

Changements temporels du hurlement dans les meutes de loups du sud de l'Europe



Italian Journal of Zoology



ISSN: 1125-0003 (Print) 1748-5851 (Online) Journal homepage: <https://www.tandfonline.com/loi/tizo20>

Temporal changes of howling in south European wolf packs

Andrea Gazzola, Elisa Avanzinelli, Lorenza Mauri, Massimo Scandura & Marco Apollonio

To cite this article: Andrea Gazzola, Elisa Avanzinelli, Lorenza Mauri, Massimo Scandura & Marco Apollonio (2002) Temporal changes of howling in south European wolf packs, Italian Journal of Zoology, 69:2, 157-161, DOI: [10.1080/11250000209356454](https://doi.org/10.1080/11250000209356454)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/11250000209356454>

Résumé

Des hurlements ont été provoqués dans trois meutes de loups, suivies dans les Apennins Italiens, entre 1996 et 2000. Pour tester leur attitude à répondre à des individus étrangers, les loups ont été stimulés par la lecture de hurlements enregistrés sur bande et émis à partir de sites proéminents. Les réponses ont été enregistrées et traitées par analyse sonographique, discriminant les réponses **chorales** et **individuelles**, et évaluant la présence ou l'absence de louveteaux. **Le taux de réponse global était de 12,6%**. La réactivité était élevée à la fin de l'été et au début de l'automne, une période qui coïncide avec l'abandon de la tanière et la translocation de la portée vers les sites de rendez-vous. A cette époque, les hurlements en chœur représentaient la majorité des réponses totales, et la rapidité des réponses suggère une plus grande inclination à vocaliser. Tout au long de l'année, la fin de soirée et l'aube sont les moments de la journée où les loups ont le plus tendance à répondre.

INTRODUCTION

La vocalisation la plus connue du loup (*Canis lupus* Linneus, 1758) est le hurlement. Il a été décrit comme un son continu, d'une durée de 0,5 à 11,0 s, avec une hauteur fondamentale de 150 à 780 Hz et jusqu'à 12 harmoniques (Theberge & Falls, 1967). Le hurlement remplit manifestement plusieurs fonctions au sein des meutes de loups et entre elles (Joslin, 1967 ; Theberge & Falls, 1967 ; Harrington & Mech, 1978a, b ; Tooze et al., 1990 ; Mech, 1995). **Dans la communication à l'intérieur de la meute, le hurlement est d'une grande valeur dans la coordination des activités sociales des loups, il sert à rassembler les membres séparés et peut communiquer des informations sur la localisation des individus** (Theberge & Falls, 1967 ; Harrington & Mech, 1978a). En outre, le hurlement est l'expression d'une forte excitation et reflète la consolidation d'une motivation (Frommolt K. & Nikol'skij A. A., 1992, *Abstract in 2nd North Am. symp. on wolves*, Edmonton). D'autre part, il peut aussi servir d'intermédiaire à la communication entre les meutes, favorisant le maintien du territoire et

induisant l'évitement d'une meute par une autre (Joslin, 1967 ; Harrington & Mech, 1978a, b, 1979).

Dans l'étude des vocalisations des loups, une grande importance a été accordée à une méthode basée principalement sur la tendance des loups à répondre à des stimuli vocaux étrangers (Harrington & Mech, 1979, 1982a ; Harrington, 1987). Cette méthode, appelée « hurlements de loups » et utilisée pour la première fois par Pimlott en 1960, consiste à stimuler les loups résidents à vocaliser par la simulation humaine ou l'enregistrement sur bande magnétique de véritables hurlements de loups. Cette pratique a souvent été employée dans plusieurs études impliquant soit le recensement de meutes de loups (Harrington & Mech, 1982a ; Fuller & Sampson, 1988) soit l'acquisition de données sur les hurlements de loups captifs et sauvages (Harrington & Mech, 1978b, 1979, 1982b ; Harrington, 1987).

Les différences dans le comportement général des loups à différentes latitudes et dans différentes conditions environnementales sont bien documentées (Mech, 1995 ; Okarma et al., 1998). En particulier, les loups vivant dans de vastes régions inhabitées ont des habitudes différentes de celles de leurs congénères adaptés à la vie dans de petites zones fortement peuplées par l'homme (Vila et al., 1995 ; Meriggi & Lovari, 1996 ; Meriggi et al., 1996 ; Ciucci et al., 1997). Les régions montagneuses et forestières du sud de l'Europe abritent des populations de loups, plus petites que leurs congénères, vivant en contact direct et en conflit avec l'homme, et souvent en présence d'une forte densité locale de proies sauvages. La taille de leurs meutes est limitée et ils occupent souvent de petits territoires (Boitani, 1982 ; Okarma et al., 1998).

On sait beaucoup de choses sur l'importance et les propriétés du hurlement des loups dans les grandes populations de loups d'Amérique du Nord, mais les données sont rares sur l'utilisation de cette vocalisation par les loups dans d'autres conditions environnementales, comme celles du sud de l'Europe. La présente étude a tenté d'étudier les hurlements des loups, dans une population du centre de l'Italie, en simulant des enquêtes sur les hurlements : 1) d'étudier la variation temporelle (saisonnière et horaire) du taux de hurlement ; 2) d'évaluer les changements temporels dans la proportion entre le hurlement d'un seul loup et le hurlement en chœur ; et 3) de tester les différences de réactivité à différents moments du cycle biologique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Zone d'étude

L'étude a été menée dans une zone de 180 km² dans les Forêts Casentinesi, au nord des Apennins, en Italie (43°50' N, 11°45' E), comprise entre le Monte Falterona (NW) et le Monte Penna (SW) (Fig. 1). L'altitude varie de 640 à 1650 m au-dessus du niveau de la mer, avec une température moyenne annuelle de 8°C, allant de -1°C en janvier à 18°C en juillet-août, bien que des températures inférieures à -10°C ne soient pas inhabituelles de novembre à février. L'enneigement n'est pas continu, mais dépend de la rigueur de l'hiver, approximativement de novembre à avril. Environ 80% du territoire est couvert de forêts, dominées par le chêne (*Quercus* spp.), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et les conifères (*Abies alba*, *Pinus* spp.). Les champs cultivés représentent une petite partie de la zone d'étude et sont concentrés autour des villages. Les établissements humains de la zone sont limités aux basses altitudes,

tandis que la présence humaine à haute altitude n'est significative qu'en été (saison touristique). La chasse n'est pas autorisée dans la zone d'étude, où la communauté d'ongulés comprend le cerf élaphe, *Cervus elaphus*, le chevreuil, *Capreolus capreolus*, le sanglier, *Sus scrofa*, et le daim, *Dama dama*, à des densités localement élevées. La présence de chiens en liberté ou sauvages n'a jamais été enregistrée par nous ni par les forestiers de l'État dans la zone d'étude, et le loup était le seul grand carnivore présent. Trois meutes de loups différentes ont été suivies tout au long de la période d'étude dans la zone, avec une taille moyenne estimée à 4,3 individus par meute et une constance globale de 10-13 loups dans la zone.

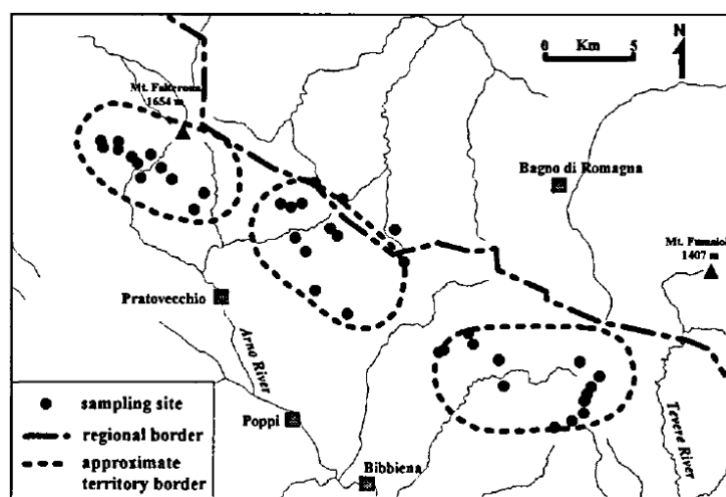


Fig. 1 - Carte de la zone d'étude. Les points noirs représentent les sites d'échantillonnage utilisés pour stimuler les meutes de loups dans la zone d'étude ; les parties entourées de lignes en pointillé représentent les limites approximatives des territoires des meutes, telles qu'elles ont été extrapolées à partir des données collectées sur le terrain

Méthodes et équipement

Le travail sur le terrain a été effectué de juin 1996 à avril 2000. Les hurlements des loups ont été provoqués par des enregistrements de hurlements provenant d'un certain nombre de sites d'échantillonnage préalablement fixés. Bien que différents auteurs (Pimlott, 1960 ; Joslin, 1967 ; Theberge & Falls, 1967) aient démontré que les simulations de hurlements humains pouvaient être plus efficaces que les playbacks, nous avons préféré utiliser ces derniers afin d'éviter les biais dus aux différences entre les stimuli produits par les différents opérateurs. Le stimulus enregistré était un hurlement produit par un couple de loups captifs (durée : 1 min 40 s).

Les sites d'échantillonnage (SS) ont été choisis de manière à maximiser la plage d'audibilité et à minimiser la dispersion du son, et leur emplacement et leur nombre étaient tels qu'ils couvraient entièrement la zone d'étude (Fig. 1). Sur chaque site, une session de hurlements a été organisée chaque mois. **Chaque session était une période continue de 15 minutes au cours de laquelle on essayait de provoquer le hurlement par un maximum de deux essais, entrecoupés d'un temps d'écoute silencieuse.** Si, au premier stimulus de lecture, aucune réponse ne suivait, un deuxième essai était tenté 5 minutes plus tard, après quoi l'opérateur quittait le site. Dès qu'une réponse était entendue, la session était terminée et les opérateurs se déplaçaient vers des zones contiguës. Les sessions de hurlements ont été réalisées entre le crépuscule et l'aube (de 19 heures à 7 heures). Aucun essai n'a été réalisé en présence d'un vent >10 km/h ou en cas de précipitations. Les réponses ont été enregistrées sur un magnétophone Marantz CP 430, à l'aide d'un microphone directionnel Sennheiser K6p, et

analysées par analyse spectrale à l'aide du logiciel Avisoft SAS LAB PRO 3.0 (Raimund Specht, Berlin).

Tous les SS, couvrant le territoire supposé d'une meute, ont été échantillonnés au cours de la même nuit (max 5 h). Selon Harrington & Mech (1982a) et en fonction de la localisation des SS, on peut supposer que chaque loup présent dans la zone de stimulation dans un rayon de 3 km était capable d'entendre le stimulus. Compte tenu de cette hypothèse et en l'absence de réponses, on peut considérer que les membres de la meute présents dans la zone ont « décidé » de ne pas répondre.

Les sonogrammes ont été utilisés pour déterminer le nombre relatif minimum de loups et leur classe d'âge (louveteau/adulte). Le nombre minimum d'individus a été déterminé en analysant les différentes fréquences fondamentales (Theberge & Falls, 1967 ; Harrington & Mech, 1979 ; Tooze et al., 1990). La discrimination entre les petits et les adultes est possible sur la base des différentes fréquences auxquelles les adultes et les petits émettent leurs vocalisations et de la longueur du hurlement (Harrington & Mech, 1978a, 1979). Chaque vocalisation a été classée, sur la base du nombre d'individus qui la prononçaient, en « **réponse chorale** » (deux individus ou plus répondant) ou en « **réponse individuelle** » (un seul individu répondant). L'attitude des loups face aux hurlements a été mesurée par le ratio Réponse par Session (R/S), qui indique le nombre de sessions au cours desquelles une réponse a été reçue. Le niveau de réactivité a été testé en considérant la rapidité de réponse, en se référant au R/S au premier (nombre de réponses au 1^{er} essai / nombre total de 1^{er} essais) et au second essai (nombre de réponses au 2^{ème} essai / nombre total de 2^{ème} essais).

La subdivision de l'année a été basée sur le cycle biologique annuel des loups, en supposant que la période des naissances se situe à la fin du mois d'avril et au début du mois de mai : mai-juillet (louveteaux élevés dans la tanière), août-octobre (louveteaux élevés sur les sites de rendez-vous), novembre-janvier (louveteaux se déplaçant avec les adultes), février-avril (période de reproduction). De plus, une subdivision temporelle supplémentaire a été utilisée, distinguant une **période chaude** de six mois (mai-octobre) d'une **période froide** (novembre-avril). Pour analyser la variation horaire de la réactivité, des intervalles de deux heures ont été choisis. Pour reconnaître les écarts significatifs par rapport à l'uniformité des distributions temporelles, le test de Kolmogorov-Smirnov à un échantillon a été utilisé, en appliquant la correction 5 décrite par Sokal & Rohlf (1995) avec $\delta = 0,5$. Enfin, un test RxC (Sokal & Rohlf, 1995) a été utilisé pour évaluer la dépendance du R/S par rapport à la saison, et le test de Wilcoxon pour comparer les distributions estivales et hivernales du taux de réponse horaire. Le seuil de signification statistique a été fixé à $\alpha = 0,05$.

RESULTATS

De juin 1996 à avril 2000, 745 sessions de hurlements ont été réalisées, au cours desquelles 94 réponses ont été enregistrées (taux de réponse moyen R/S **12,6%**). En cumulant les données obtenues sur quatre ans, les taux de réponse mensuels ont montré un pic à la fin de l'été-début de l'automne, avec un R/S maximal de presque 22% en septembre-octobre (Fig. 2). L'augmentation de la réactivité a commencé en juillet et a diminué à partir de novembre, restant pendant tout l'hiver à la moitié de la valeur de l'été. La distribution annuelle des réponses s'est écartée de manière significative de l'uniformité ($D\delta_{0,5} = 0,130$, $n = 94$, $P <$

0,01, test de Kolmogorov-Smirnov à un échantillon). Les valeurs R/S étaient différentes selon les saisons ($H_3 = 8,934$, $P < 0,05$, test de Kruskal-Wallis), et les réponses obtenues pour la fin de l'été (août-octobre) étaient chaque année plus élevées que celles de toutes les autres saisons. Le R/S s'est avéré dépendant de la saison ($G = 11,2$, $P < 0,05$, test R×C). Par intervalles de six mois, le R/S obtenu en mai-octobre était significativement plus élevé que le reste de l'année ($U_{4,4} = 16$, $P = 0,025$, test U de Mann-Whitney).

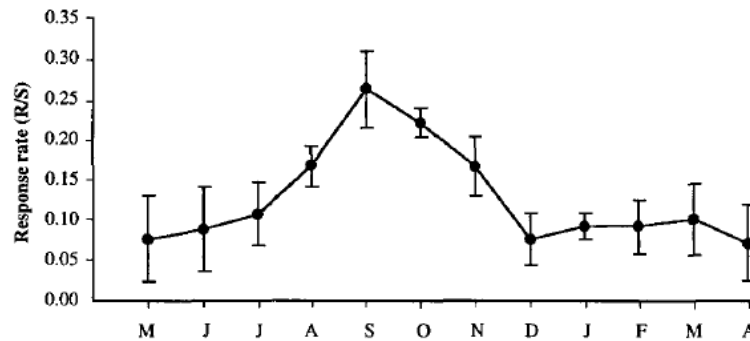


Fig. 2 - Variation mensuelle (moyenne \pm SE) du taux de réponse R/S des loups dans les Forêts Casentinesi. Les données de quatre années (1996-2000) et de trois meutes de loups sont regroupées (no. sessions = 745 ; no. réponses = 94)

La majorité (73%) des réponses totales a été produite par deux individus ou plus ; les groupes ont répondu dans 8,6% des cas, tandis que 3-2% était la proportion des réponses par des individus seuls. Les distributions des réponses individuelles et chorales tout au long de l'année, bien que non significativement différentes ($Z_{12,12} = 1,225$, NS, test de Kolmogorov-Smirnov pour deux échantillons indépendants), ont montré des valeurs très similaires chaque mois à l'exception de l'été et du début de l'automne (Fig. 3). Dans cette partie de l'année, presque toutes les réponses des loups (87%) étaient chorales, alors qu'en août, aucune réponse d'individus isolés n'a été entendue.

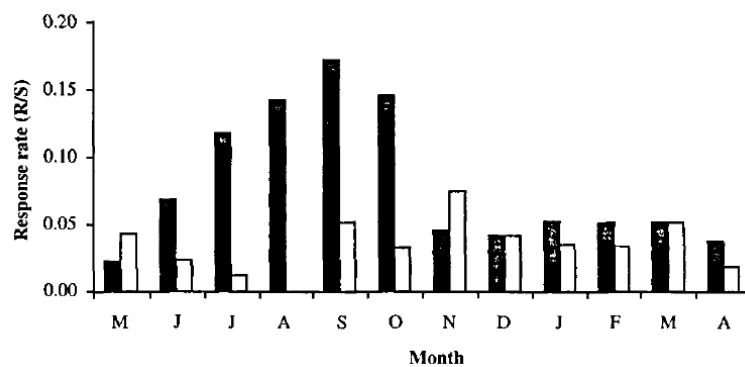


Fig. 3 - Taux de réponse mensuel (R/S) par groupes de ≥ 2 loups (noir, nb réponses = 64) ou loups isolés dans la Forêt Casentinesi (blanc, nb réponses = 24)

La distribution annuelle R/S des réponses chorales diffère nettement de l'uniformité ($D\delta_{0,5} = 0,212$, $n = 64$, $P < 0,01$, test de Kolmogorov-Smirnov sur un échantillon), tout comme la distribution des réponses individuelles ($D\delta_{0,5} = 0,205$, $n = 24$, $P < 0,05$, test de Kolmogorov-Smirnov sur un échantillon). De plus, la différence de R/S entre les deux types de réponses n'était significative qu'en été (mai-octobre : $U_{4,4} = 16$, $P < 0,05$; novembre-avril : $U_{4,4} = 8,5$, NS, test U de Mann-Whitney). **Toutes les réponses individuelles ont été produites par des adultes, alors que 38,6% des réponses chorales ont été produites par des petits.** Leurs

vocalisations n'ont pu être distinguées des hurlements des adultes que de mai à novembre, de sorte que toutes les réponses des groupes comprenant des petits se rapportent à cette période.

Pour tester les différences de **réactivité** au cours de l'année, la proportion de réponses à la première stimulation a été comparée à celle du deuxième essai (Fig. 4). Dans l'ensemble, 75% (= 63) des réponses totales ont été produites après le premier stimulus ; le R/S moyen au premier essai était de 8,5%, alors qu'il était de 4,6% au deuxième essai. En mai-octobre, le R/S du premier essai était le double de celui du second (mai-octobre : $U_{4,4} = 16$, $P < 0,05$; novembre-avril : $U_{4,4} = 10$, NS ; test U de Mann-Whitney).

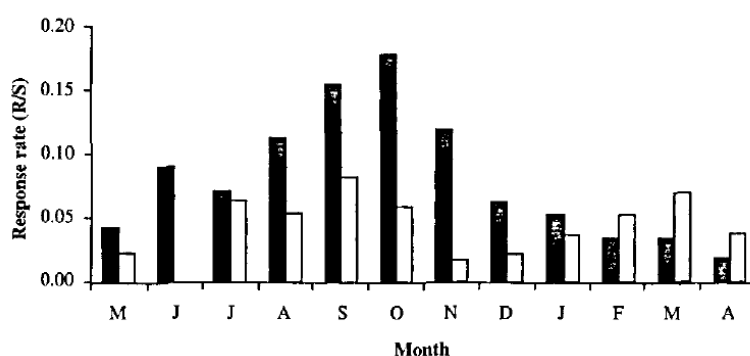


Fig. 4 - Taux de réponse mensuel (R/S) à la première (noir) et à la deuxième stimulation (blanc) dans trois meutes de loups de la Foreste Casentinesi (nombre de réponses au premier essai = 63 ; nombre de réponses au deuxième essai = 31)

La variation du taux de réponse journalier est présentée dans la Figure 5. Les essais ont été réalisés entre 19 heures et 7 heures du matin. Les principaux pics ont eu lieu pendant l'intervalle de temps extrême (19-9 heures et 5-7 heures du matin). La distribution globale tout au long de l'année différait de la valeur moyenne attendue ($D\delta_{=0,5} = 0,117$, $n = 94$, $P < 0,01$, test de Kolmogorov-Smirnov à un échantillon).

Les distributions d'hiver et d'été présentaient les mêmes pics en fin de soirée et à l'aube, et elles ne différaient pas l'une de l'autre ($T = 8$, $n = 8$, NS, test de Wilcoxon).

DISCUSSION

La nature **peu fréquente** et **sporadique** du hurlement des loups a été amplement décrite par plusieurs auteurs (Joslin, 1967 ; Harrington & Mech, 1978*b*, 1979). Les loups ont été rapportés hurlant à la fois **spontanément** ou provoqués par des stimulations acoustiques. Joslin (1967), se référant à des enquêtes sur les hurlements, a obtenu un R/S de 13%, tandis que Harrington & Mech (1979), dans une étude menée sur différents animaux radio-équipés, ont obtenu une fréquence de 27,7%. De plus, ces derniers auteurs ont observé que si la meute ne répondait pas au hurlement simulé, le comportement le plus fréquent était un éloignement silencieux du stimulus.

Dans la présente étude, le R/S moyen obtenu sur quatre ans était de 12,6%, proche de la valeur issue des travaux de Joslin. Aucun membre des meutes suivies n'a été radio-équipé, mais la présence des loups a été stable dans la région tout au long de la période d'étude et différents lieux de rendez-vous ont été localisés (données non publiées).

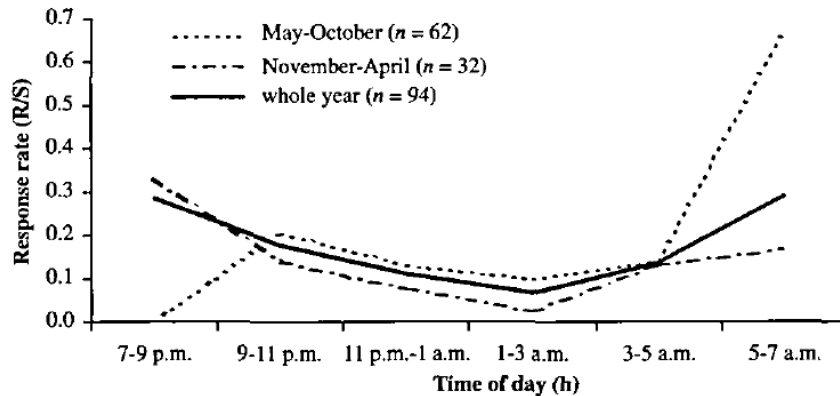


Fig. 5 - Distribution des taux de réponse annuels et saisonniers (mai-octobre ; novembre-avril) à différentes heures de la journée. Des intervalles de deux heures dans une plage de 12 heures (19 h - 7 h) ont été utilisés. Les tailles des échantillons sont indiquées dans la légende

Le taux de réponse mensuel s'est avéré significativement influencé par le cycle biologique. Joslin (1967) soutient que le faible taux de réponse au début de l'été est en partie dû à la réticence des adultes à hurler lorsque les petits sont âgés de quelques jours et que les adultes ne hurlent pas jusqu'à ce que les petits approchent de l'âge de 6-9 semaines. Durant cette période, les petits restent à la tanière (Joslin, 1967 ; Mech, 1995) et l'absence de vocalisation aiderait à protéger les petits vulnérables de tout prédateur. Une explication alternative est que les petits commencent à chanter à la fin du mois de juillet, indépendamment des adultes, et que le R/S élevé à la fin de l'été peut être dû à leur attitude accrue à vocaliser et à participer au chant choral (Joslin, 1967 ; Harrington & Mech, 1978a).

En août-octobre, les loups ont montré le plus grand pic de réactivité aux simulations de hurlements ; à cette époque, le R/S a maintenu des valeurs moyennes supérieures à 16%. Cette augmentation est probablement due à une augmentation de la sensibilité des petits. En effet, dans plusieurs réponses obtenues au cours de notre étude, le chœur a été déclenché par des louveteaux. De plus, Harrington & Mech (1978b, 1979, 1983) ont trouvé que la présence de jeunes louveteaux avait une influence importante sur la réactivité aux hurlements des loups adultes ; en effet, les louveteaux représentent une ressource importante qui ne peut pas être déplacée rapidement et qui doit être défendue sur place. **De plus, 80% des réponses totales à la fin de l'été et au début de l'automne étaient représentées par des hurlements en chœur.** La forte proportion de réponses immédiates (réponses au **premier** essai) à cette phase confirme une augmentation générale de la sensibilité de la meute.

La diminution du taux de réponse en automne est liée à la maturation des louveteaux et à l'abandon des sites de rendez-vous (Harrington & Mech, 1979). Un minimum a été atteint en décembre lorsque le taux de réponse s'est stabilisé à des valeurs proches de 10% (la moitié de celles de l'été) pour toute la période hivernale. A cette saison, la difficulté accrue de localiser la meute sur son territoire, due à la mobilité accrue de ses membres, doit être prise en compte.

La Figure 2 montre également un petit pic de fréquence de hurlements en mars. **Harrington & Mech (1979) ont trouvé que le R/S augmentait de 40% pendant la période de 10 jours comprenant le pic d'activité de reproduction.** Chez les loups isolés, la réactivité aux

stimulations acoustiques (c'est-à-dire aux hurlements) est très faible. En fait, nous avons constaté qu'ils répondaient plutôt rarement tout au long de l'année (R/S moyen = 3-2%), alors que Harrington et Mech (1979) ont observé qu'aucun loup d'une meute, à l'exception du mâle alpha, ne répondait jamais lorsqu'il était seul. **Les autres individus, en l'absence de motivation forte (louveteaux, nourriture, etc.), ont tendance à se taire.** En hiver et au début du printemps, la réponse des loups seuls ne diffère pas de la réponse chorale. La meute, à cette période, se déplace beaucoup sur son territoire ; les adultes sont suivis par les jeunes qui, après 4-5 mois, sont capables de quitter temporairement le reste de la meute. D'autre part, les adultes deviennent moins protecteurs envers les jeunes, qui ne sont plus une ressource amovible. Des comportements similaires ont été observés à la fois dans des meutes de loups sauvages et en captivité (Zimen, 1976 ; Harrington & Mech, 1979).

La fréquence des hurlements dans notre étude a connu deux pics par jour : l'un en début de nuit (avant 23 heures) et l'autre à l'aube (après 5 heures). Rutter & Pimlott (1968) et Zimen (1971) ont rapporté les pics de hurlements les plus élevés en fin de soirée et en début de matinée. K. Frommolt et A.A. Nikol'sky (1992, Abstract in 2nd North Am. symp. on wolves, Edmonton) ont trouvé la plus grande fréquence de hurlements spontanés en été entre 21h et 23h et entre 4h et 7h. Deux meutes du Minnesota étudiées par Harrington & Mech (1978*b*) présentaient des pics de hurlements secondaires entre 4 et 7 heures du matin, suggérant que, comme l'a noté Carbyn, « cette période était importante dans le schéma d'activité de la meute ». **La fréquence de hurlement la plus élevée est associée aux départs et aux retours des adultes vers le site d'origine.** De plus, Harrington et Mech (1978*b*) ont émis l'hypothèse que la fréquence de hurlement la plus élevée tôt le matin et au crépuscule était liée à un facteur de motivation interne. Si l'on considère séparément les études sur les hurlements en été et en hiver, la forme des deux distributions semble très similaire, si l'on exclut la chute entre 19 et 21 heures en été, en raison de la petite taille de l'échantillon (une session sans réponse). Néanmoins, tôt le matin, l'augmentation de la réactivité est sensiblement plus élevée qu'en hiver.

Le taux de réponse élevé, la rapidité de réponse et la proportion importante de hurlements en chœur en août-octobre sont en accord avec les résultats obtenus en Amérique du Nord (Harrington & Mech, 1979, 1982*a*) et nous amènent à considérer cette période comme la plus appropriée pour réaliser des études de hurlements provoqués également dans le sud de l'Europe. La probabilité attendue qu'une meute résidente réponde pendant l'étude est très élevée, mais elle diminue progressivement à l'approche de l'hiver. **D'après notre expérience, le statut reproducteur peut être indirectement vérifié par la présence de petits, jusqu'à la fin du mois d'octobre.** Par la suite, les jeunes commencent à produire des vocalisations plus proches des hurlements des adultes et peuvent être confondus avec les membres adultes d'une meute. De plus, avant novembre, le lien plus fort avec les sites d'origine rend les mouvements de la meute sur le territoire plus prévisibles, ce qui augmente les chances de détecter les loups.

Les valeurs élevées de R/S observées en été en fin de soirée (21 h à 23 h) et tôt le matin (5 h à 7 h), en accord avec les résultats d'autres études (Harrington & Mech, 1978*b* ; L. N. Carbyn, 1975, thèse de doctorat non publiée, Univ. de Toronto), nous permettent de considérer ces parties de la journée comme les meilleurs moments pour effectuer des stimulations. En choisissant le moment de l'étude, il est de toute façon important de prendre en compte de

manière adéquate d'autres facteurs, tels que la présence d'établissements humains dans les environs de la zone ou les perturbations causées par des humains ou des véhicules à un moment particulier de la journée.