

CROC
Centre de Recherche et d'Observation sur les Carnivores
4 rue de la Banie
57590 LUCY



Université Jean Monnet de Saint-Etienne
Faculté des Sciences et Techniques
23 rue du Docteur Paul Michelon
42100 SAINT-ETIENNE

Suivi et estimation de l'effectif des meutes de loups gris (*Canis lupus lupus*) grâce à une méthode bioacoustique : Essais et tests préliminaires sur des meutes captives



Loup gris d'Europe © CROC / M. PAPIN

2014

Morgane PAPIN
MASTER 2 - ECOLOGIE ETHOLOGIE
Responsables de stage : E. GERMAIN et J. PICHENOT
Responsable du Master : N. MATHEVON

Papin M. 2014. Suivi et estimation de l'effectif des meutes de loups gris (*Canis lupus lupus*) grâce à une méthode bioacoustique : Essais et tests préliminaires sur des meutes captives. Rapport de stage de Master 2, CROC, Centre de Recherche et d'Observation sur les Carnivores, Lucy, France, 35p.



Remerciements

En tout premier lieu, je tiens à remercier les partenaires financiers du CROC sans lesquels cette étude n'aurait pu être conduite, à savoir : l'Europe pour l'attribution du FEDER « Massif des Vosges », le Commissariat à l'aménagement du Massif des Vosges (FNADT), la Région Lorraine, la DREAL Lorraine, ainsi que le Zoo d'Amnéville et le Parc Animalier de Sainte Croix.

Très chaleureusement, je remercie les membres du Conseil d'Administration du CROC et Estelle GERMAIN (Directrice du CROC) pour m'avoir accueillie au sein de l'équipe pour ce stage tant attendu. La confiance, l'énergie et le soutien d'Estelle m'ont permis de réaliser mon travail dans des conditions optimales. J'ai aussi pu m'investir dans la vie du CROC et participer à des animations qui me tenaient à cœur. Vient ensuite Julian PICHENOT, passionné de bioacoustique et initiateur du programme de recherche : merci pour ton aide précieuse, ton temps passé à regarder les spectrogrammes avec moi et les lignes de code sous R avec une bonne humeur infatigable. Je remercie également mon collègue Gus LYON pour son écoute attentive, ses astuces de programmation (et d'automatisation !) et pour nos anecdotes de terrain partagées. Enfin, merci à Buzz l'éclair, notre cher chien de compagnie, pour son envie de jouer incessante qui donne le sourire. Finalement, la CROC'Team aura été une véritable famille durant ces six mois : merci pour tout ! En espérant que cette belle aventure continue...

Dans un second temps, rien n'aurait été possible sans la participation des parcs animaliers où j'ai collecté mes données. Je remercie Jennifer LAHOREAU, Vétérinaire du Parc Animalier de Sainte Croix en Moselle, et toute l'équipe du parc pour leur accueil chaleureux, leur aide et leur disponibilité (Stéphane SABOT, Christophe PARRENIN, Marc QUESSADA, Nicolas COUSSY, Marion pour la fameuse charrette à matériel mais aussi tous les autres soigneurs et employés du parc). Un remerciement tout particulier à Ariane BOUGNOUX (stagiaire de M1) qui aura été d'un grand soutien lors des journées de terrain sans hurlement mais aussi lors du dépouillage vidéo pour l'identification des individus. Merci à Anne FREZARD, Directrice du Parc Argonne Découverte dans les Ardennes et vice-présidente du CROC, et à l'équipe de soigneurs (Sarah et Jonathan) de m'avoir présenté la meute de loups du PAD qui sera malheureusement restée bien silencieuse. Un clin d'œil à Marie-Lazarine et Jacky pour leur accueil très chaleureux lors de mon passage dans les Ardennes. Je remercie également M. CHARPENTIER, Directeur du Domaine Zoologique du Pescheray dans la Sarthe, Noémie et Armelle ainsi que tous les travailleurs du parc pour leur accueil, leur gentillesse et leur bonne humeur contagieuse. Merci à toutes ces personnes pour leur disponibilité, leur écoute et d'avoir accepté de partager avec moi leurs connaissances.

Un petit clin d'œil à Jérôme SUEUR pour ses réponses quant à l'utilisation du package Seewave.

Sans mon master, je n'en serais pas là, je remercie donc toute l'équipe d'enseignants du Master Ecologie-Ethologie de Saint-Etienne. En particulier Frédéric SEBE qui m'aura accompagnée lors de mes premiers pas au CROC. Je n'oublie pas non plus toute la belle équipe d'étudiants pour ces deux années riches et formatrices...

Je remercie mes parents pour leur relecture, leur patience et leur soutien de tous les jours.

Enfin, et pas des moindres, je remercie de tout cœur les 35 loups, plus ou moins silencieux, qui auront participé à cette étude. Ils m'auront appris à m'armer de patience, à être là des heures entières pour attendre cet instant précis où tous hurlent en chœur...ou pas ! Ces enregistrements, base de mon travail, et ces magnifiques souvenirs m'ont donné une envie encore plus intense de continuer dans cette « voix »...

Pense-bête à moi-même

Me voilà à la fin de ma deuxième année de master...

Ma persévérance et ma détermination m'ont permis d'en arriver là. Cette année, j'ai eu la chance d'accéder à une étude sur les grands carnivores... ma grande passion. Un stage en or ! Preuve qu'il ne faut jamais rien lâcher... toujours y croire, avancer et s'accrocher.

Après deux années de remise en question, de nouvelles découvertes, des multitudes de choses dans la tête, quelques chutes mais surtout de nombreuses réussites... Ma plus grande fierté c'est d'être allée jusqu'au bout de ce que je voulais et aimais faire.

Les loups... Touchants, attachants mais aussi surprenants et majestueux, certains individus vous retournent la tête... et le cœur. Ils sont le symbole de la subtilité tout en régissant les lois de la nature...

« La séduction de la voix prend racine dans le mammifère qui sommeille en nous » Joana Revis



Loup gris d'Europe © CROC / M. PAPIN

1. Introduction.....	6
2. Matériels et Méthodes.....	9
2.1 Taxon étudié : <i>Canis lupus lupus</i>	9
2.2 Choix des parcs animaliers et des meutes	9
2.3 Enregistrements sonores et vidéos des hurlements.....	10
2.3.1. Période et conditions d'enregistrement	10
2.3.2. Matériels d'enregistrement.....	10
2.3.3. Réalisation de 'playback'.....	11
2.4 Analyses acoustiques et statistiques des hurlements	12
2.4.1. Extractions des hurlements.....	12
2.4.2. Approche quantitative : recherche d'une signature acoustique individuelle.....	13
<i>Choix et calcul des variables</i>	13
<i>Analyse Factorielle Discriminante</i>	14
2.4.3. Approche semi-quantitative : application d'un indice d'entropie	14
<i>Création de chorus artificiels</i>	14
<i>Calcul de l'entropie acoustique</i>	15
3. Résultats.....	15
3.1 Hurlements enregistrés	15
3.2 Extractions réalisées.....	16
3.3 Analyses « quantitatives » : explorations des variables et identification d'une signature individuelle.....	17
3.4 Analyses « semi-quantitatives » : l'indice d'entropie adapté aux hurlements de loups gris.....	20
4. Discussion.....	21
<i>Discrimination des individus sur la base des hurlements</i>	21
<i>L'entropie acoustique comme alternative aux analyses quantitatives</i>	23
5. Conclusion et perspectives.....	26
6. Bibliographie.....	28
7. Table des figures.....	31
8. Table des tableaux.....	31
9. Annexes.....	32
Annexe 1 : Questionnaire soumis aux responsables des parcs animaliers.....	32
Annexe 2 : Tableau récapitulatif des individus faisant parti des meutes étudiées (Hors PAD).	33
Annexe 3 : Illustration d'une extraction à l'aide du logiciel SpectraLayers Pro 2.0 et de l'outil « Extract/Harmonics ».	34

1. Introduction

Comme la plupart des grands prédateurs autrefois présents en Europe, le Loup gris (*Canis lupus*) a été l'objet d'une extermination de masse qui a conduit au XX^{ème} siècle à l'extinction de la plupart de ses populations en Europe de l'ouest (Boitani, 2003). En France, le retour naturel du canidé a été amorcé dans les années 90 suite à sa protection en Italie en 1976 où une petite population persistait. C'est en 1992 qu'un premier couple a été observé dans les Alpes maritimes (Parc National du Mercantour) à la frontière franco-italienne (DIREN PACA, 1996). Ainsi, les loups qui recolonisent progressivement le territoire français appartiennent à cette lignée dite « italo-alpine » que certains auteurs ont élevé au rang de sous-espèce *Canis lupus italicus* tandis que d'autres la reconnaissent comme appartenant à la sous-espèce européenne *Canis lupus lupus*, communément appelé le Loup gris commun ou Loup d'Europe (voir Caniglia, 2008).

Espèce figurant aux annexes 2 et 4 de la Directive Habitats Faune Flore, le suivi de l'état de conservation de la population de loups en France représente un enjeu majeur mais l'espèce reste néanmoins difficile à gérer du fait des relations entre le canidé et l'homme. C'est dans ce contexte qu'un premier Plan National d'Action (PNA) a été élaboré en 2004 afin de définir un ensemble d'actions à mettre en œuvre pour assurer la conservation du Loup en France (mise en place de protocoles de suivi des meutes) tout en limitant l'impact du canidé sur l'élevage (mesures de protection des troupeaux et indemnités; Marboutin & Duchamp, 2005). Actuellement, le Loup est concerné par son troisième PNA qui s'étend de 2013 à 2017 (MEDDE & MAAF, 2013).

Différents protocoles sont utilisés dans le cadre de ces PNA pour suivre l'état de conservation du Loup en France. Ils sont principalement conduits par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) grâce à l'implication des correspondants du Réseau Loup Lynx. Actuellement, deux types de suivis sont mis en place sur le territoire français (MEDDE & MAAF, 2013) : un suivi dit « extensif » réalisé par les membres du réseau qui collectent de manière opportuniste sur le terrain des indices et, par ailleurs, un suivi dit « intensif » réalisé avec des protocoles encadrés comme le pistage hivernal ou le hurlement provoqué. Ces différentes approches méthodologiques permettent de suivre l'évolution de l'aire de présence de l'espèce, l'évolution du nombre de Zone de présence dite permanente (ZPP), l'évolution du nombre de meutes (avec ou sans reproduction) et du nombre minimum de loups détectés (Effectif Minimum Retenu) dans les ZPP. Des modélisations de type Capture-Marquage-Recapture (CMR) sur la base du typage génétique d'indices (urine, fèces, poils, etc.) permettent également d'estimer le nombre total de loups présents (Marboutin & Duchamp, 2005 ; L'équipe loup/lynx ONCFS, 2014).

Concernant le protocole dit de « hurlement provoqué » (*'playback'*, Pimlott, 1960 in Passilongo *et al.*, 2012), celui-ci a été développé en 2004 en France à la suite d'essais conduits par l'ONCFS (voir

Longis *et al.*, 2004). L'objectif de ce protocole est de détecter les épisodes de reproduction sur un lieu où l'installation d'une nouvelle meute est suspectée (Longis *et al.*, 2004). En effet, à cette période de l'année, les jeunes louveteaux ne savent pas structurer leurs hurlements, contrairement aux adultes, et ils produisent des jappements. La présence de jappements dans une réponse déterminerait alors si un épisode de reproduction a bien eu lieu. D'autres investigations ont été réalisées par Sèbe *et al.* (2004) sur les hurlements de loups ('*Wolf howling*') afin d'évaluer les potentialités de la méthode pour le dénombrement des loups d'une meute. Dans les deux cas, les résultats de ces travaux ont mis en évidence l'intérêt de l'outil bioacoustique tout en soulignant certaines limites restant à dépasser (Longis *et al.*, 2004 ; Sèbe *et al.*, 2004). Cependant, à notre connaissance, ce travail n'a pas été poursuivi par la suite sur le territoire français.

Pourtant, la bioacoustique - science de l'étude des communications acoustiques animales - est en plein essor et permet aujourd'hui d'obtenir des données précieuses sur le comportement des individus ou la dynamique de populations animales, sans capture ni observation (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Les travaux conduits dans cette discipline concernent notamment des espèces de mammifères très diversifiées comme l'Eléphant de mer (*Miroungunga angustirostris* – Charrier *et al.*, 2014), les chauves-souris (Preatoni *et al.*, 2005), le Raton laveur (*Procyon lotor* - Sieber, 1986), le Renard polaire (*Vulpes lagopus* - Frommolt *et al.*, 2003) ou encore les primates (*Cercopithecus diana* - Candiotti *et al.*, 2012).

Pour certaines espèces, il est maintenant possible de réaliser des comptages à partir des vocalises émises par les individus suivis (e.g. *Phasianus colchicus* – Sèbe *et al.*, 2011) mais aussi de différencier ces individus entre eux grâce aux caractéristiques du signal émis (e.g. temps, fréquences et amplitudes ; Tanzarella, 2010). Un signal acoustique renferme ainsi de nombreuses informations sur l'individu qui l'émet telles que l'espèce à laquelle il appartient, son sexe, son âge mais aussi son stade émotionnel ou encore son statut hiérarchique (Gerhardt, 1992). Ces informations traduisent en quelque sorte l'identité de l'animal (Gerhardt, 1992). On parle d'une signature vocale individuelle ou d'individualité vocale (e.g. Root-Gutteridge *et al.*, 2014).

Quelques auteurs se sont d'ailleurs intéressés à la signature vocale individuelle chez différentes sous-espèces de *Canis lupus* (e.g. Tooze *et al.*, 1990 ; Palacios *et al.*, 2007 ; Root-Gutteridge *et al.*, 2014). En effet, chez les loups, l'organisation spatiale et la structure sociale sont définies grâce à la communication entre les individus ou entre les meutes qu'elle soit visuelle, olfactive ou acoustique (Harrington & Asa, 2003). Les loups émettent différents types de vocalises comme les aboiements, les gémissements, les jappements et les hurlements (Holt, 1998). Les hurlements quant à eux permettent une communication entre loups d'une même meute mais aussi entre les meutes (marquage et protection du territoire, renforcement des liens sociaux dans la meute, cérémonies d'accueil, etc. ; Mech & Boitani, 2003 ; Harrington & Asa, 2003).

Des travaux conduits en captivité sur le Loup de l'Est (*Canis lycaon*¹) ont ainsi mis en évidence l'existence d'une signature vocale individuelle grâce à l'analyse des caractéristiques vocales des hurlements (Tooze *et al.*, 1990). Plus récemment, des variables d'amplitude ont été testées sur ce taxon, permettant, en plus de l'étude de la fréquence, de renforcer la possibilité de différencier les loups de l'Est entre eux (Root-Gutteridge *et al.*, 2014). De la même manière, chez le Loup ibérique (*Canis lupus signatus*), il a été montré que les caractéristiques de la fréquence encodent l'individualité en déterminant les spécificités vocales de chaque individu (Palacios *et al.*, 2007). En milieu naturel, Passilongo *et al.* (2012) se sont quant à eux intéressés à des meutes de loups gris de souche italienne dans les Apennins. Ils ont cherché à étudier la structure acoustique des hurlements. Bien que les résultats issus de tous ces travaux soient encourageants, aucune étude n'a été conduite sur la signature vocale individuelle des loups gris d'Europe (*Canis lupus lupus*) alors que de tels travaux pourraient conduire à un outil de suivi intéressant à mettre en œuvre en France.

Toutefois, la mise en évidence d'une signature individuelle peut s'avérer complexe et difficilement applicable/transposable pour un travail sur des meutes vivant en milieu naturel. Aussi, il pourrait être intéressant de développer une nouvelle méthode d'analyse des hurlements de loups pour estimer l'effectif de meutes de loups hurlant simultanément dans des chœurs. Cette nouvelle approche simple et rapide pourrait être basée sur le concept d'entropie acoustique récemment développé par Sueur *et al.* (2008a). Ces auteurs ont en effet développé une méthode acoustique globale pour une mesure rapide de la biodiversité ('*Rapid Acoustic Survey*') tout en évitant la mise en place de protocoles invasifs, coûteux et chronophages. Il s'agit d'utiliser des indices mesurant l'entropie du signal sonore, en posant l'hypothèse que l'hétérogénéité de l'environnement acoustique (mesurée par les indices) augmente avec le nombre d'espèces présentes dans une communauté. Dans le cadre de la problématique de l'estimation des effectifs des meutes de loups gris, l'hypothèse posée serait que l'entropie acoustique augmente avec le nombre de loups gris composant un chœur.

Le but de la présente étude a donc été de réaliser des tests préliminaires en vue de développer une méthode acoustique permettant de dénombrer de manière juste et fiable les loups constituant une meute. Ce travail a été conduit sur des meutes de loups gris de la sous-espèce *Canis lupus lupus* vivant en captivité, sur la base d'enregistrement sonores et vidéos de hurlements. Pour les analyses, deux approches ont été conduites :

- ♣ Une méthode classique dite « quantitative » reprenant le principe de mise en évidence d'une signature vocale individuelle ;
- ♣ Une méthode innovante dite « semi-quantitative » adaptant les récents travaux et résultats conduits sur le principe d'entropie.

¹ Le Loup de l'Est ('*Eastern Timber Wolf*') est maintenant reconnu comme une espèce à part entière, *Canis lycaon* et non plus comme une sous-espèce du Loup gris *Canis lupus lycaon* (Chambers *et al.*, 2012).

2. Matériels et Méthodes

2.1 Taxon étudié : *Canis lupus lupus*

Au cours du dernier siècle, la classification du Loup gris en Europe n'a cessé d'évoluer du fait notamment du développement de nouvelles méthodes taxonomiques. Par exemple, en 1985, [Sokolov & Rosolino, 1985 in Caniglia \(2008\)](#) définissaient 9 sous-espèces de *Canis lupus* en Europe sur la base de leur morphologie externe et des caractéristiques de leur squelette. Dans cette classification, la souche italo-alpine était alors associée à la sous-espèce *Canis lupus lupus* alors qu'en 1921, [Altobello, 1921 in Nowak & Federoff \(2002\)](#) proposait de distinguer la sous-espèce *italicus*. Cette classification reposait alors sur quelques traits phénotypiques (pelage gris brun, raie noire sur les membres antérieurs). Plus récemment, des études morphométriques et génétiques tendent à confirmer que la population de loups italiens se distingue des autres populations de loups européens (e.g. [Nowak & Federoff, 2002](#) ; [Lucchini et al. 2004](#) ; [Randi, 2011](#)). Cependant, malgré ces nouveaux travaux, les scientifiques ne semblent toujours pas fixés sur la classification du Loup gris en Europe. A titre d'exemple, [Sillero-Zubiri \(2009\)](#) retient 5 sous-espèces de loups gris pour le continent européen dont *Canis lupus lupus* mais pas *italicus*. Au contraire, l'IUCN reconnaît bien la sous-espèce *Canis lupus italicus* ([LCIE, 2007](#)).

Ce travail a donc été conduit sur des meutes de loups gris vivant en captivité de la sous-espèce *Canis lupus lupus*. A noter qu'en France, la sous-espèce *Canis lupus italicus* (si on la considère comme telle), n'était alors représentée en captivité que par un seul individu.

2.2 Choix des parcs animaliers et des meutes

Afin de pouvoir collecter en quelques mois un échantillon suffisant de hurlements de loups en solo ou en chorus, de bonne qualité et pour un nombre total d'individus le plus important possible, le travail a été réalisé en France sur plusieurs meutes présentes dans des parcs animaliers.

Le choix des meutes de loups gris étudiées a été établi à l'issue d'une phase d'enquête menée en 2013 par le CROC auprès de 7 parcs animaliers localisés en France ([CROC, 2014](#)). Un questionnaire a été soumis aux responsables des différents parcs afin d'obtenir des informations sur leurs meutes de loups et de savoir si la réalisation d'enregistrements serait envisageable (voir questionnaire en [Annexe 1](#)). A l'issue de cette première phase, 4 parcs animaliers ont été choisis et ont été contactés à différentes reprises pour obtenir des informations plus précises sur les hurlements des loups (fréquence des hurlements spontanés, événements déclencheurs, etc.) mais également pour poser des questions techniques et logistiques (adéquation entre les horaires d'accès aux enclos et les habitudes

d'hurlerment des loups, présence d'électricité, abris contre les intempéries pour le matériel, gestion des visiteurs, etc.).

Finalement, compte tenu des informations recueillies et du temps disponible pour la réalisation des enregistrements, trois parcs animaliers ont été retenus (voir [Tableau 1](#) ci-dessous et [Annexe 2](#) pour plus de détails sur les meutes étudiées).

Tableau 1: Récapitulatif des informations concernant les parcs choisis suite à l'enquête menée par le CROC.

Parcs animaliers	Localisation	Nombre de meutes de loups gris <i>C. lupus lupus</i>	Nombres d'individus	Présence d'autres meutes de loups
Parc Argonne Découverte <i>PAD</i>	Olizy-Primat, 08250	1	12	Non
Domaine du Pescheray <i>PESCH</i>	Le Breil-sur-Mérize, 72370	1	10	Loups arctiques (<i>C. lupus arctos</i>)
Parc animalier de Sainte Croix <i>PASC</i>	Rhodes, 57810	2	4 et 9	Loups arctiques (<i>C. lupus arctos</i>) et Loups noirs de l'Ouest Canadien (<i>C. lupus occidentalis</i>)

2.3 Enregistrements sonores et vidéos des hurlements

2.3.1. Période et conditions d'enregistrement

Les enregistrements ont été acquis de février à avril 2014, en journée, entre 6h30 et 19h30 selon les parcs. Au total, 43 journées de terrain ont été réalisées pour collecter un échantillon exploitable d'au minimum 30 hurlements par individus.

De manière générale, les enregistrements ont pu être réalisés depuis un abri (contre les intempéries et le vent) ouvert vers l'enclos avec une vue suffisamment dégagée. La distance entre le microphone et les loups était comprise entre 15 et 25 mètres environ.

2.3.2. Matériels d'enregistrement

Les enregistrements ont été réalisés avec un enregistreur ZOOM H4n (fréquence d'échantillonnage 44,1 kHz ; résolution d'amplitude : 16 bits), connecté à un microphone à condensateur Rode NTG-3 (directivité : super-cardioïde ; réponse en fréquence : 40-20 000 Hz) installé sur un trépied afin de réduire les bruits de manipulation. L'option « Pre-rec » de l'enregistreur, qui consiste en une mémoire tampon d'une durée de 2 secondes permettant un enregistrement rétroactif suite au déclenchement, a été utilisée pour maximiser les chances d'obtenir la séquence de hurlement dans son intégralité. Le microphone était orienté vers la meute étudiée afin de profiter de

la directivité du microphone pour atténuer au maximum les sons latéraux parasites, tels que les hurlements éventuels des autres meutes.

Parallèlement aux enregistrements audios, les individus ont été filmés avec un caméscope numérique JVC HD Everio GZ-HD3 (résolution de l'image : 1440 x 1080 pixels) également posé sur un trépied, dans le but de pouvoir associer *a posteriori* chaque hurlement à un individu (identification visuelle sur la vidéo). Pour optimiser la qualité des vidéos et ainsi faciliter le dépouillage ultérieur, les manipulations du zoom et les déplacements du caméscope ont été réduits pendant les prises de vidéos afin d'éviter l'obtention d'images floues.

Avant la fin des enregistrements sonores et vidéos, un « clap » a été effectué permettant par la suite de synchroniser parfaitement le son et l'image.

2.3.3. Réalisation de 'playback'

Pour certaines meutes, l'identification des heures les plus propices aux hurlements et la connaissance des éventuels effets déclencheurs extérieurs au protocole (son de cloches, sirène de pompier ou civile, passage d'avions de chasse, hurlements de meutes voisines,...) ont permis d'optimiser l'acquisition d'enregistrements. En complément, la technique du hurlement provoqué, aussi appelée 'playback' (Pimlott, 1960 in Passilongo *et al.*, 2010), a également été utilisée en raison de la relative rareté des hurlements spontanés.

Tableau 2 : Conditions logistiques des parcs visités et stimuli employés.

Parcs animaliers	Accès à l'électricité	Accès à l'enclos en véhicule	Matériel de diffusion utilisé	Conditions
Parc Argonne Découverte	Oui	Non	Haut-parleurs ALTEC LANSING Expressionist PLUS (FX3021 - bande-passante : 40-20000 Hz).	- Intervalles de temps réguliers (toutes les 30 minutes) - Déclenchement à distance afin d'éviter l'association éventuelle entre le son diffusé et l'observateur
Domaine du Pescheray	Non	Oui	Lecteur CD du véhicule garé à différents endroits autour de l'enclos	- Pas d'intervalles de temps réguliers possibles en raison de l'existence de sons parasites issus des visiteurs du parc
Parc animalier de Sainte Croix	Non	Non	'Game caller' FOXPRO Wildfire 2 (sons ajoutés à la mémoire interne)	- Pas d'intervalles de temps réguliers possibles en raison de l'existence de sons parasites issus des visiteurs du parc - Déclenchement à distance grâce à une télécommande fonctionnant par ondes radio

Différentes stratégies de diffusion des sons ont été employées afin de s'adapter aux contraintes techniques de chaque enclos, ainsi qu'aux habitudes et à la réactivité des individus des meutes (voir **Tableau 2** ci-dessus). Des enregistrements de loups (CD « la voix des Loups » de F. Deroussen,

composé de hurlements de loups gris du parc « Les Loups du Gévaudan »), des sons de cloches, d'alarmes ou encore de sirènes, ont été préparés sur différentes pistes et préalablement amplifiés grâce au logiciel Audacity (www.audacity.sourceforge.net) pour optimiser le stimulus. En fonction des parcs, ces sons, ont pu ou non, être diffusés à intervalles de temps réguliers.

2.4 Analyses acoustiques et statistiques des hurlements

Pour cette étude, seules les vocalisations de type « hurlement » ont été analysées. Les jappements, aboiements et gémissements n'ont pas été pris en compte.

2.4.1. Extractions des hurlements

Une fois les enregistrements collectés, les séquences audios et vidéos ont été dépouillées afin d'en extraire des hurlements. Dans un premier temps, un examen des vidéos synchronisées aux enregistrements sonores a permis d'associer chaque hurlement à l'individu qui l'émettait.

Les extractions des hurlements ont ensuite été réalisées pour chaque individu grâce au logiciel SONY SpectraLayers Pro 2.0, qui a permis d'extraire la fondamentale et les harmoniques d'un hurlement à l'aide de différents outils puis de stocker chaque son extrait dans des couches activables. Ces sons ont été visualisés sous la forme de spectrogrammes avec le même logiciel (Transformée Discrète de Fourier ; échantillonnage à 8192 Hz ; fenêtre Blackman-Harris). L'outil d'extraction « Extract/Harmonics » a été employé avec des réglages spécifiques (voir [Tableau 3](#) ci-dessous et [Annexe 3](#) pour l'illustration d'une extraction sur le logiciel SONY SpectraLayers Pro).

Tableau 3: Caractéristiques et réglages choisis de l'outil d'extraction « Extract/Harmonics ».

Caractéristiques « Extract/Harmonics »	Réglage choisi	Signification
Harmonics	5	Nombre d'harmoniques maximum à extraire
Harmonic rank	1	Travail d'extraction réalisé à partir de la fréquence fondamentale
Spread	2 bin	Nombre d'échantillons de spectre autour du pic de fréquence
Time limit	[0 ; ± 0.30] sec	Temps avant et après la position du curseur de la sélection à extraire
Tolerance	-10dB	Valeur de la plus faible puissance à extraire

Chaque hurlement extrait a été enregistré en un fichier (format .wav) portant l'initiale de l'individu, le jour et l'heure de l'enregistrement ainsi que le classement chronologique du hurlement au sein du chorus (e.g. A_140214_10h55_3.wav).

2.4.2. Approche quantitative : recherche d'une signature acoustique individuelle

Choix et calcul des variables

Le choix des variables utilisées pour caractériser les hurlements de chaque individu et tenter de les distinguer a été établi sur la base de la bibliographie traitant des signatures acoustiques individuelles chez les loups (voir [Tableau 4](#) ci-dessous).

Onze variables testées dans les travaux de [Tooze et al. \(1990\)](#), [Palacios et al. \(2007\)](#) et [Root-Gutteridge et al. \(2014\)](#) ont été retenues pour conduire les analyses. Ces variables concernent majoritairement des mesures de la fréquence et de sa variation dans le hurlement. En complément, une mesure normalisée de l'amplitude des hurlements « *NorAmp2Min* » proposée par [Root-Gutteridge et al. \(2014\)](#) a également été intégrée aux analyses.

Tableau 4: Récapitulatif des variables mesurées.

Type de variables	Abréviation	Définition des variables	Calcul des variables
Fréquence	MeanF	Moyenne de la fréquence fondamentale à intervalles de 0,05sec sur toute la durée (kHz)	
	MaxF	Fréquence maximale de la fondamentale (kHz)	
	MinF	Fréquence minimale la fondamentale (kHz)	
	Range	Gamme de la fondamentale (kHz)	Range = MaxF-MinF
	EndF	Fréquence à la fin de la fondamentale (kHz)	
	Dur	Durée du hurlement mesurée à partir de la fondamentale (sec)	Dur = r(fin) - r(début)
	Posmax	Position dans le hurlement à laquelle la fréquence maximale se produit (sec)	Posmax = temps à MaxF/Dur
	Posmin	Position dans le hurlement à laquelle la fréquence minimale se produit (sec)	Posmin = temps à Minf/Dur
	Abrupt	Nombre de changements brusques de la hauteur de la fondamentale (≥ 25 Hz en 0,20sec) (Nb.sec-1)	Abrupt = Nb changements/Dur
	Cofv	Coefficient de variation de fréquence	Cofv = (SD/MeanF) x100
Cofin	Coefficient de modulation de fréquence	$Cofin = (\sum_1^{n-1} f(t) + f(t + 1) / (n - 1)) / MeanF \times 100$	
Amplitude	NorAmp2Min	Amplitude minimale normalisée du deuxième harmonique (H2)	NorAmp2Min = minimum de l'amplitude de H2/maximum de l'amplitude de H2

La formule de la variable « *Abrupt* » a quant à elle été adaptée. En effet, dans les publications consultées, aucun intervalle de temps n'est donné pour mesurer un changement « brusque » de la fréquence (± 25 Hz), ce qui rend la mesure subjective. La variable a donc été calibrée de manière à ce que seuls les changements « abrupts » de la fréquence ayant lieu en moins de 0,20 seconde soient comptabilisés. Cette variable a également été normalisée en divisant le nombre de changements brusques par la durée du hurlement. Ainsi, nous avons obtenu un taux, ou plus précisément un nombre de changements abrupts de la fréquence, par seconde.

Pour les variables « *Posmin* » et « *Posmax* », il s'est avéré que plusieurs fréquences identiques pouvaient être obtenues à des temps différents. La position la plus proche du début du hurlement a donc été choisie.

Le calcul de ces variables, pour les hurlements de chaque individu, a été réalisé grâce au package *Seewave* (Sueur *et al.*, 2008b) sur le logiciel R (version 3.1.0). Ce package permet en effet de traiter directement les informations contenues dans les fichiers sons. Un code a été implémenté afin d'extraire automatiquement les variables choisies. Nous avons travaillé sur des fichiers avec une fréquence d'échantillonnage de 44,1 kHz afin de préserver la totalité de l'information mais aussi pour assurer l'obtention de résultats précis.

Analyse Factorielle Discriminante

Une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a été réalisée sur l'ensemble des variables calculées afin de servir d'analyse exploratoire et descriptive des données mais aussi d'analyse prédictive pour le classement des hurlements sur la base des variables retenues.

En amont de l'AFD, un test de Shapiro-Wilk a été réalisé pour vérifier la normalité de la distribution de chaque variable. En l'absence de normalité, les données ont été transformées avec une fonction inverse, racine carrée ou encore logarithmique (logarithme décimal, *log10*) afin que celles-ci se rapprochent au maximum d'une distribution normale.

La colinéarité des variables a également été testée en calculant un coefficient de corrélation de Spearman pour l'ensemble des combinaisons des 12 variables prises par paires. Seules les variables non corrélées ($r < |0,5|$) ont été conservées pour l'AFD.

Enfin, la fiabilité de l'AFD a été testée par un classement des hurlements avec la technique de validation croisée 'leave-one-out' (Martindale, 1980 in Tooze, 1990).

Cette AFD a été réalisée grâce package *MASS* (Ripley *et al.*, 2002) sur le logiciel R (version 3.1.0).

2.4.3. Approche semi-quantitative : application d'un indice d'entropie

Pour étudier la relation entre l'entropie acoustique et le nombre de loups hurlant simultanément, des chorus artificiels avec des effectifs de loups différents ont d'abord été créés avec les hurlements extraits, puis l'entropie acoustique de ces chorus a été mesurée.

Création de chorus artificiels

Parmi les extractions réalisées, 10 séquences² de hurlements d'une durée de 30 secondes ont été sélectionnées aléatoirement dans des chorus ou des solos pour chaque loup disposant d'un nombre d'enregistrements suffisants. Pour un même individu, le choix de séquences éloignées dans le temps (enregistrées à des dates différentes) a été privilégié afin d'éviter la pseudoréplication (McGregor *et al.*, 1992).

² Une séquence est une série de hurlements successifs d'un individu extraite d'un chorus.

Les chorus artificiels ont été créés avec le logiciel Audacity (version 2.0.5, 2013) en combinant les séquences de hurlements de plusieurs individus différents, de manière à obtenir un chorus d'une durée de 30 secondes. Au total, dix séries de chorus de 1 individu, 2 individus, ... à N individus³ ont été constituées en sélectionnant de manière aléatoire les séquences. Une fois ces derniers créés, la fréquence d'échantillonnage de chaque chorus artificiel a été fixée à 8000 Hz afin de se concentrer sur la bande fréquentielle des hurlements de loups. Ainsi, il a été possible d'éliminer les fréquences ne contenant aucune information dans les sons étudiés.

Calcul de l'entropie acoustique

L'entropie acoustique H est obtenue par la multiplication de deux indices (Sueur *et al.*, 2008a) : H_f qui représente l'entropie du spectre des fréquences et H_t qui représente l'entropie de l'enveloppe temporelle. Cet indice est compris entre 0 et 1. Plus l'indice d'entropie H se rapproche de 1, plus le son étudié est diversifié à la fois en fréquence et en amplitude.

Un test de Kruskal-Wallis a été réalisé pour comparer entre elles les valeurs moyennes d'entropie des chorus de 1 individu, 2 individus, ... à N individus.

Le calcul de l'entropie acoustique pour chaque chorus artificiel a été réalisé grâce au package *Seewave* (Sueur *et al.*, 2008b) sur le logiciel R (version 3.1.0).

3. Résultats

3.1 Hurlements enregistrés

Sur les trois parcs visités et les quatre meutes sélectionnées pour ce travail, seuls deux parcs et trois meutes ont permis d'obtenir des enregistrements d'hurlements (Tableau 5). En effet, au PAD, aucun hurlement de loup n'a été obtenu au cours de trois journées consécutives d'observations et ce, malgré l'emploi de la technique des hurlements provoqués. De plus, l'enclos de cette meute étant particulièrement bien arboré et riche en végétation au sol, il est apparu délicat de réaliser des enregistrements vidéos parallèlement aux enregistrements sonores.

Dans les deux autres parcs, l'enregistrement d'hurlements spontanés ou déclenchés (*'playback'*) a été possible mais relativement délicat (heures d'accès aux enclos, conditions de réalisation des *playbacks*, gestion des visiteurs, etc.). Les journées de pluie, de grêle ou de neige ayant été rares, les conditions

³ N = nombre de loups disposant d'un nombre d'enregistrements suffisants

météorologiques n'ont pas représenté un obstacle majeur pendant cette phase d'acquisition des enregistrements. Par ailleurs, un des loups de la meute de 9 individus du PASC est décédé au cours de l'étude, réduisant l'effectif de cette meute à 8 individus.

Au total, 45 journées d'observations ont été nécessaires pour la réalisation d'enregistrements dans les parcs PASC et PESCH. Sur les 35 loups composant les 4 meutes sélectionnées, 15 loups ont permis d'obtenir les enregistrements de 64 séquences de chorus (hurlements d'au moins deux loups) et de 23 séquences de solos (hurlements de loups seuls ; **Tableau 5**).

Tableau 5: Nombre de jours de terrain et enregistrements effectués selon les parcs visités.

Parcs visités	Nombre de jours d'observations	Nombre de loups	Nombre de loups enregistrés	Nombre de chorus enregistrés	Nombre de solos enregistrés
PASC	5	4	3	23	0
	23	9	8	30	2
PAD	3	12	0	0	0
PESCH	14	10	5	11	21
Total	45	35	15	64	23

En moyenne, les chorus avaient une durée de 128,85 secondes \pm 55,68 et les solos une durée de 94,62 secondes \pm 42,16.

3.2 Extractions réalisées

L'extraction des hurlements par individu au sein des séquences enregistrées de chorus ou de solo a nécessité 48 jours de travail sur le logiciel SONY SpectraLayers Pro 2.0. Il n'a pas été possible d'extraire les enregistrements de certains individus du fait notamment de la qualité des enregistrements (intensité du hurlement en fonction de la distance loup-enregistreur) et de la possibilité d'identifier les loups émettant les hurlements (distance loup-observateur sur la vidéo). Il pouvait également arriver que l'extraction d'un hurlement dans un chorus au sein duquel plusieurs hurlements se chevauchaient, altère la qualité des autres hurlements. Finalement, un total de 725 extractions a été réalisé pour 17 loups (**Tableau 6**).

Une moyenne de 42,71 extractions \pm 40,73 a été obtenue par individu (N extractions max = 166; N extractions min = 1). La durée d'un hurlement pouvait aller de 1 à 18 secondes avec une moyenne de 4,27 secondes \pm 2,21.

Pour la suite des analyses (quantitative et semi-quantitative), cinq individus (Ab, V, B, C et S) ont été retirés de l'échantillon de loups étudiés du fait d'un nombre d'extractions trop faible (nombre d'extractions < 25). Finalement, un échantillon de 12 loups pour un total de 700 extractions a pu contribuer aux analyses.

Tableau 6: Nombre d'extractions réalisées en fonction des analyses futures et des individus.

Parcs animaliers	Loups	Nombre d'extractions réalisées	Nombre d'extractions utilisées pour l'analyse « quantitative »	Nombre d'extractions utilisées pour l'analyse « semi-quantitative »
PASC (meutes de 4 loups)	A	85	83	85
	Co	37	36	37
	Z	83	80	83
PASC (meutes de 9 loups)	Ab	4	<i>Supprimé de l'échantillon</i>	<i>Supprimé de l'échantillon</i>
	Al	31	28	31
	An	37	37	37
	Ar	33	33	33
	Cer	39	37	39
	Cha	51	51	51
	Che	51	51	51
	Lo	53	51	53
	V	1	<i>Supprimé de l'échantillon</i>	<i>Supprimé de l'échantillon</i>
PESCH (meutes de 10 loups)	B	5	<i>Supprimé de l'échantillon</i>	<i>Supprimé de l'échantillon</i>
	C	14	<i>Supprimé de l'échantillon</i>	<i>Supprimé de l'échantillon</i>
	G	34	34	34
	L	166	158	166
	S	1	<i>Supprimé de l'échantillon</i>	<i>Supprimé de l'échantillon</i>

3.3 Analyses « quantitatives » : explorations des variables et identification d'une signature individuelle

Les 12 variables susceptibles de coder l'individualité des hurlements extraits ont été calculées sur 679 extractions. En effet, pour 21 extractions, certaines variables n'ont pu être calculées. Le problème n'ayant pu être identifié dans les temps impartis de l'étude et le retrait de ces 21 extractions permettant de conserver un nombre d'extractions supérieur à 25 pour chaque individu, le choix a été fait de retirer ces extractions des analyses.

Les variables « *meanF* », « *Dur* », « *Posmin* » et « *Cofm* » ont dû être transformées pour que leur distribution s'approche d'une distribution normale. « *meanF* » a été transformée avec une fonction inverse, « *Dur* » et « *Posmin* » avec une transformation racine carrée, « *Cofm* » avec une transformation logarithmique (logarithme décimal, *log10*).

Les valeurs moyennes des 12 variables obtenues pour les 12 loups sont résumées dans le [Tableau 7](#). Le test de colinéarité entre chaque variable a mis en évidence une forte corrélation entre « *maxF* » et « *Range* » (Spearman=0.957, p-value=<2.2 e-16) d'une part, et « *Cofv* » et « *meanF* » (Spearman=1, p-value=<2.2 e-16) d'autre part. Les variables « *maxF* » et « *Cofv* » ont été retirées du jeu de données avant de procéder à l'AFD.

Tableau 7: Résultats des variables mesurées.

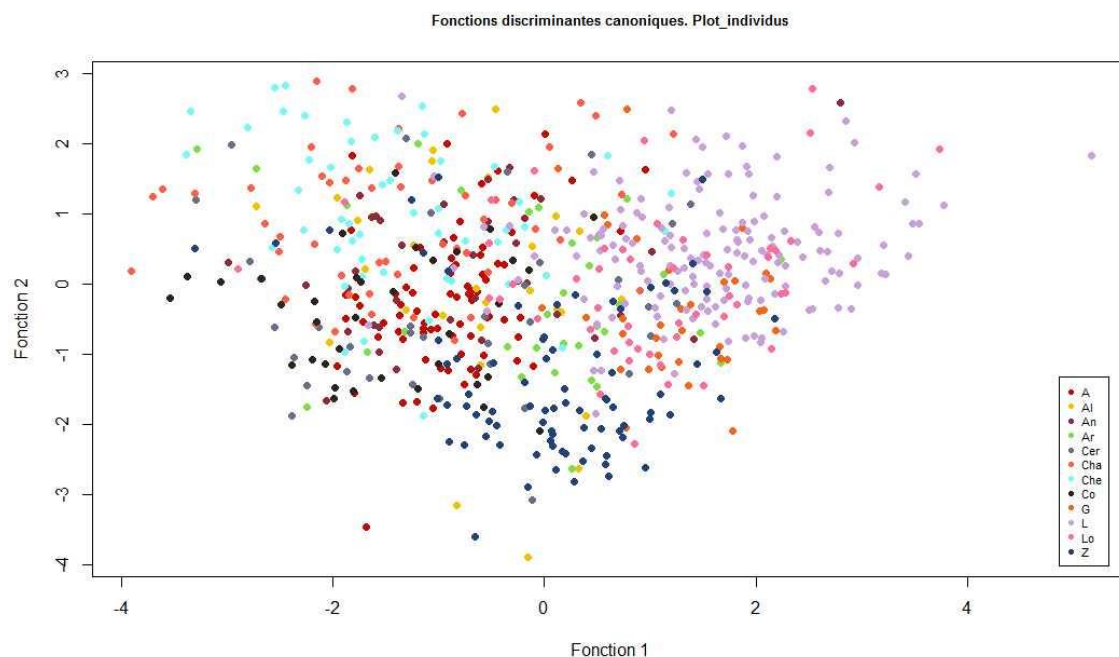
Caractéristiques individus					Variables (Moyenne ± SD)											
id_ind	sexe	annee_naissance	parc	meute	(kHz)					(sec)			(Nb.sec ⁻¹)			
					meanF	maxF	minF	Range	EndF	Dur	Posmin	Posmax	Abrupt	Cofv	Cofm	NorAmp2Min
A	F	2002	PASC	4L	0,40 ± 0,03	0,83 ± 0,03	0,17 ± 0,00	0,65 ± 0,03	0,57 ± 0,20	3,65 ± 1,61	0,44 ± 0,29	0,52 ± 0,38	57,77 ± 11,75	157,71 ± 8,10	10,01 ± 2,52	0,54 ± 0,18
Al	F	2010	PASC	9L	0,41 ± 0,06	0,83 ± 0,04	0,17 ± 0,00	0,65 ± 0,05	0,57 ± 0,18	3,80 ± 2,97	0,45 ± 0,28	0,44 ± 0,36	60,50 ± 10,09	157,24 ± 10,48	10,96 ± 4,23	0,49 ± 0,15
An	F	2010	PASC	9L	0,41 ± 0,06	0,82 ± 0,04	0,17 ± 0,00	0,64 ± 0,04	0,54 ± 0,18	3,10 ± 1,51	0,52 ± 0,30	0,48 ± 0,37	59,96 ± 10,55	156,62 ± 11,97	11,09 ± 4,01	0,52 ± 0,15
Ar	M	2005	PASC	9L	0,37 ± 0,06	0,82 ± 0,04	0,17 ± 0,00	0,64 ± 0,04	0,58 ± 0,22	3,84 ± 2,02	0,43 ± 0,28	0,56 ± 0,32	61,27 ± 05,90	164,80 ± 12,47	9,64 ± 4,16	0,58 ± 0,15
Cer	M	2012	PASC	9L	0,42 ± 0,08	0,83 ± 0,03	0,17 ± 0,00	0,65 ± 0,03	0,52 ± 0,20	4,15 ± 2,12	0,36 ± 0,29	0,41 ± 0,29	58,36 ± 12,75	155,73 ± 13,99	10,33 ± 3,69	0,45 ± 0,15
Cha	F	2012	PASC	9L	0,46 ± 0,08	0,81 ± 0,05	0,17 ± 0,00	0,64 ± 0,05	0,54 ± 0,18	2,06 ± 1,28	0,46 ± 0,30	0,52 ± 0,37	62,85 ± 12,72	149,19 ± 12,50	13,58 ± 5,07	0,50 ± 0,15
Che	M	2012	PASC	9L	0,45 ± 0,07	0,81 ± 0,05	0,18 ± 0,04	0,63 ± 0,07	0,58 ± 0,18	1,96 ± 1,45	0,53 ± 0,33	0,51 ± 0,34	59,65 ± 12,65	149,71 ± 11,44	11,36 ± 5,43	0,56 ± 0,15
Co	F	2008	PASC	4L	0,45 ± 0,06	0,83 ± 0,02	0,17 ± 0,00	0,66 ± 0,02	0,52 ± 0,20	3,99 ± 1,61	0,35 ± 0,30	0,45 ± 0,30	59,07 ± 08,62	149,68 ± 10,16	12,72 ± 4,30	0,53 ± 0,15
G	F	2007	PESCH	10L	0,32 ± 0,02	0,84 ± 0,01	0,17 ± 0,00	0,67 ± 0,01	0,55 ± 0,24	4,24 ± 1,55	0,34 ± 0,28	0,33 ± 0,30	71,65 ± 07,27	175,87 ± 5,28	10,27 ± 2,91	0,50 ± 0,15
L	F	2004	PESCH	10L	0,32 ± 0,03	0,82 ± 0,04	0,17 ± 0,00	0,65 ± 0,04	0,55 ± 0,22	3,02 ± 1,18	0,40 ± 0,29	0,44 ± 0,34	72,86 ± 04,88	178,44 ± 9,07	9,65 ± 2,83	0,44 ± 0,15
Lo	F	2005	PASC	9L	0,34 ± 0,05	0,83 ± 0,03	0,17 ± 0,00	0,66 ± 0,03	0,54 ± 0,22	3,85 ± 1,64	0,43 ± 0,27	0,46 ± 0,33	67,36 ± 05,20	173,89 ± 11,07	9,86 ± 3,69	0,39 ± 0,15
Z	M	2003	PASC	4L	0,37 ± 0,05	0,83 ± 0,02	0,17 ± 0,00	0,66 ± 0,02	0,56 ± 0,21	6,18 ± 2,19	0,36 ± 0,29	0,45 ± 0,35	62,99 ± 03,51	166,28 ± 9,75	9,10 ± 2,23	0,47 ± 0,15
Moyenne ± SD					0,39 ± 0,05	0,83 ± 0,03	0,17 ± 0,01	0,65 ± 0,04	0,55 ± 0,20	3,65 ± 1,76	0,42 ± 0,29	0,46 ± 0,34	62,86 ± 10,99	161,26 ± 10,52	10,71 ± 3,76	0,50 ± 0,18

Les deux premiers axes canoniques de l’AFD expliquent près de 92% de la variance (Fonction 1=0,69 et Fonction 2=0,23 ; Tableau 8). Les variables « *meanF* », « *minF* » et « *Range* » expliquent le plus le premier axe, elles sont donc les plus importantes dans la caractérisation et la composition des hurlements des loups étudiés ici. Les variables « *Range* » et « *Dur* » définissent, quant à elles, le second axe et contribuent également à la caractérisation et la composition des hurlements des loups étudiés.

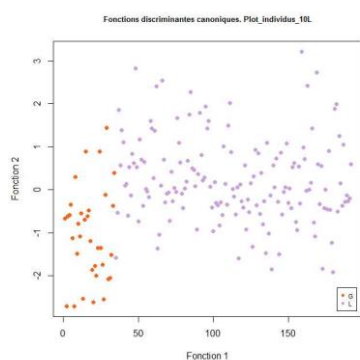
Tableau 8: Poids des variables générés par l’AFD sur les deux premiers vecteurs discriminants expliquant 92% de la variance.

Variables testées	Fonction 1 (69%)	Fonction 2 (23%)
<i>meanF</i>	2,84	0,31
<i>minF</i>	2,24	3,31
<i>Range</i>	1,28	2,45
<i>Dur</i>	-0,12	-2,39
<i>Posmin</i>	0,41	0,01
<i>Posmax</i>	-0,41	0,01
<i>EndF</i>	0,14	-0,23
<i>Cofm</i>	-0,13	-0,08
<i>Abrupt</i>	0,02	-0,01
<i>NorAmp2Min</i>	-0,74	-1,32

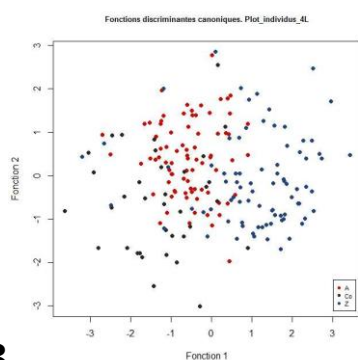
La projection des données dans le plan des deux premières fonctions discriminantes canoniques est présentée ci-après pour l’ensemble des individus toute meute confondue (Figure 1A) d’une part, et pour chaque meute d’autre part (Figure 1B, 1C et 1D). La discrimination des individus est difficilement perceptible sur ces graphiques, hormis pour les deux plus petites meutes prises séparément. Par contre, pour la meute de 9 loups du parc animalier de Sainte Croix, l’analyse ne conduit pas à des groupes distinctement séparés.



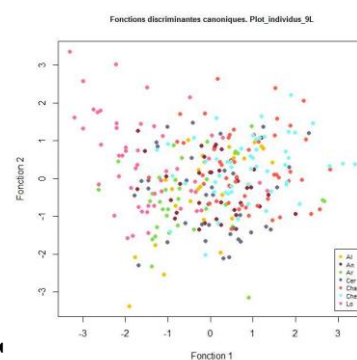
A



B



C



D

Figure 1: Représentation graphique des fonctions discriminantes canoniques A : pour l'ensemble des 12 individus appartenant aux 3 meutes étudiées ; B : pour les 3 individus de la meute du PASC ; C : pour les 7 individus de la meute du parc PASC ; D : pour les 2 individus de la meute du parc PESCH.

Les tableaux de classification (matrices de confusion) sont présentés ci-dessous (Tableau 9 de A à D). Lorsque tous les loups sont testés ensemble (meutes regroupées), le pourcentage moyen de classifications correctes atteint 43,72% avec un minimum de 0% (Al et Cer du PASC) et un maximum de 91,14% (L du PESCH).

La matrice de confusion obtenue pour la meute de 3 loups enregistrés au PASC montre un pourcentage moyen de classification de 74,62% avec un minimum de 47,22% (Co) et un maximum de 81,48 % (Z). La matrice de confusion obtenue pour la meute de 7 loups enregistrés au PASC montre quant à elle un pourcentage moyen d'assignations correctes de 36,46% avec un minimum de 0% (Al) et un maximum de 70,59 % (Lo).

Enfin, pour la meute de 2 loups enregistrés au PESCH, le pourcentage de bons classements atteint 83,85% avec un minimum de 29,41% (G) et un maximum de 95,57% (L).

Tableau 9: Matrice de confusion A : pour l'ensemble des 12 individus appartenant aux 3 meutes étudiées ; B : pour les 3 individus de la meute du PASC ; C : pour les 7 individus de la meute du PASC ; D : pour les 2 individus de la meute du PESCH. Gradient de couleurs : couleurs claires pour les faibles pourcentages d'assignation et foncées pour les pourcentages d'assignation plus élevés.

	A	Al	An	Ar	Cer	Cha	Che	Co	G	L	Lo	Z	Total	% correct
A	50	0	0	1	7	4	2	3	0	3	1	9	80	62,50
Al	5	0	0	1	1	7	4	1	0	3	0	6	28	0,00
An	10	0	1	2	1	6	3	6	0	5	0	3	37	2,70
Ar	4	0	0	2	1	4	1	0	0	11	0	10	33	6,06
Cer	7	0	1	0	0	3	3	6	0	8	0	9	37	0,00
Cha	13	0	1	1	1	17	9	1	0	8	0	0	51	33,33
Che	12	0	0	0	1	20	11	1	0	4	0	2	51	21,57
Co	13	0	0	0	1	5	0	10	0	1	0	6	36	27,78
G	1	0	0	0	0	0	0	0	3	25	0	5	34	8,82
L	6	0	0	1	0	0	3	0	1	144	0	3	158	91,14
Lo	4	0	0	1	0	3	1	0	0	31	1	10	51	1,96
Z	6	0	0	0	1	4	1	0	0	12	0	57	81	70,37
Total	131	0	3	9	14	73	38	28	4	255	2	120	677	43,72

	A	Co	Z	Total	% correct
A	64	4	12	80	80,00
Co	17	17	2	36	47,22
Z	12	3	66	81	81,48
Total	93	24	80	197	74,62

	Al	An	Ar	Cer	Cha	Che	Lo	Total	% correct
Al	0	0	7	7	7	5	2	28	0,00
An	0	4	5	8	10	5	5	37	10,81
Ar	0	0	14	3	4	2	10	33	42,42
Cer	1	3	2	12	4	5	10	37	32,43
Cha	0	3	1	5	22	16	4	51	43,14
Che	0	2	2	6	20	17	4	51	33,33
Lo	0	1	9	0	5	0	36	51	70,59
Total	1	13	40	41	72	50	71	288	36,46

	G	L	Total	% correct
G	10	24	34	29,41
L	7	151	158	95,57
Total	17	175	192	83,85

3.4 Analyses « semi-quantitatives » : l'indice d'entropie adapté aux hurlements de loups gris

Les 700 extractions obtenues grâce aux hurlements de 12 loups enregistrés dans les trois meutes du PASC et du PESCH ont été utilisées pour le calcul des indices d'entropie.

Pour chacun de ces 12 loups, 10 séquences⁴ de hurlements d'une durée de 30 secondes ont été sélectionnées aléatoirement dans les extractions. Un total de 120 séquences de hurlements de 30 secondes a ainsi été obtenu. Ces 120 séquences ont permis de créer 10 solos artificiels et 110 chorus artificiels (10 chorus de 2, 3, 4, ... jusque 12 loups).

En moyenne, l'indice d'entropie H calculé pour chaque taille de chorus (solos inclus) oscille entre $0,54 \pm 0,06$ et $0,66 \pm 0,03$. La Figure 2 montre qu'il existe une corrélation entre la valeur moyenne de H et le nombre de loups participant aux chorus. D'ailleurs, le test de Kruskal-Wallis indique qu'il existe une différence significative entre les moyennes de l'indice d'entropie calculées pour chaque taille de chorus, solos compris (Chi-squared = 47,49, df = 11, p-value = 1,76e-06).

⁴ Une séquence est une série de hurlements successifs d'un individu extraite d'un chorus.

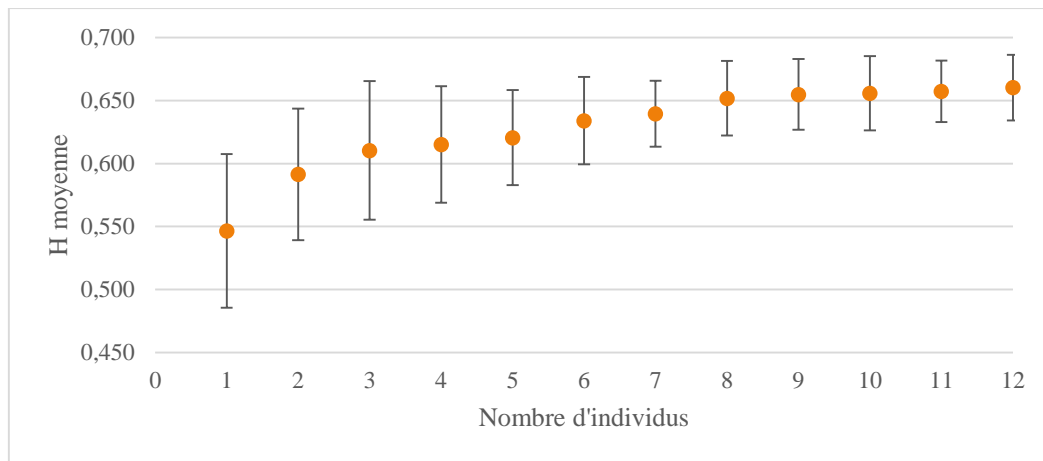


Figure 2: Entropie moyenne en fonction du nombre d'individus constituant un chorus accompagnée des écarts-types.

4. Discussion

Actuellement, la réalisation d'un suivi du Loup permettant de connaître l'évolution de son aire de présence et de ses effectifs sur le territoire français n'est pas chose aisée. La mise en place de méthodes fonctionnelles, fiables et rapides pour le dénombrement des individus reste un objectif à atteindre. L'outil bioacoustique, permettant de réaliser des comptages et des suivis d'espèces grâce à la mise en évidence d'une signature vocale individuelle, a été testé à plusieurs reprises pour tenter d'estimer l'effectif de loups sur la base de hurlements (e.g. [Tooze et al., 1990](#) ; [Palacios et al., 2007](#) ; [Root-Gutteridge et al., 2014](#)). Dans le cadre de la présente étude, deux méthodes différentes ont été testées en captivité : une méthode classique dite « quantitative » visant à utiliser des variables pour décrire les hurlements individuels et les discriminer, d'une part et, d'autre part, une méthode nouvelle dite « semi-quantitative », adaptée du concept d'entropie, consistant à quantifier l'hétérogénéité du signal sonore émis par un chorus en relation avec le nombre d'individus le composant.

Discrimination des individus sur la base des hurlements

Concernant la mise en évidence des différences acoustiques individuelles dans les hurlements et la discrimination des individus, les résultats de la présente étude ont été, pour la plupart, en adéquation avec la littérature. En effet, les variables apportant la plus grande part d'information sur l'identité individuelle ont été la moyenne de la fréquence fondamentale (*meanF*), la fréquence minimale (*minF*) et l'étendue de la fréquence (*Range*). Toutes ces variables sont basées sur la fréquence fondamentale ou sur la durée de cette dernière (*Dur*). La moyenne de la fréquence de la fondamentale est la seule variable qui s'est avérée significative dans l'ensemble des études précédemment réalisées sur d'autres taxons (*Canis lycaon* – [Tooze et al., 1990](#) ; *Canis lupus signatus* – [Palacios et al., 2007](#) ; *Canis lycaon*

– *Root-Gutteridge et al., 2014*). Dans le cas présent, contrairement aux travaux précédents, la valeur maximale de la fréquence fondamentale ($maxF$) n'a pas été révélée comme significative chez les loups gris (*Canis lupus lupus*). Ce résultat peut s'expliquer par les choix de paramétrages de *Seewave* pour la récupération des variables basée sur les extractions de hurlements (fenêtre de fréquences identique pour tous les loups, problème de saturation provoquant des valeurs extrêmes erronées, etc.). Concernant les prédictions obtenues grâce à l'Analyse Factorielle Discriminante, des pourcentages d'attribution correcte pouvant atteindre plus de 89% sont mentionnés dans la littérature. Par exemple, pour *Tooze et al. (1990)*, les résultats de classification ont été de 82%. De leur côté, *Palacios et al. (2007)* ont obtenu une matrice dépassant les 84% d'assignation correcte. Enfin, plus récemment, *Root-Gutteridge et al. (2014)* ont obtenu des pourcentages de classement atteignant 89,9% en prenant en compte de nouvelles variables caractérisant l'amplitude.

Dans le cas présent, le pourcentage d'attribution correcte a atteint au maximum 83,85% et était très différent selon les groupes d'individus étudiés. Quand l'ensemble des individus, toutes meutes confondues, était mélangé, l'assignation atteignait 43,72%. Des pourcentages plus élevés ont cependant été obtenus lorsque la discrimination a été testée pour chaque meute prise séparément. En effet, pour les deux individus du parc du Pescheray et les trois de la meute de Sainte Croix, les pourcentages étaient respectivement de 83,85% et 74,62%. En revanche, pour la seconde meute de Sainte Croix (9 loups dont 7 enregistrés), la discrimination n'a pas été aussi performante puisque le pourcentage n'a atteint que 36,46%. Sur l'ensemble des loups pris en compte dans l'analyse, les principales erreurs de classement proviennent donc, fort probablement, des individus de cette meute. Cette hypothèse est renforcée par le fait que la différenciation entre certains individus de cette meute s'est avérée particulièrement difficile, notamment entre « Che » et « Cha ». Notons cependant que certains loups de cette meute comme « Z » et « L », ont été assignés de manière très correcte. *Sieber (1986)* a montré que les individus d'une même famille pouvaient émettre des vocalisations très proches. Or « Che » et « Cha » sont justement 2 individus subadultes frère et sœur, et c'est ce qui pourrait expliquer la forte ressemblance de leurs hurlements, très difficiles à discriminer.

Des erreurs d'identification individuelle au moment de l'étiquetage des extractions, ainsi que des extractions de mauvaise qualité ont également pu influencer le pouvoir discriminant de l'analyse. Notons que l'extraction des hurlements au sein des chorus s'est avérée très difficile à partir d'un effectif supérieur à 5 individus hurlant simultanément. L'outil du logiciel *SpectraLayers Pro* permettant l'extraction de la fondamentale et des harmoniques des hurlements, bien que très pratique et flexible, a parfois fait preuve d'imprécisions, notamment dans la sélection automatique des cinq premiers harmoniques. En effet, lorsque deux hurlements se chevauchaient, l'extraction du premier hurlement détériorait la qualité du deuxième en extrayant des informations lui appartenant.

La distance expérimentateur-loups a également eu des effets notables sur la qualité des enregistrements : plus les loups étaient éloignés, moins la qualité était bonne. Aussi, la distance pouvait rendre plus difficile l'identification des individus sur la vidéo. De manière plus générale, la reconnaissance visuelle des individus, essentielle à cette étude, n'a pas toujours été évidente, surtout lorsque les parcs ne possédaient pas de trombinoscope des individus étudiés.

Par ailleurs, le code qui a été implémenté dans R pour la récupération automatique des variables prédictives pourrait être amélioré par la suite pour obtenir plus facilement certaines variables. Il était par exemple difficile de récupérer simplement le maximum de la fréquence fondamentale. Dans le temps imparti, un total de 12 variables a pu être testé. D'autres variables importantes, notamment celles qui concernent l'amplitude, pourraient être ajoutées de manière à augmenter le pouvoir discriminant du modèle permettant d'identifier les individus de loups gris sur la base de leurs hurlements.

L'entropie acoustique comme alternative aux analyses quantitatives

Les analyses quantitatives menées précédemment se sont avérées laborieuses et très chronophages. En effet, un nombre d'étapes relativement important est nécessaire pour l'obtention de données statistiquement exploitables : extraction des hurlements composant un chorus nécessitant le paramétrage d'un logiciel spécialisé, voir le recours à un code complexe comme dans le cas de [Root-Gutteridge et al. \(2014\)](#), étiquetage de ces hurlements (assignation au bon individu par l'expérimentateur) et enfin acquisition manuelle des variables, ou de manière automatisée avec un nouveau code à implémenter. Par ailleurs, toutes ces étapes sont autant de sources d'erreurs, qui même minimes lorsqu'elles sont prises séparément, peuvent se cumuler et entraîner un biais non négligeable dans les résultats de l'analyse discriminante. Ainsi, une analyse acoustique basée sur une mesure globale prise sur le chorus, sans nécessité d'extraire les hurlements, constituerait une alternative plus simple et rapide pour l'estimation de l'effectif d'un chorus. Les premiers résultats obtenus dans ce travail grâce à l'adaptation de l'indice H développé par [Sueur et al. \(2008a\)](#) s'avèrent encourageants. Dans le cas des estimations de la biodiversité, ces auteurs ont proposé une méthode qui ne s'intéresse non plus à l'unité spécifique mais à celle de la communauté. Ce changement d'échelle permet de supprimer les inconvénients liés à la réalisation des inventaires d'espèces, généralement longs, difficiles à réaliser et coûteux. Dans notre cas, il s'agit également d'un changement d'échelle d'étude, dans le but de simplifier l'analyse qui consiste à estimer l'abondance des loups composant un chorus. Il s'agit en effet de ne plus s'intéresser aux hurlements individuels mais plutôt de prendre en compte le chorus dans son ensemble.

L'indice H a été calculé sur des chorus générés artificiellement et pour lesquels le nombre exact de loups était connu. Les résultats ont montré que l'entropie augmente avec le nombre d'individus

composant les chorus. Les valeurs les plus élevées de H indiquent un chorus composé d'un grand nombre d'individus tandis que les plus faibles indiquent un nombre restreint d'individus. L'écart-type de H est plus important lorsque le nombre d'individus est faible, ce qui sous-entend que la variabilité des hurlements individuels est importante. Cette variabilité apporte un « bruit » qui, à ce stade, empêche d'obtenir une estimation précise du nombre d'individus hurlant. Par ailleurs, à partir de 8 individus, un début de plateau apparaît sur la courbe.

Des données supplémentaires pourraient renforcer la puissance de cet outil et rendre cette courbe-étalon plus précise. Toutefois, il ne faut pas oublier que ces résultats sont basés sur des chorus artificiels créés à partir d'extractions issues d'enregistrements réalisés en milieu captif. Les conditions étaient optimales (distance loups-enregistreur, abris du vent, etc.) et les extractions ont permis de supprimer tous les bruits parasites ainsi que le bruit de fond dégradant le signal original. Sur les enregistrements obtenus en conditions naturelles, d'autres contraintes seront à prendre en compte comme la présence de sons indésirables qui pourraient influencer l'entropie acoustique de manière erronée.

L'origine artificielle des chorus implique également la perte probable d'interactions individuelles liées à la structure de la meute, qui peuvent éventuellement influencer la valeur de l'entropie acoustique. C'est potentiellement le cas des enchaînements chronologiques des hurlements individuels dans un chorus, qui se produisent généralement suivant les statuts hiérarchiques. De plus, un biais d'interprétation peut provenir du fait que les individus ne participent pas forcément de la même manière aux chorus, notamment en termes de volume sonore et de durée des hurlements. D'autres travaux ont en effet montré que la quantité de hurlements produite variait selon le statut hiérarchique des individus, à savoir que les loups alphas et les plus dominants produisaient davantage de vocalises que les autres membres de la meute (Mazzini *et al.*, 2013). En outre, bien que certains auteurs aient pu observer des meutes dont l'ensemble des individus participaient aux chorus (e.g. Joslin, 1967 in Root-Gutteridge *et al.*, 2014), les observations réalisées dans le cadre de cette étude se sont avérées différentes. En effet, sur l'ensemble des meutes enregistrées, le loup oméga n'hurlait pratiquement pas, voire pas du tout dans certains cas. De même, pour la meute du parc animalier de Sainte Croix composée de 9 individus, le couple alpha se manifestait bien moins que les autres individus bêtas.

En captivité, les observations réalisées dans le cadre de ce travail ont montré que le stress subi par les individus pouvait aussi influencer leur comportement acoustique. En effet, certains individus ont dû être soignés voir même subir une intervention chirurgicale. Dans ce dernier cas, l'anesthésie a été prodiguée par fléchage, ce qui a fortement déstabilisé la meute et provoqué l'absence de hurlement. Il en est de même pour diverses interventions comme la vérification du bon état des clôtures. D'autres travaux ont évoqué les conséquences du stress sur les hurlements des individus. Par exemple, Mazzini

et al. (2013) ont montré que la disparition d'un individu alpha ou d'un partenaire privilégié pouvait stimuler les hurlements. En revanche, les conséquences de ce stress en termes de variabilité des hurlements ont rarement été étudiées.

Enfin, même si tous les individus participent à chaque chorus, la valeur de l'indice ne permet pas de savoir s'il s'agit des mêmes individus tout au long des 30 secondes ou s'il s'agit de plusieurs individus hurlant à tour de rôle. Dès lors, une approche mixte, mêlant à la fois une mesure de l'entropie et de l'individualité, permettrait peut-être d'aboutir à une estimation plus fiable de l'effectif de loups composant un chorus. Cela impliquerait de trouver un moyen simple et rapide d'obtenir des données exploitables sur l'individualité.

Une autre limite quant à l'utilisation de ce principe d'entropie existe concernant les modulations de fréquences. En effet, pour des hurlements de même durée, les modulations de fréquences conduisent à des valeurs de l'indice d'entropie supérieures à celles obtenues pour des hurlements « plats ». La possibilité pour un individu de modifier la structure de ses hurlements en augmentant les modulations de fréquence est connue et a été mise en relation avec la théorie de l'effet « Beau Geste », avancée par Krebs (1977).

En effet, les hurlements de loups ont un rôle de défense du territoire (Mech & Boitani, 2003). Les chorus contiennent des informations concernant la taille de la meute et celles-ci déterminent les interactions entre les meutes voisines (Harrington & Asa, 2003). A partir des vocalisations produites, les meutes s'évaluent entre elles, en termes d'effectif, afin d'éviter l'affrontement et la dispute territoriale (Harrington, 1989). Cette compétition territoriale entraîne les individus d'un même groupe social à transmettre des messages pouvant être « honnêtes » ou « mensongers » (Krebs & Dawkins, 1984 in Harrington, 1989). En effet, dans un souci de vulnérabilité et de sécurité, une meute de faible effectif, ayant subi un fort taux de mortalité, ou d'émigration, ou un couple s'installant sur un nouveau territoire, ont tendance à produire des hurlements modulés (Krebs & Dawkins, 1984 in Harrington, 1989). Le signal transmis aux meutes voisines est donc erroné puisque les modulations permettent de « gonfler » l'effectif réel (Harrington, 1989). En revanche, les loups ne peuvent tirer avantage de cette exagération que de manière périodique (Harrington, 1989).

Aussi, de par les fortes contraintes de propagation du son en milieu naturel, liées notamment au relief, à la végétation et aux conditions météorologiques, Harrington (1989) avait remarqué qu'il était très difficile d'estimer l'effectif d'une meute hurlant à l'oreille humaine. De même, Sèbe *et al.* (2004) ont insisté sur la nécessité d'approfondir les travaux qui concernent la propagation des hurlements en fonction de la distance et des contraintes liées au paysage sonore dans lequel ils sont émis. Dans le cadre de la problématique de dénombrement des individus, ces facteurs pourraient avoir des répercussions autant sur les analyses quantitatives que sur la mesure de l'entropie acoustique.

Enfin, parmi les limites rencontrées, il est à noter que certains individus ont eu tendance à japper très régulièrement au cours des chorus. Ces jappements n'ont pas été pris en compte dans nos analyses basées sur l'entropie, puisque les chorus artificiels n'ont été créés qu'à partir de hurlements.

De nombreux biais et de nouvelles questions seront donc à prendre en compte avant d'appliquer cette méthode sur des chorus issus du milieu naturel. Les résultats restent préliminaires et les manipulations réalisées en captivité ne sont pas transposables en l'état au milieu naturel.

5. Conclusion et perspectives

Le protocole de collecte d'enregistrements n'a cessé d'évoluer en fonction des parcs visités et des conditions rencontrées, ce qui permettra d'être plus efficaces et avertis lors des prochaines sessions d'enregistrements.

Une étude d'une durée de six mois ne peut répondre à toutes les questions soulevées par ce sujet complexe. Cependant, il est évident qu'une telle méthode, une fois adaptée aux conditions naturelles, constituerait un outil très utile dans le cadre des suivis actuellement menés sur le loup et en particulier en France par le réseau Loup de l'ONCFS.

Bien que préliminaire, ce travail aura permis de tester des protocoles et d'identifier de nombreuses contraintes et points à améliorer tant pour l'acquisition de données en captivité que pour le développement d'une méthode opérationnelle de suivi en milieu naturel. Les nombreuses heures consacrées aux prises de sons, sur des individus et dans des contextes différents, ont apporté de nombreux enseignements à la fois techniques et méthodologiques pour la poursuite de ce travail. Ces enseignements sont notamment : la connaissance du comportement des meutes, le choix des périodes propices à l'enregistrement des hurlements, le test de plusieurs méthodes de '*playback*', la prise en compte des paramètres climatiques ou encore l'adaptation aux contraintes matérielles et humaines des parcs animaliers (accès à l'électricité, horaires d'accès aux enclos, gestion du public, etc.).

En ce qui concerne l'analyse des données, la méthode basée sur l'entropie acoustique s'est montrée prometteuse et demande à être approfondie pour mieux prendre en compte la variabilité individuelle des hurlements. Il serait notamment intéressant d'inclure d'autres types de vocalisations pouvant être rencontrées dans les chorus naturels, tels que les jappements par exemple. Il faut d'ailleurs noter que ces vocalisations ont été entendues principalement dans la meute de 9 loups de Sainte Croix, dont les individus sont tous âgés de plus de 2 ans. Dans le cadre du protocole des « Hurlements Provoqués » mis en place par l'ONCFS pour détecter les événements de naissance (inférés par l'écoute de jappements attribués aux individus de l'année), ces observations tendent à montrer que des erreurs

peuvent être commises puisque ces vocalisations ne sont pas uniquement émises par des jeunes loups. Cette remarque a déjà été relevée par Longis *et al.* (2004), lors des tests de 'playback' effectués dans le cadre du suivi Loup mené par l'ONCFS. En incluant des jappements de louveteaux, de subadultes et d'adultes dans des chœurs artificiels, il pourrait être possible de comparer les résultats obtenus en termes d'entropie acoustique et ainsi d'étudier la possibilité de distinguer de manière plus sûre les événements de naissance dans le cadre de ce suivi de terrain.

Par ailleurs, si l'entropie acoustique peut être affectée par la variabilité des hurlements individuels, *a contrario*, cette mesure pourrait être avantageusement exploitée dans un autre contexte, en constituant un moyen simple et efficace pour quantifier l'effet « Beau Geste ». La théorie développée par Harrington (1989) dans le cas des loups, pourrait ainsi être testée grâce à cette mesure de l'hétérogénéité acoustique, en mettant en place une expérimentation visant à comparer les réponses de meutes captives qui seraient soumises à des stimuli différents.

Ces réflexions mériteraient d'être approfondies dans le cadre de nouveaux travaux conduits à la fois en captivité et en milieu naturel.

6. Bibliographie

- Audacity. 2013. Logiciel libre et multi-plateforme pour l'enregistrement et l'édition de sons. Version 2.0.5.
- Boitani L. 2003. Wolf conservation and recovery. In : Mech L.D., Boitani L., editors. *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. The University of Chicago press, 317-340.
- Bradbury J.W. & Vehrencamp S.L. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 882p.
- Candiotti A., Zuberbuehler K. & Lemasson A. 2012. Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biology Letters* 8.3 (11 January 2012): 382-385.
- Caniglia R. 2008. Non-invasive genetics and wolf (*Canis lupus*) population size estimation in the Northern Italian Apennines. Thèse de doctorat, Université de Bologne, 89p.
- Chambers S.M., Fain S.R., Fazio B. & Amaral M. 2012. An account of the taxonomy of North American wolves from morphological and genetic analyses. *North American Fauna*, 77: 1–67.
- Charrier I., Casey C., Reichmuth C. & Mathevon N. 2014. Le who'who des éléphants de mer septentrional : décryptage de la signature vocale individuelle chez les mâles. 44ème colloque de la SFECA, 2014, 8-10 juillet 2014, Université Paris Ouest Nanterre la Défense, Nanterre.
- CROC. 2014. Bilan des programmes scientifiques et des activités pédagogiques conduits par le CROC du 1er janvier au 31 décembre 2013. Rédaction : Germain E. et Pichenot P., Mai 2014, 114p.
- DIREN PACA⁵. 1996. Le retour naturel du loup en France dans les Alpes du Sud. *L'info loups*, 1: 4.
- Frommolt K.H., Goltsman M.E. & MacDonald D.W. 2003. Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Animal Behaviour*, 65: 509–518.
- Gerhardt H. C. 1992. Multiple messages in acoustic signals. *Seminars in Neurosciences*, 4: 391–400.
- Harrington F.H. 1989. Chorus howling by wolves: acoustic structure, pack size and the Beau Geste effect. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 2: 117–136.
- Harrington F.H. & Asa C.S. 2003. Wolf communication. In : Mech L.D., Boitani L., editors. *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. The University of Chicago press, 66-103.
- Holt T.D. 1998. A structural description and reclassification of the wolf, *Canis lupus*, chorus howl. Thèse de master en sciences, Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada, 110p.
- Krebs J.R. 1977. The significance of song repertoires: The Beau Geste Hypothesis. *Animal Behaviour*, 25: 475–478.
- LCIE⁶. 2007. *Canis lupus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 20 August 2014.
- L'équipe d'animation du réseau Loup. 2014. Premier retour d'expériences de la mise en œuvre du nouveau protocole de suivi hivernal des loups. *Bulletin loup du réseau*, 31: 6-7.

⁵ Direction Régionale de l'Environnement Provence Alpes Côte d'Azur.

⁶ Large Carnivore Initiative for Europe.

- Longis S., Leonard Y., Sèbe F. & Duchamp C. 2004. Test de la méthode du hurlement provoqué - Compte rendu suivi estival pour la reproduction du loup 2004. Quoi de neuf ? Bulletin d'information du réseau loup, 12: 5-7.
- Lucchini V., Galov A. & Randi E. 2004. Evidence of genetic distinction and longterm population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology*, 13: 523–536.
- Marboutin É. & Duchamp C. 2005. Gestion adaptative de la population de loup en France : du monitoring à l'évaluation des possibilités de prélèvements. *ONCFS Rapport scientifique*, 14–19.
- Mazzini F., Townsend S.W., Virányi Z. & Range F. 2013. Wolf howling is mediated by relationship quality rather than underlying emotional stress. *Current Biology*, 23: 1677–1680.
- McGregor P.k., Catchpole C.k., Dabelsteen T. & Falls J.B. 1992. Design of playback experiments: The thornbridge hall nato arw consensus. In : McGregor P.k., editor. *Playback studies in animal communication*. Plenum Press, New York & London, 231 p.
- Mech L.D. & Boitani L. 2003. Wolf social ecology. In : Mech L.D., Boitani L., editors. *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. The University of Chicago press, 1-34.
- MEDDE⁷ & MAAF⁸. 2013. Plan National d'Action Loup 2013-2017. 69 p.
- Nowak, R.M. & Federoff, N.E., 2002. The systematic status of the Italian wolf. *Acta Theriologica*, 47: 333-338.
- Palacios V., Font E. & Marquez R. 2007. Iberian wolf howls: acoustic structure, individual variation, and a comparison with North American populations. *Journal of Mammalogy*, 88: 606–613.
- Passilongo D., Dessi-Fulgheri F., Gazzola A., Zaccaroni M. & Apollonio M. 2012. Wolf counting and individual acoustic discrimination by spectrographic analysis. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 21: 78–79.
- Preatoni D.G., Nodari M., Chirichella R., Tosi G., Wauters L.A. & Martinoli A. 2005. Identifying bats from time-expanded recordings of search calls: comparing classification methods. *Journal of Wildlife Management*, 69: 1601-1614.
- R. 2014. The R Project for Statistical Computing. Version 3.1.0.
- Randi E. 2011. Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammal Review* 41: 99–111.
- Ripley B., Venables B., Bates D.M., Hornik K., Gebhardt A. & Firth D. 2002. Package 'MASS'. Functions and datasets to support Venables and Ripley, 'Modern Applied Statistics with S'. 4th edition, 169 p.
- Root-Gutteridge H., Bencsik M., Chebli M., Gentle L.K., Terrell-Nield C., Bourit A. & Yarnell R.W. 2014. Improving individual identification in captive Eastern Grey Wolves (*Canis lupus lycaon*) using the time course of howl amplitudes. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 23: 39-53.

⁷ Ministère de l'Écologie du Développement Durable et de l'Énergie.

⁸ Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la Forêt.

- Sèbe F., Heitz N., Latini R. & Aubin T. 2004. Le wolf howling, un outil pour le recensement et la conservation des loups: possibilités et limites de la méthode. *Recherches Naturalistes en Région Centre*, 14: 53–59.
- Sèbe F., Arzel C., Aubin T., Baert S., Godard A., Mayot P., Pindon G., Reitz R. & Bro E. 2011. Individual vocal signature as a tool for monitoring the Ring-Necked Pheasant 6th Ecology and Behavior Meeting. 12-16 April 2010, Tours, France. In : *La bioacoustique : un outil d'avenir pour le suivi et la gestion des espèces animales*. 2012. *Faune Sauvage*, 295: 4–7.
- Sieber O. J. 1986. Acoustic recognition between mother and cubs in raccoon (*Procyon lotor*). *Behaviour*, 96: 130-163.
- Sillero-Zubiri C. 2009. Grey wolf *Canis lupus*. In : Wilson D.E, Mittermeier R.A. *Handbook of the mammals of the world*. Lynx Edicions: 413.
- SONY SpectraLayers Pro. 2013. SONY Creative Software. Version 2.0.
- Sueur J., Pavoine S., Hamerlynck O. & Duvail S. 2008a. Rapid Acoustic Survey for Biodiversity Appraisal. *PLoS ONE*, 3: 1-9.
- Sueur J., Aubin T. & Simonis C. 2008b. Equipment review. Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 18: 213-226.
- Tanzarella S. 2010. Propriétés des sons et conséquences biologiques. Perception et communication chez les animaux. Seconde édition. Edition De Boek, Bruxelles: 21-32.
- Tooze Z.J., Harrington F.H. & Fentress J.C. 1990. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour*, 40: 723–730.

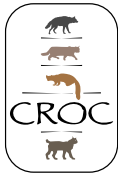
7. Liste des figures

Figure 1: Représentation graphique des fonctions discriminantes canoniques A : pour l'ensemble des 12 individus appartenant aux 3 meutes étudiées ; B : pour les 3 individus de la meute du PASC ; C : pour les 7 individus de la meute du parc PASC ; D : pour les 2 individus de la meute du parc PESCH.....	19
Figure 2: Entropie moyenne en fonction du nombre d'individus constituant un chorus accompagnée des écarts-types.....	21

8. Liste des tableaux

Tableau 1: Récapitulatif des informations concernant les parcs choisis suite à l'enquête menée par le CROC.	10
Tableau 2 : Conditions logistiques des parcs visités et stimuli employés.	11
Tableau 3: Caractéristiques et réglages choisis de l'outil d'extraction « Extract/Harmonics ».	12
Tableau 4: Récapitulatif des variables mesurées.	13
Tableau 5: Nombre de jours de terrain et enregistrements effectués selon les parcs visités.	16
Tableau 6: Nombre d'extractions réalisées en fonction des analyses futures et des individus.....	17
Tableau 7: Résultats des variables mesurées.	18
Tableau 8: Poids des variables générés par l'AFD sur les deux premiers vecteurs discriminants expliquant 92% de la variance.....	18
Tableau 9: Matrice de confusion A : pour l'ensemble des 12 individus appartenant aux 3 meutes étudiées ; B : pour les 3 individus de la meute du PASC ; C : pour les 7 individus de la meute du PASC ; D : pour les 2 individus de la meute du PESCH. Gradient de couleurs : couleurs claires pour les faibles pourcentages d'assignation et foncées pour les pourcentages d'assignation plus élevés.	20

Annexe 1 : Questionnaire soumis aux responsables des parcs animaliers.



CROC
8A rue Principale
Hameau de Faxé
57590 Fonteny
www.croc-asso.org

Entretiens téléphoniques avec les parcs animaliers présentant des loups gris en captivité

Travail réalisé dans le cadre du projet du CROC : « Suivi et estimation de la taille des meutes de loups gris (*Canis lupus lupus*) par une méthode bioacoustique »

PRESENCE/ABSENCE DE LOUP GRIS

- 1) Votre parc accueille-t-il bien des loups gris ? si oui, de quelle sous-espèce s'agit-il ?
- 2) Votre parc accueille-t-il d'autres espèces / sous-espèces de loup ? Si oui, lesquelles ?

HURLEMENT DES LOUPS GRIS

- 3) Vos loups gris hurlent-ils ?
- 4) Si oui, les hurlements sont-ils réguliers ? Interviennent-ils à l'occasion d'évènements particuliers (alarmes, sonneries, passage d'avions etc.) ?
- 5) Les loups gris se positionnent-ils à des lieux précis dans l'enclos lors des hurlements ?
- 6) Quelle(s) période(s) semble(nt) propice(s) aux hurlements dans votre parc (jour, nuit, saisons) ?
- 7) Vous semble-t-il envisageable de pouvoir provoquer les hurlements de votre (vos) meute(s) de loups gris ? Avez-vous déjà pratiqué la technique des hurlements provoqués ?

INFORMATIONS SUR LA (LES) MEUTE(S) DE LOUPS GRIS

- 8) Combien de meutes de loups gris sont présentes dans votre parc ? dans un ou plusieurs enclos ?
- 9) Si votre parc accueille d'autres espèces / sous-espèce de loups, leurs enclos sont-ils à proximité de(s) enclos des loups gris ?
- 10) Quelles sont les compositions et structure de votre (vos) meutes de loups gris (nombre d'individus, sexes, âges) ?
- 11) L'identification individuelle des loups vous semble-t-elle possible sur vidéos ?

REALISATION DES ENREGISTREMENTS ACOUSTIQUES ET VIDEOS

- 12) Compte tenu de la configuration de votre enclos et de votre connaissance du comportement de votre meute au moment des hurlements, vous semble-t-il possible techniquement d'enregistrer les hurlements en même temps que de les filmer ?
- 13) Pensez-vous que votre parc accepterait que nous réalisions ces tests d'enregistrement sur vos loups en 2014 tout en respectant les animaux et le travail de votre équipe ?
- 14) Si oui, quelle période serait la moins contraignante pour vous ?

Annexe 2 : Tableau récapitulatif des individus faisant parti des meutes étudiées (Hors PAD⁹).

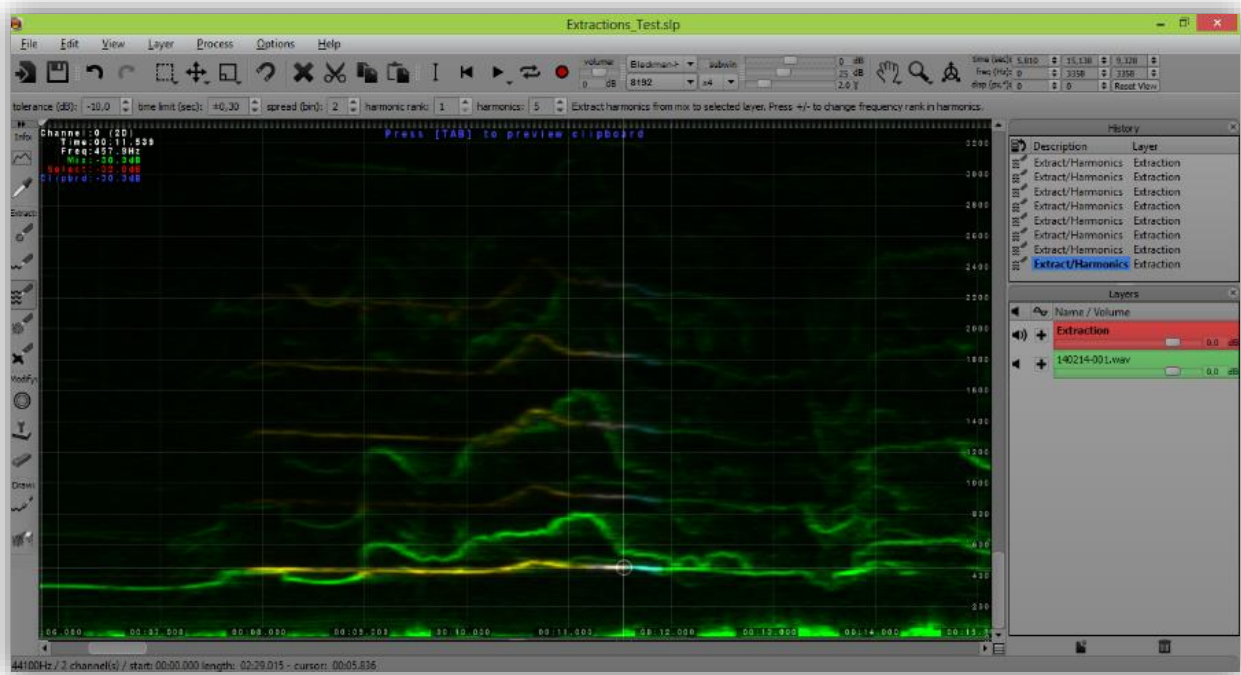
Nom_ind	Id_ind	Sexe	Année de naissance	Parc	Meute	Lien de parenté	Provenance
Amande*	A	F	2002	PASC	4L	Sœur de Z	PASC
Coyote*	Co	F	2008	PASC	4L	Fille de Z&A	PASC
Timide		F	2003	PASC	4L	Fille de Z&A	PASC
Zorro*	Z	M	2003	PASC	4L	Frère de A	PASC
Aby	Ab	F	2010	PASC	9L	Fille de Ar&Lo	PASC
Alix*	Al	F	2010	PASC	9L	Fille de Ar&Lo	PASC
Ana*	An	F	2010	PASC	9L	Fille de Ar&Lo	PASC
Aron*	Ar	M	2005	PASC	9L		Hambourg (Allemagne)
Cerbère*	Cer	M	2012	PASC	9L	Fils de Ar&Lo	PASC
Chaussette*	Cha	F	2012	PASC	9L	Fille de Ar&Lo	PASC
Cheyenne*	Che	M	2012	PASC	9L	Fille de Ar&Lo	PASC
Lola*	Lo	F	2005	PASC	9L		Munich (Allemagne)
Aurore		F	2012	PESCH	10L	Fille de L&S	PESCH
Baloo	B	M	1999	PESCH	10L		PESCH
Charly	C	M	2009	PESCH	10L	Fils de S	PESCH
Grimlins*	G	F	2007	PESCH	10L	Fille de S	PESCH
Iris		M	2013	PESCH	10L	Fils de L&B	PESCH
Jack		M	2013	PESCH	10L	Fils de L&B	PESCH
Léa*	L	F	2004	PESCH	10L		PESCH
Roucky		M	2012	PESCH	10L	Fils de L&S	PESCH
Schewps	S	M	2001	PESCH	10L		PESCH
Timide		M	2013	PESCH	10L	Fils de L&S	PESCH

Abréviations : Ind : Individu ; M : Mâle, F : Femelle ; PAD : Parc Argonne Découvertes ; PASC : Parc Animalier de Sainte Croix, PESCH : Domaine Zoologique du Pescheray.

(*) : Individus avec extractions de hurlements ($n \geq 30$).

⁹ Aucun enregistrement effectué dans le Parc Argonne Découverte.

Annexe 3 : Illustration d'une extraction à l'aide du logiciel SpectraLayers Pro 2.0 et de l'outil « Extract/Harmonics ».



Since the return of wolves (*Canis lupus lupus*) in France in 1992, the canid represents many economic, environmental and political issues. As the Wolf is a protected species, the monitoring of its conservation status is necessary and involves the estimation of the size of its population. In this perspective, new methods continue to be developed, especially in recent disciplines such as bioacoustics. This work investigates the possibility to estimate the wolf packs size by studying their howls. Two ways of research conducted on captive wolves were identified: the identification of an individual recognition in howls emitted by wolves ("quantitative method") and the adaptation the principle of entropy ("semi-quantitative method").

Sound and video recordings were made on three wolf packs observed in two zoos. In total, the howls (chorus or solo) of twelve wolves were used for analyses.

For the "quantitative method", twelve variables whose calculation was based on frequency or amplitude of the sound, were measured on 679 howls' extractions. The most informative variables for individual identity were those found in the literature (the average of the fundamental frequency, the minimum frequency and the range of the frequency). Discriminant function analysis could assigned 43.72% of howls to the correct individual when all the wolves were mixed. These accuracies were different from one pack to another (36.46%, 74.62% and 83.85% for the packs of 9, 2 and 7 wolves respectively). The low score obtained for the pack of 9 wolves and, indirectly, when wolves were mixed, could be explained because of the existence of a relationship between individuals but also because of a misidentification of wolves when the 'labelling' of howls was made. For the "semi-quantitative method", 120 artificial chorus from 1 to 12 wolves were created from the extractions performed. A correlation between the average of entropy index and the number of wolves howling has been highlighted.

Although preliminary, these results are very encouraging. This work has permitted to test protocols and to identify many constraints that have to be improved for data acquisition in captivity and for the development of an operational method for monitoring the gray wolf in the wild. The pursuit of this research will probably permit to answer these new questions and thereafter, to offer a powerful tool for estimating the size of wolf packs in the context of the monitoring of the canid on the French territory.

Keywords: *Canis lupus lupus*; vocalizations; chorus; entropy; individual voice signature

Depuis son retour en France en 1992, le Loup (*Canis lupus lupus*) représente de nombreux enjeux économiques, écologiques et politiques. Espèce protégée, le suivi de son statut de conservation est nécessaire et passe inévitablement par l'estimation de l'effectif de ses populations. Dans cette perspective, de nouvelles méthodes continuent d'être développées notamment dans des disciplines récentes comme la bioacoustique. Le présent travail étudie la possibilité de dénombrer les loups d'une meute à partir de leurs hurlements. Deux axes de recherche conduits sur des meutes vivant en captivité ont été définis : d'une part, la mise en évidence d'une signature individuelle vocale chez le Loup (méthode dite « quantitative ») et, d'autre part, l'adaptation du principe d'entropie (méthode dite « semi-quantitative »).

Des enregistrements sonores et vidéos ont été réalisés sur 3 meutes de loups observées dans deux parcs animaliers. Au total, les hurlements (chorus ou solos) de 12 loups ont pu être exploités pour les analyses.

Pour le volet « quantitatif », douze variables de fréquence ou d'amplitude ont été mesurées sur 679 extractions d'hurlements. Les variables apportant la plus grande part d'information sur l'identité individuelle sont celles retrouvées dans la littérature (la moyenne de la fréquence fondamentale, la fréquence minimale et l'étendue de la fréquence). Concernant les pourcentages d'attribution, ils sont différents selon les meutes (36,46%, 74,62% et 83,85% pour les meutes de 9, 2 et 7 loups respectivement) et lorsque tous les loups sont mélangés (43,72%). Le faible score obtenu pour la meute de 9 loups et, indirectement, pour l'ensemble des loups mélangés, pourrait s'expliquer notamment du fait de l'existence de lien de parenté entre certains individus mais aussi des erreurs d'identification des loups lors de « l'étiquetage » des hurlements. Pour le volet « semi-quantitatif », 120 chorus artificiels de 1 à 12 individus ont été créés à partir des extractions réalisées. Une corrélation entre l'indice d'entropie moyen et le nombre de loups hurlant a été mise en évidence.

Bien que préliminaires, ces résultats sont très encourageants. Ce travail aura permis de tester des protocoles et d'identifier de nombreuses contraintes et points à améliorer tant pour l'acquisition de données en captivité que pour le développement d'une méthode opérationnelle pour le suivi du loup gris en milieu naturel. La poursuite de cette recherche permettra probablement de répondre à ces nouvelles questions et offrira alors un outil performant de comptage et de suivi des loups sur le territoire français.

Mots-clés : *Canis lupus lupus* ; vocalisations ; chorus ; entropie ; signature vocale