

Densité et démographie de la population de loups, *Canis lupus*, dans la partie la plus occidentale des Carpates Polonaises, 1996-2003

Folia Zool. – 57(4): 392–402 (2008)

Density and demography of wolf, *Canis lupus* population in the western-most part of the Polish Carpathian Mountains, 1996–2003

Sabina NOWAK^{1*}, Robert W. MYŚLAJEK¹ and Bogumiła JĘDRZEJEWSKA²

¹ Association for Nature "Wolf", Twardorzeczka 229, 34-324 Lipowa, Poland; e-mail: sdmwilk@vp.pl

² Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, ul. Waszkiewicza 1c, 17-230 Białowieża, Poland; e-mail: bjedrzej@zbs.bialowieza.pl

Résumé

En Europe centrale, où la plupart des populations de loups persistent dans des habitats modifiés par l'homme, la dynamique de ces populations est significativement influencée par les activités humaines. Nos études dans la partie la plus occidentale des Carpates Polonaises, 1996-2003, ont révélé que la densité hivernale des loups variait dans la région de 1,3 à 1,9 loups/100 km² (en moyenne 1,6, SE = 0,13). A la fin de l'été, le nombre moyen de loups dans une meute était de 4,7 loups ($n = 21$, intervalle 2-9, SE = 0,4), tandis qu'une meute moyenne en hiver était composée de 4,0 loups ($n = 25$, intervalle 2-7, SE = 0,3). Le territoire moyen des loups couvrait une superficie de 158 km² (SE = 26,7, intervalle 98-227 km²). Dans les Beskides Silésiennes, où il n'y a pas de pression de chasse humaine, la population de loups a augmenté pendant la période d'étude à un taux moyen de 28% par an. Cependant, dans les monts Beskides de Żywiecki, où les loups étaient soumis à la gestion de la chasse dans les parties Slovaques de leurs territoires, la population n'a pas augmenté. Le taux moyen d'augmentation de la population de loups dans l'ensemble de la zone d'étude était de 8%/an. Les saisons d'accouplement des loups commençaient le 13 février et duraient jusqu'au 7 mars, les petits naissant au cours des dix premiers jours du mois de mai. Les lieux d'élevage des petits se situaient entre 880 et 1290 m d'altitude (moyenne = 1009 m d'altitude, SE = 34,5, $n = 11$), dans des fourrés denses ou sous les racines d'arbres tombés et de souches. Nous n'avons pas trouvé de tanières creusées. A la fin de l'été, nous avons enregistré une moyenne de 1,9 petits par meute, mais nous n'avons compté que 1,3 petits par meute l'hiver suivant. Les raisons des mortalités ($n = 18$) comprenaient les abattages (83%), les collisions avec des véhicules à moteur (11%) et la gale sarcoptique (6%). Dans les monts Beskides de Żywiecki, nous avons estimé le taux de mortalité minimum à 1,5 individus/meute/an.

INTRODUCTION

En Europe, les loups *Canis lupus* ont commencé à se rétablir dans des zones où ils avaient été persécutés il y a plusieurs années. Cependant, beaucoup de ces zones ont déjà été fortement modifiées par l'homme (Wabakken et al. 2001, Boitani 2003, Valière et al. 2003, Ansorge et al. 2006). Ainsi, les populations locales de loups sont susceptibles d'être influencées par différents types d'activités humaines, telles que l'exploitation forestière intensive, la chasse, le tourisme, les loisirs, la circulation automobile et le développement des réseaux de transport.

Cette étude a été menée dans la partie la plus occidentale des Carpates Polonaises (sud de la Pologne), située près des frontières Polono-Slovaque et Polono-Tchèque (49°23'-49°53'N, 18°45'-19°48'E). La région est densément peuplée (Nowak & Myslajek 2002). Une partie de la région a été spontanément recolonisée par les loups (en 1996), tandis que les loups n'ont jamais été complètement éradiqués d'une autre zone (Wolsan et al. 1992, Nowak & Myslajek 2003). Dans la zone d'étude, les loups sont protégés depuis 1994, soit un an plus tôt que dans les provinces Polonaises adjacentes. Les loups sont également protégés en République Tchèque, tandis qu'en Slovaquie, après plusieurs années de protection, le loup est classé comme espèce de gibier depuis 1999 et chassé pendant 2,5 mois par an. L'objectif de notre étude était de connaître la dynamique, la démographie, la densité et la taille des territoires des loups vivant à la limite de leur aire de répartition continue, dans un environnement fortement modifié par l'homme et soumis à différentes pratiques de gestion.

AIRE D'ETUDE

Nous avons mené notre étude dans les monts Beskides de Silésie et les monts Beskides de Żywiecki, au sein de deux parcs paysagers séparés par la vallée de la rivière Soła : le parc paysager des monts Beskides de Silésie (SBM) et le parc paysager de Żywiecki (ZLP). La superficie totale est de 745 km². L'altitude varie de 300 à 1557 m. La majeure partie de la zone est couverte par une forêt dominée par l'épicéa commun *Picea abies* avec des mélanges de hêtres *Fagus sylvatica* et de sapins *Abies alba*. Des forêts sont également présentes du côté Slovaque et Tchèque de la frontière, créant ainsi un complexe forestier contigu. La température moyenne en juillet varie de 12°C (montagnes) à 16°C (plaines). Les températures moyennes respectives de janvier sont de -6°C et -3°C. La couverture neigeuse persiste de 80 jours par an dans les plaines à 160 jours sur les pentes et les sommets du nord (Hess 1965).

La région est densément mais irrégulièrement habitée par des humains (en moyenne 150 personnes/km²). De nombreux villages et villes sont situés principalement dans les vallées fluviales et sur les pentes inférieures déboisées (jusqu'à 600 m d'altitude). L'agriculture et l'élevage sont présents dans la région, les petits troupeaux de moutons et de chèvres étant les plus courants. La majorité des forêts sont exploitées, seul 1% de la zone forestière étant protégé par des réserves naturelles. De grandes prairies sont situées dans les forêts et certaines d'entre elles sont encore utilisées comme pâturages. Les prairies restantes ont été envahies par de jeunes épicéas, hêtres et bouleaux. Il existe un grand nombre de chalets de week-end et de centres de loisirs à la périphérie des forêts, ainsi que de nombreuses remontées mécaniques, itinéraires de ski et sentiers touristiques situés dans la forêt. La pénétration humaine dans la forêt est intense pendant les week-ends et les vacances (Nowak & Myslajek 2002). La densité moyenne des routes publiques dans la zone d'étude est de 1,3 km/km².

La communauté d'ongulés est dominée par le chevreuil *Capreolus capreolus* (74% de tous les effectifs d'ongulés sauvages), suivi par le cerf élaphe *Cervus elaphus* (21%) et le sanglier *Sus scrofa* (5%) (Nowak et al. 2005). La guilda des grands prédateurs comprend le loup, le lynx *Lynx lynx* (Jędrzejewski et al. 2002a), et l'ours brun *Ursus arctos* (Jakubiec 2001). Dans les Beskides Silésiennes, les loups ont été éradiqués au milieu des années 1970 (Wolsan et al. 1992). Au cours des années 1980, on a enregistré sporadiquement la présence de quelques loups immigrés dans la région, mais ces individus ont été immédiatement abattus par des chasseurs. Enfin, la SBM a été repeuplée par un couple de loups en 1996. Dans les monts

Żywiecki Beskid, avant l'introduction de la protection, les loups étaient présents en petit nombre, principalement dans des refuges le long de la frontière Polono-Slovaque. De 1987 à 1994, seuls 1 à 2 loups ont été tués par des chasseurs chaque année (Nowak & Mysłajek 2002, 2003).

MATERIEL ET METHODE

Les données sur la présence et le nombre de loups ont été collectées de 1996 à 2003 dans la SBM et de 1998 à 2003 dans le ŽLP. Nous avons mené des enquêtes régulières de pistage dans la neige en hiver (au total environ 2250 km) afin de localiser les traces et les excréments des loups. Au cours de ces efforts, nous avons tenté de distinguer les meutes, d'estimer le nombre de loups et de rechercher des aires de repos afin de compter leurs refuges. Au début de l'hiver, nous avons estimé le nombre de petits ayant survécu jusqu'à l'hiver dans chaque groupe. Les petits ont été reconnus sur la base de la différence de taille des traces par rapport aux adultes, et du comportement « ludique » qui est fréquent chez les petits âgés de 7-8 mois. Pendant la saison des amours (février-mars), nous avons enregistré les preuves d'œstrus chez les femelles dominantes et le comportement typique d'accouplement des couples, afin d'estimer le nombre minimum de couples reproducteurs dans la zone d'étude.

Pendant les autres saisons de l'année (sans neige), nous avons parcouru des transects établis le long des chemins forestiers et des sentiers touristiques pour détecter les traces et les excréments de loups (au total, environ 3600 km de transects, 560 excréments). Les traces ont été mesurées pour distinguer les adultes des louveteaux en été et en automne. D'après les résultats des études menées par Zub et al. (2002), les loups marquent les excréments de manière plus intensive dans les zones centrales de leur territoire. Ainsi, nous avons régulièrement vérifié différentes parties du territoire de chaque meute de loups et enregistré les emplacements des crottes de loups à l'aide d'unités GPS (Garmin Trex), puis nous avons calculé les coordonnées des crottes à l'aide du logiciel MapInfo (MapInfo Professional 6.0, MapInfo Corporation, USA). Nous avons ensuite vérifié les zones où l'accumulation de crottes était la plus importante en utilisant la stimulation par le hurlement (Harrington & Mech 1982, Gazzola et al. 2002, Nowak et al. 2007). Nous avons également hurlé dans d'autres parties du territoire afin de découvrir tous les emplacements possibles des loups.

Lorsque le temps le permettait (nuits calmes sans pluie), nous avons hurlé depuis les parties les plus élevées des chemins forestiers, des coupes à blanc et des sommets des montagnes en utilisant l'imitation de hurlements émis par l'homme, principalement avec un seul stimulus. Pour toutes les réponses ($n = 68$), nous avons estimé le nombre de loups adultes qui répondaient ainsi que la présence et le nombre de petits (en juin-septembre), en nous basant sur l'analyse auditive en direct des réponses pendant que les loups hurlaient, ou sur l'analyse ultérieure des enregistrements des réponses (Harrington 1986, Nowak et al. 2007). Nous avons mesuré les directions des réponses contenant des voix de louveteaux pour trouver les lieux d'élevage des louveteaux, ce qui nous a permis d'estimer le nombre de meutes dans la zone d'étude. Nous avons ensuite vérifié la zone adjacente à la recherche d'excréments et de traces fraîches afin d'évaluer le nombre de petits. Après l'abandon de la zone par les loups, nous avons tenté de confirmer leur présence sur ces sites à partir des tanières, des crottes, des poils et des restes de proies ($n = 11$).

En outre, nous avons recueilli des rapports sur les traces de loups ($n = 140$), les hurlements ($n = 4$), les restes de proies ($n = 90$), les observations de loups ($n = 40$), les loups morts (1),

les loups heurtés par des véhicules (2) et les dommages causés par les loups au bétail (45 cas). Ces rapports ont été compilés par des forestiers locaux, des gardes-frontières, des chasseurs et des propriétaires de bétail, et ont été vérifiés sur le terrain. Après les attaques de loups sur les animaux domestiques, nous avons recherché dans les zones centrales des loups des excréments contenant de la laine de mouton ou du poil de bovin. Comme ces cas étaient relativement rares et que la plupart des frontières des territoires des loups se trouvent le long de villages et de routes très fréquentées qui empêchent les loups de se déplacer, nous pouvions supposer avec une grande probabilité quelle meute était responsable des dégâts. Cela nous a permis de cartographier les points les plus éloignés des territoires des meutes. Nous avons également recueilli des informations sur les loups abattus dans la partie Slovaque des monts Beskides (le parc paysager de Horna Orava et le parc paysager de Kysuce) auprès des chasseurs Slovaques et du personnel des parcs paysagers ($n = 15$ enregistrements).

Nous avons calculé les coordonnées de toutes les découvertes en utilisant des techniques SIG avec le logiciel MapInfo. En nous basant sur la plus grande accumulation de pistes, d'excréments frais, de hurlements provoqués, de lieux d'élevage des petits et de lieux de repos des loups au cours d'années consécutives, nous avons tenté de déterminer l'emplacement des zones centrales de chaque meute. Le territoire de chaque meute a été estimé comme un polygone convexe minimum avec 100% de toutes les informations que nous pouvions attribuer à des meutes distinctes, pendant toute la période d'étude.

Le pistage, l'enregistrement d'autres signes et observations de loups, ainsi que la stimulation par le hurlement ont été utilisés précédemment pour le recensement des meutes de loups, l'estimation de la taille des territoires des loups, la recherche de zones centrales et la distinction entre les adultes et les petits (par ex. Joslin 1967, Harrington & Mech 1982, Harrington 1986, Śmietana & Wajda 1997, Jędrzejewski et al. 2002a, Gazzola et al. 2002). Cependant, toutes ces méthodes ont des limites qui ne permettent d'évaluer que la taille approximative des territoires des meutes et rendent difficile la détermination de leurs éventuels chevauchements. En outre, elles ne permettent généralement d'enregistrer que le nombre minimum de loups dans les meutes, de sorte que les densités de loups pourraient être sous-estimées dans une certaine mesure.

En raison des différences substantielles d'altitude, qui atteignent 1200 m dans la zone d'étude, les valeurs de surface des territoires de loups estimées à partir d'une carte topographique diffèrent de leur surface réelle. Nous avons donc tenté d'estimer la surface réelle des territoires de loups. À l'aide du logiciel MapInfo, nous avons choisi au hasard 36 parcelles d'échantillonnage circulaires, chacune mesurant 0,9852 km² à l'intérieur des territoires des meutes de loups, sur une carte numérique à l'échelle 1 : 50 000. Pour chaque placette, nous avons compté la longueur totale des courbes de niveau L, pour lesquelles un dénivelé (d_s) est de 10 m. Nous avons ensuite calculé la superficie réelle de chaque placette d'échantillonnage en utilisant la formule de Pythagore : $a^2 + b^2 = c^2$, où c^2 est la superficie de la placette que nous avons recherchée, $a^2 = L \times d_s$, et $b^2 = 0,9852 \text{ km}^2$ - la superficie d'une placette d'échantillonnage. Nous avons ensuite calculé le rapport entre la surface réelle d'une placette et sa surface sur la carte. La valeur thématique à partir de 36 valeurs, comptabilisées selon cette méthode, était de 1,32 (SE = 0,01). Nous avons utilisé cette valeur comme ratio pour calculer la taille réelle des territoires des loups dans la zone d'étude. La densité de loups a été rapportée à la fois à la zone forestière de SBM et ŽLP et aux forêts adjacentes du côté

Slovaque de la frontière (817 km²), et à la surface réelle de la zone d'étude calculée avec le ratio 1,32 (1078 km²).

Nous avons estimé les tendances du nombre de loups en utilisant des analyses de régression linéaire, la variable explicative étant les années et la variable dépendante étant le nombre de loups (Sokal & Rohlf 1994).

RESULTATS

Développement de la population

De 1998 à 2001, nous avons enregistré 4 meutes de loups résidentes dans la zone d'étude : 3 meutes dans le LP et une meute dans le SBM. Depuis 2002, nous avons également enregistré une cinquième meute résidente dans le SBM (Fig. 1).

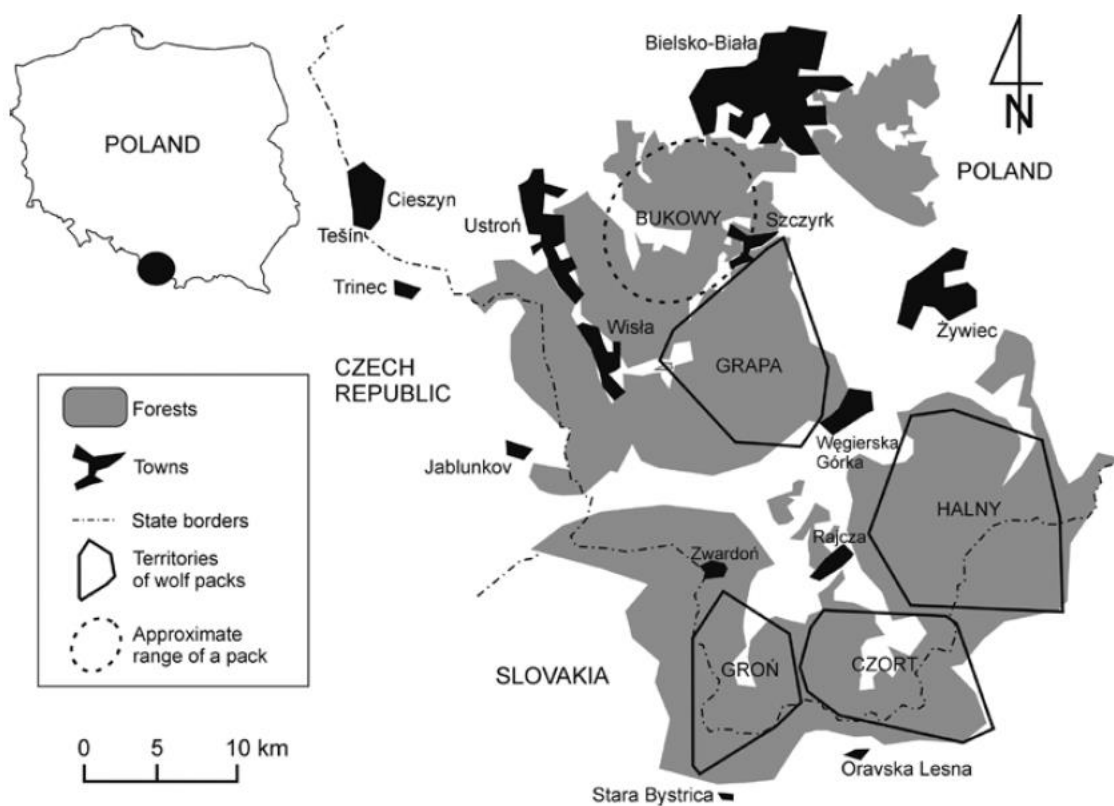


Fig. 1. Distribution des meutes de loups dans la zone d'étude, 1996-2003. Noms des meutes : Groń, Halny et Czort (parc paysager de Żywiecki) ; Grapa et Bukowy (parc paysager des Beskides Silésiennes)

Dans le ŽLP, le nombre de loups a varié selon les années, mais sans tendance temporelle significative dans la taille de la population (Tableau 1). De 1998 à 2003, il y avait en moyenne 11,2 loups (intervalle 9-13, SE = 0,7) pendant l'hiver et 13 loups (11-14, SE = 0,7) pendant l'été. La taille des meutes variait de 2 à 6 loups (moyenne 3,9, SE = 0,3) en hiver et de 3 à 7 loups (moyenne 4,4, SE = 0,3) en été.

Dans la SBM, le nombre de loups a augmenté de manière significative au cours de la période d'étude ($N \text{ loups} = -2208,46 + 1,11 \text{ Année}$, $R^2 = 0,9625$, $p = 0,00006$, Tableau 1). La région a été repeuplée par un couple de loups en 1996 (meute de Grapa). La première reproduction réussie a été enregistrée en 1998, lorsqu'un petit a survécu jusqu'à la saison hivernale. Au cours des saisons estivales suivantes, nous avons observé une reproduction régulière et une

augmentation constante de la taille de la meute jusqu'à ce qu'elle atteigne 9 individus au cours de l'été 2001. De 1996 à l'hiver 2001/2002, la taille moyenne de la meute de Grapa était de 4,3 loups en hiver et de 5,5 loups en été (Tableau 1). **Au début du printemps 2002, la meute de Grapa s'est scindée en deux groupes.** Le groupe parental est resté sur son ancien territoire. La seconde meute plus petite (Bukowy), qui comprenait 3 individus, occupait une partie de la SBM adjacente à une ville principale de la région - Bielsko-Biala. De 1996 à l'hiver 2002/2003, le nombre de loups dans la SBM a augmenté à un taux moyen de 28% par an (le taux d'accroissement annuel fini de la population de loups dans la SBM était de 1,28).

En 1998-2003, la population de loups dans son ensemble dans la zone d'étude est passée de 14-18 individus en 1999-2000 à 20-23 loups en 2002-2003 ($N \text{ loups} = -3183,00 + 1,60 \text{ année}$, $R^2 = 0,7333$, $p = 0,04$, Tableau 1). Le taux moyen d'augmentation de la population de loups dans l'ensemble de la zone d'étude était de 8% par an (taux annuel fini d'augmentation de la population de loups = 1,08). En été, le nombre moyen de loups dans une meute était de 4,8 loups (intervalle 3-9), tandis qu'en hiver, il y avait une moyenne de 4,1 loups par meute (intervalle 2-8) (Tableau 1).

Tableau 1. Taille des meutes et nombre de loups dans la partie la plus occidentale des Carpates polonaises en 1996-2003. Meutes du parc paysager de Żywiecki : Groń, Halny et Czort ; meutes du parc paysager des Beskides Silésiennes : Grapa et Bukowy. Voir Fig. 1 pour la distribution des meutes

Season	Packs					Average size of pack (SE)	Number of wolves		
	Groń	Halny	Czort	Grapa	Bukowy		Silesian Beskid Mts	Żywiecki Landscape Park	Whole study area
1996/97	?	?	?	2	-	-	?	2	?
1997	?	7	?	2	-	4.5 (2.5)	?	2	?
1997/98	6	5	?	2	-	4.3 (1.2)	?	2	?
1998	?	3	?	3	-	3.0 (0.0)	?	3	?
1998/99	6	3	3	3	-	3.8 (0.8)	12	3	15
1999	5	3	5	5	-	4.5 (0.5)	13	5	18
1999/2000	3	4	2	5	-	3.5 (0.6)	9	5	14
2000	4	4	3	8	-	4.8 (1.1)	11	8	19
2000/01	4	4	2	6	-	4.0 (0.8)	10	6	16
2001	5	5	4	9	-	5.8 (1.1)	14	9	23
2001/02	4	5	4	7	-	5.0 (0.7)	13	7	20
2002	5	5	4	6	3	4.6 (0.5)	14	9	23
2002/2003	4	5	3	5	3	4.0 (0.4)	12	8	20
Winter seasons									
Mean	4.5	4.3	2.8	4.3	3	4.0	11.2	4.7	17.0
(SE)	(0.5)	(0.3)	(0.4)	(0.7)	-	(0.3)	(0.7)	(0.9)	(1.3)
N seasons	6	6	5	7	1	25	5	7	5
Summer seasons									
Mean	4.8	4.5	4.0	5.5	3	4.7	13.0	6.0	20.8
(SE)	(0.3)	(0.6)	(0.4)	(1.1)	-	(0.4)	(0.7)	(1.3)	(1.3)
N seasons	4	6	4	6	1	21	4	6	4

Densité populationnelle et taille de territoire

Le suivi de la neige a montré que les domaines vitaux des meutes étaient établis des deux côtés de la frontière, car seule une étroite bande de forêt continue, de 1 à 6 km de large, était

disponible pour les loups (en moyenne 3 km), à la fois en Pologne et en Slovaquie. Ainsi, la densité de la population a été calculée dans la zone forestière de SBM et ŽLP, ainsi que dans les forêts adjacentes du côté Slovaque de la frontière (817 km²). Elle variait de 1,7 à 2,5 loups/100 km², en moyenne 2,1, par rapport à la zone cartographiée. Si l'on tient compte du caractère montagneux de la zone d'étude (voir Méthodes) pour déterminer la surface réelle de la zone forestière (1078 km², Tableau 2), la densité de population varie de 1,3 à 1,9 loups/100 km², avec une moyenne de 1,6.

En utilisant des polygones convexes minimaux (MCP) avec 100% de toutes les observations prescrites à chaque groupe, nous avons estimé que la taille du territoire des loups était en moyenne de 120 km² (SE 20,3), lorsqu'elle est calculée en tant que projection verticale sur une carte. La surface réelle du territoire des loups était en moyenne de 158 km² (SE 26,7) (Tableau 2).

Tableau 2. Taille du territoire et densité de la population de loups (individus/100 km²) dans la zone d'étude, 1998-2003. Taille du territoire calculée pour les meutes suivantes : Groń, Halny, Czort, Grapa. Zone de la carte (817 km²) - la zone forestière du parc paysager des Beskides Silésiennes et du parc paysager de Żywiecki et les forêts adjacentes du côté Slovaque de la frontière. La surface réelle (1078 km²) - la surface totale recalculée avec le ratio 1,32, pour plus de détails voir Matériaux et Méthodes

Territory size or density	Map area (817 km ²)		True surface area (1078 km ²)	
	Mean (SE)	Min-Max	Mean (SE)	Min-Max
Territory size (km ²)	120 (20.3)	74–172	158 (26.7)	98–227
Population density in summer (n=4 seasons)	2.5 (0.2)	2.2–2.8	1.9 (0.1)	1.7–2.1
Population density in winter (n=5 seasons)	2.1 (0.2)	1.7–2.5	1.6 (0.1)	1.3–1.9

Reproduction et mortalité

Les traces de neige des couples en copulation ont été enregistrées du 13 février au 7 mars, et les petits sont nés dans les 10 premiers jours de mai. Les lieux d'élevage des petits ($n = 11$) étaient situés entre 880 et 1290 m d'altitude (en moyenne 1009 m d'altitude, SE 34,5). **Aucune tanière creusée n'a été enregistrée.** Les femelles mettent bas et élèvent leurs petits sous des souches et des racines d'arbres ou dans des tanières situées dans des fourrés d'épicéas denses. Nous n'avons jamais trouvé de portées de loups dans les grottes, pourtant nombreuses dans la zone d'étude. Sur la base de la stimulation des hurlements et des observations, nous avons estimé le nombre de louveteaux au cours de 12 saisons de meutes (fin juillet - fin septembre) de 1997 à 2002 (Tableau 3). En moyenne, nous avons enregistré 1,9 petits par meute à la fin de l'été et 1,3 petits au début de l'hiver (Tableau 3). **Ceci indique une mortalité de 32% des petits entre la fin de l'été et le début de l'hiver.**

De 1999 à 2003, nous avons collecté des données sur 18 cas de mortalité de loups dans la zone d'étude. Les raisons de la mort comprenaient : les abattages dans les parties Slovaques des territoires - 15 loups (83%), les collisions avec les véhicules à moteur - 2 loups (11%), et les parasites (gale sarcoptique) - 1 loup (6%). Toutes les mortalités ont eu lieu dans le ŽLP. Aucun loup mort n'a été trouvé dans le SBM. Sur la base des cas de mortalité enregistrés, nous avons estimé le taux de mortalité minimum à 1,5 individus par meute et par an dans le ŽLP. Ainsi, le taux de reproduction moyen (1,3 petits par meute et par an) et le taux de mortalité étaient bien équilibrés.

Tableau 3. Nombre de petits enregistrés à la fin de l'été et au début de l'hiver dans la partie la plus occidentale des Carpates Polonaises, 1997-2003

Number of pups in a packs	Number of seasons	
	Late summer	Early winter
0	0	1
1	5	6
2	3	4
3	4	0
Mean (SE)	1.9 (0.3)	1.3 (0.2)

DISCUSSION

La population de loups dans le ŻLP et le SBM a montré des dynamiques différentes, malgré des ressources alimentaires suffisantes dans les deux zones (Nowak et al. 2005). La zone du ŻLP était saturée de territoires de meutes de loups et le nombre de meutes n'a pas augmenté. En revanche, la région de SBM a été récemment recolonisée par les loups et le développement de cette population a été significatif.

En raison de l'expansion des infrastructures de loisirs et de tourisme, des zones bâties, de l'augmentation du trafic automobile et de la construction de nouvelles routes, la population locale de loups doit faire face à un certain nombre de facteurs affectant leur nombre, leur répartition et l'utilisation de leur territoire. En outre, la région est de plus en plus isolée écologiquement du reste des Carpates. Comme le montrent les études menées dans d'autres parties de la Pologne et d'autres pays Européens, le trafic routier constitue une menace croissante pour les petites populations de loups en entravant la dispersion et la migration (Blanco et al. 1992, Huber et al. 1993, Jędrzejewski et al. 2004a, 2005).

Dans le ŻLP, les zones centrales des territoires de loups étaient principalement situées près de la frontière, semblable à la situation dans le parc national des Monts Tatra (Slovaquie), où une meute de loups résidents radio-trackée avait une partie de son domaine vital du côté Polonais de la frontière (Findo & Chovancová 2004). Des territoires transfrontaliers de loups ont été signalés dans de nombreuses autres zones de montagne (Genov 1992, Huber et al. 1993, Voskár 1994, Findo 1995, Adamič et al. 1998), ainsi que les zones frontalières de basse altitude (Pulliainen 1980, Okarma et al. 1998, Wabakken et al. 2001, Jędrzejewski et al. 2007). Ainsi, les zones **frontalières**, moins urbanisées et moins accessibles à l'homme, constituent de bons refuges pour les loups. Cependant, la conservation et la gestion de ces populations sont souvent difficiles en raison des différents niveaux de protection qui leur sont accordés par les pays voisins (Jędrzejewska et al. 1996, Wabakken et al. 2001). Ceci est également vrai pour les populations transfrontalières de loups recensées dans notre zone d'étude.

Les tailles des territoires cartographiés des meutes de loups dans notre zone d'étude étaient similaires à celles rapportées dans d'autres parties des Carpates (Voskár 1994, Śmietana & Wajda 1997, Promberger et al. 1998, Findo & Chovancová 2004), ainsi que d'autres chaînes de montagnes Européennes (Boitani 1982, Vyrypaev & Vorobev 1983, Ciucci et al. 1997, Kusak et al. 2005). Bibikov (1985) a affirmé que les territoires des meutes de loups habitant des montagnes bien boisées étaient significativement plus petits que les territoires des plaines. Cependant, aucune des études citées ci-dessus n'a calculé la surface réelle des territoires des loups, en prenant en compte les différences d'altitude et d'inclinaison des pentes dans les zones étudiées. Nos tailles précises de territoires calculées en utilisant le ratio 1,32 semblent

comparables aux territoires des loups en Europe centrale, où la proie principale des loups est le cerf élaphe (Okarma 1995, Okarma et al. 1998).

Les densités de loups dans notre zone d'étude étaient similaires à celles rapportées dans la forêt primitive de Białowieża (NE Pologne, Okarma et al. 1998), mais inférieures à celles du parc national des Monts Tatra (partie centrale des Carpates Polonaises, Zięba et al. 1996) et des Monts Bieszczady (partie orientale des Carpates Polonaises, Śmietana & Wajda 1997). La densité de la population de loups dans la zone d'étude ne diffère pas substantiellement des densités de loups rapportées dans d'autres régions montagneuses Européennes (Ionescu 1992, Genov 1992, Genov & Kostava 1993), mais elle est plus élevée que celles rapportées dans les populations de loups fortement exploitées en Biélorussie et en Ukraine (Jakiwczuk 1996, Okarma et al. 1998).

La **taille moyenne** des meutes (4,1 individus) dans la partie la plus occidentale des Carpates Polonaises était similaire aux tailles des meutes dans d'autres parties de la Pologne (Śmietana & Wajda 1997, Jędrzejewski et al. 2002a) et en Europe centrale (Genov & Kostava 1993, Huber et al. 1993, Voskár 1994, Adamič et al. 1998, Findo & Chovancová 2004). Jędrzejewski et al. (2002b) ont suggéré que la taille de la meute était déterminée par la taille de la proie principale du loup et que pour le cerf élaphe, la taille optimale de la meute serait de 4-5 individus. Dans notre zone d'étude, la proie principale du loup était également le cerf élaphe, principalement les faons et les femelles, suivi par le chevreuil (Nowak et al. 2005), ce qui confirme cette hypothèse. **Après avoir atteint la taille maximale de la meute enregistrée (9 individus), la meute de Grapa s'est scindée en deux meutes.** Un phénomène similaire s'est produit dans la forêt de Białowieża dans l'est de la Pologne (Jędrzejewski et al. 2004b), où une grande meute de 7 loups s'est **scindée** en deux.

Les données sur la **survie** des petits dans les populations Européennes de loups sont très rares. Les nombres de petits enregistrés dans notre zone d'étude à la fin de l'été et au début de l'hiver étaient légèrement inférieurs à ceux de la forêt vierge de Białowieża, où en moyenne 1,8 petits par meute ont survécu jusqu'à l'hiver (Jędrzejewska et al. 1996). Dans l'ensemble de la population Polonaise de loups, le nombre moyen de petits par meute était de 2,6 en mai-août (Jędrzejewski et al. 2002a). Le faible nombre et la faible survie des petits dans la zone d'étude pourraient être le résultat de conditions montagneuses sévères et d'une mortalité causée par l'homme. Comme nous l'avons constaté, les lieux d'élevage des petits étaient situés, en moyenne, à 1009 m d'altitude. En raison de la faible épaisseur du sol (environ 30 cm) sur le grès, les loups ne pouvaient pas creuser de tanières régulières. Les nouveau-nés étaient donc exposés au gel, à la pluie et aux chutes de neige, tous courants à cette altitude au début du mois de mai (Hess 1965).

Comparé à d'autres populations de loups nouvellement protégées ou en voie de rétablissement (Fuller et al. 2003), le taux moyen de croissance de la population dans notre zone d'étude était assez faible (8%), malgré des ressources alimentaires suffisantes (Nowak et al. 2005). Cependant, le taux de croissance de la population dans la SBM était significativement plus élevé (28%), comparable aux populations de loups en Amérique du Nord qui habitaient des zones de forte densité de proies et avaient de bonnes possibilités de dispersion des jeunes (Fuller & Keith 1980, Fritts & Mech 1981, Wydeven et al. 1995, Hayes & Harestad 2000). Un taux de croissance de 28% a également été rapporté pour une

population de loups Suédois en voie de rétablissement entre 1990 et 1997 (Boman et al. 2000).

L'absence de croissance de la population observée dans le ŽLP a été causée par une mortalité beaucoup plus élevée liée à l'homme, telle que les abattages en Slovaquie et les collisions de véhicules, qui n'a pas pu être compensée par un faible taux de survie des petits (1,3 petits par meute et par an). De plus, les meutes de loups de la ZLP ont pu servir de source de dispersion des individus vers les parties adjacentes et plus éloignées des Carpates Slovaques, où les loups étaient également chassés (Voskár 1994, Findo 1995).

En conclusion, notre étude a prouvé que, lorsqu'ils sont légalement protégés, les loups peuvent survivre et même augmenter leurs effectifs dans des zones à la fois densément habitées par l'homme et caractérisées par une forte densité de routes, tant qu'il existe des ressources alimentaires suffisantes. Cependant, si les loups sont soumis à une gestion intensive de la chasse, l'effet combiné des facteurs de mortalité naturels et liés à l'homme peut réduire de manière significative le nombre de loups et entraver la croissance de leur population.

BIBLIOGRAPHIE

- Adamič M., Kobler A. & Berce M. 1998: The return of the wolf (*Canis lupus*) into its historic range in Slovenia – is there any place left and how to reach it? *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 57: 235–254.
- Anson H., Kluth G. & Hahne S. 2006: Feeding ecology of wolves *Canis lupus* returning to Germany. *Acta Theriol.* 51: 99–106.
- Bibikov D.I. 1985: [Wolf]. *Izdavatel'stvo Nauka, Moskva* (in Russian).
- Blanco J.C., Reig S. & de la Cuesta L. 1992: Distribution, status and conservation problems of the wolf *Canis lupus* in Spain. *Biol. Conserv.* 60: 73–80.
- Boitani L. 1982: Wolf management in intensively used areas of Italy. In: Harrington F.H. & Paquet P.C. (eds), *Wolves of the World*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey: 158–172.
- Boitani L. 2003: Wolf conservation and recovery. In: Mech L. D. & Boitani L. (eds), *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago-London: 317–340.
- Boman M., Postedt G. & Persson J. 2000: The bioeconomics of the spatial distribution of an endangered species – the case of the Swedish wolf population. *Arbetsrapport 294*, Institutionen för Skogsekonomi, Umeå.
- Ciucci P., Boitani L., Francisci F. & Andreoli G. 1997: Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J. Zool. (London)* 243: 803–819.
- Findo S. 1995: (Present situation and perspectives on conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in Slovakia). *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku* 2: 37–46 (in Slovakian with English abstract).
- Findo S. & Chovancová B. 2004: Home ranges of two wolf packs in the Slovak Carpathians. *Folia Zool.* 53: 17–26.
- Fritts S.H. & Mech L.D. 1981: Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 80: 1–79.
- Fuller T.K. & Keith L.B. 1980: Wolf population dynamics and prey relationships in north-eastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 44: 583–602.
- Fuller T.K., Mech L.D. & Cochrane J.F. 2003: Wolf population dynamics. In: Mech L.D. & Boitani L. (eds), *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago-London: 161–191.
- Gazzola A., Avanzinelli E., Mauri L., Scandura M. & Apollonio M. 2002: Temporal variation of howling in South European wolf pack. *Ital. J. Zool.* 69: 157–161.
- Genov P. 1992: The wolf *Canis lupus* L. in south-western Bulgaria. In: Bobek B., Perzanowski K. & Regelin W. (eds), *Global trends in wildlife management*. Trans. 18th IUGB Congress, Kraków 1987. Świat Press, Kraków-Warszawa: 359–362.
- Genov P.W. & Kostava V. 1993: Untersuchungen zur zahlenmäßigen Stärke des Wolfes und seiner Einwirkung auf die Haustierbestände in Bulgarien. *Z. Jagdwiss.* 39: 217–223.
- Harrington F.H. 1986: Timber wolf howling playback studies: discrimination of pup from adult howls. *Anim. Behav.* 34: 1575–1577.
- Harrington F.H. & Mech L.D. 1982: An analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *J. Wildl. Manage.* 46: 686–693.
- Hayes R.D. & Harestad A.S. 2000: Wolf functional response and regulation of moose in the Yukon. *Can. J. Zool.* 78: 60–66.
- Hess M. 1965: [Climatic zones in the Polish Western Carpathians]. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Jagiellońskiego* 115, *Prace Geograficzne* 11: 1–267 (in Polish).
- Huber D., Frkovic A. & Kuhar D. 1993: Status of wolves in Croatia. *Simposio Internacional sobre El Lobo*, 19–23 Octubre 1993. *Resúmenes*. IUCN/SSC, León: 24–26.

- Ionescu O. 1992: Current status and prospects for the wolf in Romania. In: Promberger C. & Schröder W. (eds), *Wolves in Europe. Status and perspectives. Proceedings of workshop "Wolves in Europe – current status and prospects"*, Oberammergau, Germany April 2–5, 1992. Wildbiologische Gesellschaft München e.V., München: 51–56.
- Jakiwczuk I. 1996: [Wolf *Canis lupus* problem in the Carpathian National Park]. *Rocznik Przemyski* 32 (2): 103–108 (in Polish).
- Jakubiec Z. 2001: (The brown bear *Ursus arctos* L. in the Polish part of the Carpathians). *Studia Naturae* 47: 1–108 (in Polish with English summary).
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bunevich A.N., Miłkowski L. & Okarma H. 1996: Population dynamics of wolves *Canis lupus* in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847–1993. *Mammal Rev.* 26: 103–126.
- Jędrzejewski W., Nowak S., Schmidt K. & Jędrzejewska B. 2002a: (The wolf and the lynx in Poland – results of a census conducted in 2001). *Kosmos* 51: 491–499 (in Polish with English summary).
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B., Selva N., Zub K. & Szymura L. 2002b: Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83: 1341–1356.
- Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Nowak S. & Jędrzejewska B. 2004a: Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. *Divers. Distrib.* 10: 225–233.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Jędrzejewska B., Theuerkauf J., Kowalczyk R. & Zub K. 2004b: The process of a wolf pack splitting in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.* 49: 275–280.
- Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Mysłajek R.W., Nowak S. & Jędrzejewska B. 2005: Habitat selection by wolves *Canis lupus* in the uplands and mountains of southern Poland. *Acta Theriol.* 50: 417–428.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B. & Kowalczyk R. 2007: Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30: 66–76.
- Joslin P.W.B. 1967: Movements and home site of timber wolves in Algonquin Park. *Am. Zool.* 7: 279–288.
- Kusak J., Skrbinsek A.M. & Huber D. 2005: Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. *Eur. J. Wildl. Res.* 51: 245–262.
- Nowak S. & Mysłajek R.W. 2002: (To prevent conflicts – a comprehensive programme of wolf *Canis lupus* protection in the Western Carpathians). *Przegląd Przyrodniczy* 13 (4): 169–180 (in Polish with English abstract).
- Nowak S. & Mysłajek R.W. 2003: [Problems of the wolf *Canis lupus* protection in landscape parks of the Western Beskidy Mountains]. In: Broda M. & Mastaj J. (eds), *Wybrane gatunki zagrożonych zwierząt na terenie parków krajobrazowych w Beskidach. Zespół Parków Krajobrazowych Województwa Śląskiego, Będzin: 14–19* (in Polish).
- Nowak S., Mysłajek R.W. & Jędrzejewska B. 2005: Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriol.* 50: 263–276.
- Nowak S., Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Mysłajek R.W. & Jędrzejewska B. 2007: Howling activity of free-ranging wolves (*Canis lupus*) in the Białowieża Primeval Forest and the Western Beskidy Mountains (Poland). *J. Ethol.* 25: 231–237.
- Okarma H. 1995: The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriol.* 40: 335–386.
- Okarma H., Jędrzejewski W., Schmidt K., Śnieżko S., Bunevich A.N. & Jędrzejewska B. 1998: Home ranges of wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland, compared with other Eurasian populations. *J. Mammal.* 79: 842–852.
- Promberger C., Ionescu O., Mertens A., Minca M., Predoiu M., Promberger-Furpass B., Sandor A., Sourtu M. & Surth P. 1998: Carpathian Large Carnivore Project. Annual Report 1997/98. Wildbiologische Gesellschaft München e.V., München.
- Pulliaainen E. 1980: The status, structure and behaviour of populations of the wolf (*Canis l. lupus* L.) along the Fenno-Soviet border. *Ann. Zool. Fenn.* 17: 107–112.
- Sokal R.R. & Rohlf F.J. 1994: *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd Edition. W.H. Freeman & Co, New York.
- Śmietana W. & Wajda J. 1997: Wolf number changes in Bieszczady National Park, Poland. *Acta Theriol.* 42: 241–252.
- Valiére N., Fumagalli L., Gielly L., Miquel C., Lequette B., Poulle M-L, Weber J-M., Arlettaz R. & Taberlet P. 2003: Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conserv.* 6: 83–92.
- Voskár J. 1994: (The ecology of wolf (*Canis lupus*) and its share on the formalization and stability of the Carpathian ecosystems in Slovakia). *Ochrana Prírody* 12: 243–276 (in Slovak with English abstract).
- Vyrpaev V.A. & Vorobev G.G. 1983: [The wolf in Kirgizia]. Izdatelstvo Ilim, Frunze, Soviet Union (in Russian).
- Wabakken P., Aronson Å., Sand H., Steinset O.K. & Kojola I. 2001: (The wolf in Scandinavia. Status report of the 2000–2001 winter. Oppdragsrapport nr. 1.) Høgskolen i Hedmark (in Norwegian with English abstract).
- Wolsan M., Bieniek M. & Buchalczyk T. 1992: The history of distributional and numerical changes of the wolf *Canis lupus* L. in Poland. In: Bobek B., Perzanowski K. & Regelin W. (eds), *Global trends in wildlife management. Trans. 18th IUGB Congress, Kraków 1987*. Świat Press, Kraków-Warszawa: 375–380.
- Wydeven A.P., Schultz R.N. & Thiel R.P. 1995: Gray wolf (*Canis lupus*) population monitoring in Wisconsin 1979–1991. In: Carbyn L.N., Fritts S.H. & Seip D.R. (eds), *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton, Canada: 147–156.
- Zięba F., Bodziarczyk J. & Szwagrzyk J. 1996: (The limits to renaturalization: large carnivores in the Tatry Biosphere Reserve). *Przegląd Przyrodniczy* 7 (3–4): 245–256 (in Polish with English abstract).
- Zub K., Theuerkauf J., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Schmidt K. & Kowalczyk R. 2002: Wolf pack territory marking in the Białowieża Primeval Forest (Poland). *Behaviour* 140: 635–648.