

Comportement reproductif des loups sauvages dans la forêt primaire de Białowieża (Pologne)

J Ethol (2008) 26:69–78
DOI 10.1007/s10164-006-0031-y

ARTICLE

Reproductive behaviour of wild-living wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland)

Krzysztof Schmidt · Włodzimierz Jędrzejewski ·
Jörn Theuerkauf · Rafał Kowalczyk ·
Henryk Okarma · Bogumiła Jędrzejewska

Résumé

Les caractéristiques du comportement reproductif des loups (*Canis lupus*) ont été étudiées par radiopistage et suivi dans la neige de quatre meutes dans la forêt vierge de Białowieża (BPF), en Pologne, de 1995 à 1999. Les signes d'accouplement ont eu lieu entre le 12 janvier et le 22 mars. La parturition a eu lieu entre le 19 avril et le 12 mai, et la période de tanière a duré de 49 à 64 jours. Pendant cette période, les loups ont utilisé 1 à 3 sites de tanière, passant en moyenne 27 jours sur chaque site. Les tanières n'ont jamais été réutilisées au cours d'années consécutives, mais d'année en année, les sites de rendez-vous étaient situés dans les mêmes parties du territoire de la meute. Dix jours avant la parturition, les femelles gestantes ont réduit leur mobilité normale de moitié (de 23 à 13,5 km/jour, en moyenne). Pendant les dix jours suivant la mise-bas, elles ont passé 85 % de leur temps avec les petits et ont parcouru 3,9 km/jour, seulement. Les jours 11 à 30 après la mise-bas, les femelles ont passé 74 % de leur temps à s'occuper des petits et ont augmenté la distance de leurs déplacements quotidiens pour atteindre une moyenne de 13,3 km. Les femelles ont repris leur pleine mobilité 50-70 jours après la mise-bas, ce qui coïncide avec la fin du processus de sevrage. Des observations anecdotiques ont indiqué que les petits étaient soignés par d'autres membres de la meute pendant l'absence de la mère. Par rapport aux années 1947-1950, la saison de reproduction des loups dans la BPF a eu lieu deux semaines plus tôt entre 1995 et 1999. Une raison possible est l'augmentation de 1 à 1,5 degré de la température annuelle moyenne au cours des 50 dernières années.

INTRODUCTION

L'unité sociale de base de la population de loups, *Canis lupus*, est le couple reproducteur et sa progéniture (Mech 1970, 1999). Les loups se reproduisent une fois par an, et la périodicité de la reproduction affecte le comportement social, les mouvements et la structure de la meute (Packard 2003). Les principales phases de la reproduction des femelles (proestrus, œstrus et soins aux petits ; Packard et al. 1983) ont fait l'objet de différentes attentions scientifiques. De nombreuses études ont été menées en captivité (revue par Packard 2003). Des informations sur la biologie reproductive des loups sauvages sont également disponibles, bien que souvent basées sur des rapports anecdotiques d'aspects spécifiques du comportement reproducteur en Amérique du Nord (Harrington et Mech 1982 ; Fuller 1989 ; Ballard et al. 1991 ; Boyd et al. 1993 ; Thiel et al. 1997) et dans l'ancienne Union Soviétique (Makridin 1959 ; Fedosenko et al. 1978 ; Gursky 1978 ; Filimonov 1980 ; Vyrypaev et Vorobev 1983 ; Annenkov 1988). Des informations plus complètes sur le comportement reproductif des loups dans la région de Voronezh (la partie Européenne de la Russie) ont été fournies par Ryabov (1988).

La plupart des données recueillies par les chercheurs Russes (tous les articles cités ci-dessus) et certaines de celles rapportées par des auteurs nord-Américains (Boertje et Stephenson 1992) proviennent de programmes de contrôle des loups, de sorte que les informations détaillées sur le comportement des loups en liberté pendant la saison de reproduction sont encore limitées. Les informations disponibles à ce jour sont principalement basées sur la présence des loups à la tanière ou aux sites de rendez-vous, ou sur leur absence, enregistrée par des observations visuelles (Murrie 1944 ; Mech 1988) ou par télémétrie (Harrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1991).

L'objectif du travail rapporté dans cet article était d'obtenir des données sur le comportement des loups dans différentes phases de leur cycle de reproduction afin d'augmenter notre compréhension du potentiel biologique de l'espèce. Les objectifs particuliers de l'étude, menée dans la forêt primaire de Bialowieza (BPF), dans l'Est de la Pologne, étaient de caractériser :

1. le moment des différentes phases de la reproduction (du proestrus chez les femelles jusqu'à la fin de la période de mise-bas des petits) ;
2. la localisation et l'utilisation des tanières au cours de la même année et d'années consécutives ; et
3. les mouvements et la fréquentation des tanières par les femelles reproductrices depuis les dernières semaines de gestation jusqu'à la fin de la période de mise-bas.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

L'étude a été menée dans la BPF en Pologne orientale (52°30'-53°N, 23°30'-24°15'E). La BPF est une forêt mixte tempérée de plaine caractérisée par un pourcentage élevé de peuplements naturels. Elle chevauche la frontière entre la Pologne et la Biélorussie et couvre près de 1 500 km². La partie Polonaise de la BPF, où l'étude a été réalisée, couvre 600 km². Environ 80 % de la partie Polonaise est gérée et exploitée pour le bois par les Forêts d'État et le reste est protégé en tant que Parc national de Bialowieza (BNP, 105km²), qui comprend une réserve stricte (47 km²) avec un accès humain limité. Le climat de BPF présente un caractère transitoire entre les types atlantique et continental, avec des périodes chaudes et froides clairement marquées. Les températures moyennes pendant la période d'étude étaient de -3,9°C en janvier et de 19,1°C en juillet. Les précipitations annuelles moyennes étaient de 622 mm, et la couverture neigeuse persistait en moyenne 96 jours par an.

Dans la BPF, les loups coexistent avec cinq espèces d'ongulés sauvages : Le bison d'Europe *Bison bonasus*, l'élan *Alces alces*, le cerf élaphe *Cervus elaphus* (principale proie des loups), le chevreuil *Capreolus capreolus*, et le sanglier *Sus scrofa* (Jedrzejewski et al. 2002). Le loup est une espèce protégée ; la population de la partie Polonaise de BPF n'est pas exploitée légalement mais un certain braconnage a lieu. Dans la partie Biélorusse de BPF, le nombre de loups est contrôlé (Jedrzejewska et al. 1996). De plus amples informations sur la forêt de Bialowieza et sa population de loups sont données par Jedrzejewska et Jedrzejewski (1998).

Collecte de données sur la reproduction des loups

L'étude a été menée de 1995 à 1999 par radiopistage et suivi dans la neige. Les loups ont été capturés soit avec des « fladry » et des filets (Okarma et Jedrzejewski 1997), soit avec des pièges à pied (équipés d'un système d'alarme). Les loups ont été immobilisés avec un mélange de chlorhydrate de kétamine (3,4-4,5 mg/kg de poids corporel) et de chlorhydrate de xylazine (5-6,5 mg/kg de poids corporel). Ils ont été équipés de colliers radio VHF fabriqués par Telonics (Mesa, AZ, USA),

AVM Instrument (Colfax CA, USA), et Telemetry System (Goleta, CA, USA). Les données de six femelles munies de colliers radio (cinq individus reproducteurs et un jeune d'un an non reproducteur) appartenant à quatre meutes ont été utilisées pour les analyses. Les meutes détenaient des territoires couvrant 170-300 km² (Okarma et al. 1998) et étaient composées de 2-8 individus ; le nombre de loups âgés de plus d'un an variait de 2 à 5 par meute.

Nous avons localisé les loups radio-équipés deux à cinq fois par semaine par triangulation à partir des routes forestières. Chaque mois, nous avons également effectué des sessions de radiopistage continu de 24 heures pendant 2 à 7 jours, au cours desquelles nous avons localisé les animaux toutes les 30 minutes (en 1995-1996) ou toutes les 15 minutes (en 1997-1999). La distance entre les observateurs et les loups était, en moyenne, de 0,94 km et aucun effet détectable des observateurs sur l'activité des loups n'a été observé (Theuerkauf et Jedrzejewski 2002). L'erreur de radiopistage était de 194 m (IC 95 % : 157-231 m) (Theuerkauf et Jedrzejewski 2002). Pour les besoins de cette étude, nous avons utilisé un total de 10 869 radiolocalisations, soit 105 sessions de radiopistage continu.

Sur la base de localisations répétées dans la même zone, les sites de tanières ont été recherchés après que les loups les aient quittés. A huit reprises, nous avons trouvé des tanières réelles, avec des signes d'utilisation récente par les loups, tandis qu'à sept reprises, les tanières n'ont pas été trouvées et leur emplacement le plus probable a été déterminé sur la base des enregistrements télémétriques (tanières supposées).

Nous avons estimé les dates de parturition sur la base des changements dans les mouvements des femelles déterminés par radiopistage : localisations répétées au même endroit. Dans un cas, l'observation visuelle de la femelle en gestation évidente, puis après la mise-bas, nous a permis de vérifier la date de naissance. En général, cependant, il a été possible de déterminer non pas la date exacte, mais seulement la fourchette la plus fiable de dates de parturition. Pour l'analyse de la mobilité des femelles, la date la plus probable de la parturition a été prise comme jour 0, et les indicateurs suivants de leur activité ont été calculés :

1. Distance de déplacement quotidienne (DMD) : la somme des distances en ligne droite entre des localisations consécutives prises à des intervalles de 15 ou 30 minutes pendant le radiopistage de 24 heures. Étant donné qu'au cours de certaines sessions de radiopistage, nous avons temporairement perdu le contact avec les animaux, nous avons calculé la DMD sur la base d'au moins 45 emplacements par jour, lorsqu'ils étaient pris toutes les 15 minutes, ou d'au moins 16 emplacements par jour, lorsqu'ils étaient pris toutes les 30 minutes. Le nombre moyen d'emplacements pour l'estimation du DMD était de 72 par jour. Ces critères de sélection des données peuvent quelque peu sous-estimer la DMD par rapport aux calculs basés sur des données couvrant entièrement les sessions de 24 heures (par exemple Jedrzejewski et al. 2001). Le DMD a été calculé pour 50 jours avant et 90 jours après la mise-bas.

2. Distance maximale en ligne droite d'une femelle par rapport à la tanière : distance en ligne droite entre la tanière et l'endroit le plus éloigné de la louve pendant un jour donné. Nous avons calculé cette distance pour 50 jours avant et 90 jours après la parturition sur la base de toutes les données télémétriques disponibles. L'analyse spatiale de la localisation des loups a été réalisée avec le programme Tracker (Radio Location Systems, Huddinge, Suède).

3. Durée des périodes ininterrompues pendant lesquelles les femelles étaient présentes dans/à la tanière ou absentes de celle-ci. Pour cette analyse, nous avons sélectionné l'ensemble de données le plus complet de radiopistage de 24 heures pendant la période de mise-bas. Il comprend 23 jours entre le 19 avril et le 22 juin. Toutes les localisations des femelles radio-équipées qui se trouvaient dans un rayon de 231 m (limite supérieure de l'erreur de localisation) autour de la tanière réelle ou supposée ont été considérées comme des localisations dans ou sur la tanière.

Sur la base d'une évaluation préliminaire des données, nous avons distingué une période particulièrement importante par rapport à la parturition, de 0 à 10 jours avant et après la naissance, pour une analyse plus approfondie. Nous avons toutefois divisé la période restante en intervalles de 20 jours en raison de la rareté des données. Nous avons effectué 403,7 km de suivi dans la neige de meutes munies de colliers émetteurs afin d'enregistrer les signes de proestrus (urination avec écoulement sanguins ; Kreeger 2003) et de copulations probables (taches de 2-10 m de diamètre, densément piétinée par les loups). L'apparition de lieux de copulation a été confirmée en comparant les traces laissées par des loups captifs copulants (courtoisie du centre d'élevage privé de J. et B. Walencik, Białowieża, Pologne).

RESULTATS

Oestrus, parturition, période de mise-bas et sites de mise-bas

Des marques d'urine avec du sang, en tant qu'indicateurs de la phase de proestrus chez les loups femelles, ont été enregistrées du 12 janvier au 22 mars, avec la fréquence la plus élevée (en moyenne, 0,72 pour 1 km de piste) en février (Tableau 1). Des signes de copulations possibles, lus sur les traces dans la neige, ont été observés entre le 13 janvier et le 1^{er} mars (Tableau 1). Il était cependant évident, d'après l'histoire de vie des femelles radiopistées, que seules les copulations qui ont eu lieu entre le 30 janvier et le 1^{er} mars ont abouti à des gestations. Dans un cas (pack Białowieża National Park en 1999), les pertes vaginales sanglantes dans les marques d'urine et les signes possibles de copulations ont été vus pendant le suivi de la neige à la mi-janvier, puis à nouveau à la fin février. La date de la parturition (19-23 avril) montre que l'accouplement observé en février a abouti à une gestation.

Tableau 1. Signes de chaleur chez les loups (*Canis lupus*) observés lors du suivi de la neige dans la forêt vierge de Białowieża, en Pologne, en 1996-1999

Month	Blood in urine (mean $N \text{ km}^{-1}$ of trail \pm SE)	Possible copulations (mean $N \text{ km}^{-1}$ of trail \pm SE)	Number of wolves travelling together		Snow-tracking distance in km (N tracking events)
			Mean \pm SE	Minimum–maximum	
November	0.02 \pm 0.02	0	3.8 \pm 0.3	(2–6)	79.5 (28)
December	0	0	4.1 \pm 0.4	(2–6)	55.8 (13)
January	0.35 \pm 0.13	0.22 \pm 0.09	3.7 \pm 0.2	(2–5)	77.0 (22)
February	0.72 \pm 0.19	0.19 \pm 0.06	3.5 \pm 0.2	(2–5)	108.7 (31)
March	0.44 \pm 0.20	0.05 \pm 0.04	3.2 \pm 0.2	(2–5)	71.2 (21)
April	0	0	–	–	11.5 (1)

Le nombre moyen de loups voyageant ensemble est passé de 3,8-4,1 en novembre et décembre à 3,2 en mars (Tableau 1). Le couple reproducteur ne s'est pas séparé des autres membres de la meute pour s'accoupler. De janvier à mars, des signes de copulations possibles ont été enregistrés sur les pistes de 2 à 5 loups se déplaçant ensemble (moyenne 3,6, SE 0,2, $n = 29$), de la même manière que sur les pistes ne présentant aucun signe d'accouplement (2-5 loups, moyenne 3,5, SE 0,2, $n = 92$; test U de Mann-Whitney, $U = 375$, $P = 0,98$).

Après une gestation de 63 ± 2 jours (Seal et al. 1979), la parturition ($n = 11$) a eu lieu entre le 19 avril et le 12 mai (Tableau 2). La période d'élevage des jeunes a duré de 49 à 64 jours, soit 7-9 semaines (en moyenne 58 jours, SE 2) et durant cette période les loups ont utilisé de 1 à 3, en moyenne 2,25, sites de rendez-vous (SE 0,25), passant en moyenne 27 jours (SE 4) dans chaque site de rendez-vous (Tableau 2). L'utilisation la plus longue d'une seule tanière s'est produite dans la réserve stricte du parc national de Białowieża, où les gens avaient un accès très limité (49 jours, femelle Chyza en 1999), et dans la zone de la frontière de l'état où l'activité humaine était faible (62 jours, femelle Siwa en 1998).

Parmi les tanières utilisées et trouvées lors du radiopistage ($n = 8$), cinq étaient de véritables terriers creusés soit par des loups, soit, auparavant, par des blaireaux Eurasiens *Meles meles* ou des renards roux *Vulpes vulpes*. Dans trois cas, les repaires ou les tanières peu profondes se trouvaient sous les racines d'arbres déracinés (Tableau 2).

Tableau 2. Dates de parturition et mise au terrier par les loups femelles munies de colliers émetteurs dans la BPF

Pack	Female	Most probable parturition date	Minimum number of days spent at			
			First den	Second den	Third den	All dens
BNP	Ruda	28 April–1 May 1995	(4)	–	–	–
		20 April–8 May 1996	6 ^d	17	37	60
		29 April–5 May 1997	10	43 ^e	–	53
	Chyza	2 May 1998	(17)	–	–	–
		19–23 April 1999	49 ^f	6	–	55
Leśna I	Bura	29 April–5 May 1995	26	23	–	49
		Before 8 May 1996	21 ^a	43	–	64
		29 April–5 May 1997	15	14 ^b	31 ^c	60
Leśna II	Siwa	3–9 May 1998	62	–	–	62
Ladzka	Sroga	7 May 1998	27 ^g	+	+	?
		7–12 May 1999	(26) ^h	–	–	–

Les nombres entre parenthèses indiquent les portées perdues (femelles Ruda et Chyza) ou les femelles reproductrices mortes (Sroga) trouvées après le nombre de jours indiqué. Les points indiquent l'utilisation de tanières mais aucune donnée n'est disponible sur la période d'utilisation,

BNP : Parc National de Białowieża,

^a Tanière dans une ancienne colonie de blaireaux, deux des six entrées agrandies par les loups,

^b Repaire dans un ancien terrier de renard, une des deux entrées agrandies par les loups,

^c Terrier unique creusé par les loups dans la pente sablonneuse d'une petite colline,

^d Tanière sous des arbres tombés et déracinés, près de la plaque racinaire,

^{e,f} Tanière dans une ancienne colonie de blaireaux, une entrée agrandie par les loups,

^{g,h} Tanière dans un creux sous le système racinaire d'un arbre tombé et déraciné. À cet endroit, de nombreux arbres tombés au vent avaient été rapprochés par un bulldozer.

Les tanières utilisées consécutivement par une même femelle la même année étaient situées entre 0,5 et 4,4 km les unes des autres (Fig. 1). Aucune des femelles n'a utilisé la même tanière plusieurs années de suite. La distance moyenne (moyenne \pm SE) entre toutes les tanières utilisées par la même femelle au cours de différentes années était de $2,4 \pm 0,25$ km (de 0,4 à 5,2 km ; $n = 30$). Nous avons également eu l'occasion de mesurer les distances entre les tanières utilisées par deux femelles appartenant à la même meute. L'une (Ruda) était la mère d'une autre (Chyza) (Jedrzejewski et al. 2005). Chyza a donné naissance à des petits pour la première fois l'année suivant la mort de Ruda (Tableau 2). En moyenne, leurs sites de tanières (Ruda : $n = 4$; Chyza : $n = 2$) étaient situés à une distance de $2,8 \pm 0,4$ km (de 0,3 à 5,9 km) les uns des autres. Les tanières utilisées par différentes meutes de loups voisines ($n = 4$) étaient situées à $11,9 \pm 1,4$ km les unes des autres (intervalle : 7,2-15,5 km).

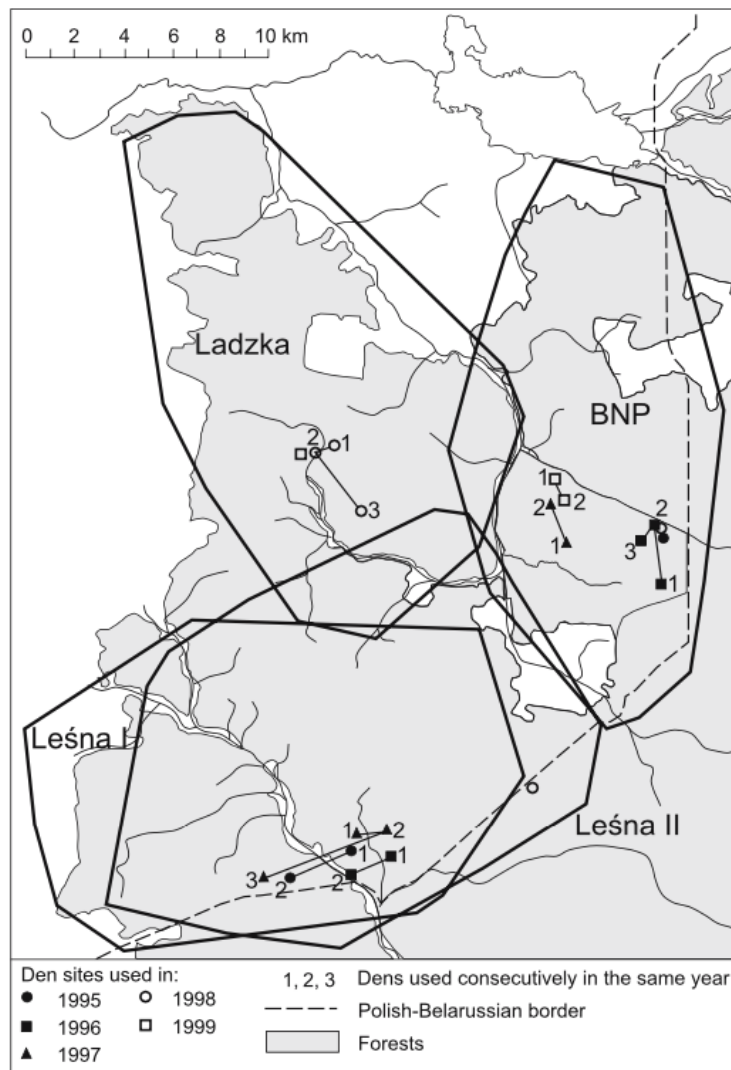


Fig. 1. Emplacements des tanières dans les territoires des meutes de loups (*Canis lupus*) dans la forêt primaire de Białowieża, Pologne, en 1996- 1999. Meute du Parc National Białowieża BNP

Comportement des femelles reproductrices avant et pendant la mise-bas

Cinquante à trente jours avant la mise-bas, la DMD couverte par les femelles gravides était longue (en moyenne, 23 km). Elle a diminué de moitié seulement (à 13,5 km, en moyenne) 10 jours avant la mise-bas (Fig. 2). Pendant les 10 premiers jours post-partum, les femelles reproductrices n'ont parcouru que 3,9 km/jour. Dès les jours 11-30, cependant, elles ont repris une plus grande mobilité, et 2 mois après la parturition (jours 51-70) la DMD des femelles était en moyenne de 19,4 km. La variation de la DMD des femelles reproductrices en fonction du temps de parturition était statistiquement différente d'un modèle homogène (Kruskal-Wallis ANOVA, $H = 37,1$, $df = 7$, $P < 0,001$).

La distance de déplacement quotidien ne donne pas à elle seule une image complète de la mobilité des femelles. Une autre caractéristique qui a changé de façon marquée est la plus longue distance en ligne droite à partir du repaire de reproduction lors des déplacements (Fig. 3). **De 50 à 10 jours avant la mise-bas, les femelles gestantes se déplaçaient dans un rayon moyen de 5,3 à 5,5 km autour de la tanière.** Les 10 derniers jours avant la mise-bas, cette distance a diminué à une moyenne de 3,7 km, et les femelles ont été localisées pour la première fois sur le site de la tanière à occuper. Les distances maximales en ligne droite des femelles à partir de leur tanière étaient les plus courtes pendant les 10 jours post-partum (en moyenne, 0,9 km). Il est intéressant de noter que, bien que

leur DMD ait augmenté dès 11-30 jours après la mise-bas, les femelles reproductrices ont limité leurs déplacements aux environs d'une tanière avec des petits, car leur distance maximale en ligne droite de la tanière était en moyenne de 1,2 km (Fig. 3). Ce n'est qu'au cours du deuxième mois de la vie des petits (jours 31-50 post-partum), que les femelles ont commencé à s'éloigner davantage de la tanière. Deux mois après la mise-bas, les femelles ont repris l'exploration du territoire de la meute aussi loin qu'avant la parturition (Fig. 3).

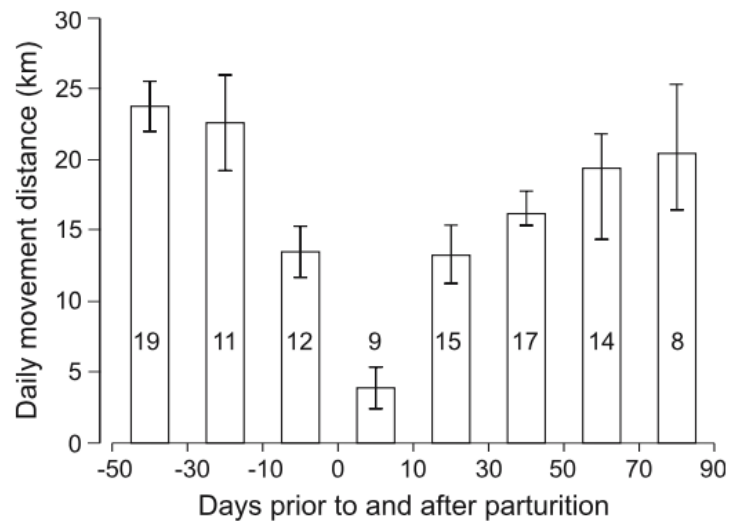


Fig. 2. Changements dans les distances de déplacement quotidiennes (DMD, moyenne \pm SE) parcourues par les loups femelles en fonction de la date de parturition (jour 0), sur la base des données de cinq femelles munies de colliers émetteurs et de 105 sessions de radiopistage continu de 24 heures. Les chiffres du graphique indiquent la taille des échantillons pour chaque intervalle de temps

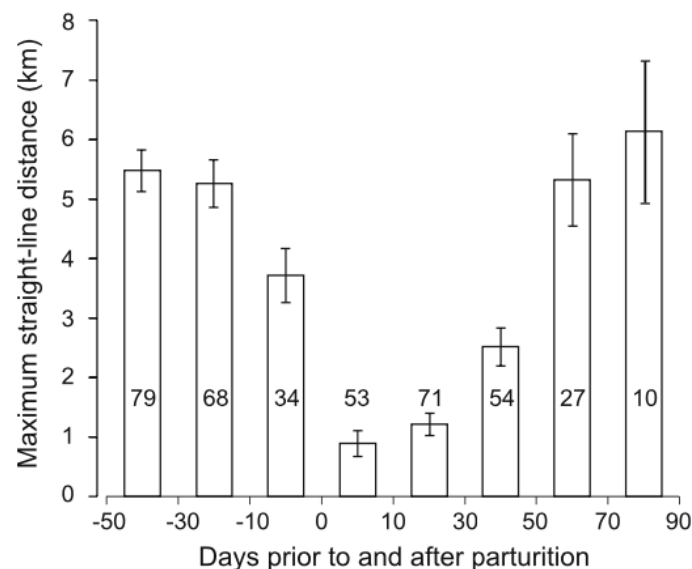


Fig. 3. Changements de la distance linéaire maximale (moyenne \pm SE) entre les loups femelles et leurs tanières en fonction de la date de parturition, sur la base du radiopistage de cinq femelles (396 jours de radiolocalisation, dont 105 sessions de radiopistage continu de 24 heures). Les chiffres du graphique indiquent la taille des échantillons pour chaque intervalle de temps

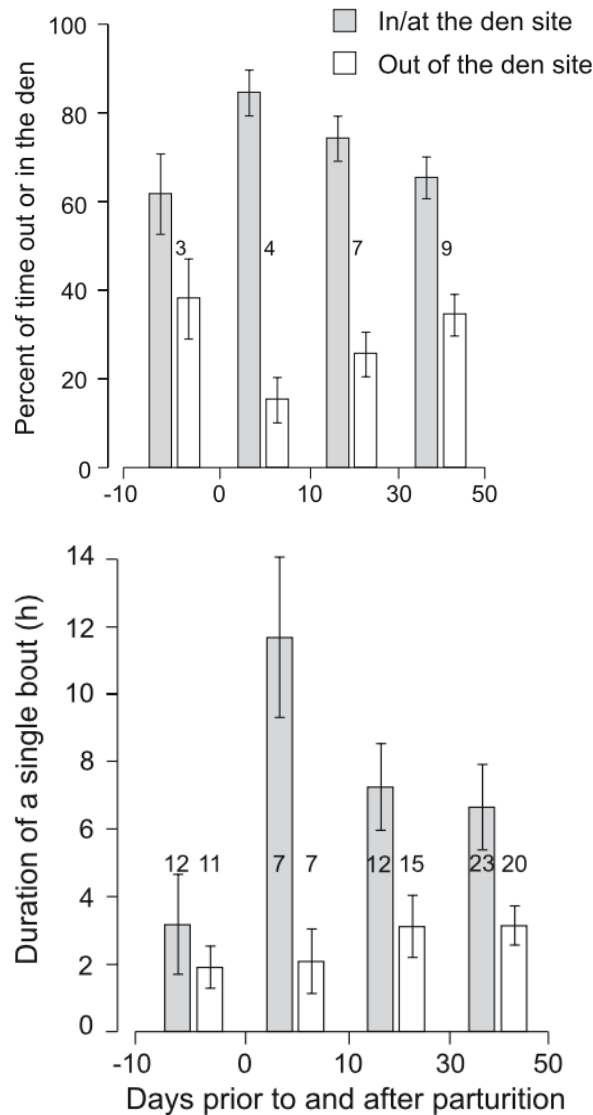


Fig.4 Temps de présence et d'absence des femelles sur le site de la tanière par rapport à la date de la parturition, sur la base de sessions de 24 heures de radiopistage continu. Graphique supérieur : pourcentage de temps par 24 h (moyenne \pm SE) pendant lequel les femelles étaient présentes dans/à et hors des sites de tanières. Graphique du bas : durée des épisodes uniques (moyenne \pm SE) de présence et d'absence des femelles sur le site de la tanière. Les nombres dans le graphique montrent la taille des échantillons pour chaque intervalle de temps

Le temps que les femelles ont passé dans ou à la tanière était en moyenne 62 % du temps diurne (i.e. des périodes de 24 heures) pendant les dix jours avant la parturition, et augmentait à 85 % pendant les dix jours suivants (Fig. 4). Par la suite, la proportion du temps passé au nid a légèrement diminué pour atteindre 74 % les jours 11-30 et 65 % les jours 31-50 post-partum (Fig. 4). Les changements temporels dans la fréquentation de la tanière par les femelles étaient marginalement insignifiants (Kruskal-Wallis ANOVA, $H = 6,9$, $df = 3$, $P = 0,07$). Pendant la période d'élevage des petits, les femelles étaient absentes de la tanière 15-34 % du temps.

Les périodes uniques pendant lesquelles les femelles sont restées dans ou sur le terrier ont augmenté d'une moyenne de 3,2 heures les 10 jours précédant la mise-bas à 11,7 heures pendant les 10 premiers jours de la vie des petits, puis ont diminué à 7,2 et 6,6 heures, respectivement, les jours 11-30 et 31-50 après la mise-bas (Fig. 4). La variation de la durée des séjours des femelles dans ou sur la tanière par rapport au temps de parturition était statistiquement différente de l'homogénéité (Kruskal-Wallis ANOVA, $H = 12,5$, $df = 3$, $P < 0,001$).

Fréquentation de la tanière par deux loups femelles

En 1997, deux individus, une femelle reproductrice Ruda et sa fille Chytra âgée d'un an (comme déterminé par analyse génétique ; Jedrzejewski et al. 2005), ont été radiomarqués dans la meute du BNP, qui était alors composée d'un couple reproducteur, de deux femelles subadultes et de trois petits. Entre le 15 et le 21 juin 1997, lorsque les petits étaient âgés d'environ 1,5 mois, nous avons continuellement radiopisté ces deux femelles (Fig. 5). Les enregistrements des deux femelles ont couvert 126 h, c'est-à-dire 75 % de la période totale de suivi. Pendant cette période, la mère (Ruda) a passé 74 % de son temps à la tanière avec les petits. Chytra est restée à la tanière pendant 23 % du temps, et pendant 17 % du temps aucune des deux femelles n'a été localisée à la tanière (à noter que deux autres loups n'ont pas été radio-marqués). Pendant tout le temps où les petits ont été suivis par au moins une des femelles radio-marquées (83 % du temps), Ruda seule a été présente pendant 60% du temps, Chytra seule pendant 8 %, et les deux pendant 15 %. Un jour (20 juin) nous avons enregistré des changements apparents dans la présence de Ruda et Chytra dans la tanière (Fig. 5).

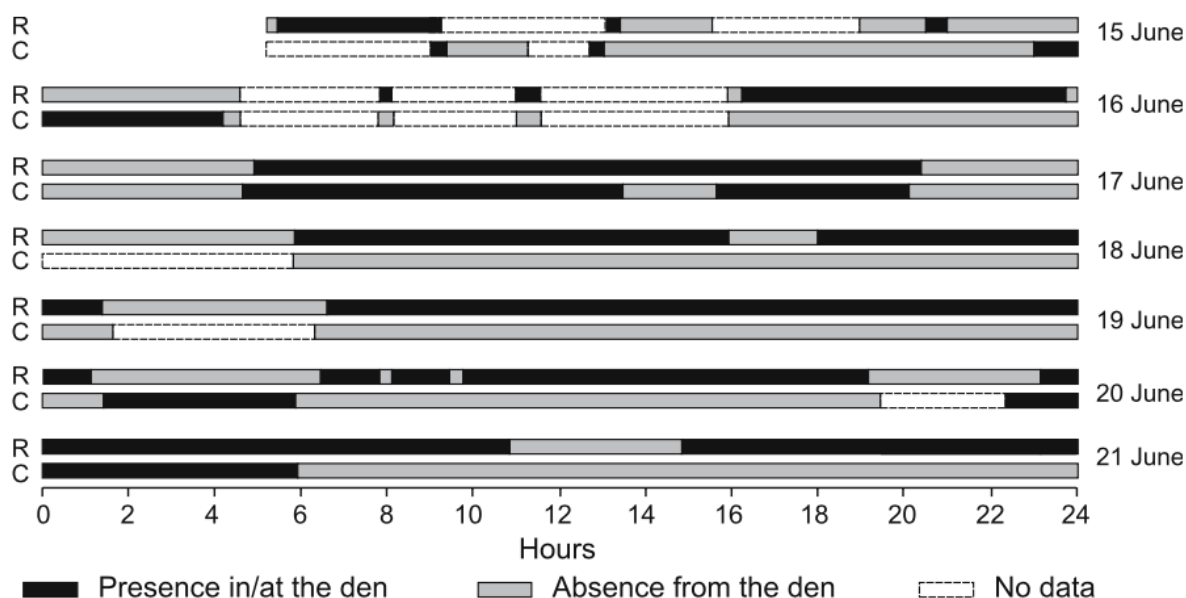


Fig. 5 Schéma des soins apportés aux petits à la tanière par deux loups de la meute BNP, la femelle reproductrice Ruda (R, mère des petits) et une femelle d'un an Chytra (C, grande sœur des petits) pendant 7 jours (15-21 juin 1997) de la période de mise-bas. Basé sur des sessions de 24 heures de radio-pistage continu avec des localisations prises à intervalles de 15 minutes

DISCUSSION

En Amérique du Nord, les dates de reproduction des loups dépendent de la latitude. En moyenne, la saison de reproduction se déplace 22 jours plus tard avec chaque augmentation de 10° de latitude (Mech 2002). De même, la saison de reproduction des loups dans le Paléarctique varie avec la latitude et l'altitude : plus le climat est rigoureux, plus elle est tardive. Dans le sud-ouest de l'Ukraine (près de la mer Noire), le proestrus et l'oestrus chez les femelles ont été enregistrés entre le 10 janvier et le 20 février, et la parturition a eu lieu fin mars-mi-avril (Gursky 1978). Au Kazakhstan, dans la zone montagnarde, la parturition a eu lieu fin avril alors que dans les plaines, elle était antérieure de 1 à 2 semaines (Annenkov 1988). Dans la région de Voronezh (partie Européenne de la Russie, latitude 52°N), l'accouplement a eu lieu entre le 8 février et le 17 mars, avec un pic (58 % des enregistrements) dans la seconde moitié de février. La parturition a été enregistrée entre le 7 avril et le 20 mai, avec la plupart des cas dans la seconde moitié d'avril (47 %) et la première

moitié de mai (37 %) (Ryabov 1988). La dernière saison de reproduction a eu lieu dans la toundra de la région de Nenets (nord de la Russie) - des nécropsies de loups abattus ont fourni la preuve que l'œstrus a eu lieu en mars-avril (Makridin 1959), ainsi les petits sont nés en mai-juin. Nos données provenant de BPF situé à 52-53°N, avec des copulations enregistrées principalement en février et une parturition entre le 19 avril et le 12 mai, correspondent bien à ce schéma géographique. Il est intéressant de noter que l'étude menée dans la partie Biélorusse de BPF en 1947-1950 a révélé que la copulation des loups avait lieu début mars et la parturition entre le 4 et le 21 mai (Gavrin et Donaurov 1954), c'est-à-dire environ 2 semaines plus tard qu'en 1995-1999. La raison possible de la précocité de la saison de reproduction des loups ces dernières années est le réchauffement du climat - au cours des 50 dernières années, la température annuelle moyenne dans la BPF est passée de 6,5 à 7,5-8°C (Jedrzejewska et Jedrzejewski 1998).

Nos analyses précédentes (Jedrzejewski et al. 2001) ont révélé que pendant la période d'accouplement (janvier-mars), les loups adultes devenaient très mobiles, parcourant des distances journalières nettement plus longues (26,2-26,6 km) par rapport à la valeur moyenne annuelle (22,8 km). Ils ont également marqué leur territoire davantage au cours de cette période - l'incidence du grattage du sol et du marquage de l'urine était plus élevée en janvier et février, respectivement (Zub et al. 2003). La durée de l'activité quotidienne des loups a atteint un pic pendant la saison des amours (février-mars), puis à nouveau en août, lorsque les petits ont commencé à se déplacer avec les autres membres de la meute (Theuerkauf et al. 2003a). Contrairement à des rapports précédents (Gursky 1978), dans la BPF, il n'y a pas eu d'augmentation de l'activité vocale des loups liée à la période d'accouplement ; en janvier-mars, les loups ont rarement hurlé par rapport à l'été et au début de l'automne (Nowak et al. 2006).

Dans la BPF, les loups évitent de réutiliser les tanières les années suivantes et utilisent généralement plus d'une tanière au cours d'une même saison de reproduction. La durée minimale d'utilisation de la tanière natale par la femelle se situe entre 3 et 5 semaines, jusqu'à ce que les petits soient suffisamment mobiles pour en explorer l'entrée (Packard 2003). La durée réelle d'utilisation d'une seule tanière ou d'un seul nid varie de 11 jours à 2 mois dans le centre-nord du Minnesota (Fuller 1989) et de 3 à 4 mois dans le Minnesota et le centre-sud de l'Alaska (Harrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1987). La réutilisation des tanières par les loups pendant plusieurs années (Ballard et Dau 1983 ; Fuller 1989) ou même des siècles (Mech et Packard 1990) est un phénomène bien connu en Amérique du Nord. Il a également été rapporté dans la zone de toundra du nord de la Russie, où il y a une pénurie d'endroits propices à la localisation des tanières (Makridin 1959).

Thiel et al. (1998) ont montré que les loups peuvent tolérer la présence de l'homme à proximité des tanières comme une réponse à la protection. Il semble cependant que les loups d'Europe centrale et orientale soient très sensibles aux dérangements humains pendant la période de mise-bas, suite à une persécution de longue durée, notamment le prélèvement des petits dans la tanière (Jedrzejewska et al. 1996). C'est probablement aussi la raison pour laquelle les loups de notre région n'ont jamais été trouvés à utiliser des tanières particulières plus d'une fois et qu'ils ont généralement déplacé les petits vers la deuxième et occasionnellement la troisième tanière ou nid. Theuerkauf et al. (2003b) ont rapporté que, dans la BPF, les loups évitent les humains, qui sont présents dans la forêt plus fréquemment en été qu'en hiver, et les structures humaines telles que les habitations et les routes.

Filimonov (1980) a rapporté qu'au Kazakhstan, les loups déplaçaient leurs petits en réponse à la perturbation humaine vers un nouveau site de tanière situé à 4 et 9 km de la tanière natale. Dans la zone de steppe-forêt et de steppe de l'Ukraine et de la Moldavie, les loups transportent fréquemment leurs petits vers de nouveaux sites en mai-juin en réponse à la présence humaine associée à la fauche de l'herbe et à la fenaison sur les prairies boisées près des tanières natales (Gursky 1978). Dans la région de Voronezh, en Russie, Ryabov (1988) a signalé des déplacements vers de nouveaux sites à 0,4-6 km des tanières natales, là encore en réponse à des perturbations humaines. Les loups peuvent également déplacer les petits pour des raisons naturelles, par exemple l'assèchement de la seule source d'eau potable à proximité, comme cela a été observé dans les montagnes de Tien-Shan, au Kazakhstan (Fedosenko et al. 1978).

Malgré les changements fréquents de sites de tanières au cours d'une même saison d'élevage des petits, les loups Eurasiens semblent conservateurs en utilisant la même partie de leur territoire pour localiser les nids année après année (Gursky 1978 ; cette étude). Dans la BPF, les sites de tanières ont été localisés dans des endroits relativement calmes et éloignés, à des distances plus grandes des villages, des lisières de forêts et des routes utilisées intensivement que ce qui était attendu au hasard (Theuerkauf et al. 2003c). Ciucci et Mech (1992) ont suggéré que la localisation des tanières de loups tend à être aléatoire par rapport au centre du territoire, bien qu'elle puisse être plus centrale dans les grands territoires. Nos loups avaient des territoires plutôt petits (Jedrzejewski et al. 2007) et leurs tanières semblaient être situées au centre. Ceci est cependant en accord avec les observations de Zub et al. (2003), qui ont montré que les loups en BPF concentrent leur activité de marquage olfactif dans les zones centrales des territoires entourant les tanières.

En Eurasie, les types de sites de reproduction des loups étaient déterminés par les conditions physiographiques et pédologiques locales, et comprenaient des tanières creusées par les loups eux-mêmes, des terriers de blaireaux et des terriers de renards roux, des nids sur le sol dans des buissons denses, sous des racines d'arbres ou des arbres tombés, et dans les montagnes, des grottes et des crevasses rocheuses (Filimonov 1980 ; Vyrypaev et Vorobev 1983 ; Annenkov 1988 ; Ryabov 1988 ; cette étude). Une opportunité particulièrement pratique pour les loups Eurasiens est l'utilisation des terriers de blaireaux, qui sont grands, profonds et situés dans un sol bien drainé. Les loups adaptent généralement la colonie en agrandissant une ou deux entrées. Des portées de loups élevées dans de vieux terriers de blaireaux ont été rapportées au Kirghizstan (Vyrypaev et Vorobev 1983), au Kazakhstan (Annenkov 1988), en Russie (Ryabov 1988) et en Pologne (cette étude). Dans la région de Voro-Nezh (Russie centrale), un tiers de tous les sites de nidification des loups étaient situés dans d'anciennes colonies de blaireaux (Ryabov 1988).

En se basant sur le temps passé par les femelles sur les sites des tanières, Ballard et al. (1991) ont rapporté que dans le sud de l'Alaska, les femelles reproductrices des petites meutes, obligées de participer à l'obtention et à la fourniture de nourriture pour les petits, ont commencé à explorer des zones plus éloignées du site de la tanière plus tôt que celles des grandes meutes. Ryabov (1988) a rapporté qu'en Russie centrale, les femelles reproductrices ont commencé à chasser 10 à 15 jours après la mise-bas. Pulliainen (1965) a rapporté que durant les premières phases de la période de mise-bas, les femelles reproductrices chassaient dans un rayon de 2 km autour du site de mise-bas. Dans le cas de la BPF, même si les femelles reproductrices augmentent leur mobilité dès 11-20 jours après la mise-bas, elles se déplacent (et peut-être chassent) non loin du site de la tanière, afin de pouvoir retourner auprès des petits pour les allaiter. Jusqu'à ce que les petits aient sept semaines, l'intervalle entre les tétées ne doit pas dépasser 5 heures (Packard et al. 1992). Ce n'est que 51-70

jours après les naissances, c'est-à-dire à la fin de la période de mise-bas, que la femelle reprend ses déplacements sur de longues distances. Un âge des petits de 70 jours signifie la fin du processus de sevrage (Packard et al. 1992). Les jeunes commencent à suivre les adultes à la chasse et les sites de prédation peuvent être utilisés comme sites de rendez-vous temporaires pour les petits (Gray 1993).

Harrington et Mech (1982) et Ballard et al. (1991) ont montré qu'au Minnesota et en Alaska, USA, les louveteaux avant le sevrage étaient laissés sans surveillance par les femelles reproductrices pendant seulement 2-20 % du temps. En comparaison avec ces régions, dans la BPF les femelles reproductrices laissent les petits pendant une période relativement longue au cours de leur premier mois de vie (15-35 % du temps, en moyenne). Cela soulève la question de savoir si d'autres membres de la meute aidaient à s'occuper des petits lorsqu'une femelle reproductrice était absente. Harrington et Mech (1982) et Ballard et al. (1991) ont suggéré qu'au lieu de s'occuper des petits, les jeunes de l'année restent dans la tanière pour mendier de la nourriture aux adultes. Mech et al. (1999), cependant, ont récemment prouvé que les loups auxiliaires peuvent en fait contribuer à la nourriture des petits plutôt que de leur faire concurrence. Sur la base d'observations de loups dans le parc national de Yellowstone, aux Etats-Unis, Thurston (2002) a documenté que les membres non reproducteurs des meutes (à la fois les femelles et les mâles) fournissaient des soins substantiels aux petits en se rendant sur les lieux de vie, en jouant avec eux, en les surveillant, en les suivant et en régurgitant. Les parents avaient tendance à être plus présents sur le site du foyer pendant le premier mois de la vie des petits, alors que les auxiliaires étaient plus présents par la suite. Notre étude a fourni une preuve anecdotique de la présence dans la tanière d'une femelle d'un an dans une meute. Notre analyse antérieure de la mobilité des loups dans la BPF (Jedrzejewski et al. 2001) a également suggéré que les femelles subadultes non reproductrices s'occupaient des petits, car leurs mouvements quotidiens pendant la période de mise en terrier (en moyenne, 4,3-8,6 km/jour en mai-juin) étaient encore plus courts que ceux des femelles reproductrices adultes (5-15,7 km). C'était probablement le mâle adulte qui effectuait la plus grande partie de la chasse pour se procurer de la nourriture, car ses déplacements quotidiens étaient plutôt longs (en moyenne, 25,7 km en mai). Ainsi, nos résultats correspondent à la conclusion de Mech (1999) selon laquelle dans une meute de loups typique, les adultes guident les activités de la meute dans un système de division du travail, dans lequel les femelles sont principalement concernées par les soins et la défense des petits et les mâles par la fourniture de nourriture et la chasse.