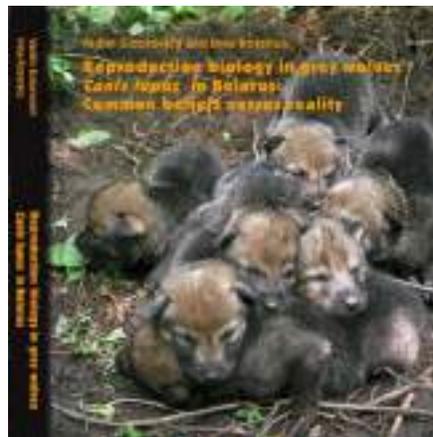


Vadim Sidorovich et Irina Rotenko

Biologie de la reproduction chez le loup gris *Canis lupus* en Biélorussie : des croyances à la réalité

Titre original
Reproduction biology
in grey wolves *Canis lupus* in Belarus :
Common beliefs versus reality



MINSK CHATYRY
CHVERCI
2018

Ouvrage original à télécharger :

https://www.researchgate.net/publication/322387614_Reproduction_biology_in_grey_wolves_Canis_lupus_in_Belarus_Common_beliefs_versus_reality

Traduction : Roger MATHIEU, août 2018
Réfèrent loup FRAPNA Drôme Nature Environnement
Adresse électronique : rogermath@wanadoo.fr

Avertissement du traducteur

Les auteurs ont publié un livre électronique, disponible gratuitement sur internet et c'est dans ce contexte que je me suis permis d'en proposer une traduction en langue française.

Je ne suis pas un traducteur professionnel (ni même amateur habile et expérimenté) et mes connaissances en anglais sont celles d'un lycéen médiocre. J'ai utilisé « Google traduction » pour dégrossir le sujet (comme on dégrossi une énorme bille de bois à la hache pour préparer une sculpture...) et il m'a fallu plusieurs dizaines d'heures pour rendre la syntaxe acceptable et corriger toutes les erreurs de Google qui maîtrise bien l'anglais de base mais possède une connaissance plus que limitée de la biologie du loup et du jargon utilisé par les biologistes.

J'ai fait le maximum (« mon » maximum) pour essayer de traduire au mieux les propos des auteurs et réclame l'indulgence du lecteur...

Lorsque les propos ne me paraissaient pas très clairs (sans doute à cause de mes difficultés en anglais) je me suis permis de le dire et lorsque qu'il me semblait que le texte n'apportait pas grand chose dans la compréhension (rarement) j'ai remplacé la ou les phrases par des crochets « [...] ». J'en demande pardon aux auteurs.

J'ai repris quelques illustrations qui figurent dans l'ouvrage original pour améliorer la compréhension. En complément, j'ai joint une carte qui situe la Biélorussie dans l'aire de répartition du loup et fournit quelques informations très succinctes concernant la géographie du pays et sa politique vis à vis du loup.

L'ouvrage de Vadim Sidorovich et Irina Rotenko contient de très nombreux tableaux et illustrations que je n'ai pas reproduits ; j'invite le lecteur à les consulter en téléchargeant l'ouvrage original (Voir aussi, en annexe, p. 118, la traduction des légendes de toutes les photos de l'article original).

Un grand merci et un coup de chapeau aux auteurs qui nous présentent ici leur expérience et leurs connaissances accumulées sur un peu plus de trente années de terrain, dans les forêts de Biélorussie, au milieu des loups, des forestiers, chasseurs, paysans et villageois...

Roger MATHIEU, Août 2018

La Biélorussie ou Bélarusse (République de Biélorussie, capitale Minsk), possède des frontières communes avec 5 pays : Pologne, Lituanie, Lettonie, Ukraine et Russie. Les forêts couvrent 40 % de la Biélorussie et la densité humaine est une des plus faibles du continent eurasiatique avec 46 habitants au km² (France : 100 hab./km²). La Biélorussie possède une superficie de 207 600 km² (environ un tiers de celle de la France).
< <https://fr.wikipedia.org/wiki/Bi%C3%A9lorussie> >

Population estimée des grands prédateurs en Biélorussie et statut du loup (début années 2010).

1300 à 1500 loups (environ, 800 lynx et 70 ours).

Objectif du « Plan loup » biélorusse présenté en 2012 : abaisser la population de loups à 500 à 600 loups avant reproduction. Le loup est une espèce chassable toute l'année avec plan de gestion *Réf. : The status of wolf population, distribution and dynamic in Belarus. National management plan of wolf population. Ruslan Novitsky, 2012.*

Le niveau de la pression de chasse des loups, fourni pas les auteurs est saisissant : « ***Ainsi, chaque année, en Biélorussie, avant la saison des amours, la moitié des loups sont tués par les chasseurs. Plus précisément, voici ce qui se passe en Biélorussie. Environ 90% ou plus des loups tués chaque année le sont entre la mi-octobre et la mi-avril. Habituellement, cela se fait en deux étapes : 50-60% sont tués de la mi-octobre à la fin février et 30-40% pendant la période de reproduction en mars-avril.*** ».

- Situation de la Biélorussie et distribution mondiale du loup gris



Avertissement : toutes les illustrations sont tirées de l'ouvrage original

- Vadim Sidorovich devant une tanière qui ne contenait qu'un seul petit. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Minsk, 2012.



- Tanière de type « tanière semie-ouverte » ; Vadim Sidorovich vient de découvrir ce site de mise bas avec des louveteaux d'un jour. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Minsk, 2010. Photo de Klaus Feuchtenberger.



Autre type de « tanière ouverte » : la tanière-fosse en forme d'entonnoir, typique de la tanière utilisée durant les premiers jours de vie des louveteaux dans les forêts de Biélorussie



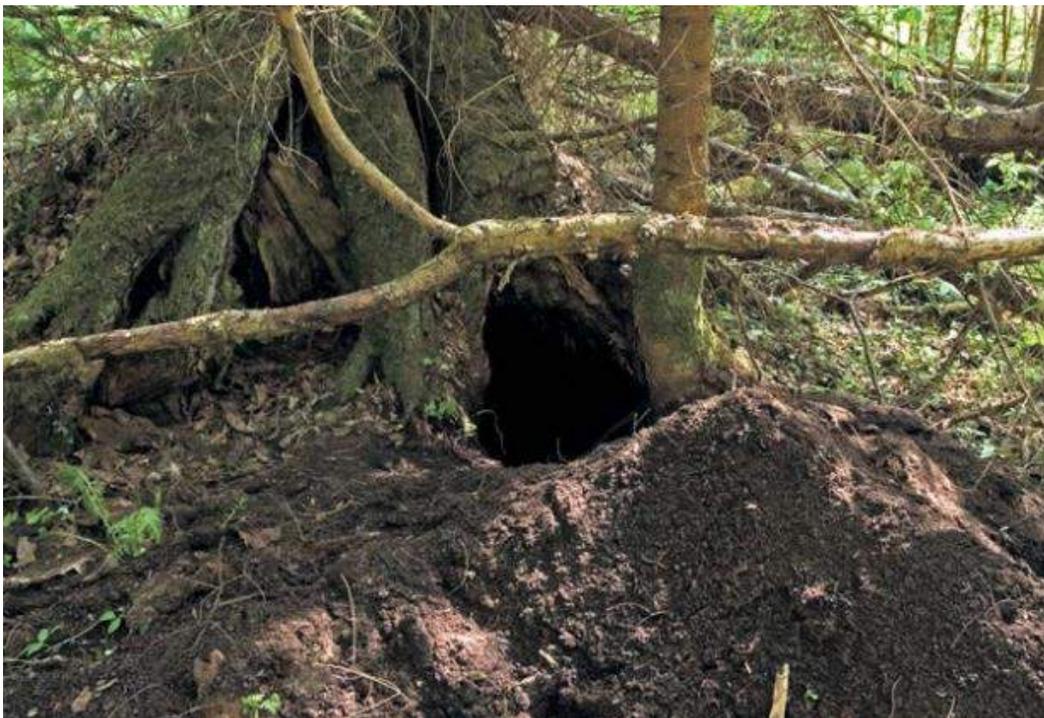
« Tanière » totalement ouverte En fait il s'agit d'une simple couche, grattée par la louve au pied d'un vieil épicéa.



Tanière de loup « classique » ; ici d'anciens terriers de renard roux occupés par les loups.



Tanière de loup « classique » creusée par les loups



Amputation d'un doigt chez les louveteaux (marquage individuel) afin de pouvoir les suivre en étudiant les traces dans les terrains meubles. Les détails dans le texte.



(151) Recovered paw of wolf pup with clipped finger. The finger was clipped 9 days ago.



(152) Footprint of wolf with clipped finger.

Table des matières

INTRODUCTION	10
CHAPITRE 2. ZONES D'ETUDE	21
2.1 FORET DE PAAZIERRE	21
2.2 FORET DE NALIBOKI	26
CHAPITRE 3. METHODE	28
3.1. METHODE DE RECENSEMENT DU LOUP ET APPROCHE POUR ESTIMER LA DENSITE DE LA POPULATION	28
3.2. "SNOWTRACKING" DES LOUPS ET IDENTIFICATION DES TRACES DE LOUPS	32
3.3. COLLECTER DES INFORMATIONS AUPRES DES LOUPS QUI ONT ETE MARQUES AVEC UN DOIGT COUPE	34
3.4. RECHERCHE SUR LES LOUVETEAUX ET ETUDE SUR LE COMPORTEMENT DE MISE BAS DU LOUP	35
3.5. ESTIMATION DES PARAMETRES DE FERTILITE DES LOUPS	49
3.6. ENQUETE SUR LA COMPOSITION DES MEUTES DE LOUPS	50
3.7. ÉTUDE SUR L'INTERFERENCE ENTRE LES LOUPS ET LES LYNX	50
3.8. RASSEMBLEMENT DES LOUVETEAUX ET DE LEURS PARENTS, ANALYSE DES CROTTES AFIN D'ESTIMER LES REGIMES LOUVETEAU ET PARENTAUX	50
3.9. DETERMINATION DE L'AGE DES LOUPS	51
3.10. ESTIMATION DE LA DENSITE DE POPULATION DES PRINCIPALES PROIES	52
3.11. METHODES STATISTIQUES	53
CHAPITRE 4. LE COMPORTEMENT REPRODUCTEUR CHEZ LES LOUPS	53
4.1. L'ACCOUPEMENT CHEZ LES LOUPS	55
4.2. MISE BAS ET ELEVAGE DES LOUVETEAUX DE QUELQUES JOURS	58
4.3. ÉLEVAGE DES LOUVETEAUX APRES LE SEVRAGE	71
4.4. QUELQUES TRAITS COMPORTEMENTAUX DES COUPLES MIXTES DE CHIENS ERRANTS ET DE LOUPS SE REPRODUISANT	76
CHAPITRE 5. FERTILITE ET ADAPTATION DE LA REPRODUCTION CHEZ LES LOUPS	79
5.1. FREQUENCE DE REPRODUCTION CHEZ LES LOUVES ET SES VARIATIONS EN LIEN AVEC LA DENSITE DE L'ESPECE	80
5.2. LA FECONDITE ET SES VARIATIONS EN LIEN AVEC LA DENSITE DE LOUPS	83
5.3. LES REPRODUCTIONS MULTIPLES EN TANT QU'ADAPTATION DE LA REPRODUCTION EN FONCTION DE LA DENSITE DES LOUPS	87
5.4. L'HYBRIDATION AVEC DES CHIENS ERRANTS EN REPOSE A LA SUREXPLOITATION DE LA POPULATION DE LOUPS POUR COMPENSER LA PERTE	95
CHAPITRE 6. MORTALITE CHEZ LES LOUVETEAUX ET SES EFFETS SUR LA STRUCTURE DE LA POPULATION DE LOUPS	98
6.1. CAUSES DE MORTALITE ET ESTIMATIONS DU TAUX DE MORTALITE CHEZ LES JEUNES LOUPS	99
6.2. DECLIN DE LA REPRODUCTION DU LOUP AVEC CONSEQUENCES SUR LA COMPOSITION DES MEUTES DE LOUPS	107
SYNTHESE DES RESULTATS	108
REFERENCES	115

Préface

Les loups ne sont pas un sujet de recherche facile. Insaisissables, souvent nocturnes, se déplaçant rapidement à travers d'immenses zones et des terrains souvent difficiles, les loups ont défié des chercheurs, des chasseurs, des amoureux de la nature qui ont essayé de les observer dans la nature. La difficulté de les suivre fait partie de la fascination qui a attiré les humains à cette espèce tout au long de l'histoire humaine. Au début des années 70, l'irruption de la radiotélémetrie parmi la série de techniques utilisées par les biologistes de la faune a considérablement augmenté la richesse des données et des connaissances recueillies sur de nombreux aspects de la biologie des loups ainsi que d'autres prédateurs. Plusieurs milliers de loups ont été munis de colliers émetteurs radio dans de nombreuses parties de leur vaste aire de répartition dans l'hémisphère nord et tous les aspects de leur biologie ont été étudiés. On pourrait facilement conclure qu'il reste très peu à étudier et à apprendre sur les loups, mais ce serait une grande erreur, comme le montre clairement ce livre de Sidorovich et Rotenko. Il y a au moins deux raisons principales qui rendent ce livre particulièrement intéressant pour les scientifiques du loup.

La première raison est que ce livre révèle des aspects jusqu'alors inconnus de la reproduction du loup, tels que la fréquence élevée des femelles reproductrices d'un an et de plusieurs portées au sein d'une même meute. C'est vrai que les loups sont extrêmement adaptables à une variété de types d'habitats, à la base des proies, aux pressions humaines au point que chaque nouvelle étude dans une nouvelle zone géographique est susceptible de donner de nouveaux résultats. Cependant, personne ne connaît vraiment la limite de cette flexibilité écologique et comportementale et ce livre rend compte de la biologie du loup dans un cadre très inhabituel : par exemple, les loups en Biélorussie sont très chassés et doivent faire face à la concurrence des lynx qui s'attaquent à leurs portées.

La deuxième raison est que ce livre est le résultat du travail de terrain incroyablement intensif effectué par Vadim Sidorovich et Irina Rotenko pendant de nombreuses années et dans deux zones d'étude. Le nombre de portées trouvées, de kilomètres de neige et de traces de boue, d'heures d'observation, le nombre de loups suivis tout au long de leur vie et, en général, la quantité de données recueillies pendant tant d'années a peu ou pas de comparaison parmi les projets de recherche sur les loups. Les auteurs révèlent une capacité inhabituelle pour le travail sur le terrain et un sens naturel pour la vie réelle des loups sauvages. Leur dévouement exceptionnel à la collecte de données de

première main sur le terrain a produit d'excellentes tailles d'échantillons pour bon nombre de leurs analyses, même lorsque les déclarations qualitatives sont privilégiées par rapport à la simulation et à la modélisation des données. Le résultat est un livre à lire comme une combinaison d'un rapport scientifique et d'un récit personnel de la vie dans la forêt en compagnie de loups. Parmi des centaines d'anecdotes, une histoire cohérente et percutante de la vie des loups dans les forêts de Biélorussie apparaît pour être comparée aux informations scientifiques bien établies disponibles pour les loups d'Amérique du Nord et d'Europe occidentale. Les scientifiques auront quelques difficultés à utiliser ce livre, parce que les données sont souvent offertes dans des formats non conventionnels. Cependant, la quantité de données et la grande connaissance et la pratique évidentes des auteurs sur leur sujet soutiennent fortement leurs conclusions.

Luigi Boitani

INTRODUCTION

L'introduction de ce livre sur la biologie de la reproduction du loup gris *Canis lupus* a été principalement écrite par l'un des auteurs, Vadim Sidorovich, qui a initié, conçu et réalisé l'essentiel des études sur les loups en Biélorussie. Irina Rotenko, qui est la seconde auteure, m'a beaucoup aidé. De 2005 à 2010, tout le travail a été fait avec elle. De 2011 à 2017, elle m'a encore aidé malgré le fait qu'elle était occupée à d'autres sujets. Beaucoup d'autres personnes, qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre dans les études sur le loup, sont mentionnées dans les remerciements.

Cette introduction se compose de trois parties. La première partie concerne nos objectifs et motivations pour écrire ce livre. La deuxième partie met en évidence les nouvelles connaissances présentées dans le livre. Enfin, je voudrais remercier ceux qui m'ont vraiment aidé dans ce travail.

En réfléchissant sur les objectifs et les motivations, ainsi que sur l'originalité dans les messages du livre, je voudrais dire ce qui suit.

Amateur d'animaux sauvages et zoologiste professionnel, j'ai été pris par la passion de l'étude de la reproduction chez les loups (les types de tanières et la vie de famille). Au cours des deux dernières décennies, nous avons cherché avec succès les tanières de loups en Biélorussie (principalement dans la forêt de Paazierre et celle de Naliboki) et avons suivi de nombreux louveteaux par le tranchage chirurgical de doigts, puis nous avons suivi les loups marqués aussi longtemps que possible. Tout cela nous a permis de collecter un ensemble de données tout à fait unique en relation avec la reproduction chez les loups. Ainsi, la première et principale idée du livre était de partager les connaissances et expériences acquises avec des collègues chercheurs et des amateurs.

Conformément à l'idée principale du livre, je n'ai aucune ambition d'analyser et de synthétiser l'ensemble (large et écologiquement varié) de la distribution de l'espèce. Par conséquent, dans ce livre, vous ne trouverez pas un examen complet en ce qui concerne la reproduction du loup et le comportement social, qui combinent nos propres données avec des données et des connaissances recueillies dans le monde entier. Bien que je puisse le faire, je préfère étudier l'espèce dans la nature, en obtenant des réponses à de petites questions sur les détails comportementaux et écologiques. Une analyse de tous les résultats publiés sur le sujet exige trop de temps passé sur un écran d'ordinateur, ce qui n'est pas la façon dont je souhaite étudier les loups et ce n'est pas mon choix de vie en général.

Quant à l'absence d'un tel examen, je ne l'ai pas fait non plus à cause de mon problème évident avec l'anglais. J'espère que les lecteurs de ce livre tiendront compte du fait que je ne suis pas anglophone et que je n'ai jamais suivi de cours d'anglais. J'avais simplement d'autres priorités, et l'une d'entre elles a donné ce livre. De plus, de nos jours, quand il y a tant d'informations publiées sur la plupart des questions, un examen des résultats mis à jour devient de plus en plus un travail séparé par rapport à la publication des résultats d'une étude.

On peut se demander pourquoi nous avons écrit ce livre sans publier une série d'articles pour des revues zoologiques. Il y a plusieurs raisons à cela, et j'aimerais en parler. De nos jours, les articles de ces revues sont soumis à un tel examen, et, à leur tour, ils exigent trop de temps, ne laissant pas assez de temps pour l'étude elle-même. Il semble tentant d'économiser le temps de la vie et de négliger un tel système de journal. Par conséquent, afin d'avancer dans mes objectifs de recherche et de vie, j'ai choisi une autre voie. Pour

partager les résultats de la recherche avec des collègues, nous avons choisi de créer des livres et de les rendre accessibles à tous, gratuitement sur le Web.
[...]

De plus, certaines autres particularités de notre approche ne facilitent pas la publication dans les revues zoologiques. Nous évitons l'utilisation excessive de statistiques, la simulation mathématique, etc.

Au lieu de cela, nous essayons de fournir suffisamment de preuves, non pas avec une abondance de chiffres et de statistiques compliquées, mais en utilisant de nombreux exemples documentés appropriés. Nous limitons l'utilisation d'estimations et de statistiques à un minimum, mais accordons une grande importance à des données de base détaillées et de haute qualité. C'est ainsi que nous croyons que la zoologie devrait être. Nous n'avons aucune affinité avec les zoologistes, qui cachent leur manque de connaissances derrière trop d'estimations, de statistiques et de modèles mathématiques. À notre grand regret, de tels zoologistes deviennent de plus en plus communs dans le monde moderne et axé sur la ville.

De plus, nous évitons des termes ambigus et trop sophistiqués pour un phénomène encore peu clair. Par exemple, dans ce livre sur la reproduction du loup, nous n'avons pas utilisé les termes «site de rendez-vous» ou «adopté» (adopté ? : note du traducteur).

D'un autre côté, en comparant la création d'un livre et la rédaction d'un article scientifique, nous réalisons immédiatement le principal avantage des livres. Dans un livre, on peut décrire ou illustrer quelque chose en profondeur et sans limites, et donner au lecteur accès à tous les résultats en une fois.

Il y avait un autre but et une motivation pour faire ce livre. En enquêtant sur les publications relatives au loup gris, nous avons remarqué que nos résultats peuvent apporter beaucoup de nouvelles connaissances sur la biologie de la reproduction des espèces dans la région de la zone forestière européenne, ce qui nous a encouragés à publier les résultats.

Il existe beaucoup de connaissances sur le comportement de reproduction des loups en Amérique du Nord, mais les modèles comportementaux diffèrent beaucoup de ceux en Europe (Mech et Boitani, 2003 et leurs références, Sidorovich et al., 2017).

En lisant la littérature sur les loups gris et en discutant avec les collègues des espèces en Amérique du Nord, en comparant cela avec mon expérience et les connaissances acquises en Biélorussie, j'ai été convaincu que les loups en Amérique du Nord et en Europe ont un comportement très différent, presque comme s'il s'agissait de deux espèces différentes.

Nous pouvons mentionner deux exemples simples.

En ce qui concerne le comportement de reproduction des loups, en Amérique du Nord, les loups reproducteurs permettent aux humains de les observer à la tanière en gardant une distance de sécurité (Mech, 1988, Mech et Boitani, 2003). Bien au contraire, en Biélorussie, les loups reproducteurs s'échappent souvent immédiatement avec leurs petits de la zone de mise bas, si des gens entrent dans leurs habitats de mise bas. Même si les gens passent encore assez loin (300-700 mètres) de la tanière des loups, ils déplacent leurs petits vers une autre aire de mise bas, à plusieurs kilomètres. En Biélorussie, les loups reproducteurs n'utilisent jamais une tanière longtemps comme en Amérique du Nord. Bien au contraire, durant les 30-50 premiers jours de l'élevage, les loups reproducteurs gardent les petits dans plusieurs sites de mise bas avec de nombreux tanières utilisées dans chaque zone (jusqu'à 79 tanières, habituellement 15 à 30) en déplaçant fréquemment les petits (Sidorovich et al., 2017).

Concernant l'agression intraspécifique, en Amérique du Nord, les loups sont souvent agressifs les uns envers les autres et il n'est pas rare qu'un loup soit tué par un autre loup (Mech & Boitani, 2003). En Biélorussie et apparemment dans toute l'Eurasie, de telles rencontres agressives sont rares. Après presque quatre mille kilomètres de suivi dans la neige des loups en Biélorussie, nous n'avons jamais été confrontés à cela. De plus, parmi près de sept cents carcasses de loups inspectées, nous avons trouvé très peu de loups avec des traces de combats avec d'autres loups. Cependant, une fois en hiver (fin janvier) sur une route forestière, nous avons découvert un loup mâle relativement petit avec une patte postérieure blessée, qui a été tué par un autre loup.

Nous discuterons brièvement les causes possibles de telles différences dans les caractéristiques du loup en Eurasie et en Amérique du Nord. Les loups en Amérique du Nord et en Europe ou plus largement en Eurasie ont été isolés durant une période assez longtemps pour être différents ; l'espèce vivait et évoluait dans différents habitats avec différentes espèces de proies. De plus, les loups ont disparu de la majeure partie de leur aire de répartition nord-américaine, suivie plus tard par la réintroduction et la recolonisation spontanée de vastes zones (p. Ex. Paquet et Carbyn, 2003). Au cours de l'expansion du loup en Amérique du Nord, l'hybridation du loup avec des chiens errants et des coyotes a pu souvent se produire. Une autre grande

différence est que les autochtones, c'est-à-dire les Nord-Américains natifs, n'ont jamais persécuté les loups, et seuls les envahisseurs européens puis les nouveaux américains ont commencé à éliminer les loups en Amérique du Nord il y a environ deux siècles.

À l'inverse en Biélorussie, en Europe de l'Est et plus à l'est, les loups ont été fortement persécutés pendant une période considérablement plus longue: au moins depuis le 16ème siècle. En même temps, malgré la persistance de la persécution par les humains, les loups en Eurasie n'ont jamais été éliminés à une échelle spatiale aussi grande qu'en Amérique du Nord.

Un autre exemple est l'hybridation de loups avec des chiens errants. Encore une fois l'hybridation était un phénomène rare en Biélorussie, au moins jusqu'au début des années 2000. Une étude européenne sur la génétique du loup a révélé qu'à cette époque le loup de Biélorussie présentait très peu de contamination génétique par hybridation avec des chiens errants ; aucun des loups génétiquement étudiés de Biélorussie n'a montré d'ascendance canine (Stronen et al., 2013) (Note du traducteur : hybridation récente ?). Diverses autres différences entre les loups nord-américains et européens ont déjà été discutées dans la littérature antérieure (Jędrzejewski et al., 2010).

Les études publiées sur des loups dans d'autres régions d'Europe, comme la Pologne orientale, la Russie, la Fennoscandie et l'Italie (par exemple, Bibikov, 1985 et ses références, Jędrzejewska et al., 1996, Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998, Jędrzejewski et al., 2000, 2001, 2002, 2007 et Mech & Boitani, 2003 et leurs références pour l'Italie et la Fennoscandie) se caractérisent par des résultats détaillés sur les régimes alimentaires, l'impact sur les populations de proies, le domaine vital et la dynamique des populations.

En ce qui concerne les études sur la reproduction des loups en Europe, il existe plusieurs publications sur le sujet (Bibikov, 1985, Theuerkauf et al., 2003, Schmidt et al., 2008). Le comportement de reproduction des loups dans la zone forestière européenne a été décrit dans deux articles concernant la zone de la forêt de Bielaviezha la partie polonaise (Theuerkauf et al., 2003, Schmidt et al., 2008). Cependant, les articles étaient basés sur une étude par télémétrie avec peu de femelles reproductrices (n = 6) et un nombre plutôt faible de tanières étudiées (n = 8 et 16). Par conséquent, de notre point de vue, les résultats mentionnés pourraient apporter une connaissance biaisée sur le sujet (voir le chapitre 4 pour plus de détails).

Beaucoup d'informations sur la reproduction des loups en Russie ont été publiées (par exemple, Bibikov, 1985, articles et références, Danilov et al.,

1985), mais ces études étaient principalement basées sur des données provenant de chasseurs et de “dénicheurs” de louveteaux. Pour notre part, il ne fait aucun doute que les données collectées par les chasseurs ne sont pas suffisantes et peuvent être fortement biaisées. Ayant à la fois nos propres données et celles des chasseurs de la forêt de Paazierre, nous en sommes convaincus. Par exemple, si un chasseur rapporte la découverte d'une tanière de loup, il est difficile d'être certain que la possibilité d'une reproduction multiple dans la meute ait été suffisamment vérifiée.

Les résultats sur le comportement de reproduction des loups dans la partie européenne de la Russie (Danilov et al., 1985) sont de nature descriptive courte. En fait, les auteurs (Danilov et al., 1985) ne considéraient pas que le comportement de reproduction était l'objectif principal de leur étude. Leurs recherches ont été ciblées sur l'effet de la reproduction du loup sur leur démographie ainsi que sur la fertilité chez les loups.

Sur ces questions, les résultats obtenus par les auteurs russes ont été une grande avancée dans l'étude sur la reproduction du loup.

Quoi qu'il en soit, en tenant compte de tout, nous pouvons conclure qu'avant l'étude en Europe et même en Eurasie, aucun zoologiste n'avait étudié systématiquement la reproduction du loup gris et la reproduction globale à partir d'un grand nombre de données recueillies par des scientifiques. Par conséquent, malgré la présence des publications mentionnées ci-dessus, nous déclarons qu'en réalité il n'y a pas beaucoup de connaissances correctes sur la reproduction des loups dans la zone forestière européenne.

Nos données sur la reproduction des loups en Biélorussie ont été collectées régulièrement auprès de deux populations locales de loups (Forêt de Paazierre et Forêt de Naliboki) sur une longue période. En effet, un ensemble très complet de données sur la reproduction du loup, en particulier sur des aspects tels que la fertilité, le comportement de mise bas, les règles de reproduction, le régime alimentaire des louveteaux, la survie et la mortalité des louveteaux ont été recueillies. Beaucoup d'informations intéressantes ont été obtenues grâce à la coupure des doigts du louveteau et au traçage de ces loups marqués avec leurs empreintes spécifiques. En outre, l'utilisation intelligente de nombreux pièges à caméra pendant seulement quatre ans a apporté des résultats intéressants.

L'une des motivations pour préparer ce livre sur la reproduction des loups était qu'en Europe et plus largement en Eurasie, la croyance largement répandue que l'espèce est strictement monogame avec un certain type de

reproduction et de formation de la famille (par exemple Bibikov DI , 1985 et ses références, Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998).

En fait, dans notre étude en Biélorussie depuis la fin des années 1990, nous avons trouvé tant d'anomalies que nous commençons à penser que ce qui prévaut réellement dans la reproduction du loup sont les «règles» et les «exceptions». De telles «anormalités» sont souvent un phénomène très intéressant. Les décrire et les analyser était un autre objectif important du livre.

Il existe plusieurs caractéristiques communément acceptées et apparemment «normales» de la reproduction du loup et de la formation des meutes dans la zone de la forêt eurasiennne (Bibikov, 1985, Mech & Boitani, 2003 et références).

Ci-dessous une liste de ces «règles», ou devrions-nous dire «croyances communes»?

(1) La première reproduction des femelles se produit lorsqu'elles ont environ deux ans.

(2) Pendant la saison de reproduction, une meute de loups n'a qu'une portée ou alors, il n'y a pas de louveteaux.

(3) Habituellement, une meute de loups se compose de loups parents et de leurs petits de l'année biologique en cours et parfois des années antérieures et une telle meute peut aussi subordonner certains loups non-apparentés.

(4) Habituellement, les jeunes quittent leur meute maternelle et se dispersent durant la saison des amours, la deuxième année de leur vie, alors qu'ils ont entre 20 et 22 mois.

(5) Quand les loups sont plus ou moins communs, les loups tuent et même consomment les chiens errants, mais ne les incorporent pas dans une meute et ne se croisent pas avec eux. L'appariement avec un chien errant se produit dans une population de loups clairsemée ; et les deux sexes de chien errant peuvent être appariés avec les deux sexes de loups.

(6) Il existe peu de choses publiées concernant l'important rôle négatif du lynx d'Eurasie *Lynx lynx* et des ongulés sauvages (surtout l'élan *Alces alces*, le cerf rouge *Cervus elaphus* et le bison *Bison bonasus*) sur la survie des louveteaux. Il y a une croyance commune que ces animaux n'ont pas d'impact marqué sur la reproduction du loup.

Dans notre étude, nous avons trouvé que (2), (3) et (4) ne sont que partiellement corrects, il y a des exceptions de (1) et (5), alors que (6) est tout à fait le contraire.

Les «anomalies» suivantes ont été trouvées en Biélorussie :

(1) La reproduction multiple au sein d'une même meute paraît être un phénomène courant en Biélorussie. En effet, pendant une vingtaine d'années d'étude de loups dans la forêt de Naliboki et la forêt de Paazierre et ayant trouvé 72 tanières avec des louveteaux, nous avons identifié 13 cas de reproduction double et 2 cas de triple reproduction dans une même meute de loups.

Ainsi, dans 39% des cas étudiés, on a enregistré un phénomène de reproduction multiple dans la meute (note du traducteur : d'où viennent les 39 % ? Si l'on utilise les chiffres données dans le paragraphe précédent, on peut conclure que lorsqu'une meute se reproduit, dans 27 % des cas la reproduction est multiple...). La principale raison de la reproduction multiple était l'accouplement du mâle dominant (fondateur) non seulement avec la femelle fondatrice (mère), mais avec des filles ou d'autres femelles sous-dominantes. En tenant compte du fait que dans tous les cas la possibilité d'élevage multiple n'a pas été suffisamment vérifiée, c'est-à-dire lorsque d'autres portées n'ont pas pu être découvertes, nous supposons qu'en réalité les reproductions multiples dans les meutes de loups sont plus fréquentes que nos données.

(2) La survie des louveteaux peut être extrêmement faible, et souvent des portées entières meurent.

(3) Sur 72 tanières de loups avec des petits, la reproduction des femelles d'un an a été révélée deux fois (3%). Considérant le rapport entre *yearling* (1+) et autres femelles dans la population de loups, les données suggèrent qu'environ 5-8% des femelles d'un an se reproduisent déjà.

(4) Chez les loups de Biélorussie, l'époque de la mise bas semble se prolonger (à moins qu'il y ait juste de nombreuses exceptions). Dans les années 2000, parmi 61 mises bas bien documentées, nous avons enregistré une parturition à la mi-janvier, 4 parturitions à la fin mars-début avril et 4 parturitions dans les dix derniers jours de mai. La majorité des mises bas enregistrées chez les loups se produisait « normalement », c'est-à-dire des dix derniers jours d'avril à la mi-mai.

(5) Nous avons acquis assez de preuves que les lynx répriment énormément la reproduction du loup en chassant délibérément des individus vulnérables tels

que les petits de l'année, les femelles d'un an et les femelles fortement gravides. Les ongulés sauvages tuent aussi beaucoup de louveteaux.

(6) Nous avons fréquemment trouvé des particularités dans la formation des meutes. L'une d'elles est une portée qui est restée avec leurs parents pendant 3 à 5 ans sans reproduction. La tendance opposée est la formation de meutes par des loups principalement non apparentés (sans liens familiaux directs). Ceci est lié à la déstructuration de la meute par les persécutions du loup par les humains ou/et à cause de la survie extrêmement faible des louveteaux. Les deux situations conduisent à la formation de meutes avec des individus non apparentés, parfois en automne, quand les loups dominants subordonnent graduellement d'autres loups non-apparentés qui en se déplaçant s'intègre dans la meute. Dans de telles situations, la majorité des meutes de loups en hiver étaient composées principalement d'individus non apparentés sans petits de l'année.

(7) Parmi sept cas d'hybridation bien documentés entre le loup et le chien errant (tous récents), trois cas ont été enregistrés dans la forêt de Naliboki, lorsque la population de loups était assez dense. Dans les sept cas, c'était un chien errant et un loup mâle qui a créé la famille hybride.

La structure du livre est la suivante.

Le chapitre 2 décrit les zones d'étude que nous utilisons pour suivre la reproduction chez les loups en Biélorussie.

Le chapitre 3 expose les méthodes qui ont été appliquées pour étudier les loups en Biélorussie : méthode de recensement des loups et approche pour estimer la densité de la population des espèces ; *snowtracking* de loups et identification des traces de loups ; recueil des informations sur les loups qui ont été marqués avec un doigt coupé ; recherche et étude sur le comportement de mise bas du loup ; estimation des paramètres de fertilité des loups ; étude de la composition des meutes de loups ; étude sur les interférences entre les loups et les lynx ; recueil de « peaux » de louveteaux et de leurs parents tués ; analyse des crottes afin d'établir le régime des petits et des parents ; détermination de l'âge des loups ; estimation de la densité de population des principales espèces proies ; méthodes statistiques.

Au chapitre 4, nous analysons le comportement de reproduction chez les loups : l'accouplement ; l'élevage des louveteaux des premiers jours ; élevage des petits après le sevrage et quelques traits comportementaux de couples mixtes chien-loup et élevage de leur portée.

Les règles de fécondité et de reproduction chez les loups sont données au chapitre 5. Dans ce chapitre, nous traitons de la fréquence de la reproduction chez les louves et des variations dépendant de la densité ; la fécondité et des variations dépendant de la densité ; analyse des reproductions multiples en tant que régulation de la reproduction en lien avec la densité de loups ; et l'hybridation avec des chiens en tant que réponse de la population de loups persécutée par l'homme pour compenser les pertes.

Le chapitre 6 étudie la mortalité des louveteaux avec une implication sur la structure de la population de l'espèce : causes de mortalité et estimations du taux de mortalité chez les louveteaux ainsi que le déclin de la reproduction du loup avec l'impact sur la structure des meutes. À la fin, nous donnons une synthèse des principaux résultats et la liste des références.

Dans le chapitre sur les méthodes que nous avons appliqué pour étudier les loups en Biélorussie, nous décrivons comment nous recherchons les tanières de loups. Cette méthode est l'un des résultats de notre travail et de notre expérience avec les loups. Bien sûr, il n'y a aucun doute que plus de gens ont cherché des tanières de loups en Biélorussie. Certains d'entre eux étaient des « dénicheur » de louveteaux très efficaces, et j'ai appris les techniques de deux d'entre eux. Petit à petit, j'ai été convaincu que la façon dont ils ont cherché des tanières de loups n'était pas suffisamment documentée et la méthode pouvait encore être développée considérablement. J'ai travaillé sur le raffinement de la méthode pendant plus de dix ans et, finalement, ces efforts ont abouti à la procédure de recherche de tanières de loups décrite dans le chapitre sur la méthodologie. Dans ce contexte, je suis très reconnaissant aux "dénicheurs" de louveteaux Viktor Staliarow et Aliaksandr Huryn, dont j'ai beaucoup appris.

Bien sûr, tous les petits détails (par exemple l'intuition) que j'ai utilisés pour la recherche des louveteaux ne peuvent pas être décrits.

Une partie essentielle des résultats obtenus a été obtenue grâce au soutien financier de l'Institut de zoologie, de l'Académie nationale des sciences de Biélorussie en 1984-2008 et en 2009-2017, du Centre scientifique et pratique

pour les ressources biologiques, l'Académie nationale des sciences de Biélorussie.

L'étude sur la biologie de la reproduction des loups a beaucoup progressé, lorsque nous avons travaillé pour le projet d'Etat triennal (2006-2008) visant à élaborer le plan de gestion de la population de loups en Biélorussie. C'était un projet spécial au sein du programme d'Etat pour développer l'économie cynégétique en Biélorussie. Par la suite, les prochaines étapes importantes sur la façon d'étudier la reproduction chez les loups dans la Biélorussie était deux projets récents (depuis 2014) du Centre des ressources biologiques : un sur la reproduction du loup et un autre sur l'hybridation des loups avec des chiens errants en Biélorussie.

Nous sommes très reconnaissants pour tous ces soutiens financiers qui ont permis des avancées importantes dans les études.

Dans le même temps, pendant une assez longue période (1985-2005), avant notre premier projet sur les loups en 2006-2008 au Centre des ressources biologiques, l'Académie nationale des sciences de Biélorussie a permis de faire avancer l'étude sur les loups en Biélorussie [...].

Une situation similaire s'est produite entre 2009 et 2014, alors que certaines années (en particulier 2011-2013), nous n'avions aucune possibilité d'étudier les loups au Centre des ressources biologiques. Néanmoins, même dans cette période entre les grands projets d'état mentionnés, nous avons eu plusieurs petits projets liés au loup comme celui d'Epo-film, Wien, Autriche en 2010 et de Andreas et Eva-Mayr Fondation STIHL en 2008-2010.

Nous sommes très reconnaissants envers ces soutiens financiers qui ont également permis d'avancer dans les études sur les loups en Biélorussie.

Julia Holikova a contribué à l'analyse de l'alimentation des louveteaux et au recensement des petits au début de l'automne ; John Griffiths, Jan Gouwy et Sanne Ruyts à la recherche de tanières de loups durant certaines années, Annick Schnitzler à la recherche de tanières de loups et le recensement des louveteaux au début de l'automne dans certaines années. L'équipe de Wild Naliboki (naliboki.org), personnellement Jan Gouwy, Sanne Van Den Berge et Sanne Ruyts ont aidé au « piégeage photo » par caméras automatiques. Sanne Van Den Berge, Annick Schnitzler et Jan Gouwy ont aidé à la relecture de l'ouvrage.

En outre, dans cette partie remerciements, nous voudrions remercier un certain nombre de chasseurs et de gardes de chasse, qui ont beaucoup aidé à

l'analyse des cadavres de loups : Viachaslaw Kazenka, Lienard Jurevich, Baliaslaw Sadowski, Viachaslaw Budny, Victar Staliarow, Uladzimir Lukshyts, Jahor Makieienak, Ihar Lutkowski, Uladzimir Litsvinaw, Alieh Sidarenka, Uladzimir Ivanowski, Raman Pasrednikaw et Aliaksiej Blinaw.

Chapitre 2. Zones d'étude

Principalement, deux forêts de grande superficie ont été utilisées pour l'étude (Carte 2.1). La première, la Forêt de Paazierre, est située dans la partie nord de la Biélorussie dans les districts de Vierkhniadzvinsk, Rasony, Polatsk, Shumilina, Haradok et Vitebsk de la région de Vitebsk, par ex. 55°58'N, 28°22'E.

Le deuxième, la forêt de Naliboki, est située dans la partie centre-ouest de la Biélorussie, dans les districts de Valozhyn, Iwie, Navahradak et Stawptsy des régions de Miensk ou de Háródja, par ex. 53°55'N, 26°20'E.

2.1 Forêt de Paazierre

La forêt de Paazierre fait partie de la région étendue de la zone forestière européenne, caractérisée par une structure de transition des forêts et située entre les forêts de feuillus plus au sud et les forêts boréales de conifères. L'épicéa *Picea abies* et le pin *Pinus sylvestris* sont les conifères dominants. L'aulne noir *Alnus glutinosa* et l'aulne gris *Alnus incana*, les bouleaux *Betula pendula*, *Betula pubescens* et le peuplier faux-tremble *Populus tremula* sont les arbres à feuilles caduques les plus communs.

Le climat de la forêt de Paazierre est continental humide. Les hivers sont caractérisés par une couverture de neige, avec une température moyenne de l'air inférieure à 0°C. La couverture de neige persiste habituellement pendant au moins 1,5 à 2 mois, avec une profondeur maximale de 30 à 90 cm. La durée maximale de la période de neige est d'environ six mois, c'est-à-dire de la fin d'octobre à la mi-avril. Pendant l'hiver, des périodes de gel sévère (moins de -20°C) alternent avec des périodes de dégel pouvant durer plusieurs semaines.

Dans la forêt de Paazierre, les études ont été menées en trois parties. La partie orientale est un terrain boisé dans le cours supérieur de la rivière Lovats (ci-après le terrain de Lovats, carte 2.2), situé dans le district de Haradok dans la région de Vitebsk, par ex. 55°46'N, 30°15'E. Le terrain de Lovats a surtout un relief accidenté provenant de la dernière glaciation (Matvieiev et al., 1988). Les dépôts de surface contiennent une grande quantité d'argile, ce qui donne

un bon apport en eau et des oligo-éléments abondants, produisant un sol riche. Les communautés végétales ont une grande diversité et productivité d'espèces, ce qui entraîne des habitats hétérogènes. En général, la plaine de Lovats contient des habitats avec une capacité de charge élevée pour les herbivores et donc pour leurs prédateurs.

Conifères [...] (32% de la superficie), les forêts de feuillus [...] (14%) et les forêts marécageuses de l'aulne noir (16%) l'emportent. Parmi les peuplements résineux, la forêt est dominée par l'épicéa qui est l'espèce la plus répandue. Des tourbières étendues [...]. La densité des cours d'eau dans la partie supérieure des Lovats est d'environ 0,7 km / km², en plus de petits lacs glaciaires de taille moyenne (0,3-2 km²). Les marais herbeux ouverts occupent environ 11% de la superficie et sont communs dans les vallées des rivières et des lacs glaciaires. Les zones éloignées des marais herbeux ouverts sont pour la plupart petites et dispersées. Les éléments paysagers artificiels (champs, prairies de foin, villages, routes, etc.) représentent environ 8% des habitats disponibles. De plus en plus, les terres agricoles et les villages se « désertifient » (population humaine : note du traducteur) et les habitats naturels s'étendent dans les zones rurales.

Au cours de la période 1990-2000, les proies suivantes de loups ont été trouvées. La densité de population d'élans en 1990-1991 était d'environ 82 individus par 100 km² ; puis il a régulièrement diminué avec un minimum en 1994-1996, soit un dixième de ceux enregistrés en 1990 (plus de détails dans Sidorovich, 2011). Après 1997, le nombre d'élans a augmenté, atteignant en 2000, 40 à 50% des effectifs initiaux ; la densité de la population d'élans a été évaluée à 39 individus par 100 km².

En revanche, les densités de chevreuils étaient faibles de 1990 à 1995, alors qu'elles ont été multipliées par 5 ou 10 jusqu'en 2000, lorsque la densité de la population était d'environ 0,4 à 2 individus par km².

Le sanglier, qui est toujours une espèce dominante dans la communauté des ongulés sauvages, a été divisé par 10 de 1990 à 1996 et s'est rétabli en 1997-2000, pour atteindre 60 à 80% de sa densité initiale. Il a été difficile d'estimer la densité de la population de sangliers ; néanmoins, on peut dire qu'en 1990-1991 il y avait 0,5-3 sangliers par km².

Le cerf rouge était presque absent dans le terrain de Lovat. Quant à la densité de la population de castors, elle variait entre un et deux individus par km².

Avant 1995, le terrain de Lovat était entièrement ouvert à la chasse durant la saison froide, de la mi-octobre jusqu'au mois de janvier, pour les tirs d'ongulés sauvages et de « till » (note du traducteur : signification de « till » ?).

Avril pour le tir des loups. Depuis 1995, un tiers de la superficie a été transformé en réserve pour la protection des prédateurs et la chasse au loup n'y était plus autorisée.

Au cours de la période 1990-2004, nous avons réalisé des études sur le loup de Lovat sur les changements de population entre les loups (nombre, densité de population et composition des meutes), sur les régimes alimentaires des prédateurs, l'apport alimentaire et l'impact sur les populations proies. Une grande partie de la chasse aux loups a été effectuée dans le but d'analyser les modes de chasse et leur efficacité. Nous avons découvert 33 tanières de loups avec des louveteaux (dans 23 portées nous pouvions compter les louveteaux avec précision), et la majorité des petits ont été marqués avec une amputation chirurgicale d'un doigt, puis leurs localisations et autres caractéristiques (par exemple leur participation à la reproduction, leur inclusion dans une meute etc.) ont été suivies en les identifiant à partir de leurs empreintes spécifiques. De nombreuses traces relevées dans la neige sur un groupe de loups particulier et une vérification régulière de la distribution des individus marqués permettaient de cerner leur domaine vital.

Dans la forêt de Paazierre, une autre zone d'étude a été choisie sur un sol sablonneux, caractérisée comme une région écologiquement pauvre. Il s'agit d'un massif de dunes de sable au centre-nord de Paazierre, dans le cours supérieur de la rivière Palata (ci-après le terrain de Palata, carte 2.2), district de Polatsk, région de Vitebsk, par ex. 55°41'N, 29°27'E.

La densité des cours d'eau des hauteurs de Palata est d'environ 0,4 km / km², et dans cette région, il existe de nombreux lacs glaciaires de petite et moyenne taille. Les dépôts de surface sont principalement composés de sable, l'argile ne se trouvant que dans les vallées des lacs et des rivières glaciaires. Les sols de la région sont très arides avec une mauvaise alimentation en eau. Ainsi, la forêt est assez homogène et dominée par les pins. Les peuplements de pins secs ont une végétation terrestre très pauvre, composée essentiellement de mousse et de lichen. Les peuplements de pins secs représentent environ 60% de la superficie et 19% de la superficie sont occupés par des tourbières hautes avec des pins coupés. Par conséquent, la communauté animale est pauvre en espèces avec une faible biomasse.

Pendant la période d'étude, l'approvisionnement en proies des loups dans le terrain de Palata était plutôt pauvre : 9 à 20 élans par 100 km² ; environ 40 à 60 castors pour 100 km²; une densité plutôt faible de sangliers et de chevreuils ; le cerf rouge était absent.

Le terrain de Palata était une aire de chasse pendant toute la période d'étude sur les loups, cependant, la chasse dans cette région éloignée et écologiquement pauvre n'était pas intensive.

En 1998-2003, dans le terrain de Palata, nous avons principalement vérifié les possibilités de mise bas des loups dans cette zone écologiquement pauvre, et nous avons essayé de comprendre le modèle hivernal de l'utilisation du territoire par les loups.

Le troisième et dernier terrain utilisé pour l'étude des loups dans la forêt de Paazierre s'appelle Krasny Bor, situé dans les districts de Rasony et Vierkhniadzvinsk de la région de Vitebsk (carte 2.2), par ex. 55°58'N, 28°22'E.

Le terrain de Krasny Bor est densément boisé et possède des terres arables et sablonneuses dans différentes localités. Dans les conditions d'un relief accidenté du terrain de Krasny Bor, divers habitats sont représentés dans des parcelles relativement petites. Avec de nombreux écosystèmes aquatiques, la variété des terres arides et des biotopes submergés crée une mosaïque d'habitats divers sur ce terrain.

La structure topographique du terrain de Krasny Bor est la suivante : deux rivières de taille moyenne, à savoir Nishcha (à l'est) et Svol'na (à l'ouest), s'écoulent vers le sud à une distance de 6-15 km. Il y a un énorme massif de dunes de sable au sud-est du grand lac Lisna, mais le relief dans d'autres endroits provient essentiellement de sédiments fluvio-glaciaires (eskers et kames) sur des dépôts de moraines. Au centre du terrain de Krasny Bor, il y a une tourbière élevée appelée Vialiki Mokh, qui a une superficie d'environ 17 km². Dans les parties périphériques de la tourbière il existe huit lacs glaciaires assez petits.

À Krasny Bor, les peuplements de conifères prédominent sur les terres arides. Au début des années 2000, les peuplements de pins couvraient environ 26% de la superficie ; forêt dominée par l'épicéa 24% ; succession feuillus à feuilles caduques, 13% ; des tourbières hautes étaient présentes sur 9% du terrain de Krasny Bor, des marais d'aulnes noirs sur 5%, des coupes à blanc de plus de 7 ans sur 7%, des marais herbeux ouverts sur 8% et des écosystèmes aquatiques sur 5%. Dans les années 2010, l'intensification de l'exploitation forestière a donné des portions nettement plus fortes de coupes à blanc récentes et a

entraîné un déclin de la superficie occupée par les forêts de conifères de plus de 60 ans.

Dans la période 1985-2014, nous avons étudié les changements de population de loups dans le terrain de Krasny Bor en relation avec l'augmentation dramatique du taux de persécution des loups par les humains ; Beaucoup de données sur l'intensité de l'ingestion de nourriture par les loups, l'âge et le sexe de la population ont été obtenues. De plus, le suivi des loups sur les questions de leur quête de nourriture et de leur relation avec les lynx a été mené à plusieurs reprises et sur plusieurs centaines de kilomètres.

Au cours de notre longue période d'étude sur le terrain de Krasny Bor, l'approvisionnement en proies des loups variait considérablement. Dans les années 2000, les gardes de chasse locaux ont fait un recensement assez précis des ongulés sauvages et des castors. Ainsi, il y a beaucoup de données pour caractériser la base alimentaire du loup dans Krasny Bor. Cependant, la description du stock de proies peut être trop longue et compliquée, et en fait il n'est pas nécessaire de décrire tous les changements en détail. La base de la nourriture de loup dans les années 1980 et début des années 1990 existait en quantité modérée ; il y avait beaucoup de sangliers, de castors et d'élan (au moins un élan par km²), mais le cerf élaphe était absent, et le chevreuil était rare. Plus tard dans les années 1990 et au début des années 2000, la base de nourriture de loups était rare. Par la suite, il a augmenté considérablement jusqu'à environ 50-70 élan par 100 km² et un nombre élevé de sangliers (5 à 30 individus par km²) et de cerfs élaphe (jusqu'à environ 40, moyenne 3 à 5 inds par 1 km²).

Avant 1997, le terrain de Krasny Bor était entièrement ouvert à la chasse pendant une partie de la saison froide, mais depuis 1997, la moitié de la zone a été transformée en réserve pour la protection du paysage et la chasse aux loups a été limitée.

A Krasny Bor ainsi que dans les autres parties de la forêt de Paazierre (pas seulement sur le terrain Lovat et Palata) depuis 1985 nous avons essayé d'obtenir le plus d'informations possible sur la fécondité des loups en relation avec la tendance démographique de l'espèce. La densité de loups diminue en du fait de la persécution par l'homme.

2.2 Forêt de Naliboki

La forêt de Naliboki était un autre vaste terrain forestier (carte 2.3), où de nombreuses études sur les loups, en particulier sur leur reproduction, la qualité alimentaire et l'interférence loup-lynx, ont été menées. La forêt de Naliboki se trouve dans la partie centre-ouest de la Biélorussie (Carte 2.1), les districts de Valozhyn, Iwie, Navahradak et Stawptsy des régions de Miensk ou Háródja, par ex. 53°55'N, 26°20'E.

Dans la forêt de Naliboki, les habitats forestiers forment environ 88% de la surface. Comme dans la forêt de Paazierre, les conifères et les petits feuillus prédominent également dans la forêt de Naliboki. Divers peuplements de pins (40% de la zone boisée) et les marécages d'aulnes noirs (27%) prévalent. Parmi les forêts de pins, les terres sèches et les zones légèrement submergées sont communes. La forêt mixte de conifères et de feuillus, la forêt d'épicéas, la forêt de bouleaux submergée et les peuplements de feuillus y sont également fréquents. Seulement environ 7% de la zone boisée ressemble à une forêt mature âgée de plus de 80-100 ans, ce qui inclut également une vieille forêt caducifoliée vieille de 200-400 ans, présente dans 2% de la zone boisée. La densité de la rivière est d'environ 0,9 km / km², mais de nombreuses petites rivières ont été canalisées dans les années 1960 et 1980. En raison du drainage à l'échelle du terrain, il existe de nombreux canaux - environ 2 à 9 km / km². Les canaux ont des côtés boisés et la majorité d'entre eux étaient densément peuplés de castors qui créaient de nombreux petits étangs.

La variété de l'habitat et la structure écologique de la forêt de Naliboki ont été décrites en détail dans la monographie de terrain (Sidorovich, 2016).

Le climat de la forêt de Naliboki est légèrement plus doux que dans la forêt de Paazierre et a également été décrit en détail dans la monographie de terrain (Sidorovich, 2016).

Au cours de la période 1999-2017, nous avons étudié la population locale de loups de manière assez détaillée dans la forêt de Naliboki. Une quantité énorme d'études alimentaires des meutes dans une dynamique saisonnière des habitats ont été accomplies. Dans de nombreux cas, nous avons analysé séparément les régimes d'été des louveteaux et de leurs parents. De plus, les changements démographiques entre les loups (nombre, densité de la population et composition de la meute) ont été étudiés. Au cours de nombreux efforts de suivi par "snowtracking" des meutes de loups, nous avons délimité leurs domaines vitaux. Cependant, les principales études sur les loups de la forêt de Naliboki que nous avons réalisées ont porté sur la reproduction des loups ; 44 tanières de loups avec des louveteaux ont été trouvés (seulement

dans 39 portées nous pouvions compter les louveteaux avec précision) et leur histoire a été étudiée le plus longtemps possible (pour 26 portées, nous avons évalué la survie). Jusqu'en 2004, les louveteaux découverts étaient marqués avec une amputation chirurgicale d'un doigt. La question concernant la compétition des loups avec les lynx, en particulier l'interférence des espèces, a été étudiée de manière intensive.

Au cours de cette période, on a trouvé les proies suivantes pour les loups (Sidorovich, 2011, 2016). Pendant la longue période 1999-2012, l'approvisionnement en proies était très riche (plus de détails dans Sidorovich, 2011). L'espèce proie la plus commune était le castor (511-1547, moyenne 847 inds / 100 km²), suivie par le chevreuil (213-622, moyenne 398 inds / 100 km²) et le sanglier (139-376, moyenne 234 inds / 100 km²). La densité de population de l'élan et du cerf élaphe était plus faible, mais ces proies étaient toujours communes - en moyenne 58 et 99 inds / 100 km², respectivement. Il est apparu qu'environ 1636 individus des principales espèces proies étaient présents dans chaque 100 km², soit environ 16 par km². La biomasse moyenne des espèces proies était d'environ 1308 kg par km².

De février à juillet 2013, l'offre de proies de loups a considérablement diminué. Un hiver extrêmement long et anormalement neigeux a considérablement affecté la population de sangliers et de chevreuils. De plus, en juin et juillet, les sangliers ont été affectés par une maladie grave. Le recensement des proies effectué ensuite (en octobre 2013) a donné les résultats suivants : castor (645 inds / 100 km²), chevreuil (29 inds / 100 km²), sanglier (27 inds / 100 km²), élan (52 inds / 100 km²) et le cerf élaphe (107 inds / 100 km²). Ainsi le nombre de chevreuils a été divisé par 14 et celui des sangliers divisé par. De plus, la prédation plus forte des loups sur les castors semble avoir entraîné une nette réduction de la population de cette espèce : la densité de population de castors a diminué de 24%.

Au cours de notre période d'étude, dans environ la moitié de la forêt de Naliboki, il y avait une sorte de statut de réserve ajusté, et la chasse était limitée dans la réserve, mais ces limitations n'étaient pas tellement efficace pour les loups. En 2005, la moitié de la forêt de Naliboki a été reconnue comme une réserve de paysage. Depuis cette année, et même quelques années auparavant, la chasse aux loups dans la réserve était plus ou moins limitée et, au moins pendant la moitié de ces années, aucun loup n'a été légalement tué dans la réserve.

Après ce texte par rapport aux zones d'étude qui ont été utilisées pour enquêter sur les populations locales de loups, une présentation photographique sur les habitats de la forêt de Paazierre et de la forêt de Naliboki est donnée. Les deux catégories suivantes d'habitats sont montrées : [...]. Parmi les habitats importants pour le loup, une attention particulière a été accordée à la diversité des habitats de mise bas et à ceux qui sont essentiels pour la poursuite de l'élevage après la période initiale de mise bas.

Chapitre 3. Méthode

Dans ce chapitre, nous décrivons la variété des méthodes qui ont été appliquées dans les études sur les loups en Biélorussie. Ces méthodes ont été classées en neuf catégories : (1) méthode de recensement des loups et méthode d'estimation de la densité de la population, (2) *snowtracking* des loups et identification des traces de loups, (3) collecte d'informations sur les loups marqués (5) estimation des paramètres de fertilité des loups, (6) étude de la composition des meutes de loups, (7) étude de l'interférence entre les loups et les lynx, (8) collecte des crottes de louveteaux et de leurs parents, l'analyse des crottes pour reconstituer les régimes des louveteaux et des parents, (9) détermination de l'âge des loups (10) l'estimation de la densité de population des proies principales (11) Méthodes statistiques.

3.1. Méthode de recensement du loup et approche pour estimer la densité de la population

En se basant sur les informations données par les traces, les loups peuvent être comptés dans la première moitié de l'hiver (de la mi-novembre à la mi-janvier). La zone de recensement des loups doit être supérieure à 1000 km². Dans des conditions d'enneigement appropriées (pas de couverture de neige profonde et meuble, 1-4 jours après la dernière chute de neige) l'ensemble du réseau de routes et pistes doit être inspecté avec un véhicule pendant une courte période de 2 à 5 jours.

En Biélorussie ainsi que dans de nombreuses autres régions d'Europe, le réseau routier est assez dense même dans les zones boisées, et, dans ces régions, toutes les meutes sont susceptibles d'être suivies sur leurs pistes qui traversent les routes. Lorsque vous faites face à une piste de loup vous devez suivre la piste afin de connaître le nombre d'individus qui s'y déplacent. Vous

pouvez observer cela dans les endroits où le sentier se divise (voir les photos 21, 22 et 31). **En novembre et jusqu'à la mi-décembre, le nombre de louveteaux peut encore être compté en raison de leurs empreintes encore nettement plus petites par rapport aux empreintes des adultes.** Dans certains meutes, un ou plusieurs mâles adultes peuvent avoir des empreintes de pas remarquablement grandes (Photo 23) ou l'un des loups peut avoir un pied anormal, comme par exemple l'absence de doigts ou de griffe, etc.

Le nombre de louveteaux dans une meute, la présence d'individus avec des empreintes de pas remarquables, tout doit être cartographiés.

Ces informations permettront de mieux connaître la population locale de loups dans le domaine du recensement concerné : le nombre de meutes de loups et le nombre d'individus dans chaque meute ainsi que la spécificité de la composition des meutes. Pour s'assurer de la robustesse du résultat obtenu, un tel recensement de loups doit être répété au bout d'une ou deux semaines.

Dans la forêt de Naliboki, chaque année, le recensement des loups a été réalisé par nos propres moyens avec la méthode décrite ci-dessus. En 2014-2017, dans la forêt de Naliboki, les pièges photographiques ont été largement utilisés pour obtenir des informations supplémentaires.

Dans la forêt de Paazierre et dans d'autres régions, nous avons utilisé les estimations données par les gardes chasse ou les gardes de la nature des aires protégées.

Dans ces cas, nous vérifions habituellement la véracité d'une telle information. Dans les cas de surestimation, nous avons corrigé les estimations en les diminuant. En effet, parfois, les élevages de gibier voisins comptaient deux fois la même meute de loups, qui vivaient en partie dans les deux zones. Par conséquent, pour corriger l'information sur le nombre de loups (répétition) il a été calculé un maximum potentiel de nombre de loups dans la région au moyen de deux paramètres : **le domaine vital minimal plausible d'un loup en Biélorussie qui est de 250-300 km² et le nombre moyen des individus dans une meute qui est 5-6.** Si le nombre de loups dans un district particulier était plus élevé que le maximum potentiel calculé pour la zone, c'est la valeur maximale **calculée** qui a été retenue.

Nous avons calculé la densité de la population de loups comme un nombre moyen de loups qui vivent pour 100 km² de la zone de recensement des loups, nous avons simplement divisé le nombre de loups recensés dans la région par le nombre de km² dans la région. En tant que mammifères très mobiles, les loups vivent généralement sur un vaste territoire de 300 à 400 km², la zone de recensement des loups couvre 1000 à 3000 km².

Nous considérons que la densité de loups est élevée lorsqu'il existe 2 individus ou plus par 100 km² ; lorsque la densité est comprise entre 0,5 à 2 loups pour 100 km², la densité est dite moyenne ; elle est faible lorsqu'il existe moins de 0,5 loup pour 100 km².

Nous distinguons deux types de valeurs de densité dans la population de loups en Biélorussie. Nous considérons d'abord la densité de loups de la population locale. Par exemple, dans la forêt de Naliboki, il y a une réserve sans chasse, et la densité de loups dans ce massif forestier est généralement plus élevée qu'à l'extérieur dans le paysage mosaïque agriculture-forêt.

Dans ce cas, cette population locale de loups fait fonctionnellement partie d'une population de loups beaucoup plus grande. Dans l'analyse, nous utilisons également la densité de loup globale sur une zone beaucoup plus grande. En Biélorussie, un tel terrain comprend non seulement de vastes forêts, mais aussi des zones rurales continues et des mosaïques agriculture-forêt, où les loups sont fortement persécutés chaque année.

D'autres paysages ruraux dépourvus de forêts et de mosaïque ruralo-forestière sont également des habitats de loups appropriés, car le nombre de loups là-bas a été enregistré comme étant assez élevé dans certaines périodes historiques.

En dépit du fait que les zones boisées locales peuvent présenter des densités de loups très importantes, on peut voir que, généralement et sur de nombreuses années, la population globale de loups est relativement faible.

Nous supposons que seule la densité de loups à l'échelle de la population globale agit comme un facteur essentiel [...] de régulation intrinsèque[...]. La densité de loups enregistrée localement est peut-être moins essentielle pour expliquer les modifications de la biologie de reproduction des loups.

Il est intéressant de noter que l'utilisation grossière d'une valeur de densité de population lorsqu'elle est fautive peut conduire à un artefact dans la compréhension du rôle de la densité dans une adaptation de la reproduction.

En outre, une question importante est : à quelle période estimer la densité des loups.

En effet, en Biélorussie, chaque année, l'extermination des loups dans les zones de chasse entraîne une baisse drastique des effectifs de loups qui sont déjà inférieurs aux capacités d'accueil du milieu (note du traducteur : « milieu insaturé en loups »), même dans la période post-reproductrice (note du traducteur : période post-reproductrice où, forcément et naturellement le nombre de loups est au maximum).

Ainsi, chaque année, en Biélorussie, la moitié des loups sont tués par les chasseurs.

Plus précisément, voici ce qui se passe en Biélorussie.

Environ 90% ou plus des loups qui sont tués chaque année par les chasseurs le sont entre la mi-octobre et la mi-avril. Habituellement, cela se fait en deux étapes : 50-60% sont tués de la mi-octobre à la fin février et 30-40% pendant la période de reproduction en mars-avril.

Note du traducteur : compte tenu du niveau « étonnants » des chiffres publiés par les auteurs, voici le texte original en anglais des deux paragraphes précédents : « [...] *Indeed, in Belarus each year extermination of wolves on game areas leads to already unsaturated wolf population even in the post-reproductive period. Moreover, each year before the wolf mating season a half of wolves are killed by hunters. More precisely it is going on in Belarus like following. Approximately 90% or even more of wolves are killed every year by hunters in the period of the mid-October till the mid-April. Usually, that happens in two steps : 50-60% is killed from mid October to the end of February and 30-40% during the reproduction period in March-April. [...]* »

Ainsi, juste après la reproduction, avant la période d'abattage principal des loups, leur densité peut avoir des valeurs moyennes ou même élevées, mais ensuite elle peut être faible. Nous supposons que concernant la reproduction, seule la densité des loups avant la saison des amours est cruciale, et qu'une telle valeur de densité agit comme un facteur de régulation (note du traducteur : « facteur d'adaptation ») de la reproduction.

Ainsi, en Biélorussie, pendant la période des accouplements, à l'échelle globale, les loups sont généralement déjà dans les conditions d'une population raréfiée avec d'importantes « capacités d'accueil de l'habitat » non utilisées. Une telle situation avec une faible densité de loups dans l'ensemble de la population peut conduire à une réaction de cette même population qui va orienter la reproduction vers une augmentation de la productivité (fécondité en hausse, multi-reproductions au sein d'une même meute...) et tout ceci bien que la densité locale de loups puisse être moyenne voire élevée.

3.2. "Snowtracking" des loups et identification des traces de loups

Depuis 1985, au total, dans la forêt de Paazierre et dans la forêt de Naliboki, les loups ont été suivis dans la neige (*Snowtracking*) sur un peu plus de 2200 km.

Généralement, les loups ont été suivis par cette méthode pour plusieurs raisons.

1/ Le *snowtracking* semble être le meilleur moyen d'enquêter en hiver sur l'utilisation de l'habitat par les loups parce que l'hiver est la période saisonnière la plus dure qui détermine grandement le taux de survie de l'espèce. Le suivi des loups indique dans quels habitats les loups chassent, où ils se reposent, à quelle fréquence ils utilisent les routes et visitent les établissements humains, etc.

2/ L'efficacité des méthodes de chasse peut être bien étudiée par le *snowtracking*.

3/ L'objectif était d'obtenir des informations supplémentaires sur la consommation de nourriture par les loups.

4/ Il est intéressant d'étudier aussi, par cette méthode, la participation des louveteaux à la chasse de la meute.

5/ L'objectif était aussi l'estimation des domaines vitaux des loups. Le *snowtracking* d'une même meute avec cartographie de tous les sentiers peut fournir des données assez correctes sur la taille et la structure du domaine vital.

6/Le marquage territorial, le comportement agressif intraspécifique et l'interférence avec d'autres espèces (par ex. le lynx, le renard roux et le chien viverrin) peut s'étudier par le *snowtracking*.

Pendant le *snowtracking*, il est possible d'enregistrer les habitats traversés, la distance de déplacement dans certains types d'habitats, les détails de la recherche de nourriture, la consommation de proies, le repos, etc.

Comme l'objectif principal de ce livre est la biologie de la reproduction chez les loups, les données de *snowtracking* ont été appliquées principalement aux questions de la vie des louveteaux en hiver, tout d'abord à leur participation au mouvement du groupe, à la chasse et au marquage territorial. Les empreintes des petits de l'année ont été reconnus soit par leur plus petite taille en novembre et jusqu'à la mi-décembre et plus tard avec les marques d'un doigt coupé.

Nous nous sommes intéressés aux signes de préœstrus (note du traducteur : période qui précède immédiatement l'œstrus) chez les femelles (Kreeger, 2003), par exemple la découverte d'une miction sanglante (voir photo 19), ce qui signifie que la femelle est en préœstrus. En outre, nous recherchons des zones de copulation. Habituellement, il s'agit d'une parcelle de 7-12 mètres de diamètre densément piétinée par les loups avec une certaine sécrétion comme l'urine, mais sans restes de nourriture.

Parfois, il peut être difficile de différencier les traces du loup de celle d'un gros chien. Habituellement, les empreintes de loups sont plus grandes que celles des chiens. **Les empreintes de pied laissées par les loups sur une mince couche de neige ou un sol meuble ont une longueur de 8 à 13 cm et une largeur de 6 à 9 cm, tandis que dans les conditions d'un fort manteau neigeux, ces dimensions peuvent être légèrement supérieures.**

Les pelotes digitales des loups sont symétriques et ovales, alors que chez les chiens elles sont souvent plus larges à l'arrière qu'à la partie antérieure. Le loup mâle a des empreintes de pied plus larges que celles du loup femelle. **Le rapport entre la longueur et la largeur est d'environ 1,3 pour les loups mâles, et environ 1,5 celui des loups femelles.** Dans les empreintes de loups, toutes les pelotes digitales semblent plus massives que ceux des chiens. Les pelotes digitales centrales dans les empreintes de loup sont généralement placées devant les pelotes digitales latérales. Cependant, chez un grand loup mâle, cette dernière caractéristique n'est pas prononcée, et cela peut être utilisé pour distinguer grossièrement les mâles et les femelles parmi les loups adultes en utilisant les empreintes des pieds antérieures. Les pelotes digitales centrales sont également plus serrées dans les empreintes de loups que dans celles du chien.

Cependant, ces observations ne sont pas totalement fiables. De nos jours, certains gros chiens ont de grosses pattes et des coussinets plutôt

massifs comme ceux des loups. Par conséquent, les deux autres caractéristiques distinctives suivantes des traces de loup et de chien sont cruciales pour décider à quelles espèces (loup ou chien) elles appartiennent.

Ces caractéristiques proviennent du fait que les loups sont des marcheurs parfaitement entraînés qui économisent énormément leurs efforts lors de la marche. En comparaison avec le chien, la patte de loup laisse une impression plus symétrique d'un pied plutôt fort. Dans le cas d'une patte de chien ses empreintes sont constituées de coussinets légèrement déformés qui glissent sur différents côtés et les marques de griffes de chien sont imprimées souvent vers le côté ; **les empreintes de chien semblent donc globalement plus asymétriques.**

Concernant la voie des loups, elle est plus régulière ; la foulée d'une trace de loup est nettement plus longue (60-70 cm contre 30-40 cm chez les chiens). En outre, les doubles empreintes (superposées ou distinctes) des loups forment une ligne droite dans la plupart des cas au trot. Par ce mode de déplacement, le loup économise ainsi son énergie. Les chiens, tout en étant au trot, ne posent généralement pas la patte arrière dans l'empreinte de la patte avant (Note du traducteur : contrairement au loup « qui se couvre parfaitement » en posant la patte arrière dans l'empreinte laissée par la patte avant) ; par conséquent, les voies (piste) des chiens sont constituées d'une séquence d'empreintes plutôt ondulées avec une foulée nettement plus courte.

3.3. Collecter des informations auprès des loups qui ont été marqués avec un doigt coupé

Le marquage des louveteaux par amputation d'un doigt a enrichi les résultats de recherche sur presque toutes les questions d'écologie des populations de loups que nous avons traitées. Étant donné que le sujet de ce livre traite de la biologie de la reproduction des loups, le marquage des louveteaux avec des amputations de doigts a fourni des informations très intéressantes sur de nombreuses questions importantes. Parmi celles-ci se trouvaient la survie des louveteaux, le devenir des *yearlings* (+1) lors du prochain élevage de leurs parents, la dispersion des sub-adultes (combien de temps restent-ils avec les parents) ainsi que l'âge de la première reproduction, etc.

La suppression chirurgicale d'un doigt chez les loups a été effectuée avec des vétérinaires expérimentés. Avant que nous commencions à marquer les

louveteaux par cette méthode, nous l'avons pratiquées avec des chiots de chiens domestiques en respectant leur bien être. L'expérience a suggéré que la petite blessure récupère étonnamment vite, et il n'y a eu aucun cas de mortalité due à l'intervention.

En 1997-2002 sur le terrain de Lovat, dans la forêt de Paazierre, nous avons marqué de cette manière les louveteaux de 26 portées et ensuite nous les avons suivi aussi longtemps que possible. De même, dans la forêt de Naliboki, en 1999-2005, nous avons marqué des louveteaux de 9 portées, puis les avons suivis avec leurs traces de pas spéciales. Au total, en utilisant cette méthode dans la forêt de Paazerje et la forêt de Naliboki, nous avons réussi à retracer l'histoire de la vie de 52 louveteaux.

3.4. Recherche sur les louveteaux et étude sur le comportement de mise bas du loup

Il y a longtemps, les gens cherchaient des louveteaux et les tuaient pour contrôler les populations de loups. Nous avons recherché des louveteaux afin d'étudier l'écologie de la reproduction du loup et le comportement de reproduction. Les connaissances et les expériences ont été acquises sur des matériaux assez volumineux : **nous avons trouvé 72 tanières avec des louveteaux dans la forêt de Paazierre et dans la forêt de Naliboki en Biélorussie**. Tous les louveteaux trouvés étaient laissés en vie et en bonne santé dans les tanières.

La méthode de recherche de la tanière du loup vaut la peine d'être expliquée, car elle n'a pas encore été publiée avec suffisamment de détails à l'exception du guide des mammifères par Sidorovich et Vorobej (2013). Bien sûr, la publication de cette méthode pourrait aider les humains à continuer à persécuter le loup. Il y a cependant deux raisons principales de la publier.

Tout d'abord, lors de l'élaboration du plan de gestion de la population de loups en Biélorussie en 2006-2008, nous avons essayé de substituer l'élimination sanglante des loups par la méthode fladry (c'est-à-dire avec une chaîne de petits drapeaux rouges orientant les loups traqués sur les chasseurs) par le contrôle de la population de l'espèce en recherchant les tanières occupées et en éliminant une partie des louveteaux trouvés.

Par la suite, cela a été largement critiqué par plusieurs experts des pays d'Europe occidentale, qui ont expérimenté le projet de plan de gestion des

loux en Biélorussie. Finalement, cette forme de contrôle de la population de loups a été supprimée du plan de gestion du loup, mais nous sommes toujours persuadés que l'euthanasie des louveteaux reste une bonne méthode permettant de contrôler la population des loups.

De plus, dans notre ancien pays natal de la Grande-Lituanie aux XIVE et XVIIIe siècles, les "dénicheurs" de louveteaux purent assurer avec succès le contrôle de la population lupine.

Deuxièmement, la recherche des louveteaux à la tanière est une méthode très fructueuse pour étudier la reproduction du loup et, avec le marquage des individus des louveteaux par l'amputation d'un doigt, elle peut donner à un chercheur des informations encore plus intéressantes que celles obtenues par la télémétrie. Pour ce qui est de l'aspect éthique de l'ablation d'un doigt chez les louveteaux, ayant expérimenté les deux, nous aimerions dire que la télémétrie entraîne un cruel piégeage des loups et semble beaucoup moins éthique.

Avant de décrire la méthode de recherche des louveteaux, il est utile de donner un certain nombre de connaissances qui fournissent les informations de base nécessaires. [...]

Juste au cas où il devrait être mentionné que dans une autre région qui a les conditions environnementales différentes, toutes les caractéristiques du comportement de reproduction du loup et de l'écologie ne sont pas identiques à celles de la Biélorussie. On peut rajouter que, sans aucun doute, la majorité des caractéristiques de reproduction des loups en Biélorussie doivent être similaires à celles de nombreuses autres régions d'Europe.

- La première chose est très simple. C'est au moment où les femelles mettent bas qu'il est raisonnable de chercher des louveteaux.

Habituellement, en Biélorussie, les louves mettent bas de la fin avril à la fin mai et deux tiers des portées apparaissent avant le 10 mai. Parfois, la louve accouche très tôt fin mars ou début avril. (Note du traducteur : dans le paragraphe concernant ces dates de mises bas, je ne comprends pas ce que signifie la phrase « *Approximately each tenth litter appears around 20th of May* soit traduit littéralement : Environ chaque dixième des portées apparaissent vers le 20 mai ?).

- La deuxième concerne la définition des types d'habitat des loups en Biélorussie. Les loups reproducteurs peuvent se retrouver dans des fourrés avec de nombreux arbres déracinés, en particulier avec des épicéas (Photos 46-48, 52-54, 58, 77) ; fourrés situés dans les zones d'exploitation forestière avec beaucoup de restes d'arbres et de bois laissés sur place (photos 127, 128) ; tourbière abandonnée avec des monticules de tourbe laissés en place (photos 131-135) et enfin des dunes de sable avec de jeunes pins et de petites ouvertures à la limite des habitats marécageux constituées des zones denses de *Ledum palustre* L. et de myrtille (Photos 96, 100, 101). Si dans un terrain boisé il y a de grandes prairies, ce type de milieu peut aussi être utilisé par les loups comme habitat de mise bas, lorsque la hauteur de l'herbe est d'environ 40 cm et plus. Voir également le chapitre 4 pour plus de détails.

- Troisième chose, malgré l'opinion répandue selon laquelle les louveteaux devraient être localisés près d'un cours d'eau ou une autre source d'eau, il est très difficile d'appliquer cette particularité pour chercher les tanières actives, au moins en Biélorussie et dans les régions limitrophes. En effet, il y a en moyenne 0,4-0,7 km de cours d'eau par km². De plus, dans les zones où le drainage a été effectué, la densité des cours d'eau est plusieurs fois supérieure (localement plus de dix fois) à ce qu'elle était avant drainage. De plus, il existe généralement un certain nombre d'autres sources d'eau. Ainsi, il y a tellement d'eau pour que la caractéristique mentionnée de l'emplacement de la tanière n'est pas utile, parce que l'eau est réellement disponible partout.

- Quatrième chose, [...]. Non seulement les débutants, mais parfois le chercheur de louveteaux expérimenté ont tendance à choisir une tactique erronée en se fiant au fait que, dans telle zone, des louveteaux ont déjà été trouvés et qu'il faut y retourner. S'il est vrai que pour tel chercheur de louveteaux qui connaît le terrain du loup dans tous les détails et a une assez grande expérience avec les loups (par exemple s'il a déjà trouvé 15 à 20 tanières avec des louveteaux), le comportement de reproduction de l'espèce peut devenir prévisible. Pour d'autres, ce sera encore imprévisible et plein de surprises. (Note du traducteur : pas sûr d'avoir bien compris...).

- Cinquième chose, le chercheur de louveteau devrait suivre les pistes pertinentes et d'autres signes d'activité des loups reproducteurs. [...] le seul moyen efficace de trouver des louveteaux est d'apprendre à lire des informations cachées dans les traces et autres signes d'activité des loups.

- Sixième chose, c'est encore une mauvaise façon de chercher si vous n'êtes pas sûr que les traces trouvées et d'autres signes d'activité appartiennent aux reproducteurs. Une paire donnée de loups qui vous semble être un couple reproducteur, peut en réalité être deux loups d'un an ou des non-reproducteurs plus âgés. De plus, pendant la période de mise bas, les *yearlings* peuvent se comporter comme des loups reproducteurs et rester dans une petite zone pouvant atteindre 30 km². Cela peut embrouiller les chercheurs de louveteaux. Une telle erreur ainsi que d'autres erreurs dans ce travail compliqué n'est pas insignifiante.

La période où il est possible de mettre la main sur des louveteaux, dure 20-30 jours seulement. Ainsi, si on perd quelques jours dans cette période, cela affecte sérieusement les résultats de toute l'action.

- La Septième chose est la façon de reconnaître un couple de loups futur reproducteur par leurs traces en avril avant de chercher des tanières. Habituellement, leurs sentiers sont jumelés sur une grande distance parcourue, et le rythme de la marche est sensiblement plus lent que dans les autres périodes. La femelle enceinte préfère marcher lentement laissant une piste ondulée comme un chien (Photo 153). La femelle est lourde en raison de la grossesse. Sur un substrat mou (sable ou tourbe), un chercheur de louveteau chevronné peut remarquer des traces inhabituellement profondes d'une telle femelle avec une piste ondulée. Une des caractéristiques des loups reproducteurs est leur manière de se comporter qui est évidente pour les amateurs expérimentés, même à partir de leurs pistes. Par exemple, le mâle reproducteur ne marche lentement sur les routes forestières que sur une courte distance (quelques centaines de mètres), habituellement il court. Les loups reproducteurs ne se déplacent pas très loin et ne marquent pas beaucoup comme les non-reproducteurs.

D'autre part, les *yearlings*, qui, comme les loups reproducteurs, restent sur une petite zone, s'en différencient par les caractéristiques suivants : ils marchent lentement, l'emplacement et la trajectoire de leurs pistes sont caractérisés par peu de sens (Note du traducteur : peu de sens = errance ?) et leur déplacement ressemble à celui des individus qui rôdent. Ils jouent avec des choses sans valeur telles que des bottes en caoutchouc et des bouteilles en plastique, ils collectent et rongent les os des ongulés et les bois.

Tout ce qui précède aide beaucoup à distinguer les traces d'un couple de loups reproducteurs des *yearlings* et autres non-reproducteurs.

- Huitième chose, habituellement les loups localisent leur tanière non loin de la route (piste) principale dans la zone qu'ils ont choisi pour la reproduction. Les loups reproducteurs ont besoin de savoir ce que les gens font dans la région en surveillant les activités humaines par rapport à la tanière et dans son environnement proche. D'autre part, il est plus commode pour les loups reproducteurs de marcher sur une route, lorsqu'ils vont à la chasse et reviennent avec de la nourriture. Le marquage des limites du trajet depuis la zone de mise bas jusqu'à la route semble également important pour les reproducteurs, et sur une telle route, le déplacement est plus rapide dans cette période très occupée.

En outre, par une telle route/piste, les autres loups peuvent entrer dans la zone de mise bas. Donc, ces routes sont essentielles pour les loups durant la reproduction. Néanmoins, cela ne signifie pas que les loups aiment se reproduire près d'une route très fréquentée. Une telle route à proximité du site de mise bas peut être assez petite et rarement utilisée par les gens, mais en même temps, c'est la route principale que l'homme utilise pour atteindre la zone plus sauvage. Les routes vraiment grandes avec une circulation intense et leurs zones adjacentes sont normalement évitées par les loups [...] Donc, n'évitez pas les routes dans votre recherche de loups et, tout en faisant cela, rappelez-vous que les louveteaux peuvent être situés non loin de la route principale. Par exemple, 2-3 km d'éloignement par rapport à une route est déjà trop; Si vous vous retrouvez dans votre recherche à plus de 3 km d'une route (ou piste « humaine »), il est très plausible que vous soyez sur la mauvaise voie et que vous ayez besoin de revenir. Voir également le chapitre 4 pour plus de détails.

- Neuvième chose : les loups préfèrent situer la tanière dans des endroits où les ongulés sauvages sont peu actifs. Ces animaux représentent un réel danger pour les petits louveteaux et les reproducteurs le savent très bien. Cependant, malgré le fait que les loups évitent les endroits avec beaucoup d'ongulés pour la mise bas, en même temps, les endroits riches en proies (castors et / ou ongulés sauvages) doivent être localisés non loin (idéalement 1-2 km). Voir également les chapitres 4 et 6 pour plus de détails.

- Dixième chose, la présence de nombreuses traces d'ours bruns ou de lynx dans une zone particulière signifie généralement que cette zone n'est pas une zone de tanières, du moins pour le moment. C'est une caractéristique intéressante qui permet de gagner du temps pour les chercheurs de louveteaux. Voir également le chapitre 4 pour plus de détails.

- Onzième chose, le fait de trouver des renards roux tués par des loups, en particulier des renards roux femelles, mais aussi des renardeaux tués dans leur tanière, est aussi une bonne indication que quelque part non loin il y a des loups à la tanière.

- La douzième chose porte sur la variété des types de tanières de loups et sur les caractéristiques de la tanière qui peuvent aider, et inversement, celles qui peuvent tromper les chercheurs de louveteaux. Dès le début, nous voudrions déclarer que les loups peuvent généralement créer de nombreuses tanières dans plusieurs aires de mise bas (dans notre pratique, il y en avait jusqu'à 79), cependant une seule tanière est occupée plusieurs heures jusqu'à plusieurs jours après la mise bas. Ceci est dû au fait que les parents déplacent les louveteaux d'un repaire à un autre nouvellement créée, surtout quand il y a trop de moustiques ou qu'il pleut. Donc, si vous trouvez une tanière vide de louveteaux et récente, cela ne signifie pas forcément que les parents, avant que vous arriviez, ont déplacé les louveteaux loin. Les louveteaux peuvent être très proches, donc, vous devez continuer à les chercher dans cette zone de mise bas jusqu'au soir.

Comme vous pouvez le voir sur les différentes photos données après le chapitre 2, il y a deux types de tanières de loup : une « tanière ouverte sur le ciel » et une tanière fermée (type terrier ou abri sous roche ou sous racines par exemple : note du traducteur). Dans le cas d'une tanière ouverte, celle qui abrite les plus jeunes louveteaux est plus profonde et étroite. (Note du traducteur : les « tanières ouvertes » sont de deux types : soit une fosse creusée en forme d'entonnoir, soit une simple couche à ciel ouvert...)

Très souvent, les loups reproducteurs créent une tanière en agrandissant celle d'un blaireau ou d'un renard roux (voir sur les diverses photos données après le chapitre 2), parfois un terrier de castor. En ce qui concerne les types de tanières de loups, il est important de savoir que tous les reproducteurs peuvent creuser des terriers, mais ils ne créent pas tous des terriers. Les deux membres d'un couple reproducteur (c'est-à-dire le mâle et la femelle) peuvent creuser des tanières. Cette fonctionnalité est parfois très utile pour être pris en

compte, alors que vous cherchez des louveteaux. **L'activité de creusement des loups reproducteurs commence 5-21 jours avant l'accouchement, et dans la plupart des cas cela arrive environ 10 jours avant la mise bas.**

Donc, trouver une tanière de loup ne signifie pas qu'il y a déjà des louveteaux à proximité. Les petites tanières ouvertes dans le genre des petites fosses indiquent qu'il y a déjà des louveteaux ou qu'ils apparaîtront dans quelques jours. Cependant, une telle fosse qui à l'aspect usé (par exemple comme sur les photos 63 et 161) indique la présence de louveteaux. Voir également le chapitre 4 pour plus de détails.

- La treizième chose porte principalement sur la distance possible entre les zones de mise bas avec des portées différentes (normalement, il y a plusieurs zones de tanière pour la même portée d'une meute de loups donnée). Il est logique de considérer ce paramètre si les meutes voisines possèdent des territoires qui se chevauchent.

Dans les conditions de faible densité de loups, les meutes voisines peuvent être très éloignées [...].

Dans notre pratique en Biélorussie, les portées de ces meutes voisines étaient éloignées de 6 à 24 km (distance moyenne : 16,7 km). Donc, cette distance de 15-17 km est un bon élément pour chercher une autre tanière avec des louveteaux, si le terrain est plus ou moins densément peuplé de loups. **D'un autre côté, il peut y avoir deux ou même trois portées dans une même meute, par exemple le mâle (le père) peut s'accoupler avec ses filles. Dans cette situation, les portées peuvent être situées à une distance plus petite de 0,4 à 4,2 km (moyenne : 1,2 km).**

- La quatorzième chose porte sur le comportement du loup durant la période de reproduction. Habituellement, dans les périodes de préparation et de mise bas, les reproducteurs marquent leur territoire, mais le plus souvent à une fréquence faible. Sous le terme marquage, il s'agit non seulement de l'émission d'urine, mais aussi de comportement de grattage. En étant sur les sites de tanières, le reproducteur renouvelle plusieurs points de marquage (1-7, principalement deux ou trois) qui sont principalement situés sur les routes (pistes) qui se situe à proximité, mais pas à proximité immédiate de la zone de mise bas mais habituellement à environ 2 km. Voir également le chapitre 4 pour plus de détails.

[...]

Maintenant, passons à la procédure de la recherche spécifique des louveteaux. Il a plusieurs étapes.

La première étape consiste à trouver une petite zone, où un couple de loups reproducteurs reste avant la naissance, à partir de la mi-avril. Normalement, dans notre propre expérience, nous commençons à cette étape, et non lorsque les petits sont nés, parce que c'est généralement moins prometteur. Dans ce cas (note du traducteur : lequel ?), il semblait plus facile d'effrayer les reproducteurs avant de découvrir les louveteaux.

Les caractéristiques de la présence des loups reproducteurs ont déjà été décrites (voir la « septième chose »). Après la découverte de la zone, où les loups reproducteurs stationnent, le couple devrait être régulièrement suivi en ne sortant pas des routes ou des pistes. Marcher à l'intérieur des habitats adjacents n'est pas recommandé. Les loups peuvent avoir peur. À l'inverse, les loups habitués à observer l'activité humaine sur les routes, et la présence de personnes sont moins méfiants. En même temps, même si vous êtes très prudent avec les loups, de toute façon, le couple reproducteur peut changer de zone (note du traducteur : ils peuvent se décantonner) quelques jours avant la mise bas. Approximativement une fois sur quatre ce décantonnement survient. Si les loups reproducteurs se sont décantonnés, nous recommandons de recommencer à les chercher seulement au bout de 2 à 3 jours, quand ils se seront à nouveau stabilisés.

La deuxième étape consiste à attendre le moment où le mâle du couple reproducteur commence à se déplacer seul. Cela signifie que, peut-être, la femelle a déjà mis bas et reste avec les louveteaux. En fait, la femelle peut rester dans une très petite zone de 3 à 10 ha pendant plusieurs jours (dans notre pratique jusqu'à 4 jours) avant l'accouchement, et cette caractéristique peut entraîner d'autres erreurs. **La mère reste proche des louveteaux pendant les 2 à 5 premiers jours et commence alors à se déplacer avec le mâle au début peu, puis de plus en plus.**

Lorsque le couple reproducteur commence à se déplacer ensemble en quittant la zone de mise bas, pourrait être le meilleur moment de pénétrer dans les habitats environnants pour chercher des louveteaux.

Habituellement, après 5-10 jours de séjour dans la zone de mise bas, les loups laissent beaucoup de traces (sentiers, tanières, griffures sur les arbres tombés, etc) et tout cela rend plus facile la recherche des louveteaux.

Cependant, le fait que la mère se joigne au mâle pourrait être la dernière sortie de la femelle encore enceinte après quelques jours de repos dans la zone de mise bas. Dans cette situation, si ce jour-là vous pénétrez à l'intérieur des habitats environnants (croyant que la mise bas a eu lieu : note du traducteur), vous effrayerez les loups reproducteurs avant même la naissance. Pour éviter un tel événement indésirable, si nous ne sommes pas sûrs que la femelle reproductrice ait accouché, nous continuons à attendre et à surveiller la situation et à ne pas entrer à l'intérieur de la zone de mise bas supposée. Si 2-4 jours plus tard, le couple part chasser ensemble, nous commençons à chercher les louveteaux sur la zone.

Néanmoins, le délai ci-dessus peut également poser problème. Le fait que les loups reproducteurs soient souvent inquiétés les pousse à changer la zone de mise bas. Le scénario peut être le suivant. Vous avez attendu un peu plus longtemps (2 à 4 jours comme cela vous a été recommandé), alors que les louveteaux sont déjà nés (c'est-à-dire que l'absence d'observation de la louve pendant les premiers jours était due à l'accouchement) ; les loups reproducteurs ont constaté beaucoup d'activité humaine sur la route (vous utilisez les routes pour vérifier leur présence) ; cette activité anormale les inquiète et inquiets, ils décident de partir avec les louveteaux. Vous pénétrez à l'intérieur de la zone de mise bas dans les habitats proches de la route et trouvez des tanières vides. Un tel scénario peut arriver facilement.

Donc, nous ne savons jamais ce qui peut arriver avec les loups durant la période de mise bas. Parfois, la meilleure décision apparemment raisonnable devient la pire. Il n'y a pas une recommandation entièrement fiable, pour pénétrer à l'intérieur de la zone de mise bas probable.

Cependant, nous devons revenir à la deuxième étape, c'est-à-dire à la surveillance des loups reproducteurs sur les routes ou pistes autour de leur aire de mise bas probable. Ce n'est pas seulement le fait d'observer la séparation de la femelle reproductrice et de son mâle lors des déplacements qui suffit à vous guider. Une autre chose importante est d'observer les directions des pistes suivies par le mâle.

Le mâle va chasser à partir de la zone tanière dans des directions différentes, ses pistes ne sont généralement pas si directes et il ne court pas beaucoup mais utilise principalement le trot.

Inversement, revenant à la tanière, peut-être transportant de la nourriture, le mâle utilise beaucoup la course, va directement à la tanière, et les derniers 1-2 km sont presque toujours les mêmes (créant ainsi des coulées visibles).

En fait, ce n'est pas bien piétiné, mais c'est une bande mobile de 5-20 m de large. De plus, lorsque le mâle reproducteur apparaît sur la route la plus proche, en allant à la chasse, il a tendance à marcher longtemps par la route (peut-être en cherchant une proie pendant cette marche). En revanche, revenant avec de la nourriture, le mâle reproducteur ne suit pas cette route mais la traverse. Il peut être utile de reconnaître les types de sentiers que vous avez rencontrés.

La présence de personnes sur les routes est plus habituelle pour les loups, mais en allant vérifier la trace sur la rosée ou l'herbe à côté des routes, il est plus facile d'effrayer les loups reproducteurs. Ainsi, le chercheur devrait trouver et reconnaître de tels passages du mâle reproducteur par lequel il atteint directement le repaire. Habituellement, il y a plusieurs passages comme ceux-ci. En les croisant sur la carte, vous trouvez l'emplacement de la zone de mise bas, parfois, étonnamment précisément.

La troisième étape doit être entreprise, quand vous êtes sûr que vous avez trouvé les passages du mâle reproducteur, qui mènent à la tanière, et si vous pensez que les louveteaux sont encore présents dans la zone où les coulées se dirigent. Si c'est le cas, vous devez commencer des inspections détaillées de la zone, où, peut-être, il y a la tanière.

Une telle recherche doit être commencée tôt le matin, parce que la découverte des louveteaux peut prendre beaucoup de temps (il n'est pas facile de découvrir la zone de mise bas et, en second lieu, il faut beaucoup de temps pour trouver toutes les tanières produites par les reproducteurs).

Par exemple, il peut y avoir deux situations opposées : vous pouvez découvrir les louveteaux dans la troisième tanière découverte et ensuite vous trouverez cinquante autres tanières autour ou, à l'inverse, vous pouvez découvrir les louveteaux dans le cinquantième repaire trouvé et ensuite trouver seulement trois autres tanières autour. Se trouvant dans la deuxième situation, vous passerez cinq heures de plus, au moins.

En cherchant la tanière occupée vous pouvez découvrir un sentier bien piétiné par les reproducteurs. Cette voie mène, soit à la tanière active soit à la précédente abandonnée plusieurs heures ou jours avant.

Il y a des chemins plus ou moins marqués entre les différentes tanières. En suivant ces chemins et en faisant des inspections détaillées des endroits pertinents, vous pouvez enfin trouver les louveteaux. Nous suggérons fortement de suivre les chemins qui lient les tanières entre elles lorsque vous trouvez une tanière très récente mais vide.

Essayez de trouver la prochaine tanière en suivant le passage des parents, qui a été créé, quand ils ont déplacé les louveteaux.

Habituellement, il est plus facile de trouver la tanière active dans la zone de mise bas, s'il y a des types d'habitats pertinents. Par exemple, ces habitats peuvent être soit des épaisses forêts avec de nombreux arbres déracinés (si les arbres ne tombent pas trop) ou des bosquets dans les zones d'exploitation avec sol humide et herbe récemment cultivée ou tourbière abandonnée.

Inversement, vous pouvez faire face à une zone d'exploitation forestière sur des terres sèches ou des habitats de dunes de sable ou de toute autre forêt principalement sèche, sans sous-strate favorable, pour voir suffisamment de pistes.

Dans de tels types d'habitats complexes, vous devez effectuer une inspection à l'échelle de la zone. En faisant cela, vous pouvez obtenir des indications très utiles sur la présence de tanières à proximité. Tout d'abord, en découvrant des fosses ouvertes et généralement pas utilisées.

À la recherche de louveteaux, vous pouvez faire face à des habitats de mise bas sans substrats pertinents pour voir suffisamment de traces de loups. Dans des endroits aussi compliqués, vous pouvez obtenir une indication très utile de la présence de tanières à proximité, comme par exemple des fosses inachevées et généralement pas utilisées creusées la plupart du temps dans un endroit abrité.

Une autre caractéristique qui aide à trouver la tanière active est que les femelles urinent et défèquent déjà dans la zone de mise bas quelque part sur le chemin.

Lorsque la femelle reste la plupart du temps avec des louveteaux nouveaux nés, elle doit parfois fuir de toute urgence pour uriner et déféquer. La femelle fait ces 0,2 à 1 km, (moyenne 0,3-0,5 km) de la tanière avec des louveteaux. Dans le site des latrines de la mère (rarement route ou terrain dénudé), il y a habituellement 2 à 6 crottes espacés de 1 à 15 m.

En particulier, si vous avez trouvé beaucoup d'urine de femelles, cela signifie surtout que les louveteaux ne sont pas loin, car les loups, généralement, urinent peu économisant leur urine pour le marquage ultérieur. Dans le cas du

louveteau, il évite d'uriner à la tanière, mais quand il sort quelque part, il dépense facilement toute l'urine accumulée. [...].

La découverte des louveteaux peut aboutir à la troisième étape décrite ci-dessus. Néanmoins, la zone de mise bas peut être manquée par le chercheur, [...].

En découvrant de nouveaux et anciens repaires, le chercheur n'a pas le temps de les découvrir tous et de découvrir en particulier celui qui abrite les louveteaux. Avec le coucher du soleil, il semble impossible de continuer le travail, ce qui implique que le chercheur de louveteau a échoué aujourd'hui.

Pendant la nuit voire plusieurs jours plus tard, les reproducteurs déplacent graduellement les louveteaux avec pour chaque transport, 1-4 km de distance. Des déplacements plus courts ou plus longs de 1 à 4 km sont enregistrés moins souvent.

Cependant, après plusieurs déplacements, les louveteaux sont déplacés, en tout sur une distance de 3 à 8 km (dans notre propre expérience jusqu'à 12 km, le plus souvent de 4 à 5 km) de la première zone.

Dans ce cas, lorsque vous avez effrayé les reproducteurs et qu'ils ont changé de tanière, toute la procédure doit être recommencée. Très souvent, le chercheur de louveteaux fait face à des habitats, où il est trop compliqué de découvrir la tanière avec des louveteaux. Par exemple, il peut s'agir d'habitats trop homogènes avec un habitat plutôt égal et sans une abondance suffisante de routes (pistes). Dans ce cas, il peut même être utile d'effrayer la famille afin de l'amener ailleurs dans la zone voisine, où il semble plus facile de trouver une tanière de loups active.

Après avoir effrayé la famille avec des louveteaux, il faut d'abord attendre deux jours (mieux 3-4 jours), puis essayer de trouver leur nouvelle zone de tanières en se déplaçant beaucoup par les routes ou pistes.

Cependant, vous devez prendre en compte le fait que les reproducteurs perturbés sont devenus encore plus prudents et qu'ils peuvent facilement être à nouveau effrayés. De tels reproducteurs souvent perturbés déplacent les louveteaux, sans forcément de perturbation évidente, presque tous les jours. Dans ce type de situation, la distance entre les tanières voisines est généralement de 30 à 200 m, mais parfois jusqu'à 0,8 km.

En 2014-2017, nous avons également appliqué le suivi par caméras automatiques pour obtenir des informations utiles supplémentaires sur les

loups reproducteurs tels que le suivi des femelles en gestation, des femelles en lactation, de leurs louveteaux, etc.

Pour étudier le comportement de mise bas chez les loups, en même temps que la recherche de louveteaux en mai et après en juin, nous avons cherché tous les sites de mise bas d'un reproducteur donné et les avons décrits.

Certains sites de mise bas ont beaucoup de tanières (une gamme de 5 à 50, jusqu'à 79 dans l'un d'entre eux). Les distances de déplacement ont été calculées entre le centre du site de la tanière natale et le centre des sites de tanière secondaire en fonction de la distance en ligne droite entre elles et ont été mesurées à l'aide d'un GPS.

Nous avons également examiné si le nombre de tanières/terriers différait du nombre de tanières à ciel ouvert parmi les zones de mise bas. Quand nous avons trouvé des louveteaux dans une tanière, ils ont été manipulés, comptés et leur sexe a été déterminé.

En automne, nous avons évalué le nombre de louveteaux survivants dans une portée donnée en hurlant la nuit pour les localiser dans le domaine vital de la meute (habituellement ils répondent facilement). Alors que les louveteaux hurlaient pendant la journée en restant à proximité des zones où ils étaient présents, les louveteaux couraient vers nous et nous les avons vus et, par conséquent, nous avons pu les compter aussi. Au total, il y avait six cas de comptages visuels au début de l'automne.

Après cela, nous avons inspecté les zones où nous avons découvert des louveteaux, ce qui a effrayé les parents. Ils ont généralement déplacé les louveteaux, voyageant sur, ou traversant l'une des nombreuses routes/pistes principalement couvertes de sable.

Sur une telle route nous pouvions compter les louveteaux souvent assez précisément.

En 2014-2017, les pièges photographiques ont permis d'évaluer combien de louveteaux d'une portée particulière ont survécu jusqu'à l'automne. Toutes ces données ont permis de déterminer la taille des portées au début de l'automne. Plus tard en novembre, nous avons pu compter le nombre de louveteaux survivants en raison de leurs plus petites empreintes dans la première neige.

Dans le même temps, nous avons estimé les indices de l'abondance des moustiques, les précipitations et les perturbations des reproducteurs par l'homme (par exemple, l'exploitation forestière dans la zone et d'autres activités humaines).

Les conditions environnementales ont été évaluées du printemps au milieu de l'été en utilisant une échelle de type Likert avec quelques catégories (1-4 ou 5) (Likert, 1932). L'abondance des moustiques a été évaluée à partir de nos propres évaluations (absence d'insectes, abondance faible, moyenne, élevée et très élevée) à plusieurs reprises au printemps et au milieu de l'été ; précipitations à partir de notre propre évaluation et quelques enregistrements des bulletins météorologiques du district de la zone d'étude (150-200 mm par mois : sécheresse, 200-300 mm : moyenne, année normale, 300-360 mm : temps pluvieux).

Les perturbations humaines ont été évaluées simplement en partant d'une présence humaine «légère» (comme un véhicule) à une activité humaine «lourde» comme l'exploitation forestière ou le tourisme (10 à 20 personnes avec des motos ou en camping pendant quelques jours ; des routes et des logements près de la zone de mise bas). À partir de ces deux situations extrêmes, nous avons défini quatre catégories de perturbation : aucune perturbation, perturbation faible, moyenne et élevée.

Un total sur 15 ans, nous avons documenté en détail 30 zones de mise bas et la survie des louveteaux.

Ici, nous aimerions donner des détails sur la taille de l'échantillon des portées de loups que nous avons inspectées, car dans les différents chapitres de ce livre, les résultats sont très différents. Les raisons sont les suivantes. D'abord parce que les paramètres de reproduction que nous avons pu évaluer étaient très variables. Par exemple, dans un cas, nous avons trouvé un site de mise bas de loups avec beaucoup de tanières et de louveteaux présents, mais nous n'avons pas compté les petits parce qu'ils étaient déjà trop gros et s'échappaient de la tanière, alors que nous approchions d'eux. Ainsi, à partir de ce cas, nous ne pouvions enregistrer que des informations sur les types d'habitats, le nombre de tanières et l'âge estimé des louveteaux.

[...]. Dans un autre cas, nous avons pu découvrir un repaire de loups avec des louveteaux des premiers jours, les compter et les sexer, puis nous avons recueilli le plus de détails possible sur les tanières et estimé le nombre de louveteaux qui ont survécu jusqu'à l'hiver.

Entre ces deux situations extrêmes, il peut y avoir beaucoup d'autres situations intermédiaires, dont les paramètres de reproduction ont été enregistrés dans un cas donné en relation avec nos possibilités et opportunités liées au comportement du chercheur.

Une autre chose est que pour certaines questions, une partie des données ont été prises auprès d'autres personnes liées au loup, par exemple des

“dénicheurs” de louveteaux. Dans ces cas, nous n'utilisons pas simplement nos propres données, mais utilisons aussi celle recueillies par des personnes liées au loup, que nous connaissons et à qui nous faisons confiance (principalement trois “dénicheurs” de louveteaux, Aliaksandr Hurin, Victar Staliarow et Lianard Yurevich).

[...]

3.5. Estimation des paramètres de fertilité des loups

En cherchant des louveteaux, nous sommes en mesure d'évaluer la taille de la portée (avec les louveteaux des premiers jours). Cette taille de portée est plus ou moins la même que le nombre (estimé) d'embryons développés par femelle à la mi-avril.

La taille des portées de loups a été évaluée non seulement à partir de données personnelles recueillies à la suite de la recherche de louveteaux, mais aussi à partir des données d'autres chercheurs ou « dénicheurs » de louveteaux. En outre, nous avons étudié les organes reproducteurs de nombreuses femelles, qui ont été tués en mars-avril, afin d'évaluer la fécondité du loup et la participation des femelles à la reproduction.

Pour enquêter sur les carcasses de loups, il n'y avait pas de limite dans nos zones d'étude et en **Biélorussie, car chaque année dans le pays, il y avait habituellement de 600 à 1200 loups tués; au maximum - environ 1700 loups dans la saison froide 2016-2017. Nous supposons que ces valeurs ont été nettement surestimées par les statistiques de chasse en Biélorussie ; peut-être que, dans la réalité, le nombre de loups qui ont été tués chaque année était de 10 à 50% inférieur**, mais de toute façon, un tel matériel pour l'étude des carcasses de loups était facilement disponible.

Environ 90% au moins des loups qui ont été tués par les chasseurs l'ont été dans la période de la mi-octobre jusqu'à la mi-avril : 50-60% jusqu'à la fin de février et 30-40% en mars-avril. Il était donc parfaitement possible de retracer le taux de reproduction des loups et la fécondité de l'espèce. Pour différentes raisons nous n'avons pas réussi à obtenir une vision très détaillée de la fertilité des loups en Biélorussie, cependant, de nombreuses estimations de la fécondité ont été obtenues.

3.6. Enquête sur la composition des meutes de loups

Nous avons défini la composition des meutes de loups en utilisant plusieurs paramètres. Lorsque nous traitons une meute de loups, les informations maximum que nous aimerions obtenir sur sa composition sont : (1) le nombre d'individus, (2) le nombre de louveteaux de l'année, c'est-à-dire l'année biologique actuelle, 0 +, (3) y a-t-il deux individus dominants, à savoir des reproducteurs adultes mâles et femelles ou y a-t-il seulement un loup dominant ? (4) s'agit-il principalement d'une meute d'origine familiale ou une meute constituée d'individus subordonnés qui ont été rassemblés par un loup dominant ou peut-être un couple de loups dominants nouvellement apparus? (5) nombre de sub-adultes 1+ (louveteaux de l'année biologique précédente) et autres individus subordonnés.

Ces informations ont été collectées par nous à travers le recensement des loups, avec l'aide de loups marqués (coupure des doigts du louveteau), les caméras automatiques et plus particulièrement lors de l'enquête sur les cadavres de loups tués par les chasseurs.

Comme il a été mentionné dans le point précédent, ce matériel n'était pas limité dans nos zones d'étude et en Biélorussie en raison de la chasse intensive des loups à chaque saison froide. Ainsi, pendant environ 30 ans d'intérêt pour les loups et près de 20 ans d'étude intensive sur l'espèce, nous avons étudié beaucoup de carcasses de loups, mais avec des résultats très différents [...] Les tailles d'échantillon que nous avons utilisés sont données dans les articles de résultats.

3.7. Étude sur l'interférence entre les loups et les lynx

En 1997-2017, pour vérifier les interférences entre les loups et les lynx, nous avons utilisé beaucoup de *snowtracking* sur les deux espèces (un total d'environ 2 300 km de loups et 1 400 km de lynx), le piégeage par caméra jusqu'à 37 caméras (en 2014-2017 seulement) et de nombreuses inspections d'habitats, au cours desquelles des informations utiles ont également été recueillies.

3.8. Rassemblement des louveteaux et de leurs parents, analyse des crottes afin d'estimer les régimes louveteau et parentaux

Les crottes des adultes ont été recueillies sous forme de grandes crottes de loups dans les sites de mise bas. En règle générale, il n'y avait aucun tracas

pour recueillir suffisamment de crottes de parents. Ce n'était pas si facile de rassembler des crottes de louveteaux, même quand on connaissait l'endroit de leur séjour. En juin et assez souvent jusqu'à la mi-juillet, la majorité des crottes de louveteaux (parfois toutes) sont mangées par leur mère, peut-être, par les deux parents. Les parents transportent les crottes de louveteaux dans leur estomac (comme dans un sac), et s'en débarrassent en vomissant. Ainsi, nous avons pu rassembler des crottes de louveteaux entre la fin juillet et la fin septembre.

Des études sur les régimes alimentaires des louveteaux et de leurs parents ont été réalisées avec une analyse des excréments. Les résidus ont été lavés et les restes non digérés ont été séchés selon un procédé technique décrit dans Jedrzejewska et Jedrzejewski (1998). Les poils de mammifères ont été identifiés au microscope en utilisant les clés de Debrot et al. (1982) et Teerink (1991). La fréquence des occurrences des types alimentaires a été calculées par le rapport entre le nombre de résidus contenant un certain type de nourriture et le nombre total de crottes analysés. Le pourcentage de la biomasse consommée a été évalué à partir du poids sec des restes alimentaires non digérés en utilisant les coefficients de digestibilité, c'est-à-dire le rapport entre le poids frais d'un aliment donné et le poids sec de ses restes dans les crottes (Jedrzejewska et Jedrzejewski, 1998).

3.9. Détermination de l'âge des loups

En étudiant la composition des meutes de loups, qui ont été tués par les chasseurs, l'âge des loups a été déterminé par la méthode basée sur la dentition (principalement canines) en étudiant les bandes de ciment selon Klevezal (1996). Les bandes de ciment a été étudiées sur des coupes transversales ou longitudinales colorées de racines canines décalcifiées (Klevezal, 1996). Seules les couches incrémentielles clairement visibles et entièrement formées ont été comptées.

De plus, il nous fallait souvent différencier le louveteau de l'année, c'est-à-dire 0+ et un individu plus âgé, ce qui a été étudié en regardant dans la pulpe canine ; chez le jeune loup 0+, elle est évidemment plus large que chez les loups plus âgés en raison du dépôt continu de dentine.

Les informations sur l'usure des dents et l'occlusion du canal des canines ont également été utilisées pour la détermination de l'âge du loup (Gibson et al., 2000).

3.10. Estimation de la densité de population des principales proies

Les castors ont été recensés en comptant leurs colonies entre novembre et avril suivant la méthode proposée par Kudryashov (1973). On a supposé qu'une hutte de castor active dans un type de terrier ou de hutte ayant une réserve alimentaire d'hiver à proximité (ou ses restes évidents) était la preuve d'un établissement de castors. Dans le passé, lorsque les animaux à fourrure étaient recherchés et que les castors étaient régulièrement pris au piège, les colonies familiales étaient composées de un à douze individus, (en moyenne quatre castors) (Djakov, 1975, Dezhkin et al., 1986, Balodis, 1990).

Cependant, nous aimerions faire remarquer que de nos jours, le piégeage des castors a diminué en Biélorussie et que le nombre annuel de castors piégés n'est pas élevé. Il est possible que dans ces conditions, chaque colonie familiale soit plus importante. Par exemple, dans la forêt de Naliboki, où les castors étaient sporadiquement chassés, un nombre moyen plus élevé de castors semble constituer une seule colonie familiale. Dans 13 colonies familiales de castors étudiés en 2002-2006, le nombre d'individus variait de 2 à 8, (en moyenne 5,4 castors).

En établissant le recensement des castors, nous avons appliqué deux approches : premièrement, les castors ont été recensés le long des cours d'eau représentant le divers types de cours d'eau présents ; deuxièmement, nous avons fait un recensement global des colonies de castors sur une parcelle particulière de 15-30 km². Ces parcelles ont été choisies dans les parties de la zone d'étude où la structure de l'habitat semblait plutôt typique.

Dans la forêt de Naliboki, les ongulés sauvages ont été recensés sur les mêmes parcelles de 15 à 30 km², les mêmes que celles utilisées pour les castors. Le comptage visuel des individus a été effectué par une inspection de la parcelle de recensement grâce à l'effort de 2-4 salariés et ceci du centre de la parcelle à sa périphérie. Si un individu ou un groupe d'ongulés sauvages (par exemple un groupe de sangliers) avait peur sans une observation visuelle suffisante, nous avons essayé de trouver le nombre d'individus en inspectant les empreintes sur les pistes.

De telles inspections des parcelles de recensement ont été répétées 2-3 fois et plus par hiver. Finalement, nous avons estimé le nombre approximatif d'individus de chaque espèce qui habitaient les parcelles pendant l'hiver. Les données obtenues dans ces parcelles témoins ont été extrapolées pour l'ensemble de la zone d'étude. La biomasse des populations d'ongulés sauvages et de castors a été calculée en multipliant la densité estimée de

l'espèce et le poids corporel moyen tiré de la littérature (Kozlo, 1983, Jędrzejewska et Jędrzejewski, 1998).

Dans la forêt de Paazierre et dans d'autres régions, les estimations des densités de population des ongulés sauvages et des castors, ont été fournies par des gardes chasse ou des gardes de la nature travaillant dans des aires protégées. Dans ces cas, nous vérifions généralement la véracité des informations.

3.11. Méthodes statistiques

Des méthodes statistiques simples ont été appliqués pour l'analyse statistique des données obtenues et ceci conformément aux recommandations standard (Sokal & Rohlf, 1995) : le coefficient de corrélation de rang de Spearman (rs), le test U de Mann-Whitney, le test t de Student pour la différence entre deux moyennes, le test G pour examiner l'hétérogénéité des pourcentages

Chapitre 4. Le comportement reproducteur chez les loups

Dans ce chapitre, nous présentons nos connaissances sur le comportement reproducteur des loups en Biélorussie, principalement dans la forêt de Naliboki et dans la forêt de Paazierre.

Décrivant le comportement de reproduction des loups, nous distinguons trois étapes principales : 1/l'accouplement 2/la mise bas et les soins aux louveteaux âgés de quelques jours et 3/élevage de louveteaux de plus de 50 jours.

Dans ce livre traitant du comportement de déplacement des loups, nous définissons les aspects sociaux de l'espèce, les mouvement, les pistes, le marquage, la création de tanières et l'utilisation des habitats pendant les principales étapes de la reproduction.

Toutes les connaissances ont été acquises en traquant les loups, en enquêtant sur les cadavres de loups, en utilisant les caméras automatiques, en inspectant les habitats pertinents, etc., tandis que nos observations visuelles des loups étaient médiocres en raison du comportement timide et embusqué des loups.

[...]

Le comportement de rentrée en tanière des loups a été la phase la plus intéressante à étudier, car cette phase est cruciale pour le succès de la

reproduction. Cette phase n'était pas suffisamment étudiée en Biélorussie et dans toute l'Eurasie, avant notre étude.

S'il y a beaucoup de connaissance sur la reproduction du loup en Amérique du Nord, ces aspects sont très différentes de celles observées en Europe (Mech & Boitani, 2003 et ses références, Sidorovich et al., 2017), peut-être, en raison de l'évolution à long terme des loups dans des environnements distincts, avec trop de différences dans les conditions ambiantes.

Les publications sur le comportement des loups dans la zone forestière européenne, principalement des études menées dans la partie polonaise de la forêt de Bielaviezha (Białowieża) (Theuerkauf et al., 2003; Schmidt et al., 2008), reposaient sur la télémétrie avec peu de femelles reproductrices suivies ($n = 6$) et un nombre plutôt faible de tanières étudiées ($n = 8$ et 16 , respectivement).

Pour nous, il semble que la recherche de tanières et la vérification des sites de mise bas dans les études mentionnées étaient incomplètes : généralement, il y a 10 à 30 tanières utilisées dans un seul site de mise bas dans des habitats similaires de terrain densément boisé, tels que dans la réserve de la forêt de Naliboki (Sidorovich et al., 2017), située à environ 140 km à l'est de la forêt de Bielaviezha.

Une tanière initiale de loups ainsi que d'autres existent moins d'un jour (Note du traducteur : « *d'autres sont fabriquées en moins d'un jour* » ?) dans la plupart des cas, et le nombre de tanières augmente assez rapidement dans un site de mise bas. Les quelques tanières qui ont été inspectées dans la partie polonaise de la forêt de Bielaviezha ne sont évidemment pas suffisante pour comprendre et tirer des conclusions sur le comportement des loups [...] dans la diversité des habitats de mise bas.

Il y a aussi d'autres défauts dans ces résultats (par exemple liés à la distribution entre les loups reproducteurs et des *yearlings*), et, peut-être, que tout cela est lié à des efforts très insuffisants investis dans la vérification des sites de tanières. De plus, la taille trop petite de l'échantillon biaisait les résultats. Les résultats sur le comportement de mise bas des loups dans la partie européenne de la Russie (Danilov et al., 1985) sont trop courts et descriptifs. En effet, les auteurs (Danilov et al., 1985) n'ont pas fixé comme objectif principal le comportement reproducteur des loups ; ils ont ciblé leur travail sur l'effet démographique de la reproduction et sur la fertilité des femelles.

Par conséquent, malgré l'existence des publications mentionnées ci-dessus, nous déclarons qu'en réalité, il n'y a pas beaucoup de bonnes

connaissances disponibles sur la reproduction chez les loups dans la zone forestière européenne.

4.1. L'accouplement chez les loups

Selon nos informations collectées variées (cadavres de loups étudiées, taches de copulation trouvées sur la couverture neigeuse, urines féminines contenant un peu de sang indiquant une phase de préœstrus...), **il est clair que la majorité des femelles de loups adultes s'accouplent au cours des deux premières décades de février (67%, n = 216)**. À l'exception d'un cas enregistré (note du traducteur : voir plus loin), la copulation la plus précoce des loups a été enregistrée dans la première décade de janvier, tandis qu'en mars, nous avons encore enregistré l'œstrus chez quelques femelles.

L'exception mentionnée était la suivante. Le 26 novembre 2016, nous avons photographié dans la forêt de Naliboki une louve qui semblait être gravide (voir photo 182). Nous n'en doutons plus, lorsque fin février 2017, nous avons découvert le site de mise bas des loups avec 17 tanières. Le site a été utilisé il y a plus d'un mois pendant une période assez longue : 20-30 jours. Cet endroit est situé à 2,1 km de l'endroit où la photo de la femelle gravide a été prise. En mai 2017, nous avons observé 4 louveteaux étonnamment gros (5-6 mois) dans l'endroit qui est situé à une distance de 3,9 km du piège photographique, où la photo de la femelle gravide a été prise en novembre. Ainsi, après toutes ces découvertes, il ne fait aucun doute que la femelle louve est tombée enceinte fin septembre. La cause possible de cette particularité de reproduction pourrait être liée à la perte de la portée des femelles en mai 2016. Juste à l'endroit où nous avons observé les petits exceptionnellement gros en mai 2017, en mai 2016, il y avait des louveteaux tués à coup de sabot (Note du traducteur : par des ongulés ?). Donc, c'était dans la zone centrale, où en Novembre 2016, une louve femelle gravide a été enregistrée.

L'une des questions comportementales importantes de l'accouplement chez les loups est de savoir dans quel groupe social de loups le comportement d'accouplement et la copulation se produisent. Par exemple, Schmidt et al. (2008), en se basant sur un matériel assez limité (seulement 6 femelles équipées d'émetteurs), ont conclu que la paire de reproducteurs ne se séparait pas des autres membres de la meute pour l'accouplement. D'un autre côté, les matériaux de grande taille, mais plus dispersés, sur l'accouplement de loups de Russie suggèrent plutôt le contraire (Danilov et al., 1985).

Danilov et al. (1985) ont également parlé d'un grand groupe de loups n'ayant pas de descendance et constitué uniquement d'adultes, vraisemblablement non apparentés. **Nous dirons qu'en Biélorussie, chez les loups, les deux situations d'accouplement sont présentes.**

En Biélorussie, pendant la saison des amours pour les loups, nous avons souvent constaté qu'une paire de reproducteurs potentiels (« paire d'accouplement ») marchait pendant longtemps sans aucun contact avec d'autres loups. Dans deux cas, nous avons enregistré deux femelles reproductrices et un mâle. Une telle option d'un groupe d'accouplement chez les loups (c'est-à-dire une ou deux femelles reproductrices et un mâle adulte) constitue environ le tiers des informations respectives sur la question.

Dans les autres cas enregistrés, il y avait plus de loups inclus dans un groupe d'accouplement. Cependant, en utilisant des traces dans la neige, il était difficile de dire quels autres loups suivaient les couples reproducteurs potentiels. Cependant, l'information que nous avons obtenue des chasseurs, quand tout le groupe de loups a été tué (en utilisant la chasse avec fladry ou en tuant des loups à partir d'un hélicoptère), peut suggérer plus.

Nous avons appris qu'un autre tiers des groupes de loups avec une femelle reproductrice était en effet un groupe normal avec des petits de l'année ou des loups plus âgés (et des louveteaux d'un an), vraisemblablement les petits de l'année précédente. De plus, dans une telle meute familiale, il peut y avoir un ou deux autres adultes (femelles ou mâles) au cours de la période d'accouplement. Ces adultes supplémentaires étaient principalement des femelles en œstrus. **Ainsi, dans un tel groupe familial de loups, il peut y avoir une à trois femelles reproductrices pendant la période d'accouplement. Lorsque le taux de persécution des loups a augmenté, la fréquence d'un tel groupe d'origine familiale a diminué. Les chasseurs tuent les louveteaux plus facilement, de sorte que les familles ont disparu. Nous avons enregistré la même tendance, quand les lynx sont devenus communs dans la forêt de Naliboki ; les lynx tuent la plupart des louveteaux (voir le chapitre 6), et les meutes familiales de loups ont presque disparu.**

Un autre tiers du matériel lié aux informations recueillies grâce à la chasse aux loups sur la socialité de l'accouplement suggère nous apprennent que pendant la saison des amours dans la population de loups il y a beaucoup de groupes de reproduction composés d'une ou plusieurs femelles reproductrices et deux ou plus (jusqu'à sept) mâles adultes.

Une fois dans la forêt de Paazierre, un groupe de loups a été tué, composé d'une femelle reproductrice et de 8 grands mâles. Dans un tel cas, un seul mâle suit de très près la femelle en œstrus (marchant juste derrière), tandis que d'autres mâles, c'est-à-dire les concurrents en accouplement, suivent la femelle à quelques centaines de mètres derrière. C'est la même chose que Danilov et al. (1985) en Russie, mais ceci n'était pas observé en Pologne (Schmidt et al., 2008).

En outre, nous aimerions ajouter que parmi les 27 groupes de loups qui ont été complètement tués en février (période d'accouplement pour les loups), il y avait 6 groupes composés de 3 à 6 jeunes non-reproducteurs dans leur première ou leur deuxième année de vie.

Ainsi, tout ce qui précède suggère qu'en Biélorussie, un couple reproducteur se sépare assez souvent des autres membres de la meute pour l'accouplement.

Nous supposons également que dans une grande zone protégée sans élimination des loups, il y a une proportion considérablement plus élevée de meutes de loups non séparés pendant la saison des amours. D'un autre côté, plus le taux de persécution par les humains est élevé, plus l'âge des loups qui composent la meute est élevé.

À travers les actions d'élimination des loups, une partie des adultes seuls et des petits groupes d'adultes (2 à 3 individus) augmente considérablement, car les adultes plus expérimentés se sauvent plus facilement que les jeunes loups. À son tour, cette situation avec les loups adultes seuls entraîne l'émergence de groupes d'accouplement composés uniquement d'adultes pendant la saison des amours. Peut-être que Schmidt et al. (2008) n'ont pas trouvé un tel schéma de groupes d'accouplement sur leur petit groupe de matériel rassemblé dans la partie polonaise de la forêt de Bielaviezha (seulement 6 femelles ont été suivies).

Nous avons des informations anecdotiques sur la distance entre les loups reproducteurs et les autres membres de la meute lors de l'accouplement, dans le cas d'une séparation temporelle de la meute. Grâce au suivi des traces dans la neige et à l'aide du marquage des louveteaux à l'aide de l'élimination chirurgicale d'un doigt, nous avons estimé cette distance suffisamment précise dans sept situations.

Tout d'abord, il convient de préciser que cette distance est un paramètre très variable, car les paires d'accouplement et les autres membres de la meute

bougent tout le temps. Les reproducteurs étaient plus mobiles et marchaient pendant environ 19 à 36 km par vingt-quatre heures, tandis que les autres parties subordonnées des meutes, composées principalement de jeunes loups, se déplaçaient nettement moins et restaient parfois dans une zone relativement petite (2-5 km²) pendant plusieurs jours. Quoi qu'il en soit, la distance entre les reproducteurs et les autres membres des meutes a été estimée entre 2 et 13 km, avec une moyenne 4,9 km.

Ainsi, en Biélorussie, l'accouplement chez les loups se produit principalement dans les trois situations sociales suivantes : (1) un couple seul ; (2) tout une meute d'origine familiale qui comprend des petits de l'année biologique actuelle et (ou) précédente, avec une à trois femelles en œstrus, parfois un ou deux autres adultes; (3) un groupe d'adultes avec une à trois femelles en œstrus et un mâle dominant qui essaie de garder les femelles reproductrices pour lui-même, alors que d'autres mâles (habituellement un à quatre) gardent une distance de sécurité, mais suivent le groupe d'accouplement avec ténacité.

Si le taux de persécution des loups par les humains est faible ou modéré, ces trois situations d'accouplement sont plus ou moins présentes aussi bien dans les aires protégées qu'à l'extérieur. Avec l'augmentation du taux de persécution des loups par les chasseurs, ou lorsque les lynx atteignent des densités de population modérées à élevées, la seconde situation sociale, dans laquelle les loups se reproduisent (une meute entière d'origine familiale) devient plus rare.

4.2. Mise bas et élevage des louveteaux de quelques jours

Dans le chapitre sur les méthodes, nous avons déjà présenté une partie de nos connaissances sur la reproduction de loups en Biélorussie, dans la mesure où il était nécessaire de fournir des connaissances suffisantes pour expliquer les méthodes de recherche d'un repaire de loups.

Dans cet article, nous décrirons plus à fond nos découvertes sur le comportement de mise bas des loups. Il faut noter qu'avec notre approche de l'étude sur la reproduction des loups (sans *radiotracking*) nous nous sommes limités à estimer précisément le mouvement des loups durant cette période.

En dépit du fait que nous ne pouvions pas mesurer le mouvement précis des loups reproducteurs dans la période qui précède la mise bas, même avec des informations recueillies par l'observation des traces sur les pistes, c'était très facile d'observer le changement de comportement des reproducteurs lors de « la mise en tanière ». Cela signifie que les reproducteurs commencent à se cantonner dans une zone plutôt petite [...].

Ici, il est important de préciser que sous le terme de reproducteurs au stade de mise bas, nous entendons une ou plusieurs femelles gravides avec un mâle adulte ou parfois plusieurs mâles. En outre, il peut s'agir d'une femelle non gravide parmi les « reproducteurs » mentionnés.

Mech & Boitani (2003) ont appelé un tel individu supplémentaire à la tanière un « adopté ». Cependant, comme le rôle et l'origine des « adoptés » sont toujours ambigus et discutables, nous évitons ce terme. Nous savons pertinemment qu'en dehors de la paire reproductrice (c'est-à-dire une femelle gravide et son mâle ; peut-être le père des louveteaux à venir), il peut y avoir d'autres individus « autorisés » ou apparentés. Par conséquent, lorsque nous parlons de « reproducteurs au stade de la mise bas », cela signifie soit un couple reproducteur isolé, soit un groupe reproducteur plus important.

Une question intéressante à laquelle il faut répondre maintenant est de savoir à quelle distance des reproducteurs cette « partie non-reproductrice » reste. Dans notre travail, il est assez rare qu'ils restent à proximité du site de mise bas, néanmoins, les deux situations ont été observées dans notre expérience.

Selon nos informations basées sur le repérage, le marquage des louveteaux et le piégeage par la caméra automatique, cette distance entre les reproducteurs et les *yearlings* variait généralement entre 3 et 8 km.

Le changement de comportement susmentionné chez les loups reproducteurs se produit habituellement 10 à 15 jours avant la mise bas. Les reproducteurs commencent à rester sur cette zone relativement petite (jusqu'à 20 km², habituellement 8-12 km² seulement). Dans cette période qui précède la mise bas, **les femelles gestantes restent beaucoup dans le site de mise bas choisi, marchant de moins en moins avec un rayon de plus en plus court de 0,6 à 2,2 km.**

Autour de cette période, c'est-à-dire 10 à 15 jours avant la parturition, les reproducteurs commencent à creuser beaucoup. Il en résulte de nombreuses petites fosses, des fosses plus profondes, des entrées élargies de

terriers de blaireaux ou de renard roux, des terriers faits maison ou seulement quelques tentatives pour créer un terrier comme une entrée seulement, etc. Sur le site de mise bas il est facile de reconnaître les traces des loups reproducteurs. La femelle gravide préfère marcher lentement, laissant une piste ondulée, comme une piste de chien. Pour elle, la marche est lourde, à cause de la grossesse. Sur un substrat tendre (sable ou tourbe), une femelle fortement gravide laisse des empreintes inhabituellement profondes. Les pistes des reproducteurs masculins suggèrent qu'ils sont très occupés. Pendant cette période qui précède la mise en tanière comme pendant la mise bas, les reproducteurs mâles ne marchent jamais lentement sur des routes forestières sur plus de plusieurs centaines de mètres ; habituellement ils courent.

D'autre part, pendant la période de mise bas des loups, les loups d'un an restent sur une petite surface (jusqu'à environ 70 km², habituellement 10 à 20 km² seulement). Laissés seuls, ils sont devenus timides et marchent lentement, l'emplacement et la trajectoire de leurs pistes sont caractérisés par un schéma aléatoire qui n'a pas beaucoup de sens. Leur piste ressemble à celle des individus qui traînent, en plus ils portent et laissent des choses inutiles comme des bottes en caoutchouc et des bouteilles en plastique sur leur chemin, et ils ramassent et rongent les os et les bois des ongulés. Tout ce qui précède aide beaucoup à distinguer les traces d'un couple reproducteur d'une piste parcourue par d'autres non-reproducteurs.

Ici, il convient de souligner que les parents loups peuvent aussi porter de telles «choses stupides», tout en les apportant à leurs louveteaux pour jouer. Un tel «jouet» est mordu par de petites canines minces de petits louveteaux et déposé autour des tanières, alors que les jouets des *yearlings* sont souvent oubliés, au bord des routes. **En Biélorussie, dans deux tiers des sites de loups inspectés, nous avons trouvé des «jouets» pour louveteaux.** Environ la moitié d'entre eux étaient de petites choses d'origine humaine, d'autres étaient des os et des bois de mammifères.

Concernant le comportement de marquage des reproducteurs de loups dans les périodes qui précèdent la mise en tanière ils marquent peu leur territoire. Dans ce contexte, le marquage couvre à la fois l'émission d'urine et le grattage.

En étant au repos, le reproducteur renouvelle plusieurs points de marquage (1 à 7, en moyenne deux ou trois) qui sont principalement situés sur les routes (pistes) pas très près de la zone de mise bas - habituellement à environ 2 km.

Nous avons rarement vu le reproducteur gratter près de la zone de tanière active. **Donc, en général, il y a un faible taux de marquage et une «vie de loup caché» dans la zone de 1-2 km autour de la tanière, durant au moins un mois après la parturition.**

L'exception est les crottes de la femelle et son urine, qui sont déposés dans la zone de mise bas parce que tout le temps il faut garder et prendre soin des louveteaux de quelques jours. Quant aux *yearlings* qui restent seuls, ils ne marquent pas ou rarement. Au cours de la période de reproduction du loup, les meutes sans reproduction ont tendance à continuer à marquer de manière intensive et à marquer leur domaine vital (zone beaucoup plus grande qu'une aire de mise bas).

En outre, il est intéressant de noter que 2 à 5 jours avant la parturition, il semble que le comportement de marquage des loups reproducteurs s'arrête soudainement. Alors qu'en réalité, les reproducteurs continuent à marquer dans quelques endroits.

Dans la forêt de Naliboki et la forêt de Paazierre en Biélorussie, les loups utilisent les habitats de mise bas suivants : des fourrés avec de nombreux arbres déracinés, en particulier des épicéas ; des fourrés dans les zones d'exploitation forestière avec beaucoup de restes d'arbres et de débris de bois ; des tourbière abandonnée et de petites dunes de sable avec de jeunes pins et de petites clairières à la lisière des habitats marécageux avec des arbustes denses et des baies de myrtilles.

Dans la forêt de Naliboki, il y a de grandes prairies sur des terres drainées entourées d'habitats forestiers denses. Un tel pré peut être utilisé par les loups comme habitat de mise bas, lorsque la hauteur de l'herbe est d'environ 40 cm et plus. Dans les ouvertures herbeuses, les louveteaux peuvent être placés soit à proximité du centre de la clairière ou à son bord à la frontière avec la forêt.

Les routes (pistes) à proximité ne sont pas évitées par ces familles, si l'herbe est suffisamment abritée. Dans les ouvertures herbeuses, les parents de loup préfèrent évidemment placer des louveteaux sur les canaux de drainage, s'ils y sont présents. Parfois, les parents des loups creusent des terriers de préférence dans les berges des canaux ou sur des parcelles relativement plus hautes avec une couche de sable. L'avantage évident de ce dernier habitat de mise bas est le suivant : abondance plutôt faible de moustiques, observation

facile des environs, environnements bien abrités pour les louveteaux et très souvent aussi pour les parents. Par temps trop pluvieux, les petits peuvent être temporairement déplacés dans la forêt voisine ou rester dans des terriers. Si personne ne dérange la famille des loups, ils peuvent rester dans de vastes prairies jusqu'à la mi-octobre.

Habituellement, les loups établissent leur tanière non loin de la route principale dans la zone qu'ils ont choisi pour la reproduction. Les parents loups ont besoin de savoir ce que les gens font dans la région en surveillant les situations liées à l'homme à partir de la tanière ou non loin de la tanière. D'autre part, il est pratique pour les reproducteurs de marcher sur la route, lorsqu'ils partent à la chasse et reviennent avec de la nourriture. Marquer les limites de la zone de mise bas sur la route semble être également important pour les parents loups, et sur une telle route, il peut être fait plus rapidement dans cette période très occupée. De plus, le long d'une telle route, des loups étrangers peuvent entrer dans la zone de mise bas.

Donc, ces routes (pistes) sont essentielles pour les loups durant la reproduction. Néanmoins, cela ne signifie pas que les loups aiment se reproduire près d'une route très fréquentée. Une telle route à proximité de la zone de mise bas peut être assez petite et rarement utilisée par les gens, mais en même temps, c'est toujours la route principale que les humains utilisent pour se rendre dans la zone sauvage. Les grandes routes avec circulation humaine intensive et les zones adjacentes sont normalement évitées par les loups (mais pas toujours : nous avons enregistré une fois que les louveteaux sont restés 7-10 jours dans une canalisation sous une route très fréquentée).

Dans la plupart des cas, les loups choisissent une route plutôt calme (environ 60 passages par jour) par laquelle les gens viennent dans la région. Ayant beaucoup de données sur la reproduction de loups en Biélorussie, nous avons appris que dans la plupart des cas (76%) une tanière de loups était située à une distance de 0,4-1,0 km de la route principale. De plus, dans de nombreux cas, la zone de mise bas était située à seulement 0,4-0,7 km de la route principale.

Il y a une croyance répandue selon laquelle les louveteaux (leur tanière) devaient être situés près d'un cours d'eau ou d'une autre source d'eau. En fait, il est difficile d'observer une telle relation dans nos données sur la reproduction des loups. En Biélorussie et dans les régions limitrophes, il y a 0,4-0,7 km de cours d'eau par km² en moyenne. De plus, dans les zones où le

drainage a été effectué, la densité des canaux ou cours d'eau est plusieurs fois supérieure (localement plus de dix fois) à ce qu'elle était. De plus, il existe généralement un certain nombre d'autres sources d'eau potable. Ainsi, il y a tellement d'eau à boire pour les loups que la caractéristique mentionnée de l'emplacement de la tanière des louveteaux n'est pas utile, parce que l'eau est réellement disponible partout.

La seule exception est constituée par des zones de dunes de sable avec des peuplements de pins, où les loups se reproduisent [...]. Dans un massif de dunes de sable, les loups reproducteurs créent en effet des tanières non loin d'un cours d'eau ou d'un lac glaciaire, mais cela ne signifie pas qu'un tel repaire se trouve à un ou deux cents mètres de la source d'eau. Les reproducteurs évitent évidemment de placer les louveteaux à proximité d'un plan d'eau, parce que l'environnement est généralement rempli d'individus sauvages et que les gens visitent fréquemment ces endroits. Les ongulés sauvages et les humains sont dangereux pour les petits, et les reproducteurs le savent très bien.

En analysant la situation écologique dans les sites de mise bas, nous avons constaté que les loups préfèrent situer leur tanière là où les ongulés sauvages ne sont pas très actifs. Ces animaux constituent un réel danger pour les petits (voir chapitre 6), et les parents loups le savent très bien. Habituellement, les loups suivent cette précaution de façon assez stricte. Néanmoins, il peut y avoir des exceptions. Une fois, nous avons découvert une tanière ouverte dans les racines d'un énorme chêne déraciné dans une zone d'exploitation forestière submergée, et il y avait beaucoup d'ongulés sauvages. La tanière était placée si haut qu'elle était inaccessible même pour un élan.

Malgré le fait que les loups évitent les endroits avec de nombreux ongulés pour la mise bas, dans le même temps, les endroits riches en proies (castors et / ou ongulés sauvages) doivent être situés à proximité, de manière optimale à une distance de 1-2 km .

Habituellement, lors de la reproduction les loups évitent les endroits où l'ours brun ou le lynx sont présents fréquemment, au moins, pour la majorité des cas. Cependant, il peut y avoir quelques exceptions. Par exemple, une fois dans la forêt de Naliboki, nous avons rencontré un repaire d'hibernation de l'ours brun dans la même parcelle de 2 km², où deux loups ont placé leurs petits. Cette aire de repos était encore utilisée par la famille des ours bruns jusqu'au 25 mai au moins, alors que les louveteaux y étaient installés depuis les derniers jours d'avril jusqu'à la mi-mai. La distance entre les centres de la zone

de mise bas des loups et la famille des ours bruns était d'environ un kilomètre seulement.

Quant à la présence du lynx, la formulation des règles générales est assez compliquée. Lorsque les loups et les lynx ont mis bas récemment et simultanément, et que les deux mères restent près des tanières, les tanières des loups et celle des lynx peuvent être très proches. Dans un cas, nous avons trouvé que des lynx étaient placés dans un ancien site à loup sur une île dans un marécage d'aulnes noirs, et la distance entre ce repaire de lynx et le site de loups le plus proche avec deux portée (un cas de meute à double reproduction) était seulement d'environ 500 mètres. Lorsque les petits sont âgés de plus de 10 jours et que les mères laissent les portées seules pour partir en chasse, une telle proximité de tanière de lynx et de tanière de loup n'est pas courant.

Nous voudrions dire qu'il y a généralement des sites de reproduction de loups qui comportent beaucoup de tanières (dans notre expérience, il y en avait jusqu'à 79) (Note du traducteur : « ! »), tandis qu'une seule tanière peut exister de plusieurs heures à plusieurs jours après la mise bas. Les parents déplacent leurs louveteaux d'une tanière à une autre tout le temps, surtout quand il y a trop de moustiques ou que le temps est pluvieux. De plus, lorsque les parents sont inquiétés tout le temps, cette nervosité pousse aussi les parents à déplacer leurs louveteaux. Sinon, il est difficile d'expliquer les nombreux déplacements de la portée.

Normalement, le nouveau repaire, où les parents déplacent les louveteaux (ce qui est motivé par les raisons ci-dessus, mais pas obligatoirement parce que des gens ont effrayé les loups), ce nouveau repaire est situé assez près de la tanière précédente (de 3 m à 1,3 km ; moyenne environ 50 m) et le plus souvent entre 10 et 30 m seulement.

Il y a deux types de « tanières » de loups : soit une tanière ouverte comme un entonnoir, plus ou moins évasé et profond et « à ciel ouvert » ; soit une simple dépression creusée dans le sol (comme « un nid de loup » : note du traducteur) soit un terrier (voir les différentes photos).

Les « terriers » des loups sont divisés en deux sous-types : les cavités-tanière et les terriers. Une cavité-tanière possède simplement une chambre de mise bas (le passage de l'entrée à la chambre de mise bas est absent ou presque absent).

Les litières ouvertes peuvent être divisés en deux sous-types : une fosse (entonnoir) et une simple dépression creusée superficiellement dans le sol (« nid de loup » : note du traducteur). Une fosse profonde de 25-40 cm de diamètre (Photos 63, 71, 73, 76) garde les louveteaux ensemble, économisant ainsi leur chaleur et les empêchant de traîner.

Parfois, même au début de la reproduction, les loups reproducteurs ne créent pas une telle litière ouverte mais fabriquent une grande tanière. Elle mesure environ 60-100 cm de long sur 40-70 cm de large (photos 55-57, 60, 61, 64, 65, 72, 74, 75). Assez souvent les loups agrandissent un terrier de blaireau ou de renard roux, ou parfois un terrier de castor. La «partie loup» d'un tel terrier élargi peut se prolonger jusqu'à 5,2 m de long et se termine par une chambre de 45 à 70 cm de diamètre. **Le diamètre d'entrée (passage du loup) est généralement de 30-40 cm.**

De la chambre de mise bas des loups, un passage initial nettement plus petit remonte où les petits peuvent se cacher (photo 106). Dans la tourbe et le sable, assez souvent les loups creusent entièrement leur propre terrier, habituellement de 1 à 3 m de long avec une chambre à l'intérieur.

Tous les loups reproducteurs utilisent des tanières ouvertes, mais ils ne creusent pas tous des terriers. Certains d'entre eux produisent de nombreux terriers (30-50, en particulier en tourbière abandonnée), tandis que d'autres ne creusent que quelques entrées dans des terriers de blaireaux ou de renards roux.

Les deux membres du couple reproducteur (c'est-à-dire le mâle et la femelle) créent des tanières. L'activité de creusement des loups reproducteurs commence 5 à 21 jours avant la mise bas (dans la plupart des cas, elle se produit environ 10 jours avant). Donc, trouver une tanière ne signifie pas qu'il y a déjà des louveteaux à proximité. Les petites litières ouvertes dans les fosses suggèrent soit qu'il y a déjà des louveteaux, soit qu'ils apparaîtront en rapidement dans les prochains jours.

Assez souvent, les parents n'utilisent pas les terriers créés en mai ou durant la première moitié de juin. Plus tard en juillet-août, de tels terriers peuvent être beaucoup utilisés ; en particulier s'il le temps est trop pluvieux ou trop chaud, ou s'il y a trop de moustiques. Parfois, en juin-août, les tanières de loups restent plusieurs jours dans et autour des terriers de blaireau avec des entrées élargies.

Une autre question importante est celle de la distance possible entre des zones de tanières voisines et des portées différentes. Il est logique de considérer ce paramètre si les meutes voisines se chevauchent dans leurs domaines. Autrement, dans les conditions de faible densité de population chez les loups, les meutes voisines peuvent être trop éloignées les unes des autres, et cela signifie simplement que le nombre de loups est trop bas, c'est-à-dire nettement inférieur au niveau potentiel offert par le milieu.

D'après notre expérience en Biélorussie, les meutes de meutes voisins se situaient entre 6 et 24 km, (moyenne 16,7 km) l'une de l'autre. Cependant, il peut arriver que dans la meute voisine il n'y ait pas de mise bas du tout. Une des raisons en est peut-être que la femelle dominante est stérile. Une autre cause peut être que la femelle gravide a été tuée après la saison des amours, par exemple en mars, ce qui arrive fréquemment. D'un autre côté, il peut y avoir deux ou même trois portées dans une même meute, par exemple lorsque le mâle dominant (le père) s'accouple aussi avec des filles. Dans cette situation, les portées peuvent être situées à une distance plus petite de 0,4-4,2 km (moyenne 1,2 km).

En examinant l'effet de plusieurs facteurs externes sur le comportement de mise bas des loups avec les données du tableau 4.1, nous avons constaté que le nombre de moustiques, les conditions pluvieuses et les perturbations anthropiques entraînent une complexité du comportement de mise bas chez les loups.

Sous le terme perturbation anthropique, nous entendons non seulement l'activité humaine contre les loups et leurs habitats, mais aussi la présence humaine dans les habitats du loup, ce qui est déjà une perturbation.

Avec l'augmentation des facteurs ci-dessus, un plus grand nombre de tanières a été utilisé par les reproducteurs : la pluie avec le nombre total de tanières ($r_s = 0,38$, $p = 0,04$); les moustiques avec le nombre total de tanières ($r_s = 0,42$, $P = 0,02$); les perturbation par les personnes avec le nombre total de tanières ($r_s = 0,52$, $p = 0,004$). En outre, la perturbation par les personnes (principalement des perturbations indirectes comme l'exploitation forestière) conduit à des placettes de mise bas plus utilisées ($r_s = 0,68$, $p = 0,00004$) et à des distances plus longues entre les placettes ($r_s = 0,46$, $p = 0,01$).

L'une des caractéristiques comportementales intéressantes des loups reproducteurs est que les parents ont délibérément abandonné certains petits, tout en déplaçant le reste de la portée d'une tanière à l'autre.

Au cours de notre longue expérience de la recherche de louveteaux, nous avons découvert plusieurs fois des louveteaux abandonnés sur la tanière récente : un louveteau abandonné ($n = 5$), deux louveteaux ($n = 2$), et une fois il y avait quatre louveteaux abandonnés.

Dans la plupart des cas, les louveteaux abandonnés étaient morts. Dans un cas, un louveteau a été tué par l'un des parents. Pour ces 8 cas de louveteaux abandonnés sur la première tanière, les reproducteurs avaient encore d'autres louveteaux vivants qui étaient soignés par eux. Normalement, cette abandon délibérée de quelques louveteaux est arrivée quand la portée était grande (composée de plus de 7 petits), peut-être trop grande pour les reproducteurs. Nous avons enregistré cela dans 5 cas sur 6, alors que dans 2 cas le nombre de petits était inconnu. Ainsi, il est possible que ce comportement étrange de reproducteurs ayant de nombreux petits (par exemple 8-12) soit motivé par leur sentiment d'incapacité à élever un grand nombre d'entre eux.

Mech & Boitani (2003) suggèrent qu'une jeune mère peut abandonner sa portée, par exemple en cas de reproduction multiple dans la meute. Dans notre expérience, nous n'avons pas été confrontés à cette particularité. Dans les 8 cas d'abandon délibéré d'une partie des louveteaux par les parents, pour 7 cas, nous connaissions l'âge de la mère : une seule mère était jeune (2 ans). Les six autres mères étaient âgées de plus de 3 ans; deux d'entre elles ont été tuées par des chasseurs plus tard au cours de l'hiver suivant, et nous avons déterminé leur âge avec précision (4+ et 6+).

Les cas mentionnés ci-dessus de louveteaux abandonnés sans soin se rapportent aux louveteaux des premiers jours (nouveaux nés). Cependant, mêmes les plus vieux louveteaux peuvent être abandonnés par leurs parents. Au milieu et à la fin de l'été 2013, dans la forêt de Naliboki, nous avons dû faire face à cela plusieurs fois.

Les histoires étaient les suivantes. Durant la période assez longue de 1999 jusqu'au printemps 2013, les loups vivaient dans les conditions d'une forte densité de proies de taille moyenne (et donc sans risques pour la sûreté des louveteaux) : chevreuils - en moyenne 398 individus par 100 km² ; sangliers - en moyenne 234 par km² (Note du traducteur : !) ; et castors - 847 inds pour 100 km². Ils semblaient avoir été «gâtés», ne pouvant chasser que ces proies relativement faciles à attraper, et ils ne chassaient presque pas les élan plus grands (et donc plus risqués) ni même les cerfs élaphe (Sidorovich, 2016). Peut-être, à cette époque, la population locale de loups dans la forêt de Naliboki avait-elle perdu les bonnes compétences pour chasser une proie plus grande comme l'élan.

De février à juillet 2013, ces proies moyennes ont beaucoup diminué. Une fin d'hiver extrêmement longue et anormalement neigeuse en 2013 a eu un impact dramatique sur les populations de sangliers et de chevreuils. Plus de 80% des sangliers et plus de 90% des chevreuils sont morts en mars et en avril. Puis, en juin et en juillet, la plupart des sangliers, qui ont survécu au dur printemps précoce, sont morts d'une maladie grave. L'été 2013 a été pluvieux et les castors n'étaient pas si facilement disponibles pour être chassés comme d'habitude. Dans ces conditions les loups reproducteurs ont fortement diminué et ont donc refusé leurs portées, (les petits avaient déjà entre 2 et 4 mois). Nous supposons que 7 des 11 portées ont été abandonnées à la fin de l'été 2013 dans la forêt de Naliboki (Sidorovich, 2016).

Nous connaissons l'histoire de deux portées. Une des portées, qui se composait de 5 petits en mai, a été laissée pour morte au début d'août, alors qu'il y avait encore 3 ou 4 petits. Ces louveteaux qui avaient faim, ont survécu 15-20 jours (au moins, 1-2 d'entre eux ont survécu aussi longtemps), puis ils sont morts. Une autre portée de loup, dans laquelle il y avait initialement 7 petits, a été abandonnée fin août. Les louveteaux étaient déjà assez gros pour se nourrir eux-mêmes chassant les petits rongeurs sur la grande clairière herbeuse où ils restaient. Par chance, la fin de l'été et le début de l'automne 2013 ont été caractérisés par une grande abondance de campagnols du genre *Microtus* dans la couverture herbeuse et 3 louveteaux ont survécu jusqu'au début d'octobre, quand ils ont été de nouveau acceptés par leurs parents. Néanmoins, la pénurie alimentaire a empêché leur croissance, et même en mars 2014, ils étaient plutôt petits comparés à un loup normal d'un an.

D'un autre côté, certains reproducteurs s'intéressent à leurs louveteaux déjà morts (même ceux qui sont en décomposition), en les transportant d'une tanière à l'autre, avec des louveteaux vivants. Un tel comportement des parents-loups a été enregistré par nous trois fois. Ces trois portées au moment de leur découverte se composaient de 5 louveteaux vivants et un louveteau mort, 7 louveteaux vivants et un louveteau mort (déjà malodorant), et 3 louveteaux vivants et 4 louveteaux morts.

Le vol de louveteaux entre des mères dans un cas de reproduction multiple est un autre type de comportement inhabituel chez les loups. Ils ne volent pas tous les louveteaux ; habituellement, seulement 1 à 3 petits sont prélevés sur une autre portée. Dans notre expérience de recherche et la pratique de trois

autres “dénicheurs” de louveteaux (Au total, environ 160 portées de loups ont été examinées), un tel comportement de mise bas a été enregistré six fois.

Dans les portées, nous avons enregistré des louveteaux normalement développés d'âges nettement différents. Ces portées mixtes se composaient de 3 et 4 petits d'âges différents; 4 et 1; 5 et 1; 3 et 2; 7 et 1; 5 et 4.

Il est clair que, dans un tel cas, la portée se compose de louveteaux de plus en plus petits. Parfois, cette différence de taille peut être trop grande et les plus grands louveteaux suppriment les plus petits. Le petit louveteau meurt d'une manière ou d'une autre, et il est finalement piétiné dans les matériaux de la litière. Deux fois nous avons fait face à un tel cas de louveteaux morts dans les portées mixtes. Dans l'une de ces tanières de loups, nous avons trouvé 2 petits vivants, un petit louveteau mort et 4 louveteaux nettement plus gros ; alors que dans un autre cas - 3 petits vivants, 2 petits morts et 4 louveteaux nettement plus gros.

L'un des schémas comportementaux communs de la mise bas des loups est la persécution du renard. En particulier, les loups reproducteurs tuent les renards sur leur territoire de mise bas. Habituellement, l'un d'eux creuse le terrier de renard, tandis que l'autre est en embuscade à proximité. Cette pénétration profonde dans le terrier perturbe grandement la renarde, et finalement elle tente de s'échapper. Le loup qui attend en embuscade dépasse le renard qui s'enfuit et le tue. Habituellement, la carcasse de renarde reste à 30-100 mètres du terrier détruit. Quant au blaireau et chien viverrin leur destruction pendant la période de mise bas des loups n'est pas si commune.

Une des caractéristiques spécifiques du comportement de mise bas des loups est de trouver un nouveau partenaire très rapidement, quand l'un des compagnons est mort (ou a été tué). Nous l'avons appris par plusieurs anecdotes, mais nous en connaissons quatre d'une manière très détaillée et nous avons des preuves partielles.

Ces histoires peuvent être brièvement racontées comme suit.

Histoire 1. Au début de juin, une louve encore un peu allaitante a été piétinée par six vaches dans une prairie dans une ferme de la forêt de Naliboki ; les louveteaux ont survécu d'une manière ou d'une autre, et les habitants de la ferme ont enregistré la présence de louveteaux à une distance de 1 à 2 km pendant toute la saison chaude (louveteau, empreintes de pas, etc.) ; au début de novembre, juste au même endroit, une meute de loups a été tuée ; la meute

était composée de trois petits de l'année (l'un d'entre eux était nettement plus gros que les deux autres) ; deux grands mâles (l'un d'entre eux, peut-être, était le père des louveteaux) et une femelle adulte («belle-mère»). Peut-être, la belle-mère est apparue assez tôt, sinon les petits n'auraient pas pu survivre. Nous pensons que c'était un cas de reproduction multiple dans la meute de loups, et la belle-mère était la mère d'une autre portée, parce que les louveteaux tués avaient des tailles très différentes.

Histoire 2. Dans la forêt de Paazierre, à la mi-juin, un gros mâle apportant de la nourriture à sa compagne avec des louveteaux a été tué sur un chemin menant au site de mise bas ; la mère était légèrement blessée à la patte arrière, et elle commença à se paralyser ; au bout de 5-7 jours un nouveau grand mâle est apparu avec la mère ; au début de juillet, ce beau-père a été tué ; la femelle était encore paralysée ; elle a eu un nouveau compagnon dans les 10 jours ; en décembre, tous les deux, c'est-à-dire le couple formé par la mère et le deuxième beau-père et 4 petits de l'année, ont été tués plus ou moins dans la même région.

Histoire 3. Fin mai, dans la forêt de Paazierre, un grand loup mâle et une louve en lactation ont été tués. Puis, au bout d'environ 3 jours, plusieurs loups adultes sont retournés là-bas ; à la mi-août, au même endroit, cinq loups ont été tués ; les loups tués étaient une femelle adulte et 4 petits de l'année, de tailles très différentes ; la nuit suivante, sur le même chemin, un grand loup et un louveteau ont été tués à nouveau. Ensuite, en 9 jours, un loup mâle et une femelle adulte et trois louveteaux ont été repérés à proximité. Nous supposons qu'il s'agissait d'un cas de double reproduction dans la meute de loups avec l'arrivée assez rapide d'un nouveau compagnon, lorsque le partenaire précédent a été tué.

Histoire 4. Dans la forêt de Paazierre, au début du mois d'août, deux loups adultes avec 5 petits de l'année ont été observés ; un grand mâle adulte et un louveteau ont été tués, tandis que les autres se sont enfuis ; en 10-15 jours, on a vu les deux loups adultes et 4 petits, se déplaçant plus ou moins dans la même zone ; début décembre, une meute de 6 loups y a été éliminée ; il y avait 2 petits de l'année, une femelle adulte (peut-être la mère), un grand mâle (beau-père) et deux autres mâles qui ressemblaient à des *yearlings*.

A la fin de ce point, nous aimerions conclure avec les principaux résultats des études de mise bas. Définir sous les reproducteurs de loups au stade de la mise

bas une ou plusieurs femelles gestantes avec un mâle adulte ou parfois plusieurs mâles, nos résultats suggèrent que pour la plupart des situations étudiées pendant les périodes de mise bas, les reproducteurs renvoient les autres membres de la meute (en majorité des *yearlings*), au moins pendant deux mois. Dans ce cas, les *yearlings* restent sur la distance de 3 à 8 km des reproducteurs.

La reproduction chez les loups se déroule dans plusieurs sites de tanière (jusqu'à quatre) situés à une distance de 2 à 7 km l'un de l'autre. Dans chaque site de reproduction, il y a habituellement de 10 à 30 tanières (principalement des gîtes ouverts et peu de terriers), entre lesquelles les louveteaux sont déplacés par les parents.

L'utilisation de chaque tanière n'est pas longue et dure de plusieurs heures à trois jours principalement. Le choix du site de mise bas est déterminé par les caractéristiques des habitats, la présence d'ongulés sauvages aussi peu nombreux que possible, l'absence de lynx agressifs, de bons habitats pour se déplacer non loin et la proximité de la route (piste) principale dans la zone choisie. Le nombre de moustiques, le temps pluvieux et la présence humaine déterminent la complexité du comportement de mise bas chez les loups. L'augmentation de ces facteurs conduit à un nombre plus élevé de tanières utilisées par les reproducteurs.

4.3. Élevage des louveteaux après le sevrage

Après la période de mise bas, lorsque les louveteaux des premiers jours boivent surtout du lait maternel, une nouvelle situation nettement différente commence dans la famille des loups. Les louveteaux ont besoin de lait de moins en moins et commencent à consommer de la nourriture solide, principalement de la viande apportée par les parents dans leur estomac. Les louveteaux deviennent de plus en plus mobiles et cela augmente aussi la mobilité des parents.

Des questions intéressantes doivent être soulevées. À quel âge les louveteaux commencent à consommer moins de lait maternel ? À quel âge les louveteaux commencent-ils à manger de la nourriture solide ? À quel âge le sevrage se produit-il ? Nous n'avons trouvé aucune publication importante liée à ces questions dans la zone forestière européenne.

Bien sûr, il existe de nombreux articles publiés sur les questions relatives aux loups en captivité, mais ceux-ci ne peuvent que suggérer des hypothèses pour les animaux sauvages. Donc, ces réponses doivent encore être obtenues à partir de l'observation des loups dans la nature.

Bien sûr, il y a beaucoup d'études menées sur ces questions en Amérique du Nord (Mech & Boitani, 2003 et leurs références), mais les loups américains et européens sont très différents. Ils sont comme des espèces différentes dans beaucoup de leurs caractéristiques, en particulier les traits de comportement.

Encore une fois, ces études peuvent suggérer des hypothèses à vérifier sur les loups vivant en Eurasie.

Comment est-il possible d'étudier ces questions compliquées dans la nature? Télémétrie? Nous avons fait du *radiotracking* sur douze espèces de prédateurs et savons très bien ce que la méthode peut apporter, mais aussi ce qu'elle ne peut pas faire [...].

Ici en Europe, où les loups sont si farouches, il est possible de faire des études sur des carcasses de loups et de jeunes adultes récemment tués, en recueillant des données à long terme, ce que nous avons fait.

Ainsi, nous voudrions conclure que ces questions assez importantes de la reproduction du loup sont encore mal connues dans la zone forestière européenne. Nous n'avons pas recueilli beaucoup de données sur ces questions et surtout ce sont des données sporadiques. Néanmoins, ce « peu de chose » vaut la peine d'être décrit.

Nous avons utilisé deux types de données recueillies. Premièrement, à sept reprises dans la période de la mi-mai-juin, nous avons été confrontés à des situations où des louveteaux d'âge connu (nous les avons déjà trouvés dans des tanières) mangeaient de la nourriture solide, principalement de la viande apportée par les parents. Une autre source d'information était les cadavres de femelles (n = 6) et de petits (n = 89), qui ont été tués par les chasseurs entre mai et la mi-juillet. Dans la moitié de ces cas, nous connaissions plus ou moins l'âge des louveteaux (par exemple, avant que les louveteaux ne soient tués par un chasseur, nous avons trouvé la tanière avec des louveteaux nouveaux nés).

Ces données suggèrent que la durée et l'importance de la lactation dépendent de la base alimentaire. **Si l'on compare quelques cas dans les conditions de l'offre de proies très riches et pauvres, la durée de la lactation des mères peut varier du simple au double : pour les louveteaux d'environ 40 jours, le lait maternel n'est déjà pas si important dans les conditions de nourriture riche et la mère produit peu de lait ; mais, lorsque les proies**

étaient rares, les louveteaux de près de 70 jours étaient nourris et la mère sécrétait encore beaucoup de lait. Les louveteaux tués avaient déjà de la viande dans l'estomac à l'âge de 20-25 jours, et l'estomac des louveteaux de 40-60 jours contenait rarement du lait et était rempli de viande.

Avec la fin de la phase de lactation, une famille de loups commence à se déplacer nettement plus souvent et sur de plus longues distances à chaque fois. Tout en faisant référence à cette période dans les familles de loups, les recherches utilisent fréquemment le terme de «site de rendez-vous» et le distinguent d'un site de repos (par exemple, Theuerkauf et al., 2003). Les auteurs ont défini les «lieux de rendez-vous» comme des lieux où les jeunes loups restaient plusieurs jours et où les adultes revenaient régulièrement, et les sites de repos comme des lieux où les loups se reposaient une seule fois, pendant une heure ou plus. Nous considérons ces différentes définitions comme trop sophistiquées, et évitons de les utiliser.

Dans notre assez grand ensemble de données (44 familles de loups étaient plus ou moins suivies pendant l'été) nous avons fait face à ce qui suit. Parfois, les parents loups laissaient les louveteaux dans un endroit particulier, revenaient et ramassaient (Note du traducteur : « *pick up* ») les louveteaux. Ce type de comportement ne signifie pas que ce type de lieu devrait être nommé d'une façon ou d'une autre avec un terme particulier. En effet, personne ne nomme un endroit aléatoire, où un loup a déféqué une fois. Nous pensons qu'un si court séjour des louveteaux dans un endroit donné signifie que quelque chose n'allait pas dans le choix ou que la famille faisait un trop long déplacement.

D'autres endroits, où les parents quittent leurs louveteaux, ont été utilisés plus longtemps et, dans un tel endroit, les parents passent beaucoup de temps (des heures) tous les jours. Assez souvent, les parents se reposent à quelques centaines de mètres de ces endroits, contrôlant la situation autour de la litière et évitant le déranger des louveteaux très actifs. Ces zones de repos étaient bien piétinées par les parents. Donc, les deux sites de rendez-vous et de repos existent, et nous supposons que c'est tout à fait normal.

Nous appelons un tel endroit un site d'accueil (*homesite* dans le texte : note du traducteur).

De juillet à septembre, nous avons trouvé des « *homesites* » de loups (n = 135) dans les habitats ou micro-habitats suivants :

(1) Des hautes herbes avec quelques arbustes ou sans buisson habituellement sur des terres drainées abandonnées (principalement sur des canaux de

drainage avec des tanières de loups dans les rives des canaux) – 18 (15) fois soit 13 (11)% ;

(2) Buissons de saule - 7 fois (5%) ;

(3) Grands arbres - 15 fois (11%) ;

(4) Quelques arbres dans une vieille forêt d'épicéas - 24 fois (18%) ;

(5) Fougère dans les jeunes forêts - 9 fois (7%) ;

(6) Les sites de tanières de loups, c'est-à-dire où plusieurs tanières de loups sont situées dans une petite zone pouvant atteindre 10 ha, il comprend d'anciennes colonies de blaireaux avec des entrées de terriers élargies ; habituellement, ces tanières de loups ont été créées dans des biotopes protégés (souvent dans des tourbières abandonnées) - 19 (11) soit 14 (8)% ;

(7) Zones d'exploitation forestière avec beaucoup de restes d'arbres et de reboisement précoce - 23 fois, 17% ;

(8) Champs de seigle - 2 fois, 1% ;

(9) Grandes meules de foin (dans ce seul cas, la grande meule de foin -environ 30 mètres de long et 7 mètres de large- de la dernière année était située à la lisière de la forêt - une fois, 1% ;

(10) Fourrés d'herbes et d'arbres morts dans les huttes de castors abandonnées; il y avait beaucoup de terriers de castors dans ces endroits - 17 fois, 13%.

En tenant compte des facteurs possibles et des demandes des loups pour une « zone d'accueil –*homesite* », nous avons remarqué que tous ces sites étaient bien abrités. Quand il y avait beaucoup de moustiques, les « *homesites* » de 1, 6, 8, 9 et 10 étaient principalement utilisés par les familles de loups. Pendant Le temps pluvieux, les « *homesites* » de 3, 4, 6 et 10 ont été utilisées plus fréquemment.

Au cours de la période de sevrage et après la phase de sevrage, la distance de la famille des loups à la route la plus proche et la fréquence de la présence d'ongulés sauvages dans le site de résidence n'avaient guère d'importance contrairement à la période de mise bas. En ce qui concerne la présence de personnes (par exemple, des ramasseurs de champignons ou de baies), nous avons remarqué que l'influence était particulièrement liée à la « famille de loups », car nous trouvons des types de « *homesite* » relativement différents par rapport aux perturbations humaines. Une fois, les parents ont immédiatement réagi en s'évadant avec des louveteaux pendant la première nuit, tandis que les autres restaient dans la même zone abritée malgré nos visites répétées et celles des ramasseurs de champignons. En fait, le premier

schéma d'une telle réponse était habituel, tandis que le second n'était enregistré que trois fois. Dans deux cas, il y avait de jeunes taillis d'épicéas avec quelques arbres tombés et plusieurs tanières de loups, et dans un cas, il s'agissait d'un chablis.

Il est intéressant de déterminer combien de temps une famille de loups peut rester dans un *homesite* donné. En vérifiant cela avec des hurlements, nous sommes sûrs que cela peut être assez long. Dans un cas, la famille des loups est restée dans une parcelle de quelques hectares, dans les hautes herbes des canaux de drainage, pendant au moins deux mois. Un autre cas similaire, mais cette fois dans une mosaïque d'herbe et de buissons de saules des canaux de drainage, la famille des loups est restée environ 40 jours. Un autre long séjour d'une famille de loups a été détecté dans un chablis (cinq arbres voisins dans une zone d'environ 40 hectares), où la famille a vécu de la fin avril à la fin septembre, soit cinq mois. Cependant, généralement (plus que pour la moitié des cas), les familles de loups ont utilisé ces sites durant 5-10 jours seulement.

Nous avons analysé le régime alimentaire des louveteaux par rapport au régime de leurs parents entre la mi-juillet et la mi-septembre. Nous n'avons pas pu collecter de louveteaux avant la mi-juillet, même si nous connaissions l'endroit précis de leur présence. En juin et assez souvent jusqu'à la mi-juillet, la majorité des louveteaux (parfois tous) sont recueillis par leur mère et peut-être par les deux parents. Les parents portent les crottes des louveteaux dans leur estomac (comme dans un sac), et les laissent tous tomber par vomissements (Note du traducteur : à distance de la zone de présence des louveteaux ?). Nous l'avons parfois observé dans la forêt de Paazierre à la fin du mois de juin 2003, lorsqu'une mère louve a été tuée par un chasseur dans une cachette à proximité de la tanière. Il y avait des crottes de louveteau dans son estomac. **Nous nous sommes immédiatement rendu compte que c'était la raison pour laquelle nous ne pouvions trouver que des restes alimentaires (et pas crottes de louveteaux) dans le site où séjournaient les louveteaux.**

Plus tard, dans la forêt de Naliboki, nous avons découvert deux fois le vomissement de loup avec beaucoup de crottes de louveteaux, et nous l'avons facilement reconnu.

Des études alimentaires comparatives ont été effectuées en 2004-2012 sur 13 portées et leurs parents qui ont été tués dans la forêt de Naliboki, dans les localités de Hala Balota, de Kupalishcha, de Shubin, de Kaliuhi et de Sviaty

Kalodziezh (tableaux 4.2 et 4.3). Il convient de noter que dans ces années, la base de nourriture pour les loups dans la forêt de Naliboki était très riche. En regardant les données, la caractéristique la plus distinctive de l'alimentation des louveteaux est la proportion nettement plus élevée de castors comparée à celle de l'alimentation des parents - entre 1.2 et 2.9, en moyenne 1.9 fois plus élevée.

La plupart des différences sont statistiquement significatives ($G > 31,2$; $P < 0,02$). En outre, les louveteaux mangeaient beaucoup de petits rongeurs, les attrapant eux-mêmes. Par conséquent, la portion des petits rongeurs dans le régime des petits était essentielle pour 6 des 13 portées étudiées (tableaux 4.2 et 4.3).

Vers le début d'octobre, les petits commencent à se déplacer avec leurs parents la plupart du temps, mais ils peuvent encore être laissés quelque temps dans un endroit abrité. A partir de la fin octobre ou au début novembre, les louveteaux suivent leurs parents tout le temps.

4.4. Quelques traits comportementaux des couples mixtes de chiens errants et de loups se reproduisant

Dans la forêt de Naliboki, nous avons eu la possibilité de suivre le comportement reproducteur et l'élevage des « hybrides » par deux couples mixtes. Ces histoires valent la peine d'être racontées.

- **La première histoire est la suivante.** À la fin de l'automne, à la limite de la forêt de Naliboki dans les environs d'un élevage d'animaux domestiques et d'un village, nous avons détecté un couple de chiens errants. Ils chassaient surtout de petits rongeurs et se promenaient dans la ferme d'élevage et dans la décharge du village. Ils évitaient les interactions avec les gens, étaient surtout actifs la nuit, il était donc difficile de les observer. Très souvent, ils se reposaient dans la forêt à une distance allant jusqu'à un kilomètre du village. Les chiens utilisaient trois routes qui vont du village à la forêt. Les chiens errants vivaient là entre la ferme d'élevage et la décharge du village jusqu'à la fin de janvier, quand le chien mâle a été tué par un loup ou une meute de loups. Un des ouvriers de la ferme a observé le site où le chien mâle avait été tué. Il n'y avait que des restes du chien, alors que la chienne avait disparu.

En avril, quelques habitants du village ont observé un couple étrange : un grand loup et un chien de taille moyenne sur la route non loin de la ferme. Au

début de juin, nous avons remarqué qu'il y avait une piste de loups et de chiens qui partait d'une tourbière abandonnée jusqu'à la route. À la recherche du repaire du couple mixte possible, nous avons découvert la tanière en quelques heures.

La tanière était un terrier avec plusieurs entrées (ancien terrier de renard roux élargi), qui était situé dans un grand monticule de tourbe qui était densément recouvert de framboisiers et de mûriers. Sur une distance d'environ sept mètres de la tanière, nous avons été horriblement attaqués par la chienne. C'était la même femelle que celle qui vivait avec le chien mâle tué. La chienne nous a poursuivis pendant environ 200 mètres, nous n'avons pas été blessés en nous défendant avec une hache et un gros bâton de bois. Il y a eu trois attaques répétées au long de ces 200 mètres alors que nous étions en train de battre en retraite. Dans la tanière, nous avons seulement remarqué un gros « louveteau » (environ 2 kg) et il y avait beaucoup de plumes de volaille (principalement de poulet et d'oie) autour.

Plus tard, nous avons appris que dans le village, les poules et les oies disparaissaient une par une ; peut-être, la chienne a-t-elle visité facilement le village et tué la volaille. Ici, il est intéressant de noter qu'en Biélorussie, il est courant que dans les villages, les chiens qui se déplacent librement dans les rues sont choses courantes ; personne ne connaît tous les chiens dans un village et personne ne les poursuit.

En août-septembre, le couple mixte a commencé à attaquer le bétail pendant la journée, principalement des jeunes chevaux et des vaches adultes pour attraper une mamelle. Les chasseurs ont essayé de tuer le couple mixte, mais seuls trois autres chiens domestiques ont été tués au hasard dans les environs du village.

En décembre, lors du recensement des loups, nous avons trouvé un passage de grands canidés composé d'une piste d'un grand loup et de quatre sentiers de chiens. C'était à 4 km de la ferme. Il n'y avait aucun doute que les sentiers appartenaient à la famille hybride. Ils y sont restés jusqu'en février sur une superficie d'environ 220 km².

Ils ont beaucoup marqué la région, peut-être même plus qu'une meute de loups classique. Juste avant la saison des amours chez les loups, ils avaient disparu. Nous avons entendu dire que les chasseurs ont tué des chiens dans la forêt de cette région, mais nous ne sommes pas sûrs que cela soit réellement arrivé. Même si c'était le cas, nous ne sommes pas sûrs que tous les hybrides aient été réellement tués. C'est tout ce que nous savons de ce couple mixte.

Nous voudrions ajouter que la base de nourriture pour les loups était riche et la densité de loup était assez haute dans la forêt de Naliboki durant cet hiver - 2,3 ind. par 100 km².

- Une autre histoire d'un couple mixte « loup-chien » s'est déroulée au centre de la forêt de Naliboki.

L'offre de proies pour les loups était modérée et la densité de population de loups était de 1,4 ind. par 100 km² (les loups n'étaient donc pas rares). Dans un hameau, une seule maison était occupée par un homme alcoolique. L'homme avait une chienne qui ressemblait à une laïka sibérienne (race). Le chien était libre et vivait le plus souvent à proximité du hameau. Il était intelligent et d'après les dires du propriétaire, parfois il apportait un chevreuil, un castor ou un lièvre dans la cour. Cette chienne a tué notre renard roux domestique et l'a mangé entièrement ; il ne restait que la queue de renard et le collier émetteur sur le lieu de la tuerie dans les environs du hameau.

Néanmoins, assez souvent, le chien restait attaché dans sa niche. Une fois à la fin de l'automne l'homme a commencé à boire trop l'alcool et la chienne n'a plus été nourrie. L'homme a libéré le chien de la laisse comprenant que sous l'emprise de l'alcool il ne pourrait plus le nourrir. Au bout d'un mois, l'homme a été emmené à l'hôpital.

La femelle a survécu et a même réussi à nourrir ses deux chiots mâles de l'année, qui ont pour la plupart continué à vivre dans la cour abandonnée.

À la mi-janvier, la femelle a été observée vivante en compagnie d'un grand loup mâle ; dans les environs du hameau, nous avons trouvé de nombreuses pistes de loups et de chiens et le couple a été observé plusieurs fois. Ils ont principalement chassé les chevreuils et les castors et ont vécu ensemble jusqu'au mois de mai. Le couple mixte a visité le hameau et apporté de la nourriture pour les deux chiots. Ils ne semblaient pas affamés.

La chienne a mis bas quelque part dans la forêt à la mi-avril et le 22 avril, elle a déménagé les nouveaux « louveteaux » dans la cour du propriétaire. Là, elle a creusé un profond et large terrier sous le hangar près de sa niche.

Les « louveteaux hybrides » ont été placés dans plusieurs litières ouvertes dans le hangar. Le loup mâle visitait régulièrement le hameau abandonné la nuit et nourrissait la chienne. Pendant ce temps, les chiens d'un an (les petits de la chienne de l'année précédente : note du traducteur) ont été chassés du

hameau et ils se sont rendus dans le village voisin situé à une distance de 13 km.

Puis le propriétaire est revenu à la maison ; il a accepté les hybrides et ils ont aussi été acceptés par d'autres habitants.

La chienne se déplaçait librement, et il n'était pas rare que nous enregistrions des traces jumelées du loup mâle et de la femelle sur les routes de sable à proximité du hameau.

Jusqu'au mois de mars de l'année suivante, la chienne se déplaçait avec le loup mâle. Ils ont produit beaucoup de marquages territoriaux et ont régulièrement visité l'ancienne cour du propriétaire. À ce moment-là, l'homme a vendu la maison et a déménagé dans le village voisin. À la fin du mois de mars, l'homme a capturé la chienne dans la cour et l'a transportée au village de sa nouvelle résidence. Étant attachée, elle a mis bas, à nouveau, dans la nouvelle niche de la nouvelle maison du propriétaire (Note du traducteur : hybrides ? ; l'auteur ne le dit pas). Le loup mâle a apparemment disparu. Nous n'avons plus suivi l'histoire.

Chapitre 5. Fertilité et adaptation de la reproduction chez les loups

De nombreuses études ont été publiées sur la fertilité des loups gris et la démographie (par exemple Bibikov, 1985, Mech et Boitani, 2003 et leurs références, Mech et al., 2016).

Au niveau régional, en Biélorussie et dans les pays voisins (Pologne, Lituanie, Lettonie, Estonie, Ukraine, partie occidentale de la Russie européenne, donc, dans une zone de présence étendue des loups en Europe) la fécondité chez les loups était peu étudiée avant notre travail. Bien sûr, la taille de la portée dans plusieurs de ces zones était connue, mais ce n'est qu'une des caractéristiques importantes parmi d'autres.

Les autres caractéristiques importantes sont la fréquence des cycles de reproduction chez les femelles ; l'âge de la maturité sexuelle ; la fécondité en nombre d'embryons par femelle gravide. [...]. Il est extrêmement important de savoir s'il existe ou non des adaptations relatives à la densité des caractères reproducteurs ci-dessus. De plus, la dépendance de ces caractéristiques vis-à-vis des aliments devait être analysée.

Les régulations de la reproduction du loup dans toute l'aire de répartition de l'espèce en Amérique du Nord et en Eurasie, qui dépendent de la densité, n'étaient presque pas connues. Seule l'étude par Mech (1975) a signalé que la proportion de louveteaux femelles à l'intérieur des portées augmente dans les

populations de loups à faible densité, ce qui peut potentiellement fournir un taux de reproduction plus élevé.

Dans les études publiées, la reproduction plus fréquente des femelles ainsi que les cas de reproduction double et triple chez les loups étaient principalement liés à une alimentation riche en proies et ces phénomènes n'étaient pas liés à la diminution de la densité de population de loups en raison de l'absence de telles tendances évidentes et de données correspondantes (Mech et Boitani, 2003).

Lors de notre étude à long terme sur la reproduction du loup en Biélorussie (étudiée depuis 1985), nous avons révélé et documenté tous les moyens d'adaptation de la reproduction du loup dépendants de la densité de l'espèce tels que la reproduction plus fréquente de femelles de deux ans et plus ; les meutes avec multi-reproduction (la plupart du temps en double, parfois, en triple reproduction dans une meute) ; l'augmentation de la fécondité avec un sex-ratio déséquilibré chez les petits ; la reproduction précoce des femelles d'un an et l'hybridation avec des chiens errants.

Contrairement aux premières études (Mech & Boitani, 2003 et leurs références), nous n'avons pas trouvé beaucoup de preuves soutenant l'idée que les efforts de reproduction des loups augmentent en fonction et dans le même sens que la densité des proies.

5.1. Fréquence de reproduction chez les louves et ses variations en lien avec la densité de l'espèce

En Biélorussie, environ 84% des femelles gravides sur un échantillon de 255 femelles avaient environ 2 ans et plus. Elles ont été découvertes puis contrôlées en mars jusqu'à la mi-avril. Une seule des 169 jeunes femelles (âgées de presque un an) contrôlées par nous en mars jusqu'à la mi-avril, était gravide aussi tôt.

Le tableau 5.1 représente les données susmentionnées sur la grossesse des femelles adultes (près de 2 ans et plus) par rapport à l'offre de divers proies (pauvres, moyens et riches) et le niveau de densité de population de loups (faible, moyen, élevé ; voir la plage dans le tableau). Pour la majorité des cas (plus de 90%), il y avait des embryons perceptibles dans l'utérus des femelles.

Dans le même temps, les organes reproducteurs de certaines femelles adultes (environ 2 ans et plus) étaient caractérisés par un œstrus (le dernier

enregistrement était le 11 mars) ou une embryogenèse très précoce avec une augmentation de l'utérus avec un réseau sanguin relativement développé. (Danilov et al., 1985, Kreeger, 2003). De telles femelles sans embryons évidents, mais avec ces autres caractéristiques claires de la reproduction ont été enregistrées comme reproductrices plausibles, mais il n'y en avait pas beaucoup (n = 12).

Les paramètres permettant d'attribuer les catégories «pauvre», «modérée» et «riche» aux densités de proies disponibles sont les suivants.

La densité « pauvre » se caractérise par une faible densité d'ongulés sauvages (il y avait généralement moins de 10 élans, 60 sangliers et 40 chevreuils par 100 km², aucun cerf élaphe et une densité de castors relativement faible ou moyenne, ce qui est inférieur à une famille par km²).

Une offre de proies « riche » signifie qu'il y avait plus de 100 élans et cerfs élaphe pour 100 km², plus de 120 sangliers et 180 chevreuils pour 100 km² et au moins 2 familles de castors pour un km². L'offre « modérée » de proies pour les loups en Biélorussie pendant la période de l'étude était située entre les « pauvres » et les « riches ».

Les données fournies dans le tableau 5.1 suggèrent qu'en Biélorussie, la proportion de loups femelles reproductrices était tout à fait indépendante de l'offre de proies. En effet, en Biélorussie, il n'y a pas de corrélation entre la proportion de femelles reproductrice et la densité de proie [...].

Par contre, la proportion de femelles reproductrices dépend fortement de la densité de la population de loups : faible densité de population de loups - 93% des femelles gravides de mars jusqu'à la mi-avril ; densité moyenne = 89% de femelles gravides et densité haute = 74% de femelles gravides (les différences sont statistiquement non significatives). (Note du traducteur : je ne comprends pas la force du facteur de corrélation entre le nombre de louves gravides et la densité des loups ALORS que l'auteur écrit « *les différences sont statistiquement non significatives* (the differences are statistically not significant ...).

À l'exception de la femelle *yearling* reproductrice (10-11 mois), qui a été enregistrée parmi les cadavres de louves étudiés (voir plus haut), nous connaissons deux autres cas de reproduction par des femelles d'un an.

Un cas de cette reproduction précoce d'une femelle d'un an a été enregistré au moyen d'un marquage à l'aide d'une « amputation chirurgicale » d'un doigt et d'une vérification des traces dans la forêt de Naliboki en 2001. À la mi-juillet, cette jeune mère a perdu sa portée.

Un autre cas d'élevage d'une femelle d'un an a été trouvé dans la forêt de Paazierre en 2003. Au cours des derniers jours de janvier, la majorité des individus d'une grande meute de loups, y compris une femelle fondatrice, ont disparu ; seul un gros mâle et deux autres individus nettement plus petits ont survécu. En mai 2003, il y avait des chiots dans la zone centrale de la meute ; puis, à la mi-juin, la mère a été abattue ; elle était âgée de 13-14 mois.

Nous avons donc trouvé une proportion assez élevée de femelles adultes qui se reproduisent - environ 84%. Nos données suggèrent que la fréquence des femelles reproductrices dépend de la densité de la population de l'espèce (plus la densité de loups est faible, plus le nombre de femelles réellement reproductrices augmente), mais il ne semble pas y avoir de corrélation entre le nombre de femelles reproductrices et la densité de proies.

Lorsque la densité de la population de loups est faible, la majorité (93%) des femelles adultes (âgées de 2 ans et plus) se reproduisent, et même certaines femelles *yearling* (1+) se reproduisent.

En analysant les données recueillies sur la fréquence de la reproduction chez les louves, il est intéressant de mentionner qu'il arrive parfois qu'une louve lourdement enceinte meure au cours des 10-20 derniers jours avant la mise bas.

Les femelles gravides sont relativement affaiblies et maladroitement et restent seules assez souvent, lorsque leurs mâles sont partis pour la quête de nourriture. Quel est le danger pour une telle louve ? Il peut s'agir d'un troupeau de bisons ou d'un *pack* de grands chiens errants, mais surtout de lynx adultes. Les lynx mâles particulièrement gros sont un véritable danger pour les louves lourdement gravides. Dans notre expérience, deux fois nous avons trouvé une louve très forte, sans aucun doute tuée par des lynx (Paazierre Forest, 1999; Naliboki Forest, 2012).

De plus, en mai 2017, dans la forêt de Naliboki, nous avons découvert une autre louve qui a été tuée par le loup ou le lynx. La tête et le cou étaient horriblement mordus par l'une des deux espèces (déterminer laquelle était difficile). Nous étions sûrs que la femelle gravide n'avait pas été abattue par l'Homme. Donc, tous les des loups fertiles ne se reproduisent pas.

5.2. La fécondité et ses variations en lien avec la densité de loups

Pour estimer la fécondité des loups en Biélorussie et vérifier l'influence de la densité de la population de loups et de l'offre de proies sur ce paramètre de reproduction, nous avons analysé les trois séries de données suivantes.

- Premièrement, nous avons estimé le nombre d'embryons non-résorbés chez les loups femelles, qui ont été tuées par des chasseurs dans différentes régions de Biélorussie, où nous pourrions obtenir des informations plus ou moins exactes sur la densité de la population de loups et l'approvisionnement en proies. Ainsi, ces données de fécondité ont été établies en fonction des gradients de ces deux facteurs possibles (voir le tableau 5.2).

- Deuxièmement, nous avons obtenu des données brutes à long terme (1985-2003) sur la taille des portées de loups par rapport à la densité de population de loups de la forêt de Paazierre, dans le nord de la Biélorussie, dans des conditions de proies relativement pauvres (1993-1998) ou moyennes.

-Troisièmement, nous avons obtenu des données sur la fécondité des loups (taille de la portée des louveteaux des premiers jours) provenant de la forêt de Naliboki dans des conditions de proies très riches, lorsqu'en 1999-2013, toutes les proies possibles des loups (chevreuils, cerfs, élans), les sangliers et les castors et les loups eux-mêmes étaient abondants ainsi que lorsque la densité des loups était modérée (tableau 6.1).

Avant d'analyser les données de fécondité ci-dessus, il est important de noter qu'en Biélorussie, la grossesse du loup a été caractérisée par une résorption assez élevée des embryons - en moyenne environ 16%. Ceci semble être corrélé à la densité de population de l'espèce : faible densité de loups - 8% des embryons résorbés ; densité moyenne - 20% ($G = 5,3$, $P = 0,01$) ; densité élevée - 18%.

En ce qui concerne le nombre d'embryons non résorbés par femelle gravide, il varie de 2 à 13, avec une moyenne de 5,0 à 8,9 dans différentes situations en relation avec la densité de la population de loups et l'approvisionnement en proies (tableau 5.2).

En regardant ces données, nous n'avons remarqué aucun changement de fécondité qui pourrait être dirigé le long du gradient de l'offre de proies. Dans le même temps, ce paramètre de fécondité avait des valeurs nettement plus élevées, lorsque la densité de la population de loups était faible ($U > 47$, $P < 0,01$).

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, nous disposons de données détaillées sur la taille des portées de loups par rapport à la densité de la population de loups de la forêt de Paazierre dans des conditions de proies relativement pauvres ou de proies en densité moyenne (tableaux 5.3 et 5.4).

En analysant ces données, les résultats suivants ont été obtenus.

Les indices de l'abondance des loups étaient significativement corrélés négativement avec la destruction des loups au cours des deux années précédentes. Ceci suggère que les fluctuations du nombre de loups entre 1990 et 2003 dans la forêt de Paazierre ont été considérablement affectées par la persécution par les humains ($R^2 = 0,36$, $P = 0,025$ pour le dénombrement des traces de loups, $R^2 = 0,30$, $P = 0,04$ pour la densité de loups estimée par élevage de gibier local, $n = 14$ ans, données du tableau 5.3).

Reliant la taille des portées et le pourcentage de femelles chez les louveteaux avec une densité de population de loups, les régressions statistiquement significatives suivantes ont été trouvées :

(1) taille moyenne de la portée liée à la densité de population - $Y = 7,55 - 0,79X$, $R^2 = 0,49$, $P = 0,006$;

(2) nombre moyen de louveteaux femelles dans la tanière liés à la densité de population - $Y = 3,35 - 0,49X$, $R^2 = 0,36$, $P = 0,02$;

(3) taille moyenne de la portée liée au comptage des traces de loups - $Y = 7,27 - 0,88X$, $R^2 = 0,48$, $P = 0,006$;

(4) nombre moyen de louveteaux femelles dans la tanière liés au comptage des traces de loups - $Y = 2,98 - 0,52X$, $R^2 = 0,52$, $P = 0,004$;

(5) pourcentage de femelles parmi les petits en fonction de la densité de population - $Y = 63,3 - 4,9X$, $R^2 = 0,30$, $P = 0,05$;

(6) pourcentage de femelles parmi les louveteaux liés au comptage des traces de loup - $Y = 61,1 - 8,3X$, $R^2 = 0,57$, $P = 0,002$.

Dans la forêt de Paazierre, la taille des portées varie de 2 à 10 louveteaux, avec une moyenne de 6,1 (tableau 5.4) ; les louveteaux comptés avaient 20 jours maximum. Il y avait une nette variation d'une année à l'autre de la taille moyenne de la portée de 4,8 à 7,7 petits.

La taille des portées était significativement corrélée négativement par rapport aux indices de densité de loups. L'augmentation inversement proportionnelle de la taille de la portée ne concernait que les femelles (graphiques 5.1-5.4). Le nombre moyen de femelles dans une portée variait de 2 pour la densité de loups la plus élevée à 5,4 pour la densité de loups la plus basse.

Le nombre de louveteaux mâles dans une portée n'a pas pu être relié à la densité de la population de loups et, en moyenne nous avons trouvé 2,8 louveteaux mâles pour toutes les portées entre 1990 et 2003.

[...]. Plus la densité de loup était faible, plus la proportion de femelles parmi les petits était élevée (tableau 5.4). Des résultats similaires ont été trouvés en Amérique du Nord (Mech, 1975).

Globalement (Note du traducteur : sur l'ensemble des données ?), le sex-ratio des louveteaux ne différait pas significativement de 1 pour 1 ; 55,5% étaient des femelles et 44,5% étaient des mâles ($G = 1,2, P > 0,1$).

Les variations interannuelles de la proportion de femelles parmi les petits variaient de 39,0 à 69,6%. Au cours des années de densité de population relativement faible chez les loups (1998-2003), la proportion de femelles parmi les petits était supérieure à celle observée lors du dernier pic de population de loups en 1995-1997 : 51,7-69,6 (moyenne 61,7%) par rapport à 39,0-53,6 (47,1)%. Cependant, la différence de moyennes n'était pas statistiquement significative ($G = 2,0, P > 0,1$).

Néanmoins, en comparant la proportion de femelles parmi les petits durant les trois premières années de faible densité de population de loups à celle de la densité de population de loups, on constate que la différence de moyenne était plus prononcée et statistiquement significative : 67,6-69,6 (68,7) % contre 39,0-53,6 (47,1)% ($G = 4,2, P = 0,04$).

Nous avons donc trouvé des adaptations prononcées de la reproduction du loup dans la forêt de Paazierre en rapport avec la densité des loups.

L'augmentation de la fécondité des femelles reproductrices et de la proportion des femelles chez les louveteaux, ont contribué à la croissance de la population. Cette constatation peut expliquer (note du traducteur : en partie ?) comment se fait-il qu'il puisse encore exister des loups dans des conditions de forte persécution par l'homme.

Cependant, la question demeure de savoir pourquoi, avec l'augmentation de la taille des portées, le nombre de louveteaux femelles augmente mais pas celui des mâles.

L'âge très jeune des louveteaux étudiés dans notre travail (< un mois) suggère que le sex-ratio en faveur des femelles dans les portées se situe peut-être au stade de la conception ou de la mortalité in utero.

En outre, nous avons évalué la taille des portées dans la population locale de loups dans la forêt de Naliboki dans les conditions d'une offre de proies très riche en 1999-2013 et en même temps avec une densité de population de loups de 0,9 à 2,5 (moyenne 1,8) par km². Le nombre limité de résultats (Seules 38 portées nous ont permis de compter précisément le nombre de louveteaux) ne fournit pas l'estimation de la taille de la portée pour chaque année. Par conséquent, nous avons établi la taille moyenne des portées pour toute la période. Étonnamment, malgré une énorme diversité des proies et de biomasse (voir le chapitre 2), la taille moyenne des portées de loups était seulement de 5,6 louveteaux ; cf. dans les conditions d'une base alimentaire pauvre ou modérée pour les loups dans la forêt de Paazierre, la taille de la portée de l'espèce était en moyenne de 6,1 (la fourchette des moyennes entre les années était de 4,8-7,7).

À cet égard, il est intéressant de mentionner la situation suivante qui est apparue depuis avril 2013. L'hiver 2012-2013 a été très dur, très long et avec d'énormes chutes de neige. Dans ces conditions difficiles, la plupart des chevreuils et des sangliers sont morts, de sorte que l'offre de proies pour les loups dans la forêt de Naliboki a sérieusement diminué. Depuis avril 2013, nous n'avons connu que le nombre précis de louveteaux nouveaux nés pour 5 portées ; 11, 9, 4, 5, 7 et 6 louveteaux (moyenne de 7,0). La densité moyenne des loups était légèrement plus faible au cours des hivers 2013-2017 dans la forêt de Naliboki qu'auparavant - 1,4 ind. par 100 km² en moyenne.

Les données ci-dessus suggèrent peu de choses sur les changements liés à la base alimentaire dans la fécondité du loup. Cependant, la taille plutôt faible des portées (seulement 5,6 louveteaux) dans les conditions d'une offre de proies très riche (nettement plus riche que dans tous les autres cas) suggère une fois de plus que l'offre de proies dirige la fécondité des loups en Biélorussie. (Note du traducteur : ce n'est pas clair et ces phrases semblent se contredire ; voici le texte original : « *The above data suggest not much about the food base-related changes in the wolf fecundity. However, the rather low litter size (only 5.6) in the conditions of a very rich (markedly richer than in all other cases) prey supply once more suggests that prey supply does drive fecundity in wolves in Belarus.* »).

5.3. Les reproductions multiples en tant qu'adaptation de la reproduction en fonction de la densité des loups

La multi-reproduction dans des meutes de loups est un phénomène déjà enregistré dans les populations de loups d'Amérique du Nord (voir Mech & Boitani, 2003 et ses références) et d'Eurasie (Danilov et al., 1985 ; Sidorovich, 2011, 2016).

Dans la monographie sur le loup de Mech et Boitani (2003), deux facteurs ont été identifiés qui pourraient être responsables d'une telle particularité de reproduction chez les loups : une base alimentaire riche (Mech et al., 1998) et un taux élevé d'élimination des loups par les humains (Ballard et al., 1987).

Quoi qu'il en soit, en tenant compte de toutes les suggestions mentionnées dans la monographie, il semble que la discussion sur les reproductions multiples dans des meutes de loups par Mech et Boitani (2003) soit faussée par l'hypothèse qu'une offre de proies riches conduit à l'augmentation de la fréquence des reproductions multiples au sein d'une meute.

Il y a quelques années, nous avons tendance à faire la même inférence (Sidorovich & Rotenko, 2014), lorsque nos données sur les reproductions multiples étaient les suivantes : 3 cas dans les conditions de faible densité chez les loups et d'appauvrissement en proies ; et 7 cas dans les conditions de fourniture de proies riches et de densité locale moyenne ou élevée chez les loups.

Aujourd'hui, après les résultats de l'étude de 2014-2017 dans la forêt de Naliboki avec des densités de proie moyennes ou même médiocres en 2014-2015, le ratio susmentionné est de 8 à 7, respectivement: 8 cas dans les conditions de faible densité chez les loups et l'offre de proies pauvres ou modérées ; et 7 cas dans les conditions de fourniture de proies riches et de densité locale moyenne ou élevée chez les loups. Ainsi, nous avons eu plus de cas de reproductions multiples dans les conditions de l'offre de proies pauvre.

Aussi, si l'on ne considère pas la densité de population des loups à l'échelle locale mais à plus grande échelle : couvrant un terrain plus vaste y compris le massif forestier avec une réserve (comme la forêt de Naliboki), mais aussi des zones rurales et des mosaïques agriculture-forêt, où les loups sont fortement persécutés chaque année. Il semble que toute la population de loups en Biélorussie ait une densité relativement faible.

En effet, chaque année, l'extermination des loups dans les zones de gibier (chasse) conduit à une population de loups «insaturés» même dans la période post-reproductrice.

De plus, chaque année, avant le début de la saison des amours des loups, la moitié d'entre eux sont abattus par les chasseurs. Ainsi, en Biélorussie, pendant l'accouplement, les loups se trouvent dans les conditions d'une population raréfiée avec d'importantes capacités offertes par l'habitat présent. De telles conditions peuvent amener la population à réagir à la situation par une intensification de la reproduction.

Revenons aux cas enregistrés de reproduction multiple dans des meutes de loups en Biélorussie et disons que la majorité des cas de reproduction multiple de loups dans la forêt de Naliboki et la forêt de Paazierre (13 sur 15) ont été enregistrés dans des conditions de faible densité de l'ensemble de la population de loups.

En ce qui concerne la base alimentaire à la reproduction, dans 8 cas la base alimentaire était pauvre ou modérée (2 à 6) et dans 7 cas la base alimentaire était riche.

Ce qui précède nous amène à supposer que les reproductions multiples chez les loups, au moins en Biélorussie, ont pour but d'augmenter la productivité des loups dans les conditions d'une population à faible densité et fortement persécutée. En d'autres termes, en Biélorussie, nous avons une adaptation de la reproduction du loup en fonction de leur densité.

Ce phénomène de reproduction multiple dans une meute de loups est intéressant et peut provenir de plusieurs situations différentes. Il est justifié que chaque cas soit décrit. Tout en décrivant plusieurs cas de reproductions multiples, nous prêterons attention aux détails suivants : quand et où la reproduction multiple a-t-elle eu lieu ? Que savait-on du groupe des loups concerné ? Comment ces individus ont-ils été distribués au sein de la meute pendant la période de mise bas (habituellement fin avril jusqu'à fin juin) et après cette période ? Combien de portées ont été enregistrées dans la meute ? Les louveteaux des portées étaient-ils mélangés ou non ? Quelles étaient les densités de loups à l'échelle locale et à l'échelle de la population plus globale ? Quelle était l'offre de proies ? Nous décrirons les cas de reproduction multiple

en commençant par le plus récent et en finissant avec le premier que nous avons découvert.

Cas 15. 2017 ; Forêt de Naliboki ; deux loups différents des loups apparentés, provenant de la meute d'hiver de 7 loups sur le même territoire ; la première portée est née à la fin d'avril et la seconde au début du mois de mai séparées par une distance d'environ 5 km, puis au début de juin, les deux portées ont été déplacées dans la même zone d'un kilomètre de diamètre. Cette zone de regroupement a été occupée au moins un mois ; la densité locale des loups était moyenne, mais la population plus globale des loups était faible ; la base alimentaire était moyenne.

Cas 14. Mai-juin 2017 ; Forêt de Naliboki ; cinq loups adultes sont restés ensemble tout l'hiver, la meute se composait de trois femelles et de deux mâles, les deux mâles étaient plutôt gros ; assez souvent, un des mâle marchait séparé du groupe ; les trois femelles semblaient être gravides et dans la deuxième quinzaine d'avril, elles ont accouché à une distance de 0,92, 0,72 et 0,95 km l'une de l'autre ; un mâle s'occupait surtout de deux femelles reproductrices, tandis que l'autre mâle prenait soin de la troisième femelle reproductrice ; dans l'une des zones de tanières, tous ces loups furent observés le 1er mai ; deux portées ont été éliminées par un lynx mâle à la fin d'avril et aux premiers jours de mai, tandis que la troisième portée a disparu à la mi-juin ; ensuite, les cinq loups ont commencé à se déplacer dans le domaine vital d'hiver précédent et ils marquaient beaucoup ; la densité de loup local et à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était moyenne.

Cas 13. 2016 ; Forêt de Naliboki ; un mâle adulte avec une fille exceptionnellement petite de 3 ans et une femelle assez âgée (mère de la fille et âgée d'au moins 6 ans, mais plus probablement âgée de 8 ans) ; ces trois loups composaient la meute durant tout l'hiver 2015-2016 ; les deux femelles sont tombées enceintes et sont restées ensemble jusqu'en mai, mais quelques jours avant la mise bas de la mère, au début de mai 2016, la fille s'est séparée et a mis bas dans une tanière située à 2-4 km de la tanière de la mère une semaine plus tard ; le mâle s'occupait des deux femelles ; en juin et en juillet, les petits des deux portées ont disparu graduellement ; en août-septembre, les deux mères avaient disparu et seul le mâle était fréquemment enregistré dans les aires de mise bas des deux femelles ; un lynx mâle assez gros était souvent enregistré dans les aires de mise bas des loups parfois quelques minutes après les loups ; nous supposons que le lynx a tué les louveteaux et peut-être les

deux mères ; la densité locale des loups était moyenne, mais la densité de loups à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était moyenne.

Cas 12. 2016 ; Forêt de Naliboki ; presque la même situation que dans le cas 15 ; ce pack provenait également du pack d'hiver de 7 loups (et à la fin de l'hiver seulement 6) sur le même territoire ; en février 2016, une grosse femelle de la meute (peut-être la fondatrice) a été tuée ; au printemps 2016, il y avait deux femelles reproductrices ; l'une d'entre elles a mis bas à la mi-avril et l'autre à la mi-mai à une distance d'environ 3 à 5 km l'une de l'autre ; puis, au début de juin, elles sont restées à une distance de 0,5 à 2 km l'une de l'autre ; les deux mères ont peut-être été soignées par le même mâle ; à la mi-juin, l'une des portées a été piétinée par un troupeau de bisons ; dans l'autre portée, la majorité des louveteaux a survécu jusqu'à l'hiver ; la densité locale des loups était moyenne, mais la densité de loups à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était moyenne.

Cas 11. 2015 ; La forêt de Naliboki ; presque la même histoire que le numéro 13 ; le même mâle adulte avec la même fille exceptionnellement petite de 2 ans et une femelle assez âgée (mère de la fille), ces trois loups composaient la meute durant tout l'hiver 2014-2015 ; les deux femelles sont tombées enceintes et sont restées ensemble tout le temps et ont mis bas dans une zone d'un km² ; quand nous avons découvert les tanières, elles étaient à une distance de 0,4 km seulement l'une de l'autre ; les portées n'étaient pas mélangées ; les deux portées n'ont pas survécu jusqu'à l'hiver ; la densité locale des loups était moyenne, mais la densité de loups à l'échelle de la population était faible ; la base de nourriture était pauvre.

Cas 10. 2014 ; Forêt de Naliboki ; en mai, dans une zone de mise bas de loups, nous n'avons pas réussi à découvrir la tanière active, et en même temps, tout en cherchant des louves, beaucoup d'indices suggéraient qu'il y avait deux portées dans cette zone ; plus tard en septembre-octobre, lors de hurlements provoqués sur la zone, nous avons simultanément obtenu des réponses de deux portées avec des adultes séparées d'environ 0,5-1 km ; Au début de septembre, les forestiers locaux ont vu un groupe de loups avec cinq loups adultes (relativement gros) et de nombreux petits (environ 10) avec un taille nettement différente ; le groupe de loups traversait la route à environ 30 mètres devant le véhicule, et les forestiers les ont vus très distinctement ; Au cours de l'hiver 2014-2015, il y avait deux grandes meutes de loups dans la

zone, avec 7 et 9 individus ; les domaines vitaux des meutes se chevauchaient considérablement ; la densité de population locale chez les loups était élevée, mais la densité de loup à l'échelle de la population était faible ; la base de nourriture était pauvre.

Cas 9. 2013 ; Forêt de Naliboki ; le 11 mai, trois portées de loups ont été trouvées à proximité les unes des autres ; la distance entre les tanières était de 0,38, 0,22 et 0,43 km ; une portée était âgée d'environ 40 jours, la seconde d'environ 15-18 jours, la troisième était constituée de petits nouveaux nés aveugles ; les première et deuxième portées étaient très clairement mélangées comme suit : 2 et 2 pour la première et 2 et 5 dans l'autre ; à la fin du mois de mai, quatre loups adultes se déplaçaient ensemble dans la zone des tanières, de sorte qu'il n'y avait qu'un seul mâle adulte qui surveillait les louveteaux ; la «famille des trois mères» est restée ensemble jusqu'à la mi-juillet, puis elles ont commencé à se séparer ; pas un seul louveteau des trois portées n'a survécu avant l'hiver 2013-2014 ; les quatre reproducteurs provenaient de la meute de 10 loups de l'hiver précédent de 2012-2013, et durant l'hiver 2013-2014, il n'y avait que 9 individus adultes et subadultes ; la densité de la population locale chez les loups était plutôt élevée, et la densité de loup à l'échelle de la population globale était moyenne ; la base alimentaire était riche jusqu'à la fin avril 2013, puis plutôt médiocre en raison de l'effondrement des populations de chevreuils et de sangliers.

Cas 8. 2013 ; Forêt de Naliboki ; il y avait deux femelles reproductrices avec leurs sites de mise bas situés à une distance de 2 à 3 km l'un de l'autre ; peut-être le même mâle adulte s'est occupé des deux mères ; les reproducteurs provenaient de la meute de 4-6 loups durant l'hiver 2012-2013 ; à la mi-janvier 2013, une grosse femelle de la meute (peut-être fondatrice) a été tuée ; les deux mères se sont séparées en août 2013 et l'une des mères avec des louveteaux s'est déplacée vers une mosaïque agriculture-forêt assez lointaine (5-7 km) de la zone de mise bas ; le reste de leur histoire est inconnu ; l'autre mère avec 4 louveteaux survivants a créé une meute de sept individus qui sont restés dans le même territoire que celui de l'hiver précédent ; la densité de population locale chez les loups était plutôt élevée, et la densité de loup à l'échelle de la population générale était moyenne ; la base alimentaire était riche jusqu'à la fin d'avril 2013, puis plutôt médiocre en raison de l'effondrement des populations de chevreuils et de sangliers.

Cas 7. 2012 ; Forêt de Naliboki ; à la fin d'avril, nous avons détecté un couple reproducteur avec une portée âgée d'une dizaine de jours ; nous n'avons pas pu voir les louveteaux, mais leur présence dans la zone était évidente ; le 21 mai, à une distance de 2,2 km du site de mise bas mentionné, nous avons découvert une autre tanière avec 11 petits, qui étaient encore pour la plupart aveugles, c'est-à-dire âgés de 8 à 10 jours ; il semblait que le même grand loup mâle s'occupait des deux mères ; jusqu'à la mi-octobre, tous ces loups sont restés dans cette zone d'environ 20 km² ; en septembre, les deux portées répondaient facilement à nos nombreux hurlements du même point fixe, les réponses venaient de différentes directions sur une distance de 1 à 2 km ; à la fin de novembre jusqu'à la mi-janvier, tous ces loups vivaient dans une meute de 16 individus ; à la fin de janvier, ce gros paquet se sépare en deux meutes de 6 et 10 individus ; la densité locale des loups était moyenne et la densité de loups à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était riche.

Cas 6. 2010 ; Forêt de Naliboki ; la moitié d'une meute a été exterminé pendant l'hiver 2009-2010 ; mais les fondateurs et leur fille de deux ans ont survécu ; les deux femelles ont mis bas en mai ; les louveteaux de la fille avaient environ 20 jours de moins que ceux de la mère ; la distance entre les sites de mise bas des mères était de 3,8 km, lorsque nous les avons trouvés à la fin du mois de mai ; en juin, alors qu'il chassait, le mâle marchait avec les deux femelles reproductrices ; en outre, six petits ont survécu jusqu'en décembre 2010 ; le grand mâle (père), deux mères et les six louveteaux ont constitué une meute durant l'hiver 2010-2011 ; en mars 2011, la meute a été éliminée par les chasseurs ; la densité locale des loups était élevée, mais la densité de loups à l'échelle de la population était moyenne ; la base alimentaire était riche.

Cas 5. 2010 ; Forêt de Naliboki ; au début du mois de mai, nous avons découvert un site de mise bas avec 37 terriers (!: note du traducteur), qui avaient été récemment beaucoup utilisés ; il y avait des preuves que les louveteaux étaient nés au plus tard le 20 avril ; nous n'avons pas trouvé ces louveteaux, parce que nous avons découvert le site de mise bas dans la soirée et nous étions pressés de trouver tous les repaires ; la nuit, les petits ont été déplacés (pas loin) et nous ne les avons plus dérangés ; le 21 mai, à 2,7 km du site de mise bas mentionné ci-dessus, nous avons trouvé une tanière d'une autre louve avec des petits aveugles ; les pères étaient des mâles différents (avec une différence nette dans la taille des empreintes) qui prenaient soin des mères et de leurs petits ; les familles ont vécu là jusqu'en octobre, puis l'une des familles a quitté la région ; la densité locale des loups était élevée, mais la

densité de loups à l'échelle de la population était moyenne ; la base alimentaire était riche.

Cas 4. 2004 ; Forêt de Naliboki ; les 17 et 19 mai, nous avons trouvé deux portées différentes de loups appartenant à la femelle fondatrice et à une autre mère ; la distance entre les sites des tanières actives était de 1,6 km ; l'autre mère était souvent visitée par un fils de la femelle fondatrice (marqué avec une coupure de doigt) ; le fils avait trois ans ; en juin-juillet, tous les loups sont restés ensemble avec les deux portées, puis les mères ont commencé à garder une certaine distance avec les lieux ; en septembre, les deux portées ont répondu à nos hurlements au même endroit ; puis, à la fin de novembre, on découvre avec le *Snowtracking* que le couple fondateur restait avec 4 louveteaux et 2 autres gros loups, tandis que l'autre mère avec le fils de la femelle fondatrice et 2 louveteaux se séparaient du couple fondateur et s'éloignent à 4-9 km. En décembre, ils ont été tués ; la densité locale des loups était moyenne, mais la densité de loups à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était riche.

Cas 3. 2003 ; Forêt de Paazierre ; Au cours des derniers jours de janvier, la majorité des individus formaient une grande meute de loups, les femelles fondatrices ont été abattues ; un gros mâle et deux autres individus ont survécu ; l'un des individus survivants était la fille de 2 ans de la fondatrice (marquée par un doigt coupé) ; il y avait deux portées avec des louveteaux mélangés d'âges différents ; les deux portées étaient séparées d'environ 0,8 km ; la densité de population locale chez les loups était moyenne, mais la densité de loup à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était moyenne.

Cas 2. Mai-juin 2000 ; Forêt de Paazierre ; le 7 mai, dans une tourbière abandonnée, densément peuplée de castors et de sangliers, nous avons découvert deux portées séparées par une distance d'environ 2 km ; une portée avec des louveteaux âgés de 15 à 20 jours appartenait à la femelle fondatrice, tandis que l'autre, avec des louveteaux (aveugles), provenait de sa fille (marquée avec un doigt coupé) ; à la mi-juin et à la fin d'août, les portées et leurs mères ont été enregistrées aux mêmes endroits ; deux mâles marqués (les fils de la mère, âgés de 3 ans) et un grand mâle (peut-être le père) ont été enregistrés près des portées ; Le reste de cette histoire de famille n'a pas été suivi, mais en décembre 2000, dans la zone de la meute, il y avait 10 loups qui étaient vraisemblablement issus du groupe de reproduction double ; la densité

de population locale chez les loups était moyenne, mais la densité de loup à l'échelle de la population était faible ; localement, la base de nourriture était riche.

Cas 1. 1999 ; Forêt de Paazierre ; 4 individus ont été tués dans une meute de 8 loups à la fin du mois de janvier ; parmi les loups tués, il y avait une grande femelle (peut-être fondatrice) ; en février, deux filles ont survécu à la deuxième année de vie (marquée d'un doigt coupé) en s'accouplant avec leur père, tandis que le quatrième individu s'est dispersé ; les filles ont accouché dans des sites distants d'environ 3 km ; le reste de cette histoire de famille n'a pas été suivi ; la densité de population locale chez les loups était moyenne, mais la densité de loups à l'échelle de la population était faible ; la base alimentaire était moyenne.

Nous aimerions dire qu'au cours de notre longue expérience de suivi de tanières de loups et de nombreuses informations fournies par des locaux (naturalistes amateurs de loups, chasseurs, forestiers, etc.), nous avons entendu parler de beaucoup plus de cas de reproductions apparemment multiples. Cependant, nous n'avons considéré, dans ce livre, qu'il ne fallait utiliser que nos propres observations, pour lesquels nous disposions d'informations suffisantes et fiables.

En plus des 15 découvertes de reproductions multiples décrites ci-dessus dans des meutes de loups de la forêt de Naliboki et celle de Paazierre, nous en avons également obtenu des preuves sur des cadavres de loups. Pour être sûr de cette information, nous n'avons tenu compte que de l'étude des meutes entières tuées en mars ou avril.

Pendant notre longue période d'étude sur le loup, nous n'avons enquêté que sur neuf meutes de loups qui ont été tuées en mars ou en avril. Elles se composaient de 3 à 10 loups. Chaque meute avait au moins une femelle reproductrice. Dans un cas, deux femelles étaient gravides. Dans un autre cas, dans une meute de 9 loups, il y avait quatre femelles ; trois d'entre elles étaient gravides et une était encore en œstrus ou en début de grossesse.

Dans tous ces cas, la densité de loups était faible et l'approvisionnement en nourriture était généralement faible ou modéré. La base alimentaire peut être définie comme riche seulement dans le cas de la meute avec une femelle gravide et le cas de la meute avec deux femelles gravides.

Ainsi, le matériel présenté ci-dessus permet de conclure qu'en Biélorussie, le phénomène de reproduction multiple au sein d'une meute de loups est commun. Il est évidemment lié à la faible densité de l'ensemble de la population de loups mais se retrouve dans n'importe quelle catégorie de densité de proies.

Nous considérons la reproduction multiple dans des meutes de loups comme une réaction de la population lupine à une densité faible de loups dans un milieu dont la capacité d'accueil (des loups) est loin d'être atteinte.

La réponse des loups (reproduction multiple au sein de la même meute) vise à augmenter la reproduction et à compenser les pertes d'individus tués du fait de la forte persécution humaine.

Cependant, une autre question importante se pose : à quelle fréquence survient la reproduction multiple dans des meutes de loups ?

Les résultats de la reproduction multiple dans des meutes de loups ne doit pas être uniquement déduit du nombre de terriers actifs (contenant des louveteaux) que nous avons découverts (n = 72), mais au nombre de cas de mise bas étudiées et pour lesquels le phénomène (la multi-reproduction) était plus ou moins bien établi (n = 39).

En ce qui concerne les cadavres de loups (matériel étudié), la fréquence de la multi-reproduction est d'environ 22% (n = 9). En ce qui concerne le matériel de dénombrement plus grand et plus correct des sites de mise bas étudiés, les reproductions multiples se sont produites dans 15 cas sur 39, soit 39% des meutes suivies.

5.4. L'hybridation avec des chiens errants en réponse à la surexploitation de la population de loups pour compenser la perte

L'hybridation des loups et des chiens domestiques (errants) est une question qui mérite d'être considérée sous l'aspect de la biologie de la reproduction du loup. Premièrement, l'hybridation existe concernant la reproduction des loups ; deuxièmement, le phénomène d'hybridation peut être considéré comme l'effort ultime des derniers loups survivants pour essayer de maintenir la population malgré les persécutions.

Une hybridation délibérée (provoquée par l'homme) entre un loup et un chien de chasse était connue en Biélorussie depuis le Moyen Âge (à l'époque la Grande Lituanie). A l'époque, dans la littérature disponible, pas une fois ce phénomène n'a été mentionné *in natura*.

Cependant, il arrive encore que des personnes, principalement liées à la chasse, essaient de produire des hybrides loups-chiens en Biélorussie sans raison valable.

En ce qui concerne l'hybridation *in natura*, quelques cas d'élevage de loups et de chiens domestiques ont été relatés dans les années 1980, 1990 et au début des années 2000 dans différents districts de Biélorussie. Nous supposons que cela se produisait, mais de manière assez rare car lorsque nous avons échantillonné des loups en Biélorussie au début des années 2000 pour une étude génétique, aucun des loups de notre échantillon n'avait d'ascendance canine (récente : note du traducteur) (Stronen et al., 2013).

Depuis 2010, des cas d'hybridation loup-chien ont été observés nettement plus souvent. Personnellement, nous avons observé sept cas de ce genre. Dans quatre cas, l'approvisionnement en proies était riche ou très riche et la densité de la population de loups était faible. Dans un cas, l'approvisionnement en proies était riche et la densité de la population de loups était moyenne localement, mais faible dans l'ensemble de la population. Dans deux cas, l'approvisionnement en proies était modéré, et la densité de la population de loups était moyenne localement, mais à l'échelle de la population, elle était faible.

Même si le matériel utilisé ci-dessus n'est pas très important, il semble qu'en Biélorussie deux facteurs déterminent l'hybridation entre loups et chiens : l'abondance des proies et la faible densité de la population de loups.

Néanmoins, le croisement du loup et du chien domestique peut se produire dans des circonstances différentes, lorsque la densité de la population de loups n'est pas si faible et qu'un loup sexuellement mûr peut trouver un partenaire. En outre, la base de nourriture peut ne pas être si riche. Deux cas dans la forêt de Naliboki (juin 2014 et avril 2016), qui ont été étudiés par nous en détail, suggèrent les remarques exposées ci-dessus.

En ce qui concerne le comportement de mise bas d'un tel couple hybride, nous avons obtenu des informations très intéressantes qui ont déjà été données au chapitre 4.

Une question très intéressante est de savoir dans quelles circonstances un tel couple d'hybride a pu se former, car en Biélorussie, il est très fréquent que les

loups tuent les chiens domestiques, même dans une cour de ferme et pendant la saison des amours (par exemple Sidorovich, 2011).

Nous dirons que l'élimination des chiens domestiques par les loups s'est principalement produite entre janvier et mars, c'est-à-dire durant la saison des amours chez les loups, avant et après l'accouplement. Assez souvent, les loups dévorent leur victime chien.

Mais qu'est ce qui induit le changement de comportement des loups vis à vis des chiens pour passer d'une attitude d'agression à une attitude de cour et de copulation ? Nous proposons l'hypothèse suivante. Un loup mâle adulte peut s'accoupler avec une chienne adulte qui vit à la manière d'un loup dans une zone sauvage en chassant pour elle-même et en défendant activement un territoire. En effet, un tel chien errant vit comme un loup. Dans les conditions hivernales de la Biélorussie avec un hiver rigoureux, cela n'est possible que pour un chien intelligent, s'il y a beaucoup de proies vives et de charognes. Le facteur « offre de proies abondantes » joue ici un rôle essentiel. Une telle chienne ensauvagée se joint assez souvent à un autre chien mâle errant pour former un couple de chiens. Dans ce cas, le loup mâle tue le chien mâle et s'accouple avec la chienne.

En effet, parmi les sept cas étudiés mentionnés ci-dessus, il y a eu quatre cas, dans lesquels on savait que les femelles vivaient depuis assez longtemps (plus d'un semestre) en milieu naturel sauvage. Dans deux de ces quatre cas, les femelles étaient en couple avec un chien mâle, et ces mâles ont disparu après l'accouplement de la femelle avec un loup mâle.

Dans les sept cas, seules des femelles se sont accouplées avec des loups mâles et nous n'avons pas observés de cas inversé, où un chien mâle était accouplé à une femelle loup.

En ce qui concerne l'hybridation de chiens et de loups, provoquée intentionnellement par les humains en Biélorussie, les deux méthodes sont utilisées pour obtenir des hybrides, à savoir mâle loup avec chienne ou louve avec chien mâle.

La dernière question intéressante est pourquoi, *in natura*, l'hybridation chiens-loups s'est amplifiée depuis 2010. Nous ne pouvons que faire un commentaire à ce sujet. En Biélorussie, au début des années 2010, de nombreux élevages commerciaux de gibier ont entraîné une multiplication des ongulés sauvages avec des stations d'alimentation artificielle et des cultures à gibier.

Ces ongulés « sauvages » (note du traducteur : c'est moi qui met entre guillemets) comprennent non seulement des espèces indigènes, mais aussi des espèces exotiques comme le mouflon ou le daim. Ces espèces non indigènes ne survivent difficilement pendant les hivers assez rigoureux qui se produisent couramment en Biélorussie. Ainsi, les charognes provenant des cadavres d'ongulés sont devenues plus abondantes sur le territoire des loups. De plus, ces élevages commerciaux sont bien équipés et ont assez de moyens financiers et d'armes pour éliminer les loups, parfois plusieurs fois par an. De plus, il est habituel que les chasseurs évitent de tuer des chiens errants, car ils peuvent appartenir à un autre chasseur ou à des paysans locaux et leur élimination crée des problèmes de voisinage. Ainsi, dans de tels élevages commerciaux de gibier, il existe toutes les conditions appropriées pour l'ensauvagement de ces chiens, leur survie en milieu naturel peut durer assez longtemps et finir par la constitution d'un couple mixte avec un loup isolé qui cherche une partenaire...

Chapitre 6. Mortalité chez les louveteaux et ses effets sur la structure de la population de loups

La principale monographie sur le loup gris de Mech et Boitani (2003), qui fournit les connaissances de base et inégalées sur la biologie de l'espèce, a révélé ce qui suit.

«Il y a près de 30 ans, Keith (1974) concluait que les facteurs responsables de la mortalité des loups pendant les cinq premiers mois sont presque totalement inconnus. C'est probablement la plus grande énigme dans la biologie du loup aujourd'hui. Bien que quelques progrès aient été faits vers l'identification de ces facteurs, c'est toujours un domaine de recherche qui nécessite d'être développé.»

En lisant ceci en 2004, nous étions déjà très intéressés par la question. L'opportunité de découvrir quelque chose de vraiment nouveau dans la biologie du loup a accéléré nos efforts de recherche.

De nos jours, nous pouvons dire, qu'au moins pour la Biélorussie, la mortalité des louveteaux est plus ou moins bien connue. En outre, nous supposons que les facteurs qui ont un impact sur la survie des louveteaux en Biélorussie agissent dans d'autres régions de la zone forestière européenne. En même temps, nous supposons que les causes principales de la mortalité des loups ont été découvertes mais que beaucoup de questions plus secondaires restent non résolues.

Cela soulève la question de savoir comment une recherche aussi compliquée (c'est-à-dire quels sont les facteurs susceptibles d'influencer la mortalité des louveteaux) a été posée. En fait, lors de notre recherche de tanières actives de loups, pendant de nombreuses années, nous avons fait face à plusieurs reprises à la découverte de louveteaux mourants ou morts. Les données recueillies ont finalement permis de clarifier cette difficile question de la mortalité des louveteaux en Biélorussie. En 2014-2017, l'utilisation de nombreuses caméras-pièges nous a beaucoup aidé.

6.1. Causes de mortalité et estimations du taux de mortalité chez les jeunes loups

Tout en analysant la mortalité et la survie chez les loups, il est important de commencer par l'analyse de l'influence des facteurs environnementaux sur le comportement de mise bas chez les loups.

Les données du tableau 4.1 suggèrent que l'utilisation de terriers par les parents mène à une survie plus élevée chez les petits jusqu'à l'hiver prochain ($r = 0,40$, $p = 0,03$). Le déplacement à longue distance des louveteaux entraîne une survie plus faible chez les louveteaux ($r_s = -0,41$, $p = 0,02$).

Par temps pluvieux, le comportement de mise bas des loups (plus de sites de mise bas, plus de tanières dans chacun de ces sites et plus de distance entre les sites de mise bas) conduit à un taux de survie inférieur (statistiquement significatif avec un nombre total de tanières seulement = $-0,55$, $P = 0,05$).

A l'inverse, lors de temps plus ou moins sec, les comportements de mises pas compliqués entraînent un taux de survie plus élevé chez les petits : corrélation avec le nombre de zones de mise bas dans une zone de reproduction donnée ($r_s = 0,56$, $p = 0,05$) ; avec le nombre de terriers dans une zone de mise bas donnée ($r_s = 0,54$, $P = 0,05$) ; et avec la distance entre la zone de mise bas et les zones de déplacement de la portée ($r_s = 0,57$, $P = 0,04$).

Le nombre de moustiques, le temps pluvieux et la présence humaine déterminent la complexité du comportement de mise bas et peuvent indirectement augmenter la mortalité chez les loups : pluie - nombre total de tanières pour une meute reproductrice donnée ($r_s = 0,38$, $p = 0,04$) ; moustiques - nombre total de tanières pour une meute reproductrice donnée ($r = 0,42$, $p = 0,02$) ; présence humaine - nombre total de tanières pour une meute reproductrice donnée ($r_s = 0,52$, $p = 0,004$) ; présence humaine - nombre de sites de mise bas au sein d'une meute reproductrice donnée ($r_s =$

0,68, $p = 0,00004$) ; présence humaine - distance moyenne entre les sites de mise bas d'une meute reproductrice donnée ($r_s = 0,46$, $p = 0,01$).

Dans l'ensemble de ces cas, il y a eu des corrélations significatives : pluie - mortalité chez les petits ($r = 0,71$, $p = 0,0002$) ; moustiques - mortalité chez les petits ($r = 0,51$, $p = 0,04$) ; présence humaine - mortalité chez les petits ($r = 0,37$, $p = 0,047$).

Les corrélations ci-dessus suggèrent les relations essentielles entre les conditions environnementales, la complexité du comportement de mise bas du loup et la mortalité chez les petits.

Mais il est important de savoir comment les louveteaux meurent. En décrivant et en estimant le taux de mortalité chez les louveteaux, nous allons dresser la liste des cas connus de décès de louveteaux et quels sont les facteurs responsables de cette mortalité.

Tout d'abord, il est fréquent que les parents laissent mourir des louveteaux en déplaçant la portée d'une tanière à l'autre. Au cours de notre longue expérience de la recherche de louveteaux, nous avons découvert sur l'ancienne tanière un louveteau abandonné (cinq fois), deux louveteaux (deux fois), et une fois il y avait quatre louveteaux définitivement abandonnés. La plupart des louveteaux abandonnés étaient morts. Normalement, un tel abandon délibéré de plusieurs louveteaux est survenu à l'intérieur d'une importante portée constituée de plus de 7 louveteaux (dans notre cas, il s'agissait de 5 cas sur 6, dans 2 cas le nombre de louveteaux était inconnu).

Les cas mentionnés ci-dessus concernent les jeunes louveteaux. Cependant, même les louveteaux âgés de plusieurs mois peuvent être abandonnés par les parents. Au milieu et à la fin de l'été 2013, dans la forêt de Naliboki, nous avons pu observer à plusieurs reprises un tel phénomène (voir le chapitre 4 pour les détails).

Il y a une autre façon, indirecte, de déterminer comment les modes de reproduction conditionnent la mort des louveteaux.

En cas de reproduction multiple dans des meutes de loups, les mères se « volent » entre elles et assez souvent des louveteaux. Elles ne prennent pas tous les louveteaux (habituellement, seulement 1 à 3 petits).

En fait, dans notre expérience de recherche et la pratique de trois autres « dénicheurs » de louveteaux (environ 160 portées de loup ont pu être examinées) un tel comportement de « vol de louveteaux » a été enregistré seulement 6 fois.

Dans les portées « mélangées », il y avait des louveteaux d'âges différents. Ces portées « mélangées » se composaient de 3 et 4 petits d'âges différents, 4 et 1 ; 5 et 1 ; 3 et 2 ; 7 et 1 ; 5 et 4. Dans un tel cas, la portée de loup se compose de gros louveteaux et des louveteaux plus petits. **Parfois, cette différence de taille peut être trop importante, et les louveteaux plus gros suppriment les plus petits.**

Un petit louveteau fortement réprimé meurt d'une manière ou d'une autre, finalement piétiné dans les matériaux de la litière. Deux fois nous avons fait face à un tel cas d'un ou plusieurs louveteaux morts dans les portées mixtes : dans un cas, on a trouvé 2 petits louveteaux vivants, un petit louveteau mort et 4 louveteaux nettement plus gros ; dans un autre cas, 3 petits louveteaux vivants, 2 petits louveteaux morts et 4 louveteaux nettement plus gros.

Nous avons constaté que la mortalité des louveteaux était significativement plus élevée dans les plus grandes portées (voir le tableau 6.1). En utilisant ces données, nous avons trouvé une forte corrélation négative entre la taille de la portée en mai (c'est-à-dire peu de temps après la naissance) et la survie des petits jusqu'au début du premier hiver ($r_s = -0,73$, $P < 0,01$). Habituellement, c'est comme ça. S'il y a 9-12 petits à la mi-mai, cela signifie qu'il y en aura 2 à 4 en juillet ; tandis que dans les portées composées initialement de 1 à 4 petits, presque tous peuvent survivre jusqu'au premier hiver.

En général, nous pensons que la mort de louveteaux par la faute de leurs parents représente de 10 à 20% de la mortalité totale des petits jusqu'au premier hiver.

Le deuxième facteur de mortalité des loups (en Biélorussie : note du traducteur) est la prédation par le lynx, en particulier par les lynx mâles adultes. En effet, nous avons constaté que les lynx adultes tuent assez régulièrement les louveteaux. En ce qui concerne cet impact, nous avons effectivement enregistré ce qui suit. Dans la forêt de Naliboki, 3 loups de moins de 2 mois ont été tués par des lynx et la mort de 3 autres loups âgés de moins de 2 mois par des lynx a été jugée très plausible. En outre, nous avons découvert 8 louveteaux âgés de 2 à 11 mois, qui ont été tués par des lynx. La plupart des lynx mâles adultes chassent délibérément les louveteaux.

Tout en faisant une estimation grossière, nous pensons qu'en Biélorussie, au moins, la moitié des louveteaux sont tués par les lynx dans les habitats, où la densité de population du lynx est de 2 ind. (et plus) par 100 km² (la densité des lynx peut aller jusqu'à 6 individus pour 100 km²).

Un exemple bien documenté était assez impressionnant, au moins, pour nous. Dans la forêt de Naliboki, à la fin d'avril 2017, dans une meute de loups composée de trois femelles gravides et de deux mâles adultes (un cas de reproduction multiple dans une meute de loups), trois portées sont nées. Pendant deux semaines, les trois portées ont été tuées par un grand lynx mâle. En utilisant des pièges photographiques, nous avons pu observer la présence du lynx mâle dans les tanières actives des loups (voir les photos 217-223).

Dans un cas une des louves reproductrices était présente à la tanière, mais, quand elle a détecté le lynx, elle s'est enfuit, permettant au lynx de tuer les louveteaux.

Potentiellement, le renard roux, le blaireau, le chien viverin, l'aigle royal et le pygargue à queue blanche peuvent tuer des loups âgés de moins de deux mois, lorsque les parents sont absents de la tanière (soit pour se nourrir ou pour effectuer toute autre activité indispensable). Néanmoins, nous n'avons jamais pu observer de telles prédateurs. Cependant, l'un des deux "dénicheurs" de louveteaux que nous connaissons depuis longtemps et de confiance, a démontré qu'il avait observé des louveteaux qui auraient été tués par un renard roux. Il est possible que les loups reproducteurs essaient d'éliminer tous les renards roux dans leurs sites de mise bas (pour éviter la prédation sur les louveteaux : note du traducteur). En ce qui concerne les quatre autres espèces de prédateurs de taille moyenne, nous n'avons jamais entendu dire qu'en Biélorussie, elles s'attaquaient aux loups, bien que cela soit possible.

Néanmoins, dans la Lettonie voisine, il a été constaté que les aigles royaux tuent et consomment parfois des louveteaux (Bergmanis et al., 2012).

Le troisième facteur de mortalité des loups est la mort causée par des ongulés sauvages. Selon nos propres découvertes et les informations que nous avons reçues de trois autres "dénicheurs" de louveteaux, cela n'arrive pas rarement. Deux fois nous avons découvert les restes de louveteaux, qui ont été tués et même mangés par les sangliers et une fois nous avons trouvé deux cadavres de louveteaux, qui ont été tués par des chevreuils (! : note du traducteur).

A trois reprises, beaucoup de traces d'élans (ATTENTION, note du traducteur : l'auteur utilise le terme « Elk » qui veut généralement dire « wapiti » *Cervus canadensis*, mais il s'agit ici d'élans « moose » *Alces alces* ; il n'y a pas de wapitis en Biélorussie) ont été trouvées à proximité de tanières de loups ; il semblerait que les élans aient tenté de tuer les louveteaux avec leurs sabots, tandis que les louveteaux tentaient de s'échapper dans une clairière assez dense (sécheresse l'année dernière et nouvelle herbe, arbres morts avec des arbres

déracinés, buissons). Aucun louveteau tué n'a été découvert sur les lieux, mais, s'ils ont été écrasés par les élans, il est possible que leurs cadavres aient été mangés par les loups. Deux fois la même situation a été enregistrée par rapport au cerf élaphe. Dans l'un de ces cas, des cadavres de trois louveteaux ont été trouvés.

Une fois nous avons découvert l'endroit (ouverture herbeuse non loin de la lisière de la forêt), où des louveteaux d'environ 2 mois ont été piétinés par un troupeau de bisons.

Nous pensons qu'en Biélorussie, la mise à mort des jeunes loups par des ongulés sauvages constitue généralement jusqu'à 10% de la mortalité totale des louveteaux jusqu'au premier hiver.

Si les ongulés sauvages sont largement répandus dans tous les habitats et que leur densité de population est élevée (15-20 et plus par km², sauf le chevreuil), jusqu'un quart des louveteaux présents peuvent être tués par des ongulés sauvages avant leur premier hiver. Nous pensons que les cerfs (cerfs mâles adultes) et les élans adultes des deux sexes en sont les principaux responsables.

Un autre facteur possible de la mortalité des loups est la piroplasmose.

Lorsque nous observons des louveteaux (en main : note du traducteur), beaucoup d'entre eux ont des tiques : 43 % (n=634) des louveteaux de moins d'un mois et 100 % (n=32) des louveteaux âgés de 1 à 5 mois.

Nous ne savons pas à quelle fréquence les jeunes loups peuvent être atteints par la piroplasmose et en mourir. Nous avons simplement un argument indirect pour cela. Notre chien de 13 ans a passé presque toute sa vie dans nos zones d'étude, dans les endroits avec la même abondance de tiques que les loups locaux. Notre chien a attrapé la piroplasmose trois fois pendant ces 13 années et aurait pu en mourir chaque fois. Nous supposons donc que cette maladie constitue probablement un facteur significatif de la mortalité des loups, mais elle ne constitue pas un facteur aussi important que la prédation par les lynx et la mise à mort des louveteaux par les ongulés sauvages.

Au cours de nos longs séjours dans les habitats des familles de loups, nous avons découvert seulement deux cadavres de loups (environ 4 mois) qui étaient morts d'une cause inconnue, peut être une piroplasmose ou d'autres problèmes. Un « chasseur » de loup et de gibier a rapporté qu'une fois il a découvert deux louveteaux morts, la cause de leur mort a été difficile à

déterminer, juste en les inspectant extérieurement. Quoi qu'il en soit, il semble que les maladies (par exemple la piroplasmose, la rage, etc.) soient responsables d'une part relativement faible de la mortalité des louveteaux au moins dans la forêt de Paazierre et celle de Naliboki en Biélorussie depuis le milieu des années 1990. Dans le cas contraire, nous ou quelqu'un d'autre aurions du trouver nettement plus de cadavres de jeunes loups.

Parmi les autres causes de mortalité chez les louveteaux, il convient de mentionner le fait que des « dénicheurs » de louveteaux les ont tués pour contrôler la démographie de la population. En Biélorussie, ce mode de gestion constituait une part essentielle de la mortalité des loups jusqu'au milieu des années 1980. **En ce temps là, dans des zones de chasse plus ou moins bien définies (un tiers de la Biélorussie), la moitié, au moins, des portées de loups ont été découvertes et tuées chaque printemps par les « dénicheurs » de louveteaux.** Ensuite, la recherche de louveteaux a fortement diminué, principalement parce que les gens, qui maîtrisaient ce type de pratique ont commencé à disparaître de la campagne. Cela était évidemment lié au déclin de la vie villageoise, au remplacement des habitants des campagnes par des gens issus des villes et des cités qui ne sont manifestement pas capables de faire un tel travail. Par la suite (dans les années 1990 à 2010), environ trente à cinquante portées de loups ont été tuées par des personnes principalement liées à la chasse. **De nos jours en Biélorussie ce facteur de mortalité chez les louveteaux n'est plus vraiment important.**

En Biélorussie, la route (piste) tue rarement des louveteaux et des loups adultes. Au cours de notre longue période d'étude sur les loups, nous avons trouvé seulement deux loups tués sur la route. L'un des loups tués était un louveteau de 5 mois. Normalement, les informations concernant des loups trouvés morts sur les routes se répandent vite et très largement et nous considérons que peu de cas nous ont échappés.

En évaluant la mortalité chez les jeunes loups, nous avons montré qu'il est très élevé. En suivant 33 portées de loups entre leur naissance (principalement la première moitié de mai) et le début de l'hiver en novembre - décembre dans la forêt de Paazierre (tableau 6.1), la survie chez les jeunes loups était plutôt faible - 0,48 en moyenne (52% des louveteaux sont morts au cours des 6 à 7 premiers mois).

En ce qui concerne la mortalité des loups dans la forêt de Naliboki, nous avons divisé notre matériel en trois périodes caractérisant la densité dans la population locale du lynx (tableau 6.1) :

- 1999-2011, il y avait un faible nombre de lynx (en moyenne 0,45 ind. par 100 km² de massif forestier), ces années ont été marquées dans le tableau avec seulement une étoile (faible mortalité de louveteaux) * ;
- 2012-2016, 1,16-1,84 lynx par 100 km² de massif forestier, ces années ont été marquées par une mortalité moyenne de louveteaux (deux étoiles) ** ;
- 2016-2017, 2.21- 3.16 lynx par 100 km² de massif forestier, mortalité la plus forte (des louveteaux) avec trois étoiles***.

Ces trois périodes ont été vérifiées séparément et nous avons pu en tirer les conclusions suivantes :

- 1999-2011 avec le faible nombre de lynx, la mortalité chez les jeunes loups était d'environ 30% (n = 14 portées suivies) ;
- 2012-2016, il y a eu nettement plus de lynx - 63% des jeunes loups sont morts avant l'hiver (n = 10) ;
- 2016-2017, lorsque le lynx est devenu commun, une mortalité extrêmement élevée chez les jeunes loups a été enregistrée - 96% (n = 9).

Par exemple, durant la saison chaude de 2017 dans la forêt de Naliboki, il y avait 7 portées de loups et, en septembre-octobre, seuls deux petits ont pu être observés (un louveteau dans deux meutes de loups).

Ainsi, les données présentées ci-dessus suggèrent encore une fois le rôle clé de la prédation des lynx sur les louveteaux. [...] Les problèmes de reproduction chez les loups sont basés non seulement sur la prédation directe sur les louveteaux, mais aussi sur la façon dont les loups élèvent les louveteaux en les laissant longtemps dans un même endroit quand les reproducteurs vont chercher leur nourriture.

[...] Dès que le lynx apparaît dans un massif forestier et agit comme un prédateur majeur vis à vis des louveteaux, la population locale de loups se maintient non pas grâce à la production de jeunes, mais grâce à l'immigration en provenance des zones adjacentes (mosaïque de forêts et de zones rurales) où les petits survivent plus facilement avec peu ou pas de lynx.

Il semble qu'une telle situation de déclin chez les loups (Le «piège» de reproduction dans les massifs forestiers où vivent les lynx et les ongulés sauvages) n'a pas toujours existé. Les lynx ainsi que les ongulés sauvages

n'étaient pas si communs dans la forêt primitive sur le territoire de la Biélorussie au Moyen Age, c'est-à-dire dans la Grande Lituanie. En effet, il existe peu de mention des lynx dans les documents de chasse des XVIIe et XIXe siècles pour la forêt de Naliboki et la Biélorussie centrale dans son ensemble, alors que les loups étaient souvent mentionnés (départements d'archives biélorusses 694, chap. articles 201, 1587, 3984, 4353 et chapitre 3, et articles 2012, 2015, 1217, Zavisha, 1862 (2011), Niamtsevich, 1868, Shyshyhina-Patotskaya, 2007). Pour autant que nous puissions le constater à partir des documents historiques, il y avait nettement moins de lynx dans la forêt la plus primitive - environ 1-5 ind. par 1000 km².

Ensuite, l'intensification de l'exploitation forestière avec un reboisement précoce sur les coupes à blanc a considérablement accru la capacité des habitats pour les ongulés sauvages et les lynx. Les lynx se sont multipliés (population multipliée par dix), et la fréquence des interférences loup-lynx a beaucoup augmenté.

Ainsi, nous émettons l'hypothèse que seule l'exploitation forestière est responsable d'une telle situation de «piège» de reproduction chez les loups qui habitent les massifs forestiers.

Le matériel que nous avons obtenu grâce à la détermination de l'âge des crânes de loups peut apporter un peu plus de connaissances sur la survie des jeunes loups. Le tableau 6.2 représente des données sur la composition par âge des populations de loups peu ou fortement tués dans la forêt de Paazierre, et ces données permettent d'évaluer la survie des jeunes loups entre 6 et 18 mois.

Le rapport entre les jeunes *yearling* et le nombre de juvéniles suggère que la survie chez les jeunes loups âgés de 6 à 18 mois a été d'environ 62 % pendant la période de pression de chasse assez faible. Lorsque le nombre de loups tués par l'Homme devient important, la survie chez les jeunes loups âgés de 6 mois à 18 mois est nettement inférieure (28 %) à celle enregistrée durant la période de pression de chasse assez faible ($G = 13,2$, $P < 0,01$). Ainsi, la mortalité hivernale chez les loups en Biélorussie est déterminée essentiellement par le niveau de persécution par l'homme.

En ce qui concerne la mortalité des louveteaux, il existe un autre aspect important qui est étroitement lié à la reproduction multiple dans une meute de loups. Dans la plupart des cas, de juillet à septembre, l'une des louves reproductrice commence à vivre seule avec ses petits après avoir été renvoyée par une autre louve reproductrice plus forte.

Assez souvent la mère expulsée est jeune (seulement deux ans ou même parfois un an) et une si jeune mère n'est pas capable de chasser assez bien pour se nourrir et nourrir les louveteaux. De plus, il est difficile pour une mère si vulnérable d'établir son propre territoire. Par conséquent, une meute de loups affaiblie se nourrit principalement près des villages, tue des chiens, prend des charognes et essaie de chasser les ongulés domestiques.

Nous avons suivi quatre histoires de meutes de loups de jeunes mères et de leurs petits. Concernant ces quatre mères, il semble que deux d'entre elles aient hiverné, deux autres ont été tuées. En ce qui concerne leurs petits, seuls deux sur vingt d'entre eux notés en novembre-décembre ont pu hiverner et leur survie hivernale a été d'environ 10% seulement.

Il est intéressant de noter que ces quatre meutes vivaient en présence de quelques lynx dans leur territoire. Si les lynx avaient été plus nombreux, les histoires de ces meutes auraient pu être encore plus dramatiques.

6.2. Déclin de la reproduction du loup avec conséquences sur la composition des meutes de loups

Dans la forêt de Naliboki, lorsque les lynx sont devenus communs depuis l'automne 2015 (plus de 40 individus), la reproduction chez les loups a presque cessé en raison de la disparition de la plupart des louveteaux (! : note du traducteur). Dans le même temps, le modèle d'origine familiale de la meute de loups a été remplacé par celui de la subordination. Comme vous l'avez appris de l'article précédent, la disparition des louveteaux est fortement liée à la prédation par les lynx adultes (en particulier des mâles) sur les louveteaux.

À cet égard, il est utile de comparer le nombre de loups et la proportion de petits dans la population locale de loups en novembre-décembre (quand les petits sont encore reconnaissables), la composition des meutes de loups se formant en octobre-janvier. En ce qui concerne la formation de meutes de loups, il s'agit soit de l'origine familiale, c'est-à-dire des parents avec des louveteaux ou subordonnés, ou bien il s'agit d'un loup dominant qui a soumis d'autres loups non apparentés.

Au début de l'hiver 2008-2012, dans la forêt de Naliboki et ses environs (agriculture/forêt) soit environ 2700 km², il y avait 51-70 loups. La proportion de petits de l'année (0+) était de 25-44% et 86% des meutes étaient d'origine familiale (peut-être certaines de ces meutes comprenaient-ils quelques individus « étrangers » subordonnés).

Au début de l'hiver 2015-2017, dans la même région de la forêt de Naliboki et dans son environnement d'agriculture et de forêts, il y avait 40 à 44 loups. La part des louveteaux de l'année (0+) était de 14-18% et la majorité des meutes (au moins 63%) étaient entièrement ou principalement d'origine non familiale, c'est-à-dire principalement constitués de non-apparentés (individus subordonnés).

Ainsi, en 2008-2012, la population locale de loups dans la forêt de Naliboki a été soutenue par sa reproduction, alors qu'aujourd'hui, en 2015-2017, elle existe toujours en raison de l'immigration de loups adultes pendant la saison des amours. Cela ressort de la cartographie détaillée de la population locale de loups dans la forêt de Naliboki entre mai 2015 et octobre 2017 (cartes 6.1-6.8, voir les commentaires).

Comme vous le voyez sur les cartes de répartition des loups de nos jours, la survie des louveteaux est très faible : après 6 ou 7 portées en mai 2015, il n'y a eu que 4 petits à la fin novembre 2015 ; seulement 6 petits de l'année ont été enregistrés au début de l'hiver 2016 après 10 portées qui ont été enregistrées en mai 2016 ; des 7 portées qui ont été suivies pendant l'été 2017 seulement deux petits ont survécu jusqu'à Octobre 2017.

En 2016-2017 en Janvier-Février beaucoup de loups arrivent dans la forêt de Naliboki (presque autant que la population locale). Puis, fin mars et avril, une partie importante de la population locale de loups (peut-être surtout des couples reproducteurs) a émigré de la forêt de Naliboki, en raison des habitats occupés par d'autres loups reproducteurs ou de lynx. Avant 2016, la population de loups dans la forêt de Naliboki était considérablement plus stable et le type de meute de loups d'origine familiale prévalait (Sidorovich, 2016).

Synthèse des Résultats

En Biélorussie, l'accouplement des loups se produit principalement dans les trois situations sociales suivantes : (1) un couple reproducteur seulement ; (2) une meute entière d'origine familiale qui comprend des petits de l'année biologique en cours et (ou) précédente, avec une à trois femelles en œstrus, parfois, en plus, peut être un ou deux autres adultes ; (3) un groupe s'adultes avec une à trois femelles en œstrus et un mâle dominant qui essaie de garder les femelles reproductrices, alors que d'autres mâles (habituellement un à

quatre) gardent une distance de sécurité, mais suivent le groupe d'accouplement avec ténacité.

Si le niveau de persécution des loups par les humains est faible ou modéré, ces trois situations sont plus ou moins présentes aussi bien dans les aires protégées que dans les aires de chasse.

Avec l'augmentation du taux de persécution des loups par les chasseurs, ou lorsque les lynx atteignent des densités de population modérées à élevées, la seconde situation sociale, dans laquelle la meute est constituée d'individus ayant des liens familiaux devient plus rare. Cela arrive parce que la plupart des louveteaux sont tués par les chasseurs et/ou les lynx, et les groupes de loups sont réduits à quelques reproducteurs.

Pendant la phase de mise bas, une unité de reproduction est constituée d'une ou de plusieurs femelles gravides avec un mâle adulte ou parfois plusieurs mâles.

Dans la plupart des cas étudiés, les reproducteurs ont rejeté les autres membres de la meute (principalement des *yearlings*) pendant la période de mise bas. Dans ce cas, les *yearlings* sont restés à une distance de 3 à 8 km des reproducteurs pendant au moins deux mois.

La reproduction chez les loups se déroule dans plusieurs sites de tanières (jusqu'à quatre) distants de 2 à 7 km. Dans chaque site de tanières il y a habituellement de 10 à 30 tanières, entre lesquelles les louveteaux sont déplacés par les parents. L'utilisation de chaque tanière est courte et dure généralement moins de trois jours.

En Biélorussie la zone de mise bas est choisie en fonction de la protection offerte par les habitats, la présence d'ongulés sauvages (c'est le moins possible), l'absence de lynx (en particulier agressifs), la présence de bons habitats permettant la capture de proies non loin de là et la proximité de la route (piste) principale.

Le nombre de moustiques, le temps pluvieux et la présence humaine déterminent la complexité du comportement de mise bas chez les loups. L'augmentation de ces facteurs conduit à un plus grand nombre de tanières utilisées par les reproducteurs.

Il y a quatre types de tanières de loups assez différents en Biélorussie : deux sont ouvertes (« en plein air » : note du traducteur) : la simple fosse creusée et la couche et deux sont fermées : la simple cavité sous abri et le terrier. Les couches sont plus fréquentes. Les fosses sont utilisées par les louveteaux les premiers jours. Les tanières sont surtout visitées par les petits à la fin de juin et jusqu'à la fin d'août.

En Biélorussie, la durée et l'importance de la lactation dépendent de la base alimentaire. Dans les conditions d'une base alimentaire riche, le lait n'est déjà pas si important pour les petits d'environ 40 jours, et les louves reproductrices ne secrètent que de petites quantités de lait.

Lorsque les proies étaient rares, les louveteaux de près de 70 jours sont encore allaités et les mères secrètent encore beaucoup de lait. Les louveteaux avaient de la viande dans leur estomac à partir de l'âge de 20-25 jours, et les estomacs de louveteaux âgés de 40 à 60 jours contenaient rarement du lait, mais étaient remplis de viande.

La proportion de louves reproductrices était indépendante de la densité en proies, mais elle dépendait nettement de la densité de la population de loups. Pendant les périodes de faible densité de population de loups, 93% des femelles adultes (de mars à la mi-avril) étaient gravides ; lorsque la densité de la population de loups était moyenne, 89% des femelles adultes étaient gravides et pendant les périodes de forte densité de loups, 74% des femelles adultes étaient gravides.

La grossesse des louves a été caractérisée par une résorption assez élevée des embryons (avant naissance : note du traducteur) - en moyenne environ 16% ; il est vraisemblable que cela soit en lien avec la densité des loups. Pendant les périodes de faible densité de loups, 8% des embryons ont été résorbés ; lorsque la densité de population de loups était moyenne, 20% des embryons étaient résorbés ; et pendant les périodes de forte densité de loups, seulement 18% des embryons ont été résorbés.

Le nombre d'embryons non résorbés par femelle gravide variait de 2 à 13, et variait en moyenne de 5,0 à 8,9 dans différentes situations par rapport à la densité de loups et de l'offre de proies.

Nous n'avons pas remarqué de changement de fécondité qui pourrait être lié au gradient de l'offre de proies. En même temps, ce paramètre de fécondité avait des valeurs nettement plus élevées, lorsque la densité de population des loups était faible.

Les louves gravides, proches du terme, tuées par les lynx ne sont pas exceptionnelles ; environ un pour 20 de ces femelles sont tués par des lynx, lorsque la densité de population du lynx est supérieure à 2 individus par 100 km².

La taille des portées de loups, jusqu'à 20 jours, variait de 2 à 10 louveteaux (en moyenne 6,1). Il y avait une variation marquée d'une année à l'autre dans la taille moyenne des portées (de 4,8 à 7,7 petits selon les années). La taille des portées était significativement négativement corrélée à la densité de la population de loups et cette corrélation inversée ne concernait que les femelles : le nombre moyen de femelles dans une portée variait de 2 (pour une densité de population de loups la plus élevée) à 5,4 pour une densité de loups la plus faible. Le nombre de petits mâles dans une portée n'était pas lié à la densité de population des loups et était en moyenne de 2,8. Une tendance similaire a été révélée par rapport au sex-ratio chez les jeunes loups ; plus la densité de loup est basse, plus la proportion de femelles chez les petits est grande.

Nous avons trouvé que le phénomène des reproductions multiples au sein d'une même meute était un phénomène courant en Biélorussie. En enquêtant sur la reproduction des loups pendant une vingtaine d'années dans la forêt de Naliboki et la forêt de Paazierre, nous avons trouvé 72 tanières avec des louveteaux et noté treize cas de reproduction double et deux cas de triple reproduction dans une même meute de loups. Ainsi, une reproduction multiple dans des meutes de loups s'est produite dans 39% des 39 cas dénombrés.

En effectuant des nécropsies sur les cadavres de loups, nous avons constaté que les cas de reproduction multiples se produisaient dans environ 22% des cas de reproduction. La principale raison de la reproduction multiple était l'accouplement du mâle dominant (ou père), non seulement avec la femelle fondatrice (mère), mais aussi avec des femelles sous-dominantes (principalement des filles).

[...] nous supposons que les reproductions multiples dans des meutes de loups se produisent encore plus souvent que ce qui peut être tiré de nos données.

En Biélorussie, le phénomène de reproduction multiple dans une meute de loups est lié à la faible densité de l'ensemble de la population de loups et semble se produire indépendamment de la base alimentaire. Nous

considérons la reproduction multiple dans des meutes de loups comme une réaction de la population de loups à la persécution subie du fait des hommes (abattage important) et entraînant une baisse significative des effectifs de loups. En d'autres termes, il s'agit d'une régulation de la reproduction dépendante de la densité.

Nous avons enregistré trois cas de reproduction de femelles d'un an. Les données suggèrent qu'environ 5 à 8% des femelles d'un an dans la population de loups se reproduisent en Biélorussie. Cette particularité peut être considérée comme la réponse de la population de loups à intensifier la reproduction dans des conditions d'élimination excessive des loups par les chasseurs principalement.

Parmi sept cas bien documentés d'hybridation entre loups et chiens errants, trois cas ont été enregistrés dans la forêt de Naliboki, lorsque la population de loups était assez dense. Néanmoins, l'hybridation, dans des conditions de faible densité de population chez les loups peut également être interprétée comme une réaction déclenchée par la faible densité des populations lupines.

Fait intéressant : dans les sept cas d'élevage hybride loup-chien, seules les femelles (chiens ensauvagés) et les loups mâles ont créé une famille hybride.

[...] Dans les années 2000, parmi 61 mises bas qui étaient bien documentées, nous avons enregistré une mise bas à la mi-janvier, quatre mises bas fin mars-début avril et quatre mises bas dans les dix derniers jours de mai. La majorité des mises bas ont été observées dans une période saisonnière normale, c'est-à-dire les dix derniers jours d'avril jusqu'à la mi-mai.

En Biélorussie, la survie chez les jeunes loups a été jugée faible ou très faible. Les causes de la mortalité des loups étaient les suivantes. Tout d'abord, les parents laissent délibérément des louveteaux mourir quand ils déplacent des jeunes louveteaux d'une tanière à l'autre. Cela arrive surtout si la portée est grande (8-12 petits). Par conséquent, nous avons enregistré une mortalité significativement plus élevée dans les grandes portées. Lorsque la base alimentaire devient trop pauvre, même les louveteaux les plus âgés peuvent être abandonnés par leurs parents.

Les lynx et les ongulés sauvages constituent une autre cause fréquente de mortalité des louveteaux. Au moins la moitié des louveteaux sont tués par les

lynx dans les habitats, où la densité de population du lynx est de 2 individus par 100 km² et plus.

En ce qui concerne les ongulés sauvages, nos données suggèrent que les ongulés sauvages représentent habituellement jusqu'à 10% de la mortalité totale des petits durant le premier hiver. Cependant, si les ongulés sauvages sont largement répandus dans toute la variété des habitats disponibles et que leur densité de population est élevée (15-20 individus et plus. par km², sauf le chevreuil), jusqu'à un quart des louveteaux peuvent être tués par les ongulés sauvages pendant les trois premiers mois de la naissance. Nous pensons que certains cerfs (cerfs mâles adultes) et les deux sexes d'élans adultes peuvent être responsables de ce pourcentage élevé de mortalité imputable aux ongulés.

En suivant 33 portées de loups depuis la naissance (principalement dans la première moitié de mai) jusqu'au début de l'hiver (novembre-décembre) dans la forêt de Paazierre, nous avons constaté que la survie chez les louveteaux était plutôt faible - 0,48 en moyenne (c.-à-d. que 52% des louveteaux sont morts au cours des 6 à 7 premiers mois).

En ce qui concerne la mortalité des louveteaux dans la forêt de Naliboki, nous avons séparé nos données en trois périodes caractérisées par différents états et densités de la population locale de lynx. Nous avons calculé qu'en 1999-2011, avec un faible nombre de lynx, la mortalité des louveteaux étaient d'environ 30% ; en 2012-2016, avec nettement plus de lynx, la mortalité chez les jeunes loups était de 63% ; En 2016-2017, lorsque les lynx ont atteint des densités relativement élevées, une mortalité extrêmement élevée (96%) chez les jeunes loups a été enregistrée.

Les facteurs ambiants influencent la survie des louveteaux. Le placement des louveteaux dans les terriers par leurs parents entraîne un taux de survie plus élevé chez les petits avant l'hiver. La relocalisation à longue distance des petits entraîne un taux de survie plus faible chez les petits. Les conditions pluvieuses conduisent à des comportements de reproduction plus compliqués (plus de sites de tanières, plus de tanières dans chaque site et plus de distance de relocalisation entre les sites de mise bas), ce qui conduit à un taux de survie plus faible. Inversement, pendant un temps plus ou moins sec entraîne un taux de survie plus élevé. Le nombre de moustiques et la présence humaine déterminent la complexité du comportement de mise bas et peuvent augmenter indirectement la mortalité chez les petits.

Les données obtenues sur la mortalité des loups suggèrent le rôle crucial de la prédation du lynx pour la survie des louveteaux. Il devient évident que, lorsque dans un massif forestier le lynx atteint une densité de population élevée, la population locale de loups se retrouve pris dans un «piège»; le «piège» que constitue le site de mise bas.

Les problèmes de reproduction chez les loups sont basés non seulement sur la prédation des lynx, mais aussi sur la manière des loups élèvent les louveteaux. Les reproducteurs laissent les louveteaux seuls assez longtemps dans un endroit limité, quand les parents vont chercher leur nourriture. Lorsque les lynx causent des problèmes pour la reproduction des loups dans un massif forestier, la population locale de loup se maintient non pas à cause de la reproduction, mais grâce à l'immigration de loups des zones adjacentes constituées de mosaïque forêt-culture, dans lesquelles les petits survivent plus facilement avec peu ou pas de lynx.

Les loups n'ont pas toujours été dans une situation aussi critique. Il y a deux ou trois siècles, les lynx et les ongulés sauvages n'étaient pas si communs dans les vastes forêts biélorusses qui abritaient de nombreuses zones non perturbées. Aujourd'hui l'intensification de l'exploitation forestière avec le reboisement artificiel des coupes à blanc a considérablement accru la capacité de l'habitat pour les ongulés sauvages et les lynx. Le nombre de lynx a augmenté, et la fréquence des interférences loup-lynx a beaucoup augmenté. Nous émettons l'hypothèse que la seule exploitation forestière est responsable de l'augmentation du nombre de lynx qui, à son tour a conduit à «piéger» la reproduction chez les loups qui peuplent les massifs forestiers.

Des particularités dans la formation des meutes de loups ont été fréquemment observées. La progéniture est souvent restée avec leurs parents pendant trois à cinq ans sans se reproduire au lieu de deux ans normalement. En même temps, nous avons remarqué une tendance opposée de louveteaux absents dans les meutes de loups; phénomène qui est évidemment liée à la persécution du loup par les humains et/ou à la survie extrêmement faible des louveteaux. Les deux situations conduisent au cours de l'automne à la formation de meutes avec des non-reproducteurs, lorsque les loups dominants subordonnent graduellement d'autres loups "étrangers" qui vivent autour. Dans de telles situations, la majorité des meutes de loups en hiver étaient composées principalement d'individus non apparentés. Par exemple, en 2015-2017 dans la forêt de Naliboki, lorsque les lynx ont atteint une densité assez

élevée et tué la plupart des louveteaux, la majorité des loups (au moins 63%) étaient entièrement ou principalement d'origine non familiale, c'est-à-dire principalement des individus "étrangers", subordonnés.

En 2015-2017, dans la forêt de Naliboki, lorsque le lynx est devenu commun et que la reproduction de la population locale de loups s'est presque arrêtée, la population de loups se maintenait encore en raison de l'immigration de loups adultes pendant la saison des amours. En 2012 la population locale de loups dans la forêt de Naliboki se maintenait en raison de sa reproduction intensive.

Références

- Ballard W.B., Whitman J.S., & Gardner C.I. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. Wildlife Monographs, no.98. The Wildlife Society, Bethesda, MD.
- Bergmanis U., Ķuze, J., Lipsbergs, J., Hofmanis H. 2012. Distribution, population dynamic, ecology and protection of Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in Latvia // *Kungsörnen* 2012, 52-60.
- Bibikov D.I. 1985. The Wolf. History, Systematics, Morphology, Ecology. Nauka Publisher, Moscow. [In Russian]
- Danilov P.I., Gursky I.G. & Kudaktin A.N. 1985. Reproduction. – In : Bibikov D.I. 1985. The Wolf. History, Systematics, Morphology, Ecology. Nauka Publisher, Moscow : 378-389. [In Russian]
- Debrot S., Fivaz G., Mermoud C. & Weber, J.M. 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe. Ed. Inst. Zool., Univ. Neuchatel, Neuchatel.
- Gibson P.S., Ballard W.B., Nowak R.M. & Mech L. 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear. *Journal of Wildlife Management* 64 : 752-758.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bunevich A.N., Miikowski 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 Review* 26 :103-126.
- Jędrzejewska B. & Jędrzejewski W. 1998. Predation in Vertebrat Communities. The Białowieża Primeval Forest as a Case Study. Springer Verlag, Berlin.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Schmidt K., Zub K. & Musiani M. 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammology* 81(1) : 197-212.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B. & Okarma H. 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis*

lupus) in Białowieża Primeval Forest in Poland. Canadian Journal of Zoology 79 : 1993-2004.

- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B., Selva N., Zub K., Szymura L. 2002. Kill loupveteauxes and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). Ecology 83(5) : 1341-1356.

- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B., Kowalczyk R. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus* : linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Halarctic-scale patterns. Ecography 30 : 66-76.

198

- Jędrzejewski W, Jędrzejewska B, Anderson-Lilley Z, Balciauskas L, Mannil P, Ozolins J et al. (2010). Synthesizing wolf ecology and management in Eastern Europe : Similarities and contrasts with North America. In : Musiani M, Boitani L, Paquet PC (eds). The World of Wolves. New perspectives on Ecology, Behavior and Management. University of Calgary Press : Calgary, 207–233.

- Klevezal G.A. 1996. Recording structures of mammals. Determination of age and recon- struction of life history. Balkema Publishers, the Netherlands, Rotterdam.

- Kreeger T.J. 2003. The internal wolf : physiology, pathology, and pharmacology. In : Mech, L. David ; Boitani, Luigi, eds. (2003). Wolves : Behaviour, Ecology and Conservation. University of Chicago Press : 192-217.

- Likert R. A. 1932. Technique for the Measurement of Attitudes Archives of Psychology technique for the measurement of attitudes, Arch. Psychol. 140 : 1–55.

- Mech L.D. 1975. Disproportionate sex loupveteauxios of wolf pups. Journal of Wildlife Management, 39 : 737-740.

- Mech L. D. 1988. The Arctic Wolf. Voyageur Press

- Mech L.D., Adams L.G., Meier T.J., Burch J.W. & Dale B.W. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press. Minneapolis.

- Mech L. D., Boitani L. eds. 2003. Wolves : Behaviour, Ecology and Conservation. University of Chicago Press.

- Mech L. D., Barber-Meyer Sh. M. & Erb J. 2016. Wolf (*Canis lupus*) Geneloupveteauxion Time and Proportion of Current Breeding Females by Age. PLOS ONE 11(6) : e0156682. doi :10.1371.

- Paquet, P. & Carbyn, L. W. 2003. Gray wolf *Canis lupus* and allies", in Feldhamer, George A. et al. Wild Mammals of North America : Biology, Management, and Conservation, JHU Press : 482-510.

- Stronen A.V., Jędrzejewska B., Pertoldi C., Demontis D., Randi E., Niedzialkowska M., Pilot M., Sidorovich V.E., Dykyy I., Kusak J., Tsingarska E.,

- Kojola I., Karamandilis A.A., Ornicans A., Lobkov V.A., Dumenko V., Czarnomska S.D. North-south differentiation and region of high diversity in European wolves (*Canis lupus*) PLOS ONE, October 2013. Vol. 8. Iss. 10, e76454. (IF 3.73)
- Sidorovich V.E. 2011. Analysis of verteblouveteaux predator-prey community. Studies within the European Forest zone in terrains with transitional mixed forest in Belarus. Tesey, Minsk.
 - Sidorovich V.E. & Vorobej N.N. 2013. Mammal activity signs : Atlas, identification keys and research methods. Skills gained in Belarus. Veche, Moscow.
 - Sidorovich V.E. 2016. Naliboki Forest : Land, Wildlife and Human. Minsk, Chatyry Chverci.
 - Sidorovich V. & Rotenko I. 2014. Abnormal features of the wolf population in Belarus : pack multi-breeding, breeding of yearling females and hybridization with stray dogs. Is this an influence of the rich prey supply or low density of the wolf population that affected by human persecution? – In the abstract of the conference : “European large carnivores : problems of small-sized populations, study on reproduction, and challenges of reintroduction programs”. Minsk, NiktagraphicsPlus, 2014. P. :37-38.
 - Sidorovich V., Schnitzler A., Schnitzler Ch., Rotenko I., 2017. Wolf denning behaviour in response to external disturbances and implications for pup survival, Mammalian Biology – Mammalian Biology 83 : 1-7.
 - Sokal R.R. & Rohlf F.J. 1995. Biometry : the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, New York.
 - Teerink B.J. 1991. Hair of West- European Mammals. Cambridge University Press, Cambridge.
 - Stronen A.V., Jedrzejewska B., Pertoldi C., Demontis D., Randi E., Niedzialkowska M., Pilot M., Sidorovich V.E., Dykyy I., Kusak J., Tsingarska E., Kojola I., Karamandilis A.A., Ornicans A., Lobkov V.A., Dumenko V., Czarnomska S.D. North-south differentiation and region of high diversity in European wolves (*Canis lupus*) PLOS ONE, October 2013. Vol. 8. Iss. 10, e76454. (IF 3.73)
 - Theuerkauf J., Rouys S. & Jędrzejewski W. 2003. Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Białowieża Forest, Poland. Can. J. Zool. 81 :163-167.
 - НДАБ. Ф. 1363. В. 1. С. 2677. НДАБ. Ф. 1363. В. 1. С. 2481. НДАБ. Ф. 694. В. 2. С. 201. НДАБ. Ф. 694. В. 2. С. 1587. НДАБ. Ф. 694. В. 2. С. 3984. НДАБ. Ф. 694. В. 2. С. 4353. НДАБ. Ф. 694. В. 3. С. 1212. НДАБ. Ф. 694. В. 3. С. 1215.
 - 200
 - НДАБ. Ф. 694. В. 3. С. 1217. НДАБ. Ф. 694. В. 3. С. 1229. НДАБ. Ф. 1363. В. 1. С. 2677. А. 60-62

- Niemcewicz J.U. 1868. Pamietniki czasow moich. Lipsk. У а і ы К ы а а З а в і ы
в а я в д ы і а г а (1966-1721). 2011. - В ы д а е з а ы г і а ь а г а а і з з а ў в а г а і Ю ь а
Б а а э в і а ў е а а д з е з ь а г а В і а а Х і а . М і . В ы д а в е в а В . Х і а .
Ш ы ы г і а - П а а я К . Я . (Shyshyhina-Patotskaya). 2007. Н я в і ж і Р а д з і в і ы . М і ,
Б е а ь .

ANNEXE

Biologie de la reproduction chez le loup gris (*Canis lupus*) en Bielorussie : des croyances à la réalité

Vadim Sidorovich et Irina Rotenko

Légende des photographies de l'ouvrage original
- Traduction G. EROME -

Chapitre 2

(5) Vallées marécageuses du grand lac glaciaire de Bielaie Jukhawskoje. Forêt de Paazierre, district de Rasony, région de Vitebsk.

(6) Rivière de taille moyenne de Drysa. Forêt de Paazierre, district de Rasony, région de Vitebsk.

7) Petite rivière de Stsiudzionien'kaja. Forêt de Paazierre, district de Rasony, région de Vitebsk.

(8 ↑) Grande tourbière surélevée avec peuplement de pins rasés de Vialiki Mokh. Forêt de Paazierre, district de Rasony, région de Vitebsk.

(9) Vallées marécageuses du lac glaciaire de Nitsiatytsy avec une île boisée. Forêt de Paazierre, district de Rasony, région de Vitebsk à la frontière avec la Russie, région de Pskov, district de Siebiezh.

(10 ↑) La coupe à blanc parmi les pinèdes sur les dunes de sable est un habitat commun dans de nombreuses zones de la forêt de Paazierre, district de Vierkhniadzvinsk et région de Vitebsk.

(11, 12 →) La forêt mixte de pins épicéas et de collines moraines est également un habitat commun dans la forêt de Paazierre, district de Haradok et région de Vitebsk.

(13-15 ↑ ↓) Une forêt mixte composée d'épinettes et d'aulnes noirs couvre une partie considérable de la forêt de Naliboki située dans les basses terres. Il y a plus ou moins d'épicéas dans une telle forêt et les chutes d'arbres y sont fréquentes. District de Valozhyn, région de Miensk.

(16) En bordure de marais ouverts dans la forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.

(17 ←) Les routes forestières sont des habitats très importants pour le loup en Biélorussie et ce toute l'année. Les loups chassent souvent, en parcourant les routes. Ils utilisent les routes pour marquer leur territoire et se déplacer rapidement. Pendant la saison des amours, les loups adultes commencent à marquer de nombreux nouveaux sites, même dans les zones où l'espèce était absente auparavant. La plupart des sites de marquage récents (fréquemment utilisés d'octobre à mi-janvier) situés sous une neige épaisse sont oubliés par les loups, tandis que de nombreux nouveaux sites, par exemple, sur des tas de neige bien visibles apparaissent. A cette époque, le marquage se fait principalement en urinant, tandis que le grattage n'est plus beaucoup appliqué. Depuis le début du mois de mars, les loups territoriaux retrouvent leurs anciens repères et les loups adultes y grattent de plus en plus.

(18 ← ↑) Paire de loups au point de marquage d'une route

(19 ↑) Les loups mâles (à droite) et les loups femelles (à gauche) urinent. L'urine de la femelle contient un peu de sang indiquant la phase de proestrus et l'oestrus environ 7 à 10 jours plus tard. Cette fonctionnalité est très utile pour savoir où il peut y avoir des couples nicheurs.

(20 ←) Point de marquage du loup pendant la saison des amours. Selon les données sur les traces de neige, les loups adultes marquent de nombreuses fois (soixante et plus) toutes les vingt-quatre heures durant cette période. Certains points de marquage peuvent être marqués par le même loup plusieurs fois par jour.

(21 ←) Fractions divisées de la meute de cinq loups. Dans une telle situation, il est possible de déterminer le nombre d'individus.

Selon les traces sur la neige, 60% à 80% des loups marchent sur les routes. Avec de telles routes, il est beaucoup plus facile pour les loups de contrôler leur territoire en se déplaçant assez vite.

(22 ↑) fragment de piste d'une meute de quatre loups. Dans une telle situation, vous pouvez compter le nombre d'individus

(23 ←) Éraflure par un gros loup sur une route forestière

(24) Piste sur la route. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja

(25 ↑) Route traversant un massif forestier. C'est un lieu caractéristique de présence de loups. Région de Miensk.

(26, 27 ↑ ↓) Marquage sur routes.

(28) Les loups marquent une route forestière.

29, 30 ↑ ↓) Des griffades sur les routes.

(31 →) Quatre pistes de loups sur la piste. Si les loups ne marchent pas beaucoup, pour connaître le nombre de loups qui sont passés, vous devez compter le nombre d'empreintes dans le groupe, puis diviser le nombre par deux (c'est-à-dire empreintes de pas de chaque loup qui est passé ici).

(32 ←) Les loups utilisent fréquemment des dépressions semblable à celle de cette dune de sable au milieu d'une forêt ou d'un marais pour se reposer. Forêt de Naliboki, district d'Iwje, Irégion de Harodnya.

(33 ← ↓) Loup dans cet endroit.

- (34 →) Tourbière parmi des tourbières abandonnées, utilisée par les loups pour se reposer et observer beaucoup. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (35) En se reposant le loup observe l'endroit sur une parcelle de sable ouverte parmi des coupes à blanc recouvertes de pins précoces. Forêt de Naliboki, district de Stawptsy, région de Miensk.
- (36-39 ← ↓ →) Les collines de moraine couvertes de forêts de conifères mixtes ou principalement de forêts d'épicéas entrecoupées d'ouvertures herbeuses plus ou moins grandes constituent un terrain typique de la forêt de Paazierre. district de Haradok, région de Vitebsk.
- (40 ↑) Couple de loups en avril avant la mise bas.
- (41, 42 →) Une tanière en forme de cavité couverte sous les racines d'un gros épinette et d'un aulne noir (presque comme un terrier).
- (43) Habitat de mise bas du loup. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (44) Chiots de loups âgés de 5 à 7 jours dans une tanière sous une épinette déracinée.
- (45) Entrée d'un terrier
- (46-48 ← ↓) Sites de mise bas des loups dans une forêt d'épinettes avec de nombreuses chutes d'arbres. forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (49 ↑) Irina Rotenko à la recherche de la tanière. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk, (2011).
- (50) Vadim Sidorovich au moment de trouver un repaire de loups avec des chiots. Les chiots ont un jour. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk, (2010). Photo de Klaus Feichtenberger.
- (51 ↑) Les chiots d'un jour dans la tanière.
- (52 ↑) Site de mise bas dans un arbre au milieu d'une forêt d'épinettes Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (53, 54 →) Site de mise bas dans des chablis dans une forêt de conifères. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.
- (55, 56 ← ↓) Terriers avec un et cinq petits. Les tanières étaient situées au niveau des plaques racinaires des épinettes déracinées.
- (57) Vadim Sidorovich dans la fosse aux loups avec un seul chiot. La tanière était située parmi des épinettes mortes recouvertes de jeunes épinettes. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk, 2012.
- (58 ←) Lieu de mise bas sous un arbre. Forêt de Paazierre, district de Shumilina, région de Vitebsk.
- (59) lieu mise bas sous un arbre. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (60 ↑) Des louveteaux sur une couche sous un arbre.
- (61) Longue utilisation d'une couche sous les arbres.
- (62 ↑) Endroit sec sous une vieille épinette, où une femelle mis bas
- (63 ←) Couche ouverte en forme de fossette pour empêcher les chiots de ramper. Une telle tanière est plus typique des loups au cours des 10 à 15 premiers jours des chiots.
- (64 ← ↓) Couche ouverte, plus typique des chiots de 15-25 jours légèrement plus âgés que la précédente
- (65) Tanière dans une cavité sous les racines d'une grosse épinette avec neuf petits.
- (66 ↑) Une cavités avec litière

- (67-70 ← ↑ ↓) Onze louveteaux âgés d'environ dix jours dans une tanière creusée par eux-mêmes sous des racines dans un sol tourbeux. Vadim Sidorovich travaille avec les chiots (sexage, prélèvement d'échantillons de poils pour analyse génétique, etc.). Forêt de Naliboki, 2015.
- (71-76 ←) Une variété de tanières trouvées dans un reboisement de jeunes épinettes.
- (77 ↑) Un lieu de mise bas adapté pour les loups dans les coupes à blanc de la forêt d'épicéas avec quelques chutes d'arbres en bordure et un reboisement précoce d'épinettes principalement. forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (78 →) Ce chiot âgé d'environ 20 à 25 jours a été déplacé en dehors de la tanière par l'un des parents, lorsque nous étions à proximité de la tanière.
- (79) Lieu de mise bas dans les marais d'aulnes noirs. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.
- (80 ←) Zone de mise bas convenable pour les loups dans les marais d'aulnes noirs. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.
- (81-83 ↓ →) Le marécage d'aulnes noirs est courant dans la forêt de Naliboki et également présent dans la forêt de Paazierre. Forêt de Naliboki, district d'Iwje, région de Harodnja.
- (84) Petit lac glaciaire de Niemtsava. Forêt de Paazierre, district de Haradok, région de Vitebsk.
- (85) Petit lac glaciaire de Lavatsets. Forêt de Paazierre, district de Haradok, région de Vitebsk.
- (86) Lac glaciaire de taille moyenne de Tsiosta avec des îles. Forêt de Paazierre, district de Haradok, région de Vitebsk.
- 87, 88 ↑ ↓) Tourbière surélevée. Forêt de Paazierre, district de Haradok, région de Vitebsk.
- (89, 90 ← ↓) Les nombreux étangs à de castors des forêts de Naliboki et de Paazierre sont des habitats favorables pour les ongulés sauvages qui, eux aussi, attirent les loups pour y chasser. La photo ci-dessus a été prise dans la forêt de Naliboki, dans le district d'Iwje, dans la région d'Harodnja; et celui du dessous dans la forêt de Paazierre, le district de Haradok, la région de Vitebsk.
- (91, 92 →) Canaux de drainage inondés par des castors. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.
- (93, 94 ↑ ←) Rivière de taille moyenne de Biarezina dans la forêt de Naliboki, sa vallée avec une végétation ancienne à feuilles caduques est un habitat très riche pour les loups en raison de l'abondance de ses proies. District de Navahradak, région de Harodnja.
- (95 ↑) Le peuplement de pins sur les dunes de sable est un type d'habitat de loup avec très peu de proies. Néanmoins, la faible abondance de moustiques en mai-juin attirent les loups pour la mise bas uniquement. Ils y vivent principalement dans des peuplements de pins tourbeux, recouverts d'une dense couverture d'arbustes, qui offrent un abri suffisant aux chiots. Les peuplements de pins sont communs dans les forêts de Paazierre et de Naliboki. Forêt de Naliboki, districts de Stawptsy, région de Miensk.
- (96 ←) Peuplement de pins tourbeux couvert d'arbustes denses. Forêt de Naliboki, district d'Iwje, région de Harodnja.
- (97, 98 ↑) Le pin se trouve sur un sol de sable. Forêt de Naliboki, district d'Iwje, région de Harodnja.
- (99) Tanière de loups dans un peuplement de pins sous la plaque racinaire d'un pin incliné.

(100, 101 ← ↓) Taureaux dans les peuplements de pins des terres sèches. Au départ, c'était un terrier de renard roux.

(102 →) Terriers de loups dans des coupes à blanc parmi des pinèdes des terres sèches au début du reboisement de bouleaux Au début, c'était un terrier de blaireau.

(103 ↑) Chambre de chiots dans le terrier du loup.

(104) Passage à la chambre du chiot dans le terrier du loup.

(105, 106 ↑ ↓) Les onze chiots sont à l'intérieur d'un terrier de renard roux agrandi, c'est-à-dire sept chiots au-dessus et quatre au-dessous, cachés dans un passage plus étroit du renard roux.

(107 ↑) La petite rivière de Volka dans la forêt de Naliboki et ses zones humides de vallée ouverte favorisent les loups pour réussir leur chasse. District d'Iwje, région de Harodnja.

(108 ←) Plaine herbeuse ouverte dans la vallée de Biarezina. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.

(109 → ↑) Marais ouvert de carex et d'îles boisées. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.

(110 →) Marais ouvert de roseaux et de carex dans l'ancienne vallée de la rivière Vusa. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.

111) Marais herbeux dégagé dans la vallée de la Vol'ka. Forêt de Naliboki, district d'Iwje, région de Harodnja.

(112 ↑) Si, sur un terrain boisé, il y a de grandes prairies généralement sur des terres drainées, les loups reproducteurs peuvent utiliser cette prairie comme habitat de mise bas, lorsque la hauteur du peuplement d'herbe est d'environ 40 cm et plus. Les chiots peuvent être placés à proximité du centre de l'ouverture ou à la lisière de la forêt. De telles familles de loups n'échappent pas aux routes de terrain situées à proximité, si le fourré d'herbe est suffisamment abrité. Il est évident que les parents loups préfèrent placer les chiots au bord des canaux de drainage s'ils sont présents parmi ces ouvertures. Parfois, les parents loups creusent des terriers de préférence dans les berges du canal ou sur une parcelle relativement plus haute avec une couche de sable. Les avantages évidents d'un tel habitat de mise bas sont les suivants: faible prolifération de moustiques, surveillance aisée du milieu environnant, environnement bien abrité pour les chiots et assez souvent aussi pour les parents. Par temps trop pluvieux, les chiots peuvent être temporairement remplacés dans la forêt voisine. Si personne ne perturbe une telle famille de loups, ils peuvent y rester jusqu'à la mi-octobre. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.

(113) Terrier dans une ouverture herbeuse creusée sur une parcelle relativement élevée avec une couche de sable.

(114, 115 ↑ ↓) Herbe piétinée par la famille du loup.

(116) Parcelle de mise bas pour loups dans une ouverture herbeuse Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.

(117) La femelle dans les prairies.

(118) La femelle arrivant sur la route à partir du site de la tanière ouverte entre les herbages.

(119 ↑) Groupe de cerfs éphales sur des prairies arides au début du printemps. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.

(120 ←) Récolte d'herbe sur des terres drainées. Forêt de Naliboki, district de Stawptsy, région de Miensk.

(121 → ↑) Grand troupeau de vaches sur prairie de terres drainées. Le troupeau appartient à une ferme collective. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.

(122 →) Quelques bovins dans un pré. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk.

(123-125 ↑ →) Des bosquets bien abrités, où les parents loups placent leurs petits pour un séjour temporaire en été et au début de l'automne. Forêt de Naliboki, district de Valozhyn, région de Miensk; le district de Stawptsy, région de Miensk.

(126 ←) Les jeunes loups restent dans les arbres couchés

(127, 128 ↑ ↓) Une exploitation forestière est l'un des endroits où les parents, les loups, cachent temporairement les chiots. Forêt de Naliboki, district de Stawptsy, région de Miensk.

(129, 130 ↑ ↓) Les fourrés de fougère sont un habitat fréquent du séjour des petits pendant l'été. Forêt de Naliboki, district de Navahradak, région de Harodnja.

131-134 ← → ↓) Tourbière abandonnée avec mares, canaux de drainage, accumulation de souches. C'est un habitat important pour les loups et, assez souvent, il s'y reproduit. Forêt de Naliboki, district de Stawptsy, région de Miensk.

(135 ↑) Tourbière abandonnée avec des mares ou étangs, des canaux de drainage et des monticules de tourbe. Forêt de Paazierre, district de Shumilina, région de Vitebsk.

(136-138 ↑ →) tanière dans une tourbière abandonnée. Les louveteaux ont environ quinze jours.

139-141 ↑ ←) Une tanière creusée par les parents dans une tourbière abandonnée. Vadim Sidorovich vérifie les chiots âgés d'un jour à peine. Forêt de Paazierre, district de Shumilina, région de Vitebsk, 2001.

Chapitre 3

142) Empreintes de loup (à gauche) et à l'avant (à droite).

(144-146 ↑ ↓ →) Empreintes de chien.

(143) Empreinte avant de loup.

147 ↑) Les pistes (trot) de deux hybrides louve-chien,

(148) Piste de sept loups (trot). Chaque loup suivant se présentait sous les pieds du précédent loup.

(149 ↑) Les empreintes avant du loup, quand il s'est arrêté.

(150) Piste de trois loups (trot)

(151) Patte de louveteau retrouvée avec un doigt coupé. Le doigt a été coupé il y a 9 jours.

(!)

(152) Empreinte de louveteau avec le doigt coupé

(153) Piste d'une louve enceinte plusieurs jours avant l'accouchement. Les empreintes de la femme enceinte relativement lourde sont situées de manière tortueuse et la foulée est nettement plus courte que d'habitude. De plus, une grosse louve gestante produit des empreintes de pas nettement plus profondes sur un sol relativement mou, de sable ou de boue.

(154–156 ↑ ←) Des os d'ongulés rongés par des loups d'un an affamés au cours de leur séjour séparé fin avril – mai, après avoir été renvoyés par les parents reproducteurs.

(157) ↑ Loup non reproducteur avec un jouet. (

158-160) ↑ → Jouets de loup d'un an, quand ils restent seuls en avril-juillet.

161) Terriers ouverts de loups dans une sorte de petite fosse pour empêcher les bébés de ramper. Une telle tanière est plus typique des loups pendant les 10 premiers jours de l'accouchement. Si vous trouvez une telle tanière au look usé, cela en dit long sur la présence de chiots.

(162) Sente du loup arrivant à une tanière. Dans ce cas, la distance à la tanière était d'environ 600 mètres.

(163) Latrine de la mère loup dans la tanière avec des chiots. Il s'agit de 11 crottes au moins.

(164, 165 ↑ ↓) Site de repos d'une mère loup à proximité de la tanière avec ses petits. Après avoir nourri les chiots, la mère loup reste généralement à proximité de la tanière, en évitant de se faire téter tout le temps.

(166, 167 ↑ ↓) terriers inachevés et non utilisés de loups reproducteurs. À la recherche de louveteaux, vous pouvez faire face à des habitats de mise bas sans substrat pertinent pour voir suffisamment de traces de loups. Dans des endroits aussi compliqués, la présence de la tanière à proximité peut vous être très utile.

(168, 169 ↑ ↓) Beaucoup d'urine de femelle reproductrice dans la zone de mise bas Lorsque la femelle reste la plupart du temps avec des nouveau-nés, elle a parfois besoin de s'éloigner pour uriner et faire ses besoins. La mère loup fait 0,2-1 km, généralement entre 0,3-0,5 km de la tanière. En particulier, si vous trouvez beaucoup d'urine de la femelle, cela signifie surtout que les chiots ne sont pas loin, car les loups urinent normalement, ce qui économise un peu l'urine pour le marquage ultérieur.

(170) Louveteaux dans un site de mise bas.

(171, 172 ↑ ↓) sexage d'un chiot male (ci-dessus) et d'un chiot femelle (ci-dessous)

(173, 174 ↑ ↓) Dépouilles de louveteaux tués par des chasseurs C'était l'une des sources de données permettant d'estimer la taille des portées de loups.

(175-177 ↑ ↓) Sacs à gibier des chasseurs de loups avec un fladry

(175-177 ↑ ↓) Trophées des chasseurs de loups avec un fladry

(178) Fladry pour chasser le loup.

(179) Vadim Sidorovich vérifie un piège photographique.

(180) Des crottes de louveteaux collectées au début de septembre.

(181) Des crottes d'adultes

Chapitre 4

(182) La louve enceinte enregistrée le 26 novembre 2016 dans la forêt de Naliboki.

(183, 184 ↑ ↓) Jouets de louveteaux.

(185, 186 ↑ ←) Louveteau abandonné par ses parents à la fin du mois d'août et qui pourrait durer jusqu'à la mi-octobre. Il a trouvé des os de cerf et tente de consommer quelque chose de ces restes

(187, 188 ↑ ↓) Louveteau persistant, abandonné par ses parents à la fin du mois d'août.

(189-193 ↑ →) Elargissement terriers de renard roux pour l'élevage de louveteaux.

Habituellement, l'un d'entre eux est en train de creuser, tandis qu'un autre loup embuscade à proximité. Le fait de creuser profondément dans la terre dérange beaucoup la renarde et finalement, elle tente de s'échapper. Un autre loup dans une embuscade dépasse le renard

en fuite et le tue. Habituellement, la carcasse d'un tel renard roux tué par des loups reproducteurs reste à 30 ou 100 mètres de la terre détruite.

(194 →) Renard roux tué par un loup.

Chapitre 5

195 ←) Le 11 mai 2013, dans la partie centrale de la forêt de Naliboki, trois portées de loups âgées d'environ un mois, de deux semaines et de quelques jours ont été retrouvées. Les tanières étaient situées sur une distance d'environ 220 mètres, 430 mètres et 380 mètres. De toute évidence, nous avons été confrontés à un phénomène de reproduction multiple dans la meute de loups, alors que les mères étaient étroitement liées, peut-être qu'elles étaient la dernière année et ses deux filles. Les deux portées aînées étaient mélangées à cause de la confusion de la mère ou du vol des chiots les uns des autres.

(196) Les amateurs de loups John Griffiths (à droite) et Keith Millar (à gauche) élèvent les chiots de l'une des portées mixtes (le cas 9 d'élevage multiple dans une meute de loups. Deux chiots âgés de 15 à 18 jours sont entre les mains de Keith et deux chiots d'environ 40 jours sont entre les mains de John. Naliboki Forest, le 11 mai 2013.

(197) Les hurlements de loups d'août à septembre sont très utiles pour préciser l'élevage multiple dans les meutes de loups.

(198-201) Sur la photo ci-dessus, vous voyez une chienne errante, vivant dans les habitats de la forêt de Naliboki et jumelée à un loup mâle. La chienne est restée avec le loup mâle au moins quatre mois (mi-janvier à mi-avril 2016. Elle a accouché à l'état sauvage et a ensuite amené les chiots dans la cour de l'ancien propriétaire (voir les photos en haut à droite). ; l'un des chiots hybride était si blanc.

(202-207) Sur ces photos, vous voyez les membres d'une meute de loups composée de 7 individus. La particularité de ce pack était que la mère était un hybride de loups et de chiens errants (voir la photo en haut à droite).

(210) Le propriétaire montre la laisse en chaîne, à partir de laquelle son chien a été tué par les loups

(208, 209) Chien domestique tué par des loups dans la cour de son propriétaire.

(212, 213 ↑ ↓) Ces bébés hybrides avaient une tache blanche sur la poitrine, caractéristique rare chez les bébés loups normaux en Biélorussie.

(214, 215) Un de ces chiots hybrides de 7 mois. Il était anormalement gros comparé à un jeune loup de cet âge - environ 50 kg. Le museau hybride, les canines et les autres dents ressemblaient au loup. Deux autres chiots élevés par des personnes étaient plus petits et avaient des traits de chien.

Chapitre 6

(216) Un petit loup âgé de 6 à 8 jours, qui a été tué et piétiné par de plus gros bébés d'un mois. La mère d'une autre portée a volé plusieurs chiots de grande taille (cas de reproduction multiple dans la meute de loups).

(217 ↑) C'est une occasion rare d'élevage hivernal d'un couple chien/loup. La mère était un gros chien et le père était un loup normal. Le comportement de mise bas du couple nicheur était tout à fait typique pour un couple de loups normal (en mai) c'est-à-dire la mise bas au

niveau d'une plaque radriculaire d'épinette déracinée, située au milieu de la manne des arbres. La tanière était située dans un fragment de forêt isolée, à une distance de 2,1 km du hameau le plus proche et à environ 300 mètres de la route la plus proche. Toutes ces caractéristiques comportementales typiques du loup reproducteur suggèrent que la mère du chien était peut-être déjà un hybride loup-chien et qu'il a déjà été élevé dans la nature par des parents, dont l'un était un loup. Dans ce cas d'hybridation loup/chien, la densité de la population de loups était faible et la base de nourriture était riche..

(217-223 ↑ ← →) Sur ces deux pages, nous présentons l'un des exemples bien documentés d'interférences de lynx vis-à-vis du loup qui ont eu une incidence réelle la reproduction du loup. À la fin d'avril 2017, dans la forêt de Naliboki, trois portées de loups ont été découvertes, comprenant trois femelles gravides et deux mâles adultes (un cas de reproduction multiple dans une meute). Pendant deux semaines, les trois portées ont été extirpées par un gros lynx mâle (que vous voyez sur les photos). Vous voyez l'apparition du lynx mâle au terrier du loup avec ses chiots (il y a eu de la neige les 10 et 11 mai 2017). Dans un cas (photos à droite), il y avait plus de loups dans la tanière, mais quand il a détecté le lynx, il s'est échappé, permettant au lynx de tuer les louveteaux.

(224) Le couple loup qui a des petits cherche un autre site de mise bas. Sur la photo, les parents loups inspectent l'ancien site de blaireaux, où à eu lieu la mise bas le printemps dernier.

(225, 226 ↑ ↓) Des louveteaux tués par des lynx en août et en septembre.

(227) La meute de loups ne comprend que des adultes (Forêt de Naliboki, novembre 2017).

Carte 6.1. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs en mai 2015 (légèrement corrigée en juin). Environ 31 adultes et subadultes ont été recensés; définitivement 6, mais vraisemblablement 7 portées ont été localisées.

Commentaire: Après ces 6 à 7 portées en mai 2016, seuls 4 petits étaient enregistrés à la fin du mois de novembre 2016.

Carte 6.2. Population locale de Wolf dans la forêt de Naliboki et ses environs à la fin du mois de novembre et au début du mois de décembre 2015. On a recensé 26 adultes et subadultes et seulement 4 petits de l'année.

Commentaire: c'est après 6-7 portées en mai.

Carte 6.3. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs à la fin du mois de janvier 2016. Au total, 34 adultes et sous-adultes et 10 chiots ont été recensés.

Commentaire: depuis le début du mois de décembre, deux groupes de 8 inds (dont 2 juvs) et 6 inds (4juvs) sont arrivés, un loup solitaire a disparu, et dans le nord-est de la forêt de Naliboki, 3 individus sont apparus à la place d'un

Carte 6.4. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs au début du mois de mars 2016. 54 individus ont été recensés.

Commentaire: ce sont 20 individus de plus qu'à la fin du mois de janvier, 5 loups ont été tués dans le centre-est de la forêt de Naliboki, 5 loups dans la partie sud-est et 5 loups dans le centre-ouest de la forêt. Ainsi, environ 35 loups sont arrivés dans la forêt de Naliboki en février, pendant la période de reproduction chez les loups.

Carte 6.5. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs en mai 2016 (précisé en juin). Il y avait 36 adultes et subadultes; 9 portées de loups ont été localisées, en plus d'une portée tuée par un lynx et il y avait une portée hybride chien-loup.

Commentaire: il semblerait qu'une partie des reproducteurs aient émigré; cela devient évident en comparant la situation de mai à celle du début mars, alors qu'il y avait 54 loups enregistrés.

Carte 6.6. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs en novembre et jusqu'à la mi-décembre 2016 On a recensé 23 adultes et sous-adultes et 6 petits de l'année.

Commentaire: il n'y avait que 6 chiots de l'année après 10 portées en mai 2016.

Carte 6.7. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs à la fin du mois de février 2017. On a recensé 57 loups.

Commentaire: le nombre de loups est double par rapport à celui de la forêt de Naliboki à la fin du mois de novembre, malgré que 7 loups au moins aient été tués en décembre-janvier.

Carte 6.8. Population locale de loups dans la forêt de Naliboki et ses environs en mai-octobre 2017. En mai, on comptait 35 adultes et subadultes, et 9 portées ont été localisées. Trois portées ont été tuées par le lynx avant juin.

Commentaire: le nombre de loups adultes et subadultes a fortement diminué depuis février. Sur les sept portées tracées, seuls deux chiots ont survécu jusqu'en octobre