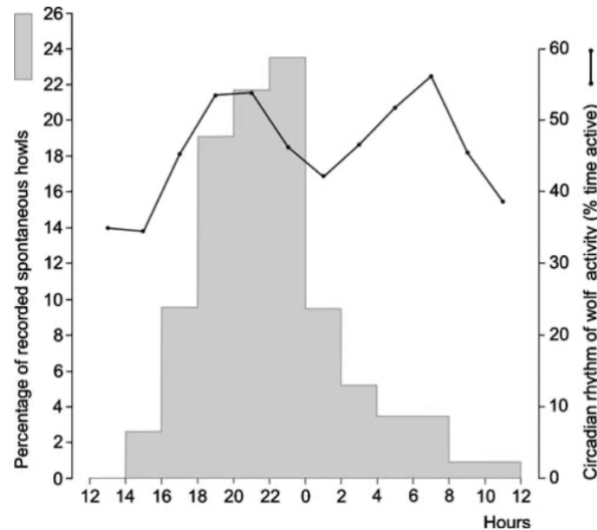
### Rythmes saisonniers et journaliers de l'activité de hurlements des loups

Globalement, les hurlements spontanés des loups dans la FBP ont été entendus à un taux annuel moyen de 0,35 hurlement/jour, avec des taux mensuels allant de 0,14 hurlement/jour en novembre à 0,78 hurlement/jour en août. Cependant, comme ces chiffres sont des sous-estimations des taux de hurlements réels (voir Discussion), nous les avons présentés comme des mesures relatives (pourcentages) corrigées pour l'inégalité des efforts d'écoute. La distribution mensuelle des **hurlements spontanés** (Fig. 1) différait significativement d'un modèle homogène ( $G = 30,10$ ,  $df = 11$ ,  $p < 0,01$ ; test  $G$  pour l'homogénéité des pourcentages). **Jusqu'à 58,4% de tous les hurlements enregistrés tout au long de l'année ont été entendus entre juillet et octobre, avec un pic en août (18,8%).** L'activité vocale des loups était faible à modérée de novembre à juin (3,4-6,8% par mois). Ce rythme saisonnier des hurlements spontanés correspondait bien à leur taux de réponse à la stimulation dans le WBM (Fig. 1). **Les loups n'ont répondu aux hurlements humains qu'en juin-septembre, avec un pic en août** (réponses à 39,4% des stimulations). De plus, parmi les 17 sessions de hurlements stimulés menées dans la BPF en août (1997- 1999), les loups ont répondu à la stimulation dans 12 cas (70%) et ont gardé le silence dans seulement cinq cas (30%).



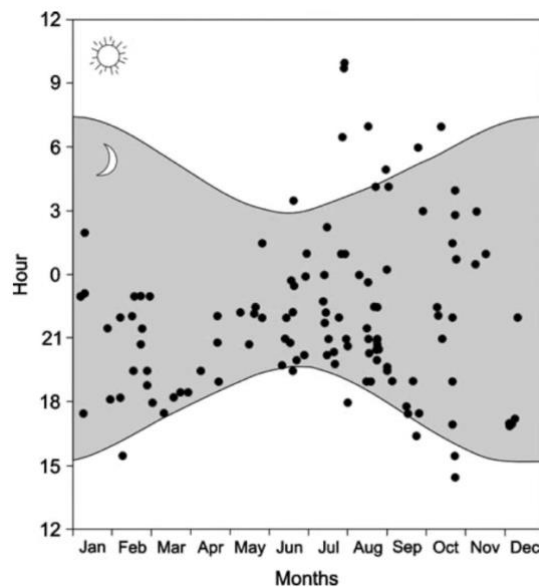
**Fig. 1.** Schéma annuel des hurlements spontanés de loups (*Canis lupus*) munis de colliers émetteurs dans la forêt vierge de Bialowieza (BPF), dans l'Est de la Pologne (barres grises ;  $n = 136$  hurlements) et taux de réponse des loups aux hurlements humains dans les Beskides occidentales, dans le sud de la Pologne (ligne noire)

Le schéma quotidien de l'activité vocale des loups dans la BPF est présenté sur la base de l'activité totale des animaux porteurs de colliers émetteurs, recalculée à partir de Theuerkauf et al. (2003) (Fig. 2). **En général, les loups ont montré un haut niveau de mobilité durant toute la journée.** Cependant, deux pics d'activité (les loups étaient actifs plus de 50% du temps) ont été enregistrés : à l'aube (04h00-08h00 heures) et au crépuscule (18h00-22h00 heures). Au milieu de la journée (10h00-16h00 heures), les loups étaient actifs moins de 40% du temps. **Le schéma quotidien de l'activité vocale des loups ne présente qu'un seul pic, à 18h00-00h00 heures.** Très peu de hurlements ont été enregistrés pendant la journée, de 08h00 à 16h00 (Fig. 2). Le schéma journalier des hurlements des loups était significativement différent d'une distribution homogène sur des périodes de 2 heures ( $G = 165,47$ ,  $df = 11$ ,  $p < 0,001$ ).



**Fig. 2.** Hurllements spontanés (barres grises ;  $n = 115$  hurllements) en relation avec le rythme quotidien d'activité des loups dans la BPF (ligne noire ; recalculé à partir de Theuerkauf et al. 2003)

Nous avons tracé les incidences des hurllements spontanés en fonction de l'heure du jour et de la nuit tout au long de l'année (Fig. 3). **Le pic des hurllements du soir se produit généralement juste après le coucher du soleil.** Les hurllements diurnes (entendus après le lever du soleil) n'ont été enregistrés que de juin à octobre.

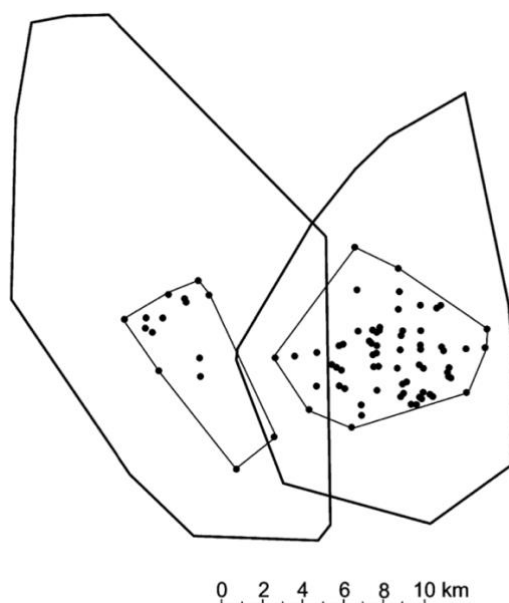


**Fig. 3.** Cas de hurllements spontanés de loups à BPF en fonction des périodes diurne et nocturne tout au long de l'année

### Distribution spatiale des hurllements spontanés dans les territoires des loups

Dans deux meutes voisines de la BPF, tous les hurllements enregistrés ont été cartographiés dans les territoires estimés comme étant les polygones convexes minimums (PCM), qui contenaient 100% des emplacements collectés du printemps 1998 au printemps 1999 (territoires annuels). **Les loups hurlaient depuis les parties centrales de leurs territoires (où se trouvait également la tanière pour la reproduction) et non depuis les périphéries** (Fig. 4). Bien que la taille de l'ensemble des territoires soit de 213 et 285 km<sup>2</sup>, respectivement, les hurllements n'ont été enregistrés que sur une surface de 68 et 32 km<sup>2</sup>, respectivement, soit 32 et 11% de la surface totale. Pour ces deux meutes, les polygones délimités par 100% des enregistrements de hurllements étaient équivalents à MCP

75% (meute de droite sur la Fig. 4) et MCP 50% (meute de gauche) des emplacements de radiopistage.

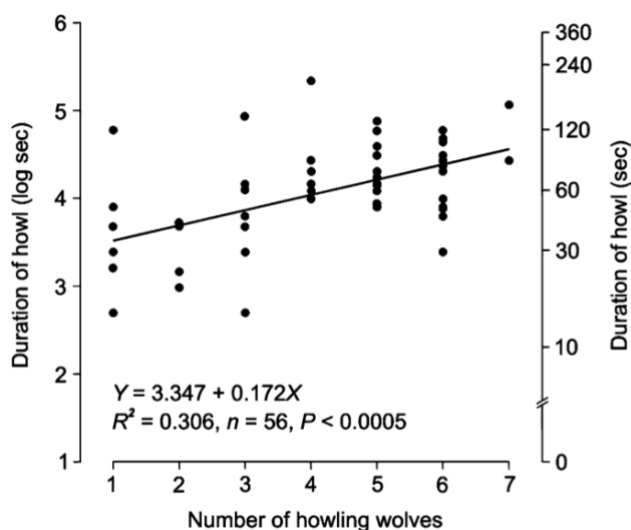


**Fig. 4.** Distribution des hurlements spontanés dans les territoires de deux meutes de loups dans le BPF en 1998-1999. Les territoires des loups (polygones convexes minimums avec 100% des radio-localisations) sont conformes à ceux de W. Jezdrzejewski et de ses collaborateurs (données non publiées). Les polygones intérieurs entourent une zone avec 100% des hurlements enregistrés

### Durée des hurlements provoqués en fonction de la taille du groupe

La durée des 56 hurlements provoqués variait de 15 à 210 s et était en moyenne de 67 s (SE : 5).

Les loups rejoignaient généralement le chœur de hurlements **un par un**, avec un certain décalage dans le temps après le premier animal qui vocalisait. Le nombre de loups dans un groupe de hurleurs (gamme : 1-7) explique 31% de la variation observée dans la durée log-transformée d'un hurlement (Fig. 5). La ligne de régression montrait que les hurlements des loups seuls et des paires duraient, en moyenne, 34-40 s, alors que ceux des meutes de cinq à six loups (incluant toujours des petits) étaient plus longs, en moyenne 67-95 s (Fig. 5).



**Fig. 5.** Durée des hurlements provoqués [ $n = 46$  cas des Beskides occidentales (WBM) et dix cas du BPF] en relation avec le nombre estimé de loups hurlants



## Contexte social des hurlements

Pour les données collectées dans la BPF, les circonstances accompagnant les cas de hurlements spontanés nous ont permis d'interpréter le contexte social et comportemental dans 93 cas (dix cas sont restés peu clairs). Tout au long de l'année, 43% des hurlements ont servi de communication entre les membres d'une même meute qui étaient temporairement séparés (Tableau 1). De telles situations comprenaient des communications à longue distance entre loups avant leur réunion dans les bois (comparer Murrie 1944, p. 106 ; Mech 1966, p. 66), des hurlements de louveteaux et/ou d'un loup subadulte à la tanière lorsque les adultes étaient absents et des hurlements d'adultes retournant aux sites de rendez-vous. Les hurlements de toute la meute émis après le regroupement, représentaient 18% de toutes les vocalisations enregistrées. Dans 22% des cas, la meute a hurlé lorsqu'elle partait à la chasse, et dans 5% des cas, elle a hurlé lors d'une nouvelle prédation. **Très peu de hurlements (2%) impliquaient une communication directe entre meutes voisines** (Tableau 1).

Dans les montagnes Beskidy, quelques observations comportementales occasionnelles ont été faites pendant les sessions de **stimulation** des hurlements. Deux fois, les observateurs des hurlements ont été approchés par des louveteaux qui répondaient (observation visuelle). Dans trois cas, un loup seul ou un loup avec des petits a répondu, puis la meute entière a répondu à distance, s'est déplacée vers les observateurs ou est retournée directement au lieu de repos avec les petits et a hurlé. Par deux fois, la meute entière s'est retirée pendant le hurlement (hurlements consécutifs entendus à des distances de plus en plus grandes). Dans un cas, les observateurs « hurleurs » ont été silencieusement approchés par une meute (observation visuelle).

**Tableau 1.** Interprétation du contexte social et comportemental des hurlements spontanés des loups dans la forêt primaire de Białowieża, dans l'Est de la Pologne, d'après les données du radiopistage continu

Rôle interprété du hurlement	Pourcentage de hurlements enregistrés
Communication entre deux parties d'une même meute	43
- Dont, communication à longue distance entre deux groupes d'une même meute avant de se réunir,	23
- Dont, les louveteaux et/ou les aides à la tanière communiquer avec les autres membres de la meute,	16
- Dont, les adultes localisant les petits avant la réunion	4
Avant de partir à la chasse	22
Après la réunion de la meute temporairement divisée	18
Lors d'une mise à mort fraîche	5
La communication à longue distance entre meutes adjacentes	2
Indéterminé	10
<b>TOTAL</b>	<b>103 (100%)</b>

## DISCUSSION

Malgré l'effort important et systématique pour enregistrer l'activité vocale des loups dans des conditions naturelles, les données recueillies ici sont des sous-estimations des taux réels de hurlements spontanés. **Premièrement**, l'audibilité des hurlements (généralement 1 à 2 km) était inférieure à la portée des signaux de radio-téléométrie (jusqu'à 3 km ; Theuerkauf et Jezdrzejewski 2002). **Deuxièmement**, les conditions météorologiques (vent et pluie) étaient des facteurs importants entravant l'audibilité des hurlements. Enfin, et surtout, un grand nombre de localisations ont été déterminées par des observateurs suivant les loups dans un véhicule. Cela

signifie que les observateurs n'ont généralement pu entendre les hurlements que lorsqu'ils sont sortis du véhicule pendant 2 à 5 minutes à intervalles de 15 ou 30 minutes. Cependant, tous ces facteurs entraînant une sous-estimation de l'activité vocale des loups ne variaient pas de manière systématique selon les saisons ou les heures de la journée. Par conséquent, nous pensons que les changements temporels relatifs de l'intensité des hurlements spontanés des loups dans la BPF ont bien reflété dans nos résultats.

Notre étude a démontré que le hurlement des loups, une communication vocale à longue distance, remplit plusieurs fonctions. **La distribution spatiale et temporelle des hurlements (les vocalisations se produisaient le plus souvent dans les zones centrales des territoires en juillet-octobre, lorsque les petits étaient âgés de 2 à 6 mois)** suggère fortement que la **communication intra meute** prévalait sur la signalisation inter meute telle que la publicité du territoire ou la mise en garde contre les étrangers. En effet, les hurlements étaient peu fréquents d'avril à juin, comme si les loups étaient réticents à divulguer l'emplacement d'une tanière de reproduction et de petits louveteaux. Une explication possible de la raison pour laquelle la fonction de territorialité du hurlement des loups était moins importante que la communication intra meute est que tous les territoires de meute dans la BPF n'étaient pas entourés d'autres territoires. Néanmoins, le taux de réponse assez élevé des loups aux hurlements **simulés** montre que lorsqu'ils sont confrontés au risque d'intrus inconnus, les loups peuvent facilement et immédiatement signaler leur présence sur un territoire.

**Dans les forêts denses de Bialowieza et des Monts Beskidy, les hurlements des loups étaient généralement audibles (pour les humains) jusqu'à 1 à 2 km.** C'est une distance plutôt courte comparée aux valeurs maximales de 10 et 16 km rapportées par Harrington et Mech (1978*b*) et Henshaw et Stephenson (1974) pour les forêts et la toundra nord-Américaines, respectivement. Mais là encore, la taille du territoire en Pologne est beaucoup plus petite que celle des zones forestières d'Amérique du Nord (Jezdrzejewski et al. 2001).

**Nos résultats n'ont pas confirmé la prédiction de Harrington et Mech (1978*a*) selon laquelle la fréquence des hurlements devait rester élevée ou même augmenter pendant l'automne et l'hiver.** Dans notre étude, la fréquence des hurlements était élevée en été et au début de l'automne, mais elle a diminué de manière significative à la fin de l'automne et est restée relativement faible pendant l'hiver et le printemps. Ceci suggère que l'activité de hurlement élevée est liée à l'élevage des petits et joue un rôle important dans la communication intra-pack pendant cette période. À la fin de l'automne, lorsque les petits se déplacent avec la meute, les hurlements spontanés diminuent de manière significative. **Dans le Minnesota, aux Etats-Unis, Harrington et Mech (1982) ont trouvé un second pic dans l'activité vocale des loups pendant la saison des amours (en mars), nous n'avons pas trouvé ce pic pendant notre période d'étude.** D'autre part, notre étude a montré des hurlements peu fréquents mais réguliers au début de la période de mise-bas (mai-juin), alors que les loups étudiés par Harrington et Mech (1982) restaient largement silencieux durant cette période. Une explication possible de ces différences peut être les méthodes respectives utilisées. Alors que nous avons enregistré les hurlements spontanés, Harrington et Mech (1982) ont étudié les taux de réponse aux hurlements **stimulés** par l'homme. Ainsi, dans cette dernière étude, les hurlements entre meutes ont été délibérément provoqués, ce qui a pu rendre les loups à la fois plus prêts à répondre pendant la saison de reproduction et plus réticents à répondre pendant la période de mise-bas.



Les loups hurlent principalement depuis les **parties centrales** de leurs territoires. Un schéma similaire a été révélé dans des études sur la distribution des marques olfactives par les loups (Zub et al. 2003), où les marques étaient concentrées dans les « points chauds », comme les environs des tanières de reproduction. Ce résultat correspond bien à ceux d'études précédentes dans lesquelles le hurlement des loups, tout comme le marquage olfactif, était considéré comme un mode important de maintien du territoire par la publicité (Harrington et Mech 1979).

Selon Harrington et Mech (1982), il est difficile de compter précisément les loups qui hurlent dans un grand groupe, mais il est possible de reconnaître deux ou trois individus qui rejoignent le chœur en séquence. De plus, il existe une nette différence dans la fréquence et la durée du son produit par les adultes et les louveteaux de moins de 6 mois (Harrington et Mech 1978*b* ; Harrington 1986 ; Nikolskii et al. 1986). Par conséquent, la stimulation des hurlements a été utilisée avec succès comme méthode d'estimation du nombre de loups et de la composition des meutes (Theberge et Pimlott 1969 ; Theberge et Strickland 1978 ; Zimen et Boitani 1975 ; Ciucci et al. 1997 ; Ciucci et Boitani 1999). Nous avons constaté que nos estimations du nombre de loups basées sur les hurlements correspondaient généralement bien aux données sur la taille et la composition des meutes obtenues par radio-téléométrie et/ou par suivi de la neige.

La durée moyenne des hurlements provoqués dans notre étude était similaire à celle trouvée dans le Minnesota (Harrington et Mech 1979) et plus courte que celle observée au Canada (Joslin 1967). Contrairement à notre étude, Harrington (1989) a trouvé que, dans le Minnesota, la durée moyenne des hurlements en chœur des loups ne variait pas en fonction de la taille ou de la composition de la meute. **La durée plus longue des hurlements des groupes plus importants, telle qu'elle a été enregistrée chez les loups Polonais, peut s'expliquer par le modèle de hurlement de groupe observé à la fois chez les loups captifs (Zimen 1976) et les loups vivant en liberté (Joslin 1967 ; Harrington et Mech 1979).** Au début, les loups rejoignent le hurlement en chœur un par un, d'abord le loup dominant, puis deux à trois autres individus. Ainsi, plus de loups dans un groupe peuvent se stimuler mutuellement à des hurlements plus longs ou répétés.

En conclusion, notre étude fournit des données montrant que les loups ont hurlé le plus intensément entre juillet et octobre, généralement au crépuscule et la nuit, et dans les zones centrales de leurs territoires. Les hurlements spontanés des loups servent principalement à la communication au sein de la meute. Néanmoins, le taux de réponse élevé à la simulation de hurlements suggère que - si nécessaire - les loups annoncent volontiers leur présence sur un territoire aux étrangers.