

Année 2013

**ORGANISATION D'UNE MEUTE DE LOUPS
(*Canis lupus lupus*) CAPTIFS AU PARC ALPHA :
IMPACT D'UN CHANGEMENT DE COUPLE
REPRODUCTEUR**

THÈSE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL

le.....

par

Anne-Sophie GAUVIN

Née le 16 Juillet 1987 à Troyes (Aube)

JURY

Président : Pr.

Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Membres

Directeur : Mme GILBERT

Maître de conférences à l'ENVA

Assesseur : M. ARNÉ

Maître de conférences à l'ENVA

Membre invitée : Mme Véronique LUDDENI

Docteur Vétérinaire

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur GOGNY Marc

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs : COTARD Jean-Pierre, MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard
Professeurs honoraires : Mme et MM. : BENET Jean-Jacques, BRUGERE Henri, BRUGERE-PICOUX Jeanne, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François, DEPUTTE Bertrand, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, POUCHOLON Jean-Louis, ROZIER Jacques

DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur

UNITE DE CARDIOLOGIE - Mme CHETBOUL Valérie, Professeur * - Mme GKOUNI Vassiliki, Praticien hospitalier UNITE DE CLINIQUE EQUINE - M. AUDIGIE Fabrice, Professeur - M. DENOIX Jean-Marie, Professeur - Mme DUMAS Isabelle, Maître de conférences contractuel - Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier * - M. LECHARTIER Antoine, Maître de conférences contractuel - Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Praticien hospitalier - Mme TRACHSEL Dagnar, Maître de conférences contractuel UNITE D'IMAGERIE MEDICALE - Mme BEDU-LEPERLIER Anne-Sophie, Maître de conférences contractuel - Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier UNITE DE MEDECINE - Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel - M. BLOT Stéphane, Professeur* - Mme MAUREY-GUENEC Christelle, Maître de conférences UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT - Mme CLERO Delphine, Maître de conférences contractuel - M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * - Mme YAGUIYAN-COLLARD Laurence, Maître de conférences contractuel	DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION - M. PARAGON Bernard, Professeur DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE - Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES - M. BENSIGNOR Emmanuel, Professeur contractuel - M. BLAGA Radu Gheorghe, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - M. CHERMETTE René, Professeur * - M. GUILLOT Jacques, Professeur - Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences - M. POLACK Bruno, Maître de conférences UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE - M. FAYOLLE Pascal, Professeur - M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences - M. MOISSONNIER Pierre, Professeur* - M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel - Mme RAVARY-PLUMIOEN Béatrice, Maître de conférences (rattachée au DPASP) - Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Professeur - M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS - Vacant
--	---

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Professeur - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur

UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE - M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences - M. BOLNOT François, Maître de conférences * - M. CARLIER Vincent, Professeur - Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES - Mme DUFOUR Barbara, Professeur* - Mme HADDAD/HOANG-XUAN Nadia, Professeur - Mme PRAUD Anne, Maître de conférences - Mme RIVIERE Julie, Maître de conférences contractuel UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR - M. ADJOU Karim, Maître de conférences * - M. BELBIS Guillaume, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - M. HESKIA Bernard, Professeur contractuel - M. MILLEMANN Yves, Professeur	UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE - Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences - M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Mme MASSE-MOREL Gaëlle, Maître de conférences contractuel - M. MAUFFRE Vincent, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - M. REMY Dominique, Maître de conférences* UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE - M. ARNE Pascal, Maître de conférences* - M. BOSSE Philippe, Professeur - M. COURREAU Jean-François, Professeur - Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur - Mme LEROY-BARASSIN Isabelle, Maître de conférences - M. PONTER Andrew, Professeur
---	---

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES - M. CHATEAU Henry, Maître de conférences* - Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur - M. DEGUEURCE Christophe, Professeur - Mme ROBERT Céline, Maître de conférences DISCIPLINE : ANGLAIS - Mme CONAN Muriel, Professeur certifié UNITE DE BIOCHIMIE - M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences* - M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences DISCIPLINE : BIOSTATISTIQUES - M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE - M. PHILIPS Pascal, Professeur certifié DISCIPLINE : ETHOLOGIE - Mme GILBERT Caroline, Maître de conférences UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE - Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences - M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur*	UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE - Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences* - M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur - Mme LALOY Eve, Maître de conférences contractuel - M. REYES GOMEZ Edouard, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE - M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur - Mme LE ROUX Delphine, Maître de conférences - Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE - Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur - M. PERRON Sébastien, Maître de conférences - M. TISSIER Renaud, Maître de conférences* UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE - Mme COMBRISON Hélène, Professeur - Mme PILOT-STORCK Fanny, Maître de conférences - M. TIRET Laurent, Maître de conférences* UNITE DE VIROLOGIE - M. ELOIT Marc, Professeur - Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences *
---	--

* responsable d'unité

REMERCIEMENTS

A

Professeur à la faculté de médecine de Créteil,
Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence du jury de thèse,
Hommage respectueux.

A Madame GILBERT,
Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Pour ses conseils précieux, sa disponibilité et son aide.
Hommage respectueux.

A Monsieur ARNÉ,
Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Pour ses recommandations et ses corrections.
Hommage respectueux.

A Madame Véronique LUDDENI,
Docteur Vétérinaire
Qui m'a proposé ce sujet de thèse et m'a aidée tout au long de cette étude.
Sincères remerciements.

A mes parents pour leur affection, leur aide et leur soutien permanent. Merci infiniment de m'avoir accompagnée sur ce long chemin...un beau rêve qui se réalise !

A mes grands-parents qui m'ont transmis leur passion pour la nature et le monde animal dès mes premiers pas! Profonde et affectueuse pensée.

A mon frère sur qui je peux toujours compter...même à des milliers de kilomètres !

A Celui qui m'a supportée pendant ces derniers mois de rédaction !!! Et qui est là à mes cotés pour me soutenir et partager cette nouvelle vie qui commence. Merci !

A Véro pour son soutien, son énergie, sa confiance et son amitié. Merci de m'avoir donné la possibilité de réaliser tous ces beaux projets ici et en Namibie !

A Sophie BARBERIS et toute l'équipe du Parc Alpha. Merci pour votre investissement qui m'a permis de mener à bien ce projet.

A mon Capitaine pour son soutien et son amitié. En souvenir des longues heures passées à partager ton bureau : 'je vois la vie en roooooose' !

A ma 'jumelle' pour son écoute, sa disponibilité, son soutien tout au long de ces 15 dernières années ! Soit toujours assurée de ma sincère amitié.

A Anne-Claire et Elvis, ainsi qu'à mon filleul, pour leur accueil chaleureux, leur confiance et leur amitié. Soyez assurés de ma profonde affection.

A Cécile pour ses encouragements, ses conseils et son soutien lors de nos débuts en clinique. Merci pour ta présence et ton amitié sincère. En souvenir du Pont des Arts... !!!

A Alex pour notre belle amitié qui dure contre vents et marées depuis 8 années ! Merci.

A toute ma famille de cœur namibienne et aux enfants de Gabis, pour avoir changé mon regard sur la vie et m'avoir apporté autant. Pour tous ces moments merveilleux passés ensemble.

A Jacques et Marie-France SEEGERS et leur famille pour m'avoir accueillie à bras ouverts et m'avoir fait partager la passion de leur métier. Un très grand merci du fond du cœur. Vive Pepette et Délice !!!

A tous mes amis : Elodie, Caro, Marie, Marion, Laetitia, Julien, Audrey, Elisabeth, qui ont partagé mes années étudiantes et les mémorables moments 'Chuvaesques' ; Justine pour tous les moments inoubliables vécus en prépa et pour notre belle amitié; Perrine pour avoir sillonné les chemins bretons à mes cotés et maintenu notre amitié intacte tout au long de ces années; Lucie ma super colloc' et amie ; Aymeric, Anaïs et Manon pour avoir partagé cette expérience namibienne unique...et tous les autres qui ont partagé ma vie pendant toutes ces années et ont contribué à les rendre si formidables. Pour toutes ces années d'amitié passées et toutes celles à venir !

TABLE DES MATIERES

TABLE DES ANNEXES	4
TABLE DES ILLUSTRATIONS	5
LISTE DES ABREVIATIONS	11
INTRODUCTION.....	12
<u>PREMIERE PARTIE : ORGANISATION SOCIALE, COMPORTEMENT DE REPRODUCTION ET MODALITÉS DE COMMUNICATION DU LOUP GRIS CANIS LUPUS</u>	14
<u>I- TERRITORIALITÉ ET GROUPES SOCIAUX DU LOUP GRIS CANIS LUPUS</u>	14
<u>A- Domaine vital et territoire</u>	14
1) <i>Définitions</i>	14
2) <i>Dimension des territoires</i>	15
3) <i>Formes et structure des territoires</i>	16
4) <i>Modification des territoires</i>	17
<u>B- Défense du territoire et comportement de marquage</u>	18
1) <i>Marquage olfactif</i>	18
2) <i>Hurlement</i>	18
3) <i>Défense directe</i>	19
<u>C- Groupes sociaux</u>	20
1) <i>Socialité du loup</i>	21
2) <i>La meute : sa structure sociale</i>	22
3) <i>Dynamiques sociale et territoriale</i>	24
<u>II- REPRODUCTION DU LOUP</u>	26
<u>A- Stratégie de reproduction</u>	26
1) <i>Compétition entre individus et choix du partenaire</i>	26
2) <i>Couples reproducteurs uniques ou multiples au sein d'une meute</i>	32
3) <i>Inhibition de la reproduction</i>	33
4) <i>Données relatives à la consanguinité</i>	39

B- <u>Modifications hormonales et comportementales</u>	40
1) <i>Généralités</i>	40
2) <i>Caractéristiques du cycle de reproduction</i>	41
C- <u>Elevage des louveteaux</u>	45
1) <i>Généralités</i>	45
2) <i>Périodes de développement néonatales</i>	45
III- <u>COMMUNICATION CHEZ LE LOUP</u>	46
A- <u>Communication auditive, olfactive et visuelle</u>	46
1) <i>Communication auditive : les vocalisations</i>	46
2) <i>Communication olfactive</i>	47
3) <i>Communication visuelle</i>	51
4) <i>Communication posturale dynamique au cours de « conflits ritualisés »</i>	62
B- <u>Ontogenèse des comportements agonistiques et des jeux sociaux</u>	67
1) <i>Jeux de mimiques</i>	67
2) <i>Autres jeux</i>	70
IV- <u>ORGANISATION SOCIALE AU SEIN D'UNE MEUTE</u>	74
A- <u>Hiérarchie de dominance</u>	74
1) <i>Définition du concept de hiérarchie de dominance</i>	74
2) <i>Etudes de la hiérarchie au sein de meutes de loups en captivité</i>	79
3) <i>Notion de rang "alpha"</i>	90
4) <i>Impact du tempérament des individus</i>	91
5) <i>Accès aux ressources alimentaires</i>	92
B- <u>Description des interactions sociales par le biais de sociogrammes</u>	93
1) <i>Les comportements affiliatifs</i>	93
2) <i>Les comportements agonistiques</i>	94
3) <i>Les comportements de soumission</i>	99
4) <i>Les comportements de jeu</i>	99

<u>DEUXIEME PARTIE: ETUDE DE L'ORGANISATION SOCIALE D'UNE MEUTE DE LOUPS GRIS (CANIS LUPUS LUPUS) CAPTIVE: EXEMPLE DE LA MEUTE DES ERPS AU PARC ALPHA</u>	101
<u>I- PRESENTATION DE LA STRUCTURE D'ACCUEIL : LE PARC ALPHA (MERCANTOUR)</u>	102
A- Individus et enclos d'étude	102
1) <i>Enclos d'étude</i>	102
2) <i>Composition de la meute des Erps</i>	103
B- Méthodes de relevé et d'analyse des données	107
1) <i>Répartition des sessions d'observation</i>	107
2) <i>Méthode de relevé des comportements des individus de la meute: échantillonnage par comportements "all occurrences sampling" ou "behavior dependant sampling"....</i>	108
3) <i>Méthode d'analyse des données</i>	110
<u>II- RESULTATS ET ANALYSE DES RELATIONS SOCIALES AU SEIN DE LA MEUTE DES ERPS</u>	111
A- Bilan de l'ensemble des comportements initiés et reçus au cours des quatre périodes	111
B- Résultats et analyses des comportements agonistiques initiés et reçus au cours des quatre périodes	115
1) <i>Comportements d'agression</i>	115
2) <i>Comportements d'évitement et de soumission</i>	117
C- Résultats et analyses des comportements affiliatifs initiés et reçus au cours des quatre périodes	119
1) <i>Comportements affiliatifs initiés</i>	119
2) <i>Comportements affiliatifs reçus</i>	120
D- Organisation sociale	121
1) <i>Eté 2011</i>	122
2) <i>Période de reproduction 2012</i>	126
3) <i>Eté 2012</i>	130
4) <i>Période de reproduction 2013</i>	133
<u>III- DISCUSSION</u>	136
CONCLUSION	140

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements d'agression.....	147
Annexe 2 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements d'évitement.	149
Annexe 3 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements de soumission.....	150
Annexe 4 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements affiliatifs.....	151
Annexe 5 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements sexuels.....	153
Annexe 6 : Bilan des dates d'entrée en chaleurs des femelles, des accouplements ainsi que des incidents observés au cours des saisons de reproduction 2011, 2012 et 2013.	154
Annexe 7 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la première période d'observation « Eté 2011 ».	155
Annexe 8 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la seconde période d'observation « Février 2012 ».	157
Annexe 9 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la troisième période d'observation « Eté 2012 ».	159
Annexe 10 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la quatrième période d'observation « Février 2013 ».	161

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Hurlement des loups de la meute des Erps, Parc Alpha	19
Figure 2 : Représentation schématique des interactions entre le loup, son environnement physique et son environnement social mises en relation avec les problématiques de la reproduction, du territoire et de la cohésion sociale.....	21
Figure 3 : Organisation sociale au sein d'une meute.....	22
Figure 4 : Hiérarchie structurée autour du noyau familial, exemple de la meute captive « North pack ».....	23
Figure 5 : Dynamique sociale et territoriale.....	25
Figure 6 : Pourcentage d'interventions réalisées par les dominants et les autres individus, avant, pendant et après la période de reproduction.....	29
Figure 7 : Représentation des interactions affiliatives, agonistiques, sexuelles et autres en fréquence / heure, et en pourcentage.....	30
Figure 8 : Moyenne des concentrations en glucocorticoïdes, entre subordonnés et dominants, au cours des années d'observation, au sein des trois meutes observées et selon les sexes.....	36
Figure 9 : Concentration en glucocorticoïdes dans les fèces chez les loups subordonnés et les dominants	36
Figure 10 : Concentration en glucocorticoïdes dans les fèces, selon la fréquence moyenne des comportements agonistiques et agressifs.....	37
Figure 11 : Concentration fécale moyenne en glucocorticoïdes, en fonction du statut reproducteur ou non.....	37
Figure 11 : Variations endocriniennes au cours du cycle de reproduction de la louve.....	41
Figure 13 : Traits d'expression caractéristiques utilisés au cours d'interactions sociales	53
Figure 14 : Traits d'expression caractéristiques de l'agression : canines découvertes, oreilles dressées, museau plissé, regard direct, poil hérissé, cou tendu, corps redressé	53

Figure 15 : Variations de l'expression faciale du loup.	54
Figure 16 : Mimiques faciales d'agressivité et de peur chez un loup adulte.	55
Figure 17: Variation du port de la queue.....	56
Figure 18 : Attitude de soumission active.	57
Figure 19: Attitude de soumission passive.....	58
Figure 20 : Pattern de « soumission » : oreilles baissées, queue basse entre les pattes, posture du corps recroquevillée.	61
Figure 21 : Action de « <i>following</i> » ou configuration « se suivre »	63
Figure 22 : Action de « <i>circling</i> » ou configuration circulaire.....	64
Figure 23 : Action de « <i>twist and turn</i> » ou configuration pendulaire en rond.	65
Figure 24 : Action de « <i>hip thrust</i> » ou d'appui de la hanche	65
Figure 25 : Bilan des quatre configurations définies ci-dessus, en fonction de la distance, de l'orientation et des points d'opposition des deux individus	66
Figure 26: Jeu de menace, exprimé par un froncement du museau chez un louveteau de 6 semaines.	68
Figure 27: Jeu de menace, exprimé par un froncement du museau, gueule ouverte, chez un louveteau.	68
Figure 28 : Jeu de menace, exprimé par un pattern gueule ouverte, museau froncé, dents découvertes, chez des louveteaux de 8 semaines.	69
Figure 29: Attitude défensive chez le loup adulte : oreilles rabattues en arrière, babines retroussées, gueule fermée, crocs découverts, regard fixe en coin, posture reflétant un état de tension corporelle.....	69
Figure 30: Mordillement du museau entre louveteaux, lors d'un jeu de lutte – mimique et posture d'agression au cours du jeu	71

Figure 31: Mimique et posture de soumission exprimées au cours d'un jeu de lutte	71
Figure 32: Fréquence des différentes formes de jeu au cours de la première année de vie du loup.....	73
Figure 33: Hiérarchie linéaire : l'organisation des dyades fait apparaître une transitivité. Si A domine B et B domine C alors A domine C.....	76
Figure 34 : Pyramide hiérarchique en fonction du sexe et de l'âge	77
Figure 35 : Modèle de représentation de la hiérarchie circulaire	78
Figure 36: Sociogramme précisant les relations de dominance - flèches étroites - et de séduction -flèches larges - entre individus de sexes différents au cours de la saison de reproduction de 1963.....	79
Figure 37: Relation de séduction et accouplement au cours de la saison de reproduction en 1966.....	80
Figure 38 : Hiérarchie au sein de la meute 1.....	82
Figure 39 : Hiérarchie au sein de la meute 2.....	82
Figure 40 : Hiérarchie au sein de la meute 3.....	83
Figure 41 : Fluctuations des comportements d'évitement - de dominance - et des autres interactions durant les mois d'observation.....	85
Figure 2 : Hiérarchie au sein de la meute 2.....	81
Figure 43: Sociogramme exprimant les différentes tendances de comportement qui prédominent entre les dyades	89
Figure 44 : Sociogramme relatif au comportement « flairage de la fourrure ».....	94
Figure 45 : Sociogramme relatif au comportement « menaces offensives ».....	95
Figure 46 : Sociogramme relatif aux comportements « imposants »	95
Figure 47 : Sociogramme relatif au comportement « morsure inhibée ».....	96

Figure 48 : Sociogramme relatif aux comportements d'encerclement et d'attaque.....	97
Figure 49 : Sociogramme relatif au comportement « morsure sévère ».....	97
Figure 50 : Sociogrammes relatifs aux comportements d'évitement.....	98
Figure 51 : Sociogramme relatif au comportement de soumission active	99
Figure 52 : Sociogramme relatif aux comportements de jeu avec contact.....	99
Figure 53 : Organisation spatiale de l'enclos de la meute des Erps.....	103
Figure 54 : Relations généalogiques au sein de la meute des Erps.	105
Figure 55 : Caractéristiques phénotypiques de chaque individu de la meute.....	106
Figure 56 : Comportements d'agression initiés par chaque individu au cours des quatre périodes.	115
Figure 57 : Comportements d'agression reçus par chaque individu au cours des quatre périodes.	116
Figure 58 : Comportements de soumission et d'évitement exprimés par chaque individu au cours des quatre périodes.	117
Figure 59 : Comportements de soumission et d'évitement reçus par chaque individu au cours des quatre périodes.	118
Figure 60 : Comportements affiliatifs initiés par chaque individu au cours des quatre périodes.	119
Figure 61 : Comportements affiliatifs reçus par chaque individu au cours des quatre périodes.....	120
Figure 62 : Sociogramme représentant les comportements agonistiques entre les membres de la meute au cours de la session d'observation de l'été 2011.....	123
Figure 63 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d'observation de l'été 2011.....	125

Figure 64 : Sociogramme représentant les comportements d’agression entre les membres de la meute au cours de la session d’observation « Février 2012 ».....	127
Figure 65 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d’observation « Février 2012 ».....	129
Figure 66 : Sociogramme représentant les comportements d’agression entre les membres de la meute au cours de la session d’observation de l’été 2012.....	131
Figure 67 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d’observation de l’été 2012.....	132
Figure 68 : Sociogramme représentant les comportements agonistiques entre les membres de la meute au cours de la session d’observation « Février 2013 ».....	134
Figure 69 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d’observation « Février 2013 ».....	135
Tableau 1 : Bilan des causes d’échec de reproduction, observés au sein des deux meutes de loups	35
Tableau 2 : Fréquence du comportement de marquage au sein des trois meutes de loups du Yellowstone, en hiver.....	51
Tableau 3 : Traits d’expression caractéristiques utilisés au cours des interactions sociales.....	52
Tableau 5: Composition des meutes observées.	81
Tableau 6 : Composition de la meute étudiée.	85
Tableau 7 : Composition de la meute au cours de l’étude	88
Tableau 8 : Répartition des créneaux d’observation au cours des quatre périodes d’étude.....	108
Tableau 9: Nombre total d’interactions initiées et reçues par chaque individu au cours des quatre périodes d’observation.	112

Tableau 10 : Nombre d'interactions, classées par catégories comportementales, initiées par chaque individu au cours des quatre périodes d'observation.	113
Tableau 11 : Nombre d'interactions reçues par chaque individu au cours des quatre périodes d'observation.	114
Tableau 12 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de l'été 2011, selon les individus.....	122
Tableau 13 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de la période d'observation de Février 2012, selon les individus.....	126
Tableau 14 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de l'été 2012, selon les individus.....	130
Tableau 15 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de la période d'observation de Février 2013, selon les individus.....	133
Tableau 16 : Bilan des relations de « dominance-subordination » établies sur les quatre périodes d'observation par analyse des comportements agonistiques exprimés par chaque dyade.	137

LISTE DES ABREVIATIONS

LH : Hormone lutéinisante

FLU: “Flexed-leg urination” – Marquage urinaire patte postérieure semi-fléchie

RLU: “Raised-leg urination” – Marquage urinaire patte postérieure levée

INTRODUCTION

Le loup a été observé pour la première fois en France depuis sa disparition officielle en 1935, dans le vallon de Molière (massif du Mercantour) en 1992. Ce mammifère sauvage est présent essentiellement dans l'hémisphère Nord. En Eurasie, près de onze sous-espèces sont ainsi recensées (NOWAK, 2003). Parmi elles, figurent notamment le loup gris, *Canis lupus lupus*, qui occupe les territoires d'Eurasie; ainsi que le loup italien, *Canis lupus italicus*, que l'on retrouve dans la péninsule italienne et dans les Alpes françaises.

Depuis 1996, le loup est inscrit sur la liste des mammifères protégés en France (Arrêté du 10 Octobre 1996, en application de l'article L.211 du Code Rural). Il est donc présent, en tant qu'espèce sauvage protégée, ainsi que dans de nombreux parcs zoologiques français qui garantissent la préservation et la conservation de cette espèce par la mise en place d'observations et de suivis scientifiques ainsi que par la diffusion d'informations aux visiteurs. Le parc Alpha (Mercantour), lieu de notre étude, s'est donné pour mission de créer un pôle scientifique mais aussi pédagogique afin de démystifier ce mammifère qui teint une place toute particulière dans l'imaginaire populaire, d'expliquer son mode de vie et d'apporter des informations sur les nombreuses polémiques qui se sont fait jour entre partisans de sa sauvegarde et bergers dans la région depuis sa réapparition en métropole.

Deux sous-espèces sont présentées dans le parc zoologique : le loup gris *Canis lupus lupus* et le loup italien *Canis lupus italicus*. Les animaux évoluent en captivité, dans des enclos dont la végétation est maintenue intacte, afin de préserver au maximum leur cadre naturel et sont nourris quotidiennement selon les besoins propres à leur condition de carnivore. Le loup gris, objet de notre étude, est de grande taille et fait partie des loups les plus lourds (30 à 60 kg). Sa tête est large et son cou est puissant, son pelage est teinté de gris (LANDRY, 2009). De nombreuses études se sont intéressées au comportement de ce mammifère en captivité, laquelle modifie grandement les paramètres de la vie sociale des loups faisant alors émerger certaines problématiques. Le maintien d'un groupe de loups en captivité nécessite de prêter une attention particulière à la reproduction, ainsi qu'aux interactions entre les individus, garantissant ainsi la stabilité et la pérennisation de la meute.

Au sein du Parc Alpha, la problématique de la reproduction est particulièrement d'actualité depuis la perte d'un loup reproducteur dans l'une des meutes de loups gris. Ce changement brutal semble impacter l'ensemble de la meute et aucune portée n'a vu le jour

depuis deux ans. C'est dans le but d'apporter une aide à la compréhension des remaniements sociaux au sein de cette meute que cette étude a donc été menée. Aussi, dans un premier temps, nous nous intéresserons à décrire le mode de vie du loup, en insistant sur le caractère territorial de cette espèce, sur les spécificités propres à sa reproduction, sur les diverses modalités de communication entre individus et enfin sur son organisation sociale. Dans un second temps, nous exposerons les principes et le cadre de notre étude portant sur le comportement, en période et hors période de reproduction, des individus de cette meute, puis nous détaillerons les résultats obtenus après observations et discuterons des conclusions à apporter.

PREMIERE PARTIE : Organisation sociale, **comportement de reproduction et modalités de** **communication du loup gris *Canis lupus***

I- Territorialité et groupes sociaux du loup gris *Canis lupus*

La grande majorité des chercheurs s'intéressant au comportement du loup ont observé que celui-ci était un animal territorial. Le développement de la territorialité chez le loup dépend de la compétition inter et intra-spécifique incluant la présence humaine en lien avec les ressources alimentaires disponibles dans l'environnement.

WILSON (1975) a expliqué l'adaptation à la territorialité comme une forme très spéciale de compétition où l'animal a besoin de gagner au moins une fois un conflit. Ainsi, l'absence de conflit ultérieur entrainerait une moindre dépense d'énergie que si l'individu devait être forcé à une confrontation chaque fois qu'il essaierait de manger en présence d'un animal conspécifique.

A- Domaine vital et territoire

1) Définitions

Le domaine vital se définit comme l'ensemble des lieux fréquentés par un individu ou un groupe d'individus au cours d'une période donnée. Cette définition peut être approfondie en parlant d'espaces utilisés par les animaux, et par là même, renvoie à l'aire géographique dans laquelle vivent les animaux mais aussi à la façon dont ils l'utilisent (NEAULT, 2003). Le domaine vital se compose de zones au sein desquelles l'animal manifeste des activités spécifiques qui correspondent à des ressources clés de l'environnement. Ces zones sont reliées les unes aux autres par un réseau de sentiers parcourus plus ou moins régulièrement et distribuées sur une surface limitée (zone de repos, points d'eau, d'alimentation ...). Le concept de domaine vital se distingue de celui de territoire, même si dans la littérature ils sont souvent confondus.

Le territoire désigne quant à lui, une partie du domaine vital généralement central qui est défendu contre les intrus. La défense consiste en des attaques, des défis, des vocalisations et autres manifestations de signalisation. Il est aussi également défini comme une portion du domaine vital dans laquelle le ou les résidents s'opposent par certains comportements ou signaux à l'intrusion de congénères. Selon cette définition, le territoire peut être assimilé à une propriété exclusive. D'une certaine façon, chacun des territoires peut aussi être considéré comme un mini-écosystème. La taille et l'abondance des proies a une influence notable sur la composition et le nombre d'individus constituant la meute. Ces caractéristiques sont uniques pour chaque territoire.

2) Dimension des territoires

Le territoire d'une meute de loups se restreint donc à la partie du domaine vital qui est défendue contre des congénères extérieurs. La taille du domaine vital est généralement chez les carnivores, fonction de la taille de l'animal (MAC NAB, 1963). La corrélation entre taille de l'animal et dimension du territoire s'explique par la difficulté pour un mammifère à trouver ses ressources alimentaires : plus l'animal est de grande taille, plus il doit se nourrir et plus son domaine de chasse doit alors être étendu. Pour que l'équilibre naturel puisse persister, il est nécessaire que les loups évoluent sur de grands territoires afin de limiter l'impact de la chasse sur une même population de proies. L'estimation de la dimension des territoires dépend finalement beaucoup des méthodes utilisées pour mener à bien ce genre d'étude : le nombre de points de mesure utilisés pour définir le territoire, la période pendant laquelle ces points sont relevés et la méthode utilisée pour analyser ces données sont autant de paramètres qui rendent les résultats des différentes études difficilement comparables. Cependant certaines données sont intéressantes à citer (MECH & BOITANI, 2003). Le plus petit territoire étudié semble être celui de « Farm lack » au Nord Est du Minnesota (Etat-Unis d'Amérique) : une meute de six individus s'étendait sur un territoire de 33 km². A l'inverse, le plus grand territoire connu, semble être celui qu'occupait la meute « Mac Kingley-River » dans le parc national du Denali aux Etat-Unis d'Amérique : une meute de dix individus vivant sur un territoire de 4300 km². En Alaska, une meute de dix individus a couvert près de 6272 km² de territoire en six semaines.

Certains individus parcourent des distances très importantes mais il n'est pas possible de considérer ces zones comme faisant partie de leur territoire *stricto sensu* car souvent ces espaces sont boisés et donc non défendables au sens strict. C'est ainsi le cas des loups

nomades qui suivent les troupes de caribous (*Rangifer tarandus*) sur des centaines de milliers de kilomètres et qui en aucun cas ne font de ces zones leur territoire.

Par ailleurs, lors de l'établissement d'un nouveau territoire, le couple de loups délimitera par marquage une superficie bien plus large que celle dont il a besoin pour sa propre survie. Ainsi, il pourra assurer l'approvisionnement alimentaire de la progéniture à venir, ce qui profitera donc à l'agrandissement de la meute initiale.

Généralement, la compétition et l'agressivité que développe une meute, vis-à-vis des autres meutes, pour défendre son territoire augmentent avec sa taille (ZIMEN, 1975). Il est fort possible pour une meute d'agrandir son territoire vers l'extérieur : pour un territoire de 250 km² représentant un cercle de 8,9 km de rayon, le gain d'un km de rayon permet de gagner 58 km² soit 23 % de surface supplémentaire. Cependant, les couples reproducteurs établissent dès le départ un espace suffisamment grand pour une meute adulte, le degré d'expansion nécessaire n'est alors pas élevé pour couvrir les besoins de la progéniture. De plus, dans les espaces vierges, sans perturbations humaines, où les populations animales sont intactes, la corrélation entre la taille du territoire et celle de la meute est faible, alors qu'elle sera forte dans un contexte de présence humaine intense et d'espace plus saturé.

Le postulat de base laisserait penser que plus la densité de proies dans un espace est forte, moins le territoire d'une meute nécessite d'être grand. Cependant beaucoup de variables viennent modifier ce postulat : la taille des proies, leur répartition, leur vulnérabilité, le nombre d'individus de la meute. En règle générale, un tiers de la dimension du territoire d'une meute est susceptible d'être modifiée par la biomasse des proies. Cette affirmation est confirmée par la corrélation entre la latitude et la taille des territoires. Ainsi, plus la latitude est élevée - et donc plus la densité de proies décline - plus la superficie du territoire est importante (MECH & BOITANI, 2003).

3) Formes et structure des territoires

D'un point de vue théorique, si les individus de territoires adjacents équivalents en termes de ressources disponibles sont en compétition maximale, les mosaïques territoriales devraient s'assembler comme des alvéoles hexagonales. Ce type de distribution permet de générer un maximum de territoires avec le moins d'espace possible entre eux. Les caractéristiques naturelles de l'environnement viennent bien sûr influencer cette structure de base (MECH & BOITANI, 2003).

Le territoire d'une meute de loups est en lui-même structuré, en particulier lorsqu'il y a des louveteaux. En effet, avant la mise-bas, la femelle reproductrice creuse une tanière, généralement dans un renfoncement naturel proche d'une source d'eau. Les louveteaux ne suivent pas les membres de la meute dans leurs déplacements, aussi, des sites dits « lieux de rendez-vous » sont présents, à proximité de la tanière. Ils servent de points de rassemblement à la meute. Ces « sites de rendez-vous » existent aussi en l'absence de louveteaux et notamment en présence d'activité humaine proche, ils se situent alors dans des zones où la perturbation est moindre.

Tous les critères ainsi évoqués - la tanière, les « sites de rendez-vous », les limites d'aire d'occupation, la taille du territoire... - révèlent la structuration du milieu de vie par la meute. Au sein de cette structuration générale du territoire peut être mise en évidence une structuration plus fine avec la présence de lieux privilégiés pour la réalisation de certaines activités. A l'état sauvage il est difficile de mettre en évidence cette structuration plus fine en raison des conditions naturelles, mais en captivité, une « acto-spatialité » semble pouvoir se manifester du fait de l'exiguïté de l'enclos : quelques zones seraient alors caractérisées chacune par des activités spécifiques (De GAULEJAC & GALLO, 1996).

4) Modification des territoires

Les modifications saisonnières des territoires sont liées en partie aux mouvements saisonniers des ongulés. Dans certaines régions aux Etats-Unis d'Amérique, les loups peuvent aller jusqu'à migrer pour suivre les troupeaux d'élan (*Alces alces*) qui passent l'été en altitude et l'hiver dans les vallées. La présence d'autres proies potentielles sur le territoire peut suffire à limiter la migration, dans l'attente du retour des troupeaux à la belle saison. Les migrations les plus longues concernent les meutes qui suivent les troupeaux de caribous parcourant ainsi jusqu'à 550 km (MECH & BOITANI, 2003). Peu de données fiables sont disponibles pour expliquer le changement de territoire lors de ces déplacements. Cependant, il arrive que dans ces conditions des meutes se retrouvent à partager des espaces ; les conflits entre congénères appartenant à des meutes différentes peuvent alors mener à des pertes.

B- Défense du territoire et comportement de marquage

Le concept de territorialité évoqué ci-dessus implique pour les meutes de loups la défense d'un espace. L'éventualité d'une défense saisonnière n'est pas prouvée même si une augmentation des comportements de défense est remarquable en période de reproduction. Pour une meute, la défense de son territoire est primordiale. Ainsi, trois types de comportements sont mis en place pour garantir l'intégrité du territoire : le marquage olfactif, le hurlement et la défense directe.

1) Marquage olfactif

Le marquage par l'odeur, utilisé dans le signalement territorial, comprend toutes les actions de miction – debout patte levée, debout pattes fléchies, accroupi – de défécation et de grattage du sol. Ces signaux sont laissés tous les 240 mètres environ tout au long du territoire et plus spécialement le long des trajets de déplacements réguliers ainsi qu'aux jonctions de pistes (MECH & BOITANI, 2003). Des sécrétions supplémentaires peuvent aussi être présentes dans les fèces *via* les glandes anales ou dans les marques de grattage *via* les glandes interdigitées. Le marquage olfactif persiste en moyenne 2 à 3 semaines, signalant ainsi la présence de la meute et la représentation de l'occupation du territoire aux autres congénères.

La fonction première du marquage olfactif est bien de dissuader les congénères d'une meute voisine de tenter une intrusion quelconque. En effet, seules les meutes territoriales marquent contrairement aux animaux non territoriaux. Les meutes territoriales ne marquent que sur leur territoire et suspendent leurs actions de marquage lorsqu'elles s'introduisent sur le territoire d'une autre meute. Ainsi, les loups, d'une meute pistée par MECH & BOITANI (2003) dans le Minnesota, aux Etats-Unis d'Amérique se sont approchés à plusieurs reprises de la rive opposée du lac Manhomen et ont rebroussé chemin systématiquement, ayant probablement perçu les marquages olfactifs sur l'autre rive. Enfin, les loups sont intimidés et dissuadés par le marquage récent d'une meute voisine.

2) Hurlement

Le marquage olfactif a pour principal inconvénient de ne pas pouvoir être perçu à longue distance. Aussi, les signaux vocaux de hurlement viennent compléter ce marquage. Les hurlements ont de nombreuses fonctions, l'une des principales étant d'informer les

meutes voisines que le territoire est occupé. Les signaux vocaux sont perceptibles sur de longues distances : en zone boisée, les hurlements peuvent être perçus jusqu'à 11 km et jusqu'à 16 km (MECH & BOITANI, 2003) dans la toundra. Cependant, les observations de meutes sauvages interagissant vocalement sont rares et rendent les études difficiles.

La gamme de vocalisations émise par les loups est très diverse comme l'ont montré ASA & HARRINGTON (2003). Des sons brefs ou longs, sourds ou aigus, en solo ou en chœur peuvent être émis. Au cours des années de recherches, diverses fonctions ont été proposées face à la diversité des vocalisations observées. Ainsi, la communication vocale joue un rôle dans le regroupement des membres d'une même meute, dans le maintien du lien social, dans la répartition spatiale des individus et enfin dans la rencontre des partenaires lors de la période de reproduction (**Figure 1**).

Figure 1: Hurlement des loups de la meute des Erps, Parc Alpha (Photographie originale : AS.GAUVIN)



3) Défense directe

Les moyens de marquages olfactifs et vocaux, précédemment évoqués, permettent de limiter l'occurrence des rencontres entre meutes. Cependant, s'il arrive que deux meutes se croisent, des conflits en résultent alors, pouvant même mener jusqu'à la mort. Au regard de tous les moyens mis en œuvre pour éviter ces rencontres, et des conséquences dramatiques qu'elles peuvent engendrer, il paraît assez évident que ces situations ne sont pas systématiquement le résultat d'actes agressifs volontaires de la part des individus. La seule

raison éventuelle pouvant pousser un loup à se battre délibérément sur le territoire d'une autre meute semble être la faim, comme le prouvent les observations réalisées par MECH & BOITANI (2003) et leurs collègues sur l'île d'Ellesmere, au Canada : trois des cinq rencontres entre meutes observées le furent dans un contexte de compétition alimentaire.

De plus, la plupart des données de terrain indiquent que certaines zones sont communes à plusieurs meutes. Ces régions de chevauchement territorial peuvent être définies comme des zones « tampons », où les conflits entre congénères de deux meutes peuvent être extrêmement violents. MECH & BOITANI (2003) ont montré dans leurs études des meutes du Minnesota, l'existence d'une zone, commune à deux meutes, de 2 à 6 km de large en bordure de territoire. En effet, durant une période de déclin du cerf (*Odocoileus virginianus*), les loups s'attaquèrent d'abord aux cerfs se concentrant au centre de leur territoire avant de se rabattre sur ceux situés dans cette zone de bordure. MECH & BOITANI (2003) avancèrent alors comme raison principale à la survie plus longue des cerfs dans cette zone la menace que représentait la présence d'autres meutes voisines pour chasser. Par ailleurs, des décomptes effectués entre 1968 et 1992 dans le Minnesota, ont montré que 5 loups parmi les 22 loups tués par d'autres loups le furent le long de limites territoriales, que 7 autres loups furent tués dans le km de la limite territoriale et que 9 loups parmi les 10 restants furent tués dans les 3 km de la limite du territoire. L'observation de ces cas prouve ainsi la présence d'une zone « tampon », refuge providentiel pour les proies, mais zone de confrontations interspécifiques violentes.

Qu'elles soient délibérées ou dues à une recherche de ressources alimentaires, le résultat de ces rencontres est souvent synonyme de blessures graves ou de mort. Ces confrontations sont l'une des causes majeures de mortalité chez le loup. Aussi, la défense du territoire est-elle une caractéristique fondamentale et déterminante de l'écologie spatiale du loup.

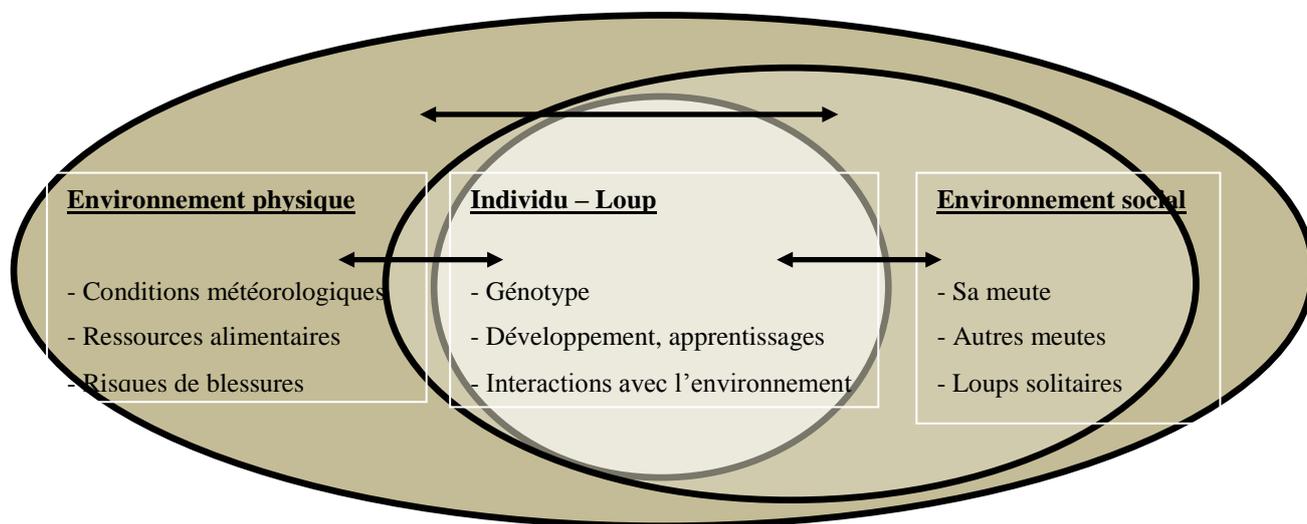
C- Groupes sociaux

Le loup est une espèce sociale. Il satisfait en effet à l'ensemble des critères de socialité : la stabilité temporelle, la cohésion spatiale, la communication et la coordination des activités, la reconnaissance des membres du groupe et la discrimination des non-membres (IMMELMANN, 1990). Ainsi, les loups évoluent au sein d'une structure sociale caractéristique : la meute.

1) Socialité du loup

Les loups sont soumis à leur environnement. Leur environnement social englobe ainsi les autres loups avec lesquels ils sont susceptibles d'interagir, que ce soit au sein de leur meute mais aussi au contact des autres meutes ou encore avec les loups solitaires. Leur environnement se compose de tous les facteurs du biotope tels les proies, les autres animaux faisant fuir le loup, ainsi que tous les facteurs abiotiques comme les conditions météorologiques et le milieu. Ainsi, deux meutes de loups peuvent être soumises au même environnement physique sans pour autant connaître le même environnement social. L'organisation sociale hiérarchisée intrinsèque à une meute suffit à modifier l'environnement social des individus. Les différences de socialité dans une population de loups sont donc liées aux différences d'histoire de chaque meute depuis sa formation. Selon les latitudes, les populations de loups voient leur environnement physique fortement changer. Les variations des facteurs sociaux et physiques s'additionnent alors et contribuent aux variations observées entre les populations mais aussi au sein des populations (**Figure 2**).

Figure 2 : Représentation schématique des interactions entre le loup, son environnement physique et son environnement social mises en relation avec les problématiques de la reproduction, du territoire et de la cohésion sociale (d'après PACKARD, 2003).

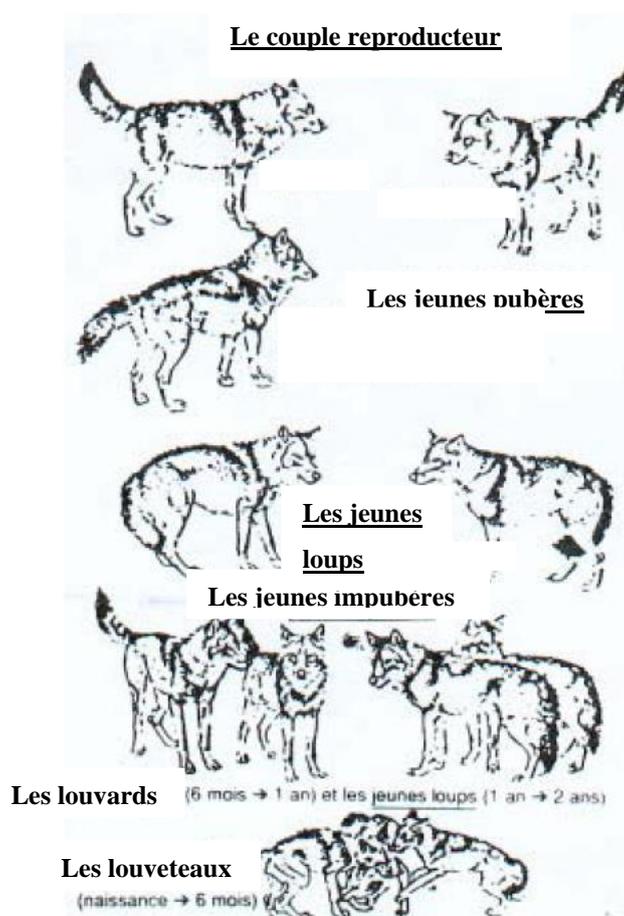


Variabilité	Reproduction		Cohésion sociale et conflit
Adultes et juvéniles	Adultes	Juvéniles	Adultes et juvéniles
- Apprentissage/intelligence	- Comportement sexuel saisonnier	- Phase de dépendance aux adultes	- Tempéraments et liens sociaux
- Pattern d'activités	- Construction d'une tanière	- Phase de transition	- Accès à la nourriture et aux partenaires
- « leadership » et migration	- Elevage des louveteaux	- Maturité	- Interactions entre les groupes d'individus

2) La meute : sa structure sociale

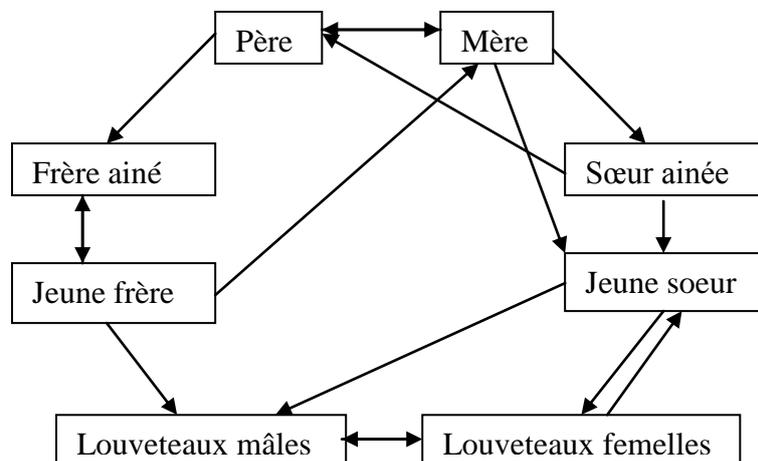
Les loups s'organisent en meutes, au sein desquelles chaque loup connaît sa position sociale par rapport aux autres loups (RUTTER & PIMLOTT, 1968). Chaque meute possède un territoire et est solidaire dans ses relations aux autres meutes. Une meute de loups s'organise donc classiquement autour d'un noyau formé initialement par le couple reproducteur, soit deux individus mâle et femelle sans lien de parenté (SMITH *et al.* 1997), entouré des jeunes nés durant les deux ou trois années précédentes (**Figure 3**). Cependant, les meutes sont dynamiques et se réorganisent fréquemment, souvent avec l'arrivée de la nouvelle portée annuelle. La stabilité d'une meute est en permanence remise en cause par le départ des pré-adultes qui quittent la meute vers l'âge de 3 ans généralement, par la mortalité, liée aux maladies, ou encore par les confrontations avec les meutes voisines (ZIMEN, 1972 et VAN KERKHOVE, 2004).

Figure 3 : Organisation sociale au sein d'une meute (d'après ZIMEN, 1982).



Pour comprendre les dynamiques sociales au sein des meutes de loups captifs, il est indispensable de tenir compte du passé de chaque meute et du contexte dans lequel celle-ci s'est constituée. Ainsi deux principaux types de regroupement social sont distingués : la structure « noyau familial » composée du couple reproducteur et d'individus entretenant des liens de parentés (**Figure 4**), et la structure « famille étendue ou recomposée ». A l'état sauvage, les meutes se basent essentiellement sur un modèle de noyau familial et de lien de parenté entre individus (PACKARD, 2003).

Figure 4: Hiérarchie structurée autour du noyau familial, exemple de la meute captive « North pack » (d'après PACKARD, 2003).



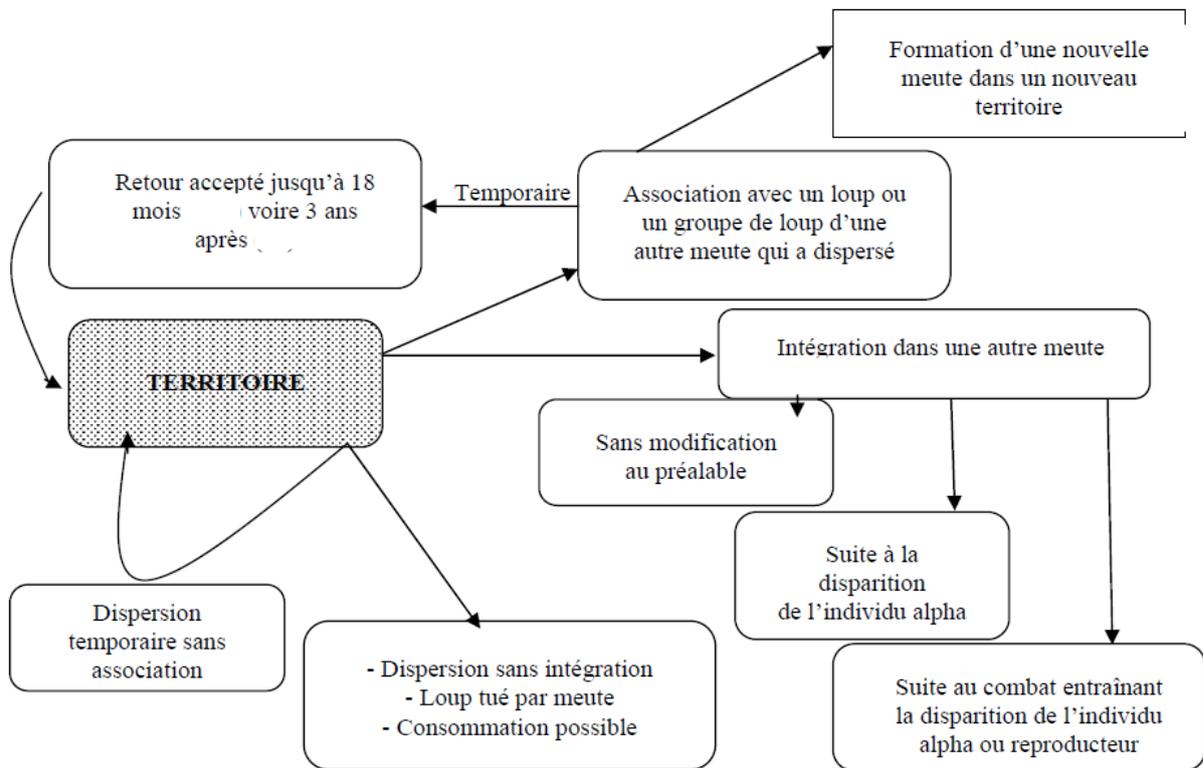
Une meute de loups n'est rien d'autre qu'une famille, et sa survie nécessite donc une cohésion et une coopération évidentes. Chaque individu doit pour autant assurer sa propre survie afin de contribuer à la persistance de la meute toute entière. La reproduction est permise par la coopération entre les individus : les sub-adultes issus des portées précédentes participent à l'élevage des jeunes (étant exclus de reproduction tant qu'ils restent dans la meute), ceci étant essentiel pour la survie du groupe.

3) Dynamiques sociale et territoriale

Les meutes de loups sauvages évoluent en permanence. La dispersion des jeunes adultes ou même l'intégration de loups extérieurs à la meute, phénomène rare mais néanmoins possible, créent une dynamique sociale constante. Selon les études, les pourcentages de loups se dispersant annuellement varient de 20 % (FRITTS, 1983) à 33 % (PETERSON, 1977) au sein des meutes. La plupart des loups qui quittent leur territoire natal sont des sub-adultes (53 %). La dispersion des individus est saisonnière et fonction de l'âge. Ainsi, deux périodes sont remarquables : l'une vers 11-12 mois et l'autre vers 17-19 mois, même si certains loups, minoritaires, attendent l'âge adulte pour partir. La plupart des loups se dispersent au printemps et en automne. Les adultes se rendent dans des territoires adjacents ou proches, les plus jeunes investissent des territoires proches ou lointains. Lorsque les loups se dispersent, ils peuvent former un couple de reproducteurs, noyau d'une future meute ou ils peuvent être acceptés par une meute voisine. Les intégrations par de nouvelles meutes semblent être plus fréquentes que ce que l'on supposait auparavant (WOOD, 1998 et STAHLER *et al.*, 2002). Ces nouvelles intégrations peuvent se produire sans heurt ou engendrer la perte d'un individu dominant voire la mort du loup qui s'y est aventuré. Même si chaque classe d'âge semble avoir la même réussite pour s'établir sur un nouveau territoire, les adultes ont un meilleur succès reproductif vraisemblablement en raison d'une maturité et d'une expérience supérieures. La disponibilité en aires vacantes à proximité est aussi un facteur déterminant pour la réussite de l'élevage des jeunes. Le temps mis pour s'établir sur de nouveaux territoires, voire pour s'accoupler, varie de 1 semaine à 12 mois avec des moyennes allant de 2 à 5 mois (GESE, 1998 et MESSIER, 1985).

Une grande diversité de schéma de dispersion existe donc. Le contexte social des meutes et les opportunités environnementales peuvent conduire à l'adoption de stratégies différenciées (**Figure 5**). Néanmoins, il apparaît que le phénomène de dispersion est primordial et essentiel dans l'écologie du loup en assurant la formation de nouveaux couples reproducteurs s'établissant sur d'autres territoires et permettant aussi l'intégration de loups étrangers dans des meutes voisines.

Figure 5 : Dynamique sociale et territoriale, d'après (NEAULT, 2003).



Les groupes de loups s'organisent donc de façon structurée en meutes, autour d'un noyau familial constitué du couple reproducteur et de sa descendance. Une meute s'établit sur un territoire, défendu par divers comportements, marquage, hurlement ou défense directe, face aux congénères. Les meutes sont soumises à leur environnement. Ainsi, à l'état sauvage de nombreux facteurs entrent en jeu dans la composition et la dynamique des groupes sociaux : dispersion des jeunes adultes, loups solitaires, accès aux ressources alimentaires, accès à la reproduction... En captivité, une meute évolue en territoire restreint, sans possibilité de dispersion. L'accès aux ressources alimentaires est par ailleurs directement dépendant de l'homme. Ainsi, la dynamique des groupes en captivité est fortement modifiée.

La dynamique d'une meute, captive ou sauvage, formée autour du couple reproducteur est donc intimement liée aux stratégies de reproduction des individus.

II- Reproduction du loup

A- Stratégie de reproduction

Les loups à l'état sauvage sont monogames, notamment lorsque les densités de populations sont faibles. Cependant, des exceptions à cette règle existent. Une meute de loups est généralement fondée par un mâle et une femelle n'ayant aucun lien de parenté ; chacun ayant quitté sa meute de naissance, le couple trouve alors un nouveau territoire libre pour s'y installer. Bien évidemment, plus la densité de population est élevée dans la région, plus la probabilité de voir un nouveau couple reproducteur s'établir est faible. La longévité du couple reproducteur varie de 1 à 8 ans, avec une moyenne classiquement de 3-4 ans (PACKARD, 2003). Il arrive, occasionnellement, que deux femelles de la même meute se reproduisent la même année. Ce cas de figure a été observé par PACKARD (2003) dans une meute où l'un des individus du couple reproducteur initial venait de mourir. A l'état sauvage, les femelles n'ovulent pas avant leur deuxième, troisième ou même quatrième hiver. L'aptitude à la reproduction peut être retardée par un stress ou encore par des conditions environnementales et nutritionnelles mauvaises. Dans de très bonnes conditions, la reproduction peut donc être avancée, et ce aussi bien à l'état sauvage qu'en captivité.

1) Compétition entre individus et choix du partenaire

Au cours de la saison de reproduction, des phénomènes de compétition entre individus d'une même meute sont remarquables, n'excluant pas pour autant des liens de préférences (mis en évidence par des interactions affiliatives et sexuelles plus nombreuses entre les loups concernés) prononcées entre certains individus. La compétition entre les loups d'une meute est très nettement influencée par les relations de dominance et les liens sociaux particuliers qui existent entre les individus.

➤ *Préférences individuelles*

Il est important de noter que les préférences ne sont cependant pas strictement corrélées au rang social des individus au sein de la meute. Ainsi, RABB *et al* (1967) ont remarqué, dans une de leurs études sur des loups en captivité, que le mâle alpha préférait une femelle subordonnée et repoussait systématiquement toutes les sollicitations sexuelles de la femelle alpha. La femelle alpha s'est alors rapprochée du mâle bêta. Le mâle alpha a conservé

cette préférence pour la femelle subordonnée plusieurs années et ce même après s'être fait évincer de sa position de loup alpha. Cependant la préférence initiale du mâle alpha envers une autre femelle n'empêcha pas la femelle alpha de s'accoupler avec d'autres mâles. D'autres auteurs (DERIX *et al.*, 1993) rapportent au contraire une préférence forte du mâle alpha pour la femelle alpha et réciproquement.

DERIX & VAN HOOFF (1995) ont étudié pendant 3 années (1977-1980) le comportement d'une meute de loups en captivité au zoo de Burgers à Arnhem (Pays-Bas). Le phénomène de compétition entre individus du même sexe ainsi que l'existence de partenaires sexuels préférentiels avaient déjà été évoqués par plusieurs auteurs lors d'études de meutes en captivité (RABB *et al.*, 1967 ; FOX, 1973 ; MORAN, 1982) en semi-captivité (ZIMEN, 1975) et à l'état sauvage (PETERSON, 1979). Tous avaient par ailleurs souligné l'absence de corrélation entre le rang social des individus au sein de la meute et les préférences observées. La question se posait alors de confirmer la corrélation entre les préférences de partenaires et les individus s'accouplant. Les préférences exprimées par les mâles envers les femelles correspondent aux divers accouplements observés ; les préférences exprimées par les femelles envers les mâles n'influencent pas les accouplements. Sur un total de 52 accouplements observés entre 1977 et 1979, 26 eurent lieu entre mâles et femelles ayant des préférences réciproques et 25 eurent lieu selon les préférences du mâle uniquement et ce même si la femelle ne montrait que peu d'intérêt pour le mâle. Aucun accouplement n'eut lieu selon les seules préférences de la femelle.

Durant ces deux années d'observation (DERIX & VAN HOOFF, 1995), le mâle « alpha » s'accoupla avec la femelle « bêta », le mâle « bêta » avec la femelle « alpha » et le mâle « oméga » avec la femelle « oméga ». Le mâle « bêta » montrait un fort intérêt pour la femelle « alpha », ce qui ne semblait pas réciproque et pourtant ils s'accouplèrent, ce dernier s'accoupla par ailleurs avec deux autres femelles. A la mort du mâle « alpha » en 1979, les partenaires concernés par les accouplements changèrent, certains mâles reportèrent leur préférence sur la femelle « bêta », ce qui laisse supposer que pendant toutes les années précédentes, ces derniers avaient été dissuadés d'exprimer leur préférence en présence du mâle « alpha ». Ainsi, il semblerait que les accouplements dépendent principalement du choix du mâle et non de celui de la femelle. Les femelles semblent moins actives dans le choix du partenaire sexuel que les mâles.

Les mâles montrent généralement plus d'intérêt vis-à-vis des femelles de haut rang et particulièrement de la femelle « alpha ». Le mâle « alpha » fut le seul à ne montrer d'intérêt

que pour une seule femelle au cours de la période de reproduction alors que les mâles de rangs inférieurs exprimèrent un intérêt sélectif pour certaines femelles bien que cela ne les empêcha pas de changer de partenaires au cours de la saison d'accouplement. Ces changements suggèrent donc que le choix des partenaires résulte d'une part des opportunités mais aussi de la réceptivité des individus. En conclusion, les femelles montrent une attention sexuelle envers l'ensemble des mâles, alors que les mâles expriment une attention sexuelle sélective.

L'activité sexuelle des femelles semble moins intense que celle des mâles. Cependant, les femelles gardent une influence importante dans le choix des partenaires et l'accouplement, car si les mâles choisissent activement leur partenaire, les femelles sont à même de les rejeter. Le calcul d'un index de rejet du mâle par la femelle (DERIX & VAN HOOFF, 1995), prenant en compte les actes d'agression et de menace réalisés par la femelle à l'encontre du mâle et le comportement « suivre sexuellement » exprimé par le mâle, a permis d'apporter des conclusions complémentaires. Les résultats montrent que les femelles rejettent certains mâles plus que d'autres. Par ailleurs, les accouplements observés ne concernent que les paires pour lesquelles l'indice de rejet est faible. Les femelles sont donc également un maillon clé dans la réalisation des accouplements bien que le choix initial du partenaire ne soit pas à leur initiative.

Des conclusions similaires peuvent être avancées suite à des observations réalisées sur des meutes de loups à l'état sauvage. Ainsi, Peterson (PETERSON, 1979) rapporte la préférence sexuelle sélective du mâle vis-à-vis de la femelle. Il observa durant l'étude d'une meute de 4 loups de l'île Royale aux Etats-Unis d'Amérique, l'accouplement de la femelle subordonnée avec le mâle « alpha » après que ce dernier lui eut montré un intérêt particulier. La femelle « alpha » se montra par ailleurs agressive lorsqu'elle trouva les deux individus reliés par le lien copulatoire et fut tenue à distance par le comportement agressif du mâle « alpha », défendant sans doute la femelle subordonnée. Cette dernière fut chassée de la meute immédiatement après l'accouplement et quelques jours plus tard, mais ceci ne l'empêcha pas de rejoindre le reste de la meute à chaque fois.

➤ *Interactions sociales et agressivité*

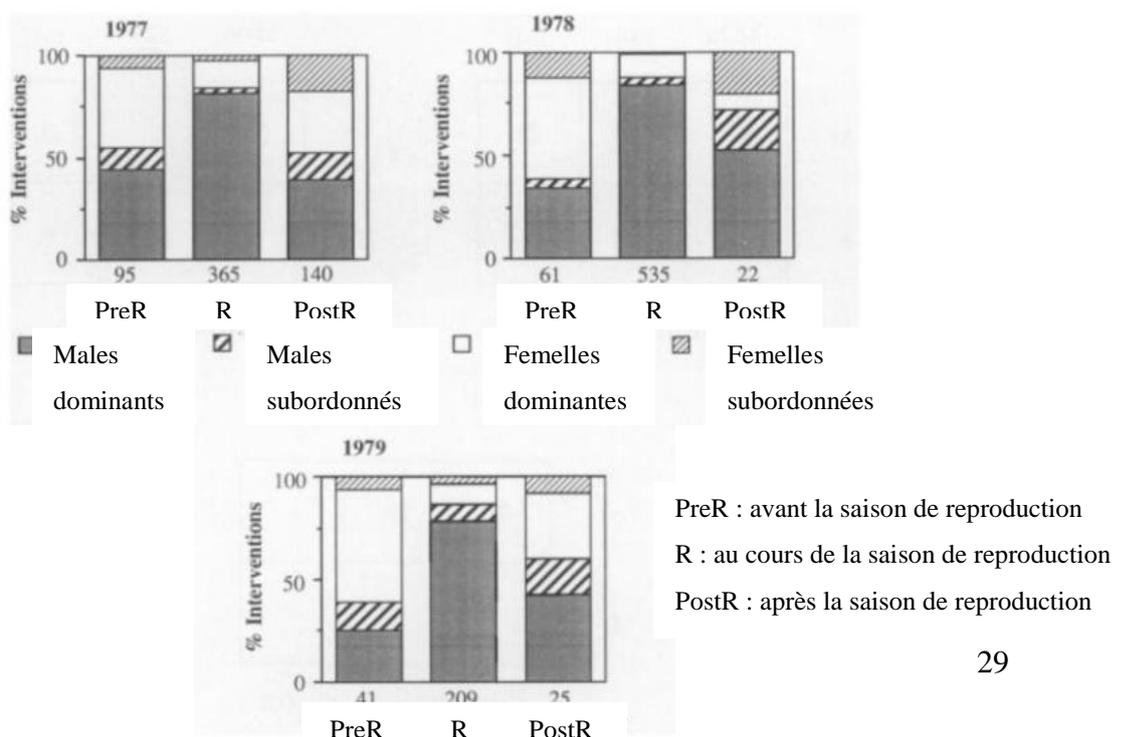
Les interactions sociales et les comportements agressifs ont été étudiés par DERIX *et al.* (1993) : pendant 8 ans, de 1977 à 1985, le comportement de deux meutes de loups en captivité, pendant et hors période de reproduction a été observé. Ils souhaitent étudier les

différences éventuelles entre mâle et femelle dans la gestion des conflits ainsi que le contexte dans lequel prenaient place les conflits notamment pendant ces périodes distinctes.

La femelle « alpha » était impliquée dans un plus grand nombre de conflits afin d'imposer et conserver sa place de dominante vis-à-vis des autres femelles quelle que soit la période de l'année, alors que mâle « alpha » exprimait des comportements agressifs particulièrement pendant la période de reproduction. Plus généralement, les mâles semblaient manifester plus d'agressivité pendant la période de reproduction que les femelles. Concernant les « interventions » - interactions menées par un individu dans le but de maintenir les règles sociales (DERIX *et al.*, 1993) - une augmentation des comportements sexuels, affiliatifs et agressifs mais aussi des conflits, visant à empêcher les interactions dyadiques entre individus de la meute au cours de la période de reproduction, était visible. Les mâles dominants des deux meutes se montraient très « interventionnistes » dans les interactions sexuelles mâle-femelle et réalisaient ainsi près de 80 % des interventions en période de reproduction, au contraire des femelles dominantes qui ne réalisaient que 15 à 20 % des interventions (**Figure 6**). Les individus « non alphas » de la meute ne présentaient qu'un faible changement dans leurs interactions envers les dominants : ils ne réalisaient que 1 à 25 % des interventions, pendant ou autour de la période de reproduction (**Figure 6**).

Figure 6: Pourcentage d'interventions réalisées par les dominants et les autres individus, avant, pendant et après la période de reproduction (années 1977, 1978 et 1979) (d'après DERIX *et al.*, 1993).

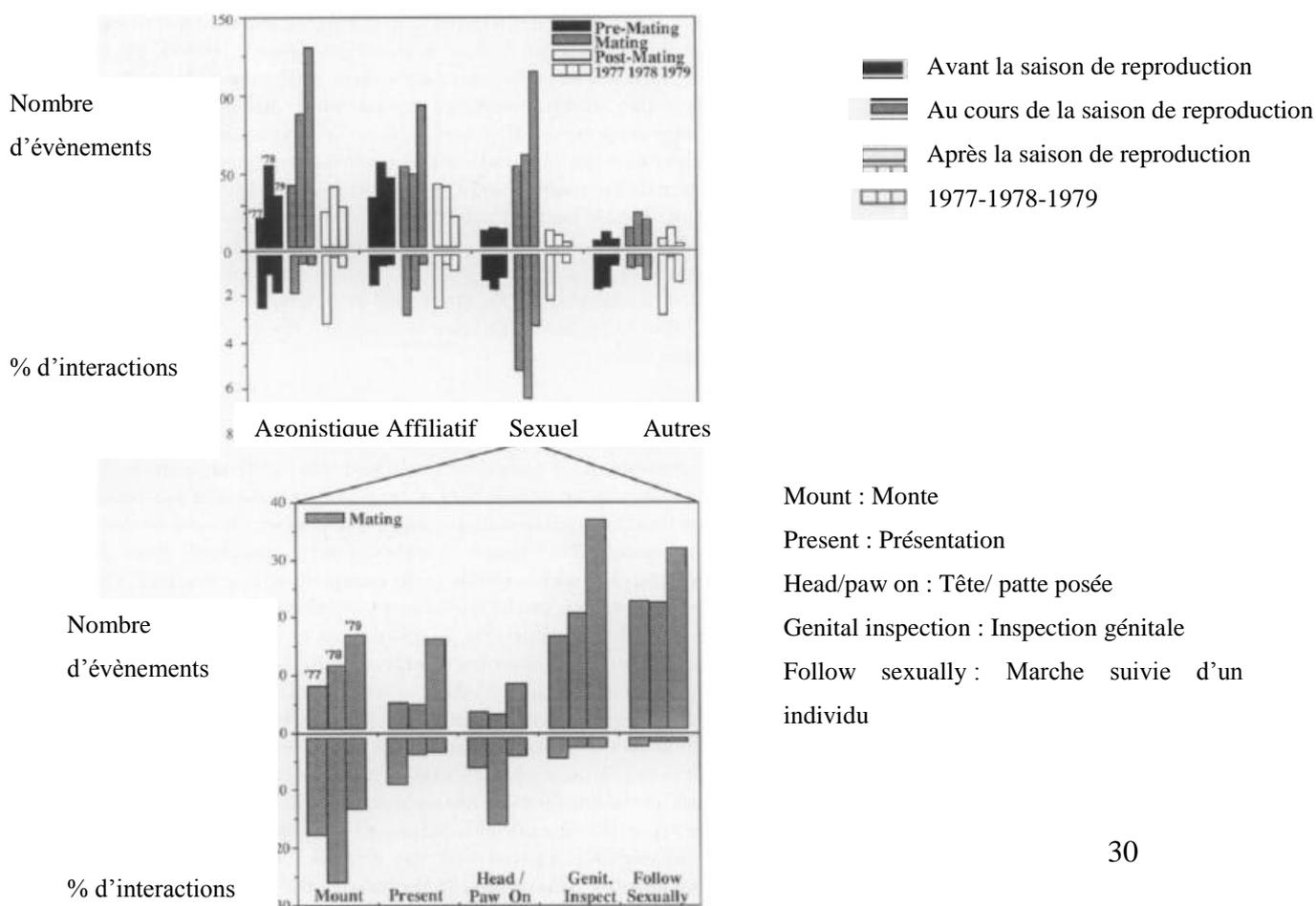
Les fréquences en chiffres absolus sont indiquées sous les colonnes.



Afin de mettre en évidence les variations saisonnières des différents types d'interaction, les auteurs ont réalisé une étude détaillée de l'occurrence des différentes interactions - affiliatives, agonistiques, sexuelles et autres - en fonction de la période de l'année. Quelle que soit la catégorie, l'ensemble des interactions augmente significativement durant la période de reproduction. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cela : le seuil de sensibilité laissant percevoir des interactions sexuelles comme offensives est abaissé pendant cette période, ou bien les interactions entreprises sont d'emblée plus offensives. Un des seuls comportements exprimés de façon constante au cours de l'année est l'inspection de la région génitale. L'augmentation des interactions sexuelles en période de reproduction est due quasi-exclusivement aux actions « suivre un individu sexuellement attractif » et « accouplement ». Une très bonne corrélation a été obtenue au cours des années d'observation entre les actions « suivre » et « s'accoupler », aussi l'action de suivre une femelle en période de reproduction est un bon indicateur des préférences sexuelles du mâle « alpha » (**Figure 7**).

Figure 7: Représentation des interactions affiliatives, agonistiques, sexuelles et autres en fréquence / heure, et en pourcentage (d'après DERIX *et al.*, 1993).

Les trois colonnes représentent successivement les données de 1977, 1978 et 1979.



Les mâles sont susceptibles d'empêcher l'accouplement d'une femelle et d'un autre mâle pour différentes raisons : leur préférence porte sur la femelle impliquée, ou bien leur seuil de tolérance à laisser les autres mâles interagir sexuellement est faible. Les observations menées ont permis d'affirmer que le mâle « alpha » empêchait les autres mâles d'interagir avec leur femelle préférée, cette inhibition étant d'autant plus prononcée que le rang des individus est inférieur. Les mâles dominants interviennent alors pour empêcher les interactions sexuelles des autres mâles de rang inférieur (DERIX *et al.*, 1993).

Au contraire, l'association temporelle entre interaction agressive et interaction sexuelle est quasi-absente parmi les femelles. Ainsi, une compétition sexuelle par agression est présente chez les mâles de façon significative, contrairement aux femelles.

➤ *Conclusion*

Les loups sont monogames et un seul couple reproducteur est généralement présent au sein d'une meute, les autres membres de la meute n'ayant pas accès à la reproduction. La constitution d'une meute par des individus adultes implique par essence l'existence d'une compétition sexuelle, influencée et régie par les différences de dominance et les relations affiliatives sexuelles.

Comme montré précédemment, les compétitions entre individus de même sexe sont différentes selon qu'il s'agisse de mâles ou de femelles. Ainsi, la femelle « alpha » est impliquée dans de nombreux conflits pendant et hors de la période de reproduction, afin de maintenir sa place de femelle reproductrice. Le mâle « alpha » va plus spécifiquement interagir par des comportements agressifs envers les autres mâles au cours de la période de reproduction.

Il existe par ailleurs des préférences de partenaires, clairement mises en évidence dans l'étude de DERIX *et al.* (1993). Le mâle dominant dirige son attention sexuelle vers une femelle en particulier, les mâles de rang inférieur sont alors contraints de reporter leurs intérêts sur d'autres femelles pour lesquelles la compétition avec le mâle reproducteur sera moins forte. Les préférences de partenaires concernant les mâles sont en lien étroit avec les accouplements ayant lieu par la suite, au contraire des femelles qui ne s'accouplent pas nécessairement avec le mâle de leur choix. Les femelles semblent ainsi moins actives dans l'établissement des relations sexuelles mais elles gardent pour autant un rôle majeur en acceptant ou rejetant le mâle qui les courtise. Les femelles semblent ainsi répartir leur attention sexuelle entre plusieurs mâles et se gardent la possibilité de rejeter certains mâles alors que les mâles sont plus sélectifs et sélectionnent une femelle plus spécifiquement.

Ces observations semblent indiquer que le comportement sexuel mâle et femelle possède des fonctions distinctes. Pour la femelle, il est important d'établir autant de liens que possible avec les individus mâles de la meute, dans la perspective ultime que l'ensemble de la meute participe à l'élevage - soins et nourrissage - des louveteaux par la suite. Le mâle lui, doit maximiser les chances de se reproduire avec succès afin d'assurer le renouvellement des individus de la meute.

Bien sûr, toutes ces conclusions établies suite à des observations réalisées sur des meutes de loups en captivité ne reflètent pas complètement la réalité de l'organisation des meutes vivant à l'état sauvage. La disponibilité, la répartition et la dispersion des ressources dans la nature influencent de façon considérable les comportements sociaux. De même, la présence éventuelle, même si elle reste rare, d'individus non reliés génétiquement au reste de la meute, est susceptible de modifier les liens sociaux. Les données relatives à des meutes sauvages sont peu disponibles du fait des difficultés pratiques liées à leur suivi.

2) Couples reproducteurs uniques ou multiples au sein d'une meute

Tant que les jeunes sont sexuellement immatures, les conflits relatifs à la reproduction n'ont pas lieu d'exister entre parents et jeunes. Dans la plupart des cas, la dispersion des jeunes lorsqu'ils atteignent la maturité sexuelle permet de les éviter. Cependant, lorsque les meutes sont de grande taille et ont accès à des ressources alimentaires abondantes, une compétition entre les jeunes adultes nouvellement matures sexuellement et les parents peut alors survenir comme l'a décrit SMITH (données non publiées, cité par PACKARD, 2003) dans la meute des loups du Yellowstone aux Etats-Unis d'Amérique. Aussi, la reproduction est le fait d'un seul couple reproducteur tant que les jeunes sont sexuellement immatures, que les individus reproducteurs restent attirés l'un par l'autre et que le comportement de séduction entre frère et sœur est inhibé.

Lorsque ces conditions ne sont plus respectées, des accouplements multiples peuvent avoir lieu au sein d'une même meute. Cette configuration a d'ailleurs été observée au sein d'une meute de l'île Royale (PETERSON, 1977). Un seul couple reproducteur était présent jusqu'en 1971, date correspondant au décès du mâle reproducteur. La femelle reproductrice s'accoupla alors avec un autre mâle de la meute. Un autre accouplement de deux individus de la même meute eut lieu également aboutissant à la naissance d'une seconde portée de louveteaux la même année. L'année suivante, une femelle subordonnée s'accoupla avec le

mâle dominant et fut chassée deux fois de la meute par la suite, cependant elle revint à chaque fois. Cet exemple illustre bien l'équilibre fragile de la reproduction monogame, qui repose sur des interactions de cohésion mais aussi sur les conflits. La polygamie reste exceptionnelle et n'est observée que dans de rares cas où l'un des individus du couple reproducteur meurt, et où un individu extérieur migrant est alors accepté. Le nombre de meutes sauvages au sein desquelles plusieurs femelles reproductrices donnent naissance à des louveteaux est estimé entre 6 et 41 % (HARRINGTON & ASA, 2003). Ce dernier chiffre est à relativiser car l'étude réalisée à l'époque a inclus des femelles gestantes ayant avorté au cours de leur gestation. Par ailleurs, au sein des 108 meutes sauvages du parc du Denali aux Etats-Unis d'Amérique, des portées multiples furent observées dans seulement 8 % des cas.

En captivité, PACKARD (2003) a noté que lorsque plusieurs femelles sont présentes, la reproduction multiple se produit dans 30 % des cas sur 15 meutes observées. Cependant, les portées nées ne sont élevées que rarement avec succès: les louveteaux ne furent ainsi élevés que dans 13 % des cas suivis. En effet, des infanticides perpétrés par les femelles sont rapportés.

Il est important de noter que dans les meutes où plusieurs femelles reproductrices donnent naissance à des portées, l'organisation sociale est différente de celle d'une meute classique comptant un seul couple reproducteur. Il est alors difficile de tirer des conclusions sur le leadership et la hiérarchie dans de telles meutes (MECH, 2000).

3) Inhibition de la reproduction

Comme évoqué précédemment, il est à noter que certains individus de la meute ne se reproduisent pas. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce phénomène :

- des causes comportementales (évoquées ci-dessus) : préférence de partenaire, interruption des comportements sexuels par un autre individu, stress social... ;
- des causes physiologiques : troubles de l'ovulation, avortement, résorption fœtale, atrophie testiculaire... ;
- des causes comportementales et physiologiques associées.

Le stress social semblerait être l'une des premières hypothèses à mettre en avant. Ce dernier jouerait un rôle contraceptif. En effet, lors de stress, l'organisme est le siège d'une sécrétion intense de glucocorticoïdes, l'énergie de l'organisme est alors prioritairement concentrée vers les processus physiologiques vitaux et détournée des processus anaboliques

non nécessaires immédiatement comme la digestion, la croissance ou encore la reproduction. La sécrétion prolongée ou à répétition de glucocorticoïdes est délétère et peut entraîner une moindre résistance aux maladies et des troubles de la reproduction – les glucocorticoïdes inhibant la sécrétion des hormones sexuelles. Pour les espèces sociales, les interactions agonistiques et agressives sont sources de stress chronique. Depuis plusieurs décennies, des recherches menées sur des animaux captifs – souris (*Mus musculus*), rats (*Ratus norvegicus*), babouins (*Papio*), hyènes (*Crocuta crocuta*) (par exemple GOYMANN *et al.*, 2001) - ont mis en évidence de façon générale que l'état de subordination menait à un état de stress chronique. C'est ainsi que le terme de « stress social » a été remplacé, par certains auteurs, par celui de « stress lié à la subordination ». L'augmentation de la concentration de glucocorticoïdes circulants étant susceptible de réduire la sécrétion d'hormones stéroïdiennes et de causer ainsi des échecs de reproduction, cette thèse a été avancée pour expliquer l'incapacité de certains membres appartenant à une espèce sociale de se reproduire, le loup en faisant partie. Cette hypothèse a alors été résumée par le terme de « castration psychologique ».

Cependant, il n'est pas forcément logique d'en déduire que seul le statut de subordonné est source de stress. La conservation active du statut de dominant doit logiquement générer un stress important. Des études de terrain sont venues compléter cet hypothèse. Sur 19 études réalisées sur des animaux sociaux sauvages, seules 4 ont mis en évidence des concentrations plus élevées de glucocorticoïdes chez les individus subordonnés. Ainsi, des taux élevés peuvent être aussi bien retrouvés chez des individus de rangs hiérarchiques très variés, voire même plus fréquemment chez des individus plutôt dominants lorsque le groupe social est stable. La sécrétion d'hormones stéroïdiennes semble donc affectée par le rang social mais sans lien avec la sécrétion de glucocorticoïdes provoquée par le stress potentiel auquel sont soumis les individus de rangs inférieurs.

Une première étude réalisée par PACKARD (1985) sur deux meutes de loups captifs a permis d'écarter l'hypothèse de troubles du cycle sexuel lié à un stress social. En effet, au cours des observations et des mesures des concentrations hormonales (testostérone, œstrogène, progestérone), réalisées sur une année (1977 à 1978) et comprenant deux périodes de reproduction, aucun résultat n'a mis en évidence la possibilité d'inhibition du cycle hormonal sous l'influence d'interactions sociales. Les femelles subordonnées des deux meutes ont ovulé les deux saisons et les mâles subordonnés ont présenté un développement testiculaire et une sécrétion de testostérone normaux (**Tableau 1**).

Tableau 1 : Bilan des causes d'échec de reproduction, observés au sein des deux meutes de loup (d'après PACKARD, 1985).

Le terme louvarts désigne les jeunes adultes non encore sexuellement matures.

Eléments du cycle reproducteur	Nombre de femelles	Nombre de mâles
Valeurs des sécrétions endocrines inférieures aux valeurs usuelles	2	1
Cycle sexuel absent chez les louvarts ou adultes	1	0
Absence de copulation mais cycle sexuel normal	2	4
Accouplement sans naissances	3	2
Naissances de louveteaux mais non élevés	2	2
Louveteaux nés et élevés	2	2
Total	12	11

Une étude plus récente menée par SANDS & CREEL (2004) s'est intéressée à l'association entre rang social, comportement et concentration basale en glucocorticoïdes au sein d'une population de loups sauvages du parc du Yellowstone aux Etats-Unis d'Amérique. Trois meutes de loups ont ainsi été étudiées : 351 échantillons fécaux collectés et 377 h d'observation réalisées.

La concentration en glucocorticoïdes s'est révélée être significativement plus élevée chez les individus dominants que chez les individus subordonnés, et ce sur les trois années d'observation dans les trois meutes et en tenant compte des mâles et des femelles (**Figure 8** et **Figure 9**). Par ailleurs, dans l'une des meutes, la femelle « oméga » exprima quasiment autant de comportements sexuels que la femelle « alpha ». Trois des femelles subordonnées donnèrent naissance à des portées de louveteaux la même année, confirmant qu'un rang social inférieur n'entraîne pas d'infertilité pour les femelles concernées.

Figure 8 : Moyenne des concentrations en glucocorticoïdes, entre subordonnés et dominants, au cours des années d'observation, au sein des trois meutes observées et selon les sexes (d'après SANDS & CREEL, 2004).

Les individus subordonnés sont représentés en blanc, les individus dominants en gris. Les nombres d'échantillons sont indiqués au dessus des barres.

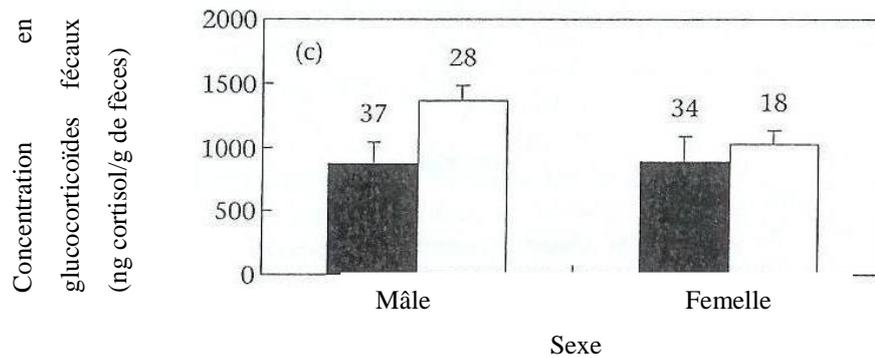
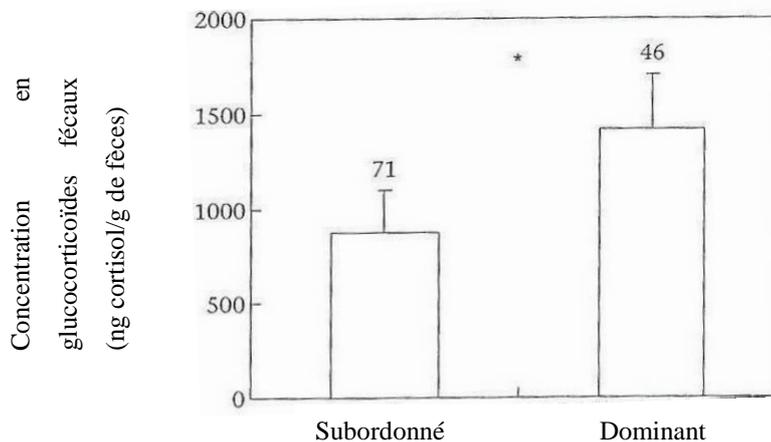


Figure 9 : Concentration en glucocorticoïdes dans les fèces chez les loups subordonnés et les dominants (d'après SANDS & CREEL, 2004).

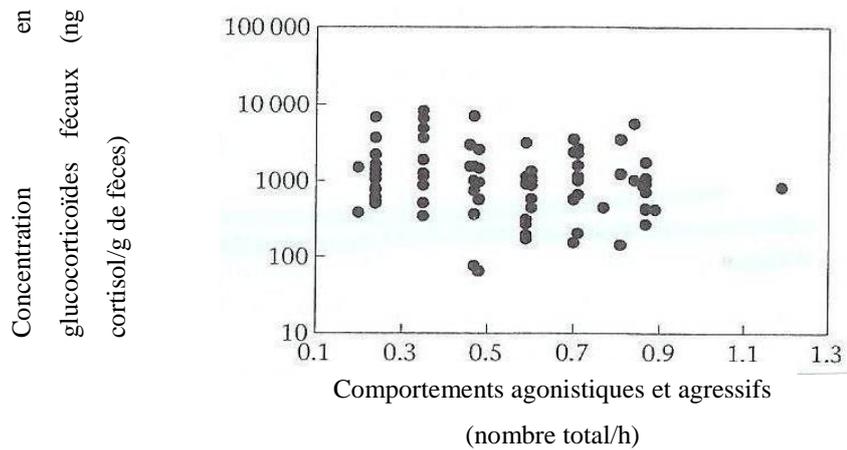
Les nombres d'échantillons sont indiqués au dessus des barres.



Des observations semblables ont par ailleurs été confirmées sur neuf autres espèces de carnivores sociaux et de primates (CREEL, 2001), lorsque les relations sociales sont stables. L'hypothèse que la reproduction puisse être supprimée par une élévation de la concentration en glucocorticoïdes liée à un stress de subordination peut donc être raisonnablement écartée.

Par ailleurs, la concentration en glucocorticoïdes dans les fèces n'est pas fonction directement du taux d'agression ou de comportements agonistiques exprimés ou subis par les individus (**Figure 10**).

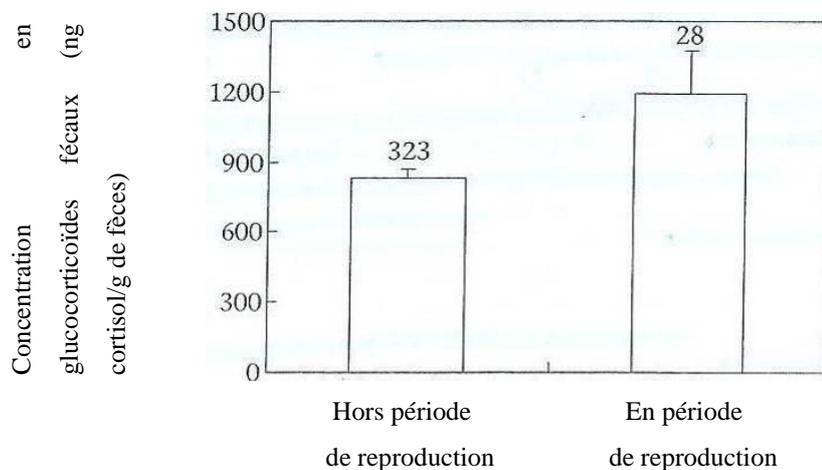
Figure 10 : Concentration en glucocorticoïdes dans les fèces, selon la fréquence moyenne des comportements agonistiques et agressifs (d'après SANDS & CREEL, 2004).



Néanmoins, la concentration en glucocorticoïdes et le taux d'agression semblent varier en fonction de certaines périodes bien déterminées de l'année. En effet, une augmentation de la concentration en glucocorticoïdes chez les individus dominants et subordonnés est visible au moment de la période de reproduction (**Figure 11**). Parallèlement, la fréquence des comportements agressifs augmente.

Figure 11 : Concentration fécale moyenne en glucocorticoïdes, en fonction du statut reproducteur ou non (SANDS & CREEL, 2004).

Le nombre d'échantillons est indiqué au dessus des barres.



Enfin, la présence de données suffisantes concernant l'une des trois meutes a permis d'étudier l'association éventuelle entre les taux d'agression et de comportements agonistiques d'une part et le rang social d'autre part. Dans la meute étudiée, aucun lien significatif n'a pu être établi. En revanche, les agressions et les comportements agonistiques déterminent effectivement le rang social mais les loups dominants ne sont pas plus impliqués que les subordonnés dans les conflits : ils les remportent simplement plus souvent. La concentration supérieure en glucocorticoïdes chez les individus dominants peut suggérer qu'il est plus stressant de gagner un conflit que de le perdre. Plus généralement, maintenir un statut de dominant semble relever d'une stratégie coûteuse mais bénéfique, alors qu'accepter la subordination semble être associée à une stratégie peu coûteuse mais moins bénéfique.

Toutes les observations évoquées ci-dessus se rapportent à des meutes de loups sauvages. En captivité, ces propos semblent être à moduler. En effet, MAC LEOD *et al.* (1996) ont étudié le lien entre la concentration en glucocorticoïdes et le comportement social dans une meute de loups en captivité. L'association entre concentration en glucocorticoïdes et rang social différait selon le sexe. Par ailleurs, le mâle « bêta » de la meute avait une concentration plus élevée de glucocorticoïdes et était significativement impliqué plus fréquemment dans les conflits que les autres mâles. Les comportements agressifs entre femelles étaient très présents, la femelle « oméga » présentait la concentration la plus élevée en glucocorticoïdes, ce qui laisse penser que la place d' « oméga » en captivité est un statut plus stressant que de défendre sa place d' « alpha ». Plusieurs autres études sur des meutes captives ont confirmé ces dires, il semble donc que l'impossibilité - du fait du maintien en captivité - d'échapper au reste de la meute pour les femelles de rang inférieur, afin d'éviter les interactions, soit à relier avec la concentration élevée en glucocorticoïdes chez ces dernières. Quelles que soient les conditions de vie, tous les auteurs s'accordent pour confirmer l'association entre une augmentation des conflits agressifs en période de reproduction et un pic de sécrétion de cortisol chez l'ensemble des individus.

L'impact du stress sur la gestation peut aussi être souligné ici. Il pourrait en effet intervenir sur les possibilités de mener à terme une gestation éventuelle (résorption embryonnaire, mort fœtale et avortement).

En conclusion, la seule hypothèse qui puisse être avancée, reconnue par la majorité des auteurs, est l'intervention comportementale exercée par les individus reproducteurs et dominants envers les autres individus, afin d'empêcher une multiplicité d'accouplements. L'accès à la reproduction reste donc lié intimement à la tolérance des individus reproducteurs. Il est important de noter par ailleurs que femelles et mâles se comportent différemment. La femelle reproductrice exerce une pression continue sur les autres femelles pendant l'année, alors que les mâles se montrent particulièrement agressifs au cours de la saison de reproduction. Les changements hormonaux en période d'accouplement sont probablement à mettre en relation avec la modulation des comportements.

4) Données relatives à la consanguinité

Comme décrit précédemment, une meute de loups est constituée d'un couple reproducteur et des louveteaux, louvarts et adultes issus de portées successives. Les jeunes loups quittent la meute vers l'âge de 2-3 ans mais il est possible que certains individus restent au sein de la meute plus longtemps ou de façon permanente. La question de l'accouplement entre individus génétiquement proches se pose alors.

Il existe plusieurs possibilités pour qu'un couple reproducteur se forme dans une meute :

- un individu extérieur à la meute vient remplacer le loup « alpha » décédé ou déchu de son rang ;
- un des loups issus d'une portée précédente et mature sexuellement remplace l'un de ses parents décédé ou écarté de sa place suite à un changement de hiérarchie ;
- l'un des parents s'accouple avec l'un de ses enfants sexuellement mature ;
- les loups « frère-sœur » s'accouplent entre eux.

En captivité, des accouplements parent-enfant et frère-sœur ont été observés (MEDJO & MECH, 1976). Il en est de même pour des meutes de loups sauvages vivant sur des territoires restreints qui faute de possibilité de migration sont contraints de s'accoupler entre individus ayant des liens de parenté proche, ce qui est notamment observé sur l'île Royale (PETERSON, 1977).

Plusieurs études réalisées sur des meutes de loups à l'état sauvage ont conduit à formuler des conclusions diverses. Certains auteurs avancent que la reproduction entre

individus génétiquement proches, à l'état sauvage, peut persister plusieurs années avant de mener à un déclin majeur de la population comptant un nombre croissant d'individus consanguins (SMITH *et al.*, 1997). D'autres, plus récemment (LIBERG *et al.*, 2005) ont au contraire souligné l'impact négatif de la reproduction entre individus consanguins sur la population de loups scandinaves. Ainsi, la construction d'un arbre généalogique complet a permis de constater que les coefficients de consanguinité augmentaient année après année pour les louveteaux et leurs mères. Parallèlement, pour une augmentation de 0,1 point de coefficient, une réduction de 1,15 louveteau par portée hivernale était remarquée. Il n'est pas exclu également que le taux de survie des louveteaux et des adultes soit affecté, ce qui engendrerait des conséquences démographiques encore plus sévères.

Des observations semblables avaient été réalisées sur des meutes de loups en captivité (LAIKRE & RYMAN, 1991). La reproduction entre individus consanguins, faute de possibilité migratoire, a mené au déclin démographique de la meute.

Par ailleurs, une étude menée par SMITH *et al.* (1997), s'intéressant aux meutes de loups sauvages du Parc du Denali aux Etats-Unis d'Amérique, a montré que sur l'ensemble des populations étudiées, aucun lien de parenté n'existait entre les deux partenaires des couples reproducteurs. Cependant, même si la formation de paires apparentées est extrêmement rare, elle ne peut être exclue. Par ailleurs, cette étude laisse penser qu'il est rare qu'un loup issu du couple reproducteur remplace l'un de ses parents lorsque celui de sexe opposé est encore présent dans la meute.

B- Modifications hormonales et comportementales

1) Généralités

Au contraire des chiens domestiques - *Canis lupus familiaris* -, les loups ont une reproduction saisonnière. La louve n'a qu'un œstrus par an. Aussi, dans l'hémisphère Nord, les louveteaux naissent au printemps. Leurs besoins énergétiques peuvent être ainsi aisément couverts par la recrudescence des proies herbivores à cette saison. De plus, à l'automne, les louveteaux sont assez grands pour commencer à suivre leurs parents lors de chasse (PACKARD, 2003). Les loups mâles présentent également une spermatogenèse saisonnière au contraire du chien qui peut se reproduire toute l'année. Les loups s'accouplent donc entre fin janvier et début avril, selon les latitudes.

L'âge moyen des louves lors de leur première chaleurs est de 22 mois. Des cas de gestation précoce ont pu cependant être observés notamment dans une population de loups réintroduite au parc du Yellowstone aux Etats-Unis d'Amérique, où les proies sont très abondantes. En captivité, des louves de 10 mois se sont reproduites. Une étude menée par SEAL *et al.* (1979) confirme d'ailleurs bien ces résultats. L'âge maximal de reproduction n'est pas connu. La plus vieille louve sauvage s'étant accouplée (PACKARD, 2003) avait 10 ans. En captivité, des louves de 14 ans ont donné naissance à des louveteaux. Cependant, il faut noter que la taille des portées décroît avec l'âge de la louve. C'est ainsi qu'à l'état sauvage, les femelles âgées peuvent être remplacées par leurs filles et être amenées alors à quitter la meute.

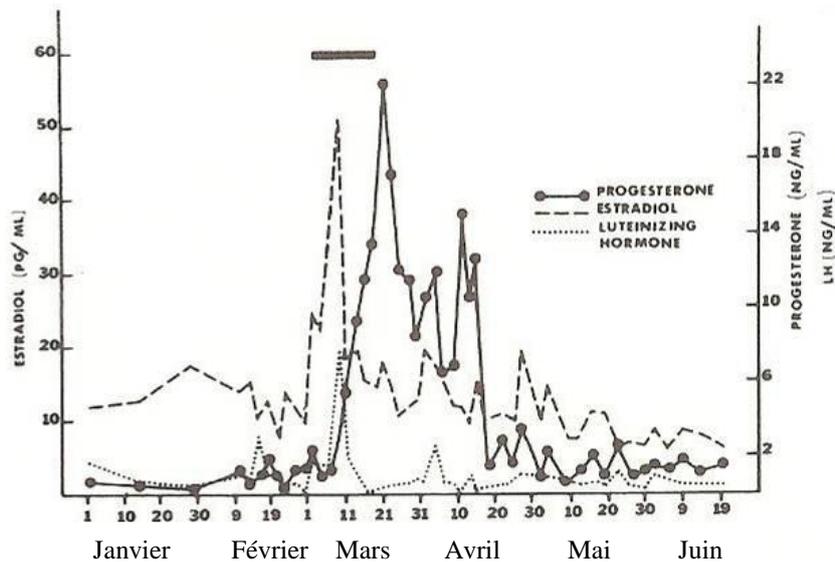
Comme les femelles, les mâles sont sexuellement matures à l'âge de 10 mois, mais il est rare qu'ils s'accouplent si jeunes. Les testicules sont encore de petite taille et continuent à se développer jusqu'à l'âge de 22 mois. L'âge auquel le mâle n'est plus capable de se reproduire n'est pas non plus connu chez le mâle. En captivité, un mâle s'est accouplé avec succès jusqu'à ses 15 ans (PACKARD, 2003).

2) Caractéristiques du cycle de reproduction

➤ *Cycle sexuel de la louve*

Les changements comportementaux observés au cours de la période de reproduction vont de pair avec les changements physiologiques correspondants aux différentes phases du cycle sexuel de la femelle (**Figure 12**), lesquelles peuvent ainsi être identifiées sur le terrain (SEAL *et al.*, 1979).

Figure 12 : Variations endocriniennes au cours du cycle de reproduction de la louve (d'après SEAL *et al.*, 1979).



▪ *Le pré-proestrus*

A la fin de l'automne, au début de l'hiver, les femelles adultes entrent en pré-proestrus. La concentration en œstradiol augmente pour passer le seuil des 10 pg/mL en deçà duquel on parle d'anoestrus.

Durant la même période, les mâles développent un comportement de marquage urinaire plus important. Le double marquage (un mâle urine à l'endroit même où la femelle vient d'uriner) est sensiblement plus fréquent. Les agressions entre individus mâles sont aussi plus présentes. Ces changements comportementaux sont liés à une nette augmentation du taux de testostérone plasmatique (PACKARD, 2003).

Il n'est pas rare que durant les deux mois précédant l'œstrus, les couples dorment à distance du reste de la meute.

▪ *Le proestrus*

La période de proestrus débute lorsqu'un écoulement vaginal est visible. La concentration plasmatique en œstrogènes continue à augmenter (de 10-20 pg/ml en début de proestrus à 30-50 pg/mL en fin de proestrus), alors que celle de la progestérone reste à un niveau bas (1 ng/mL).

Les femelles sont alors attractives pour les mâles mais non réceptives et n'acceptent donc pas encore l'accouplement. Les mâles montrent un intérêt particulier pour l'odeur des urines et de la vulve des femelles. Ces comportements olfactifs sont plus spécialement visibles chez les jeunes individus adultes ne s'étant encore jamais accouplés. La femelle peut durant ce proestrus faire la cour au mâle : petits coups de tête, tête posé sur son cou, frottements....Cependant, la présence de ces comportements varie énormément en fonction des individus (PACKARD, 2003).

Cette phase dure en moyenne $15,7 \pm 1,6$ jours.

▪ *L'œstrus*

L'ovulation est précédée, d'un pic d'hormone lutéinisante (LH) variant entre 5 et 15 ng/ml. Le comportement d'œstrus est défini chez les canidés par l'acceptation du mâle par la femelle. Deux grands changements comportementaux apparaissent alors chez la femelle en période œstrale : elle décale sa queue latéralement pour découvrir sa vulve et se présente ainsi au mâle, en restant figée. Ce comportement est dû à une diminution de la concentration en estrogènes et une augmentation de celle de la progestérone. Au contraire, une femelle non réceptive aura un comportement agressif et essaiera de repousser le mâle en grognant ou mordant.

L'accouplement est souvent précédé de signes olfactifs et visuels entre mâle et femelle : flairage ou léchage des parties génitales, séquence de jeux, frottements l'un contre l'autre... L'accouplement dure en moyenne 15 à 30 minutes au cours desquelles le mâle et la femelle restent unis par le lien copulatoire. Le gonflement des bulbes caverneux et la contraction du sphincter vaginal empêchent le retrait du mâle. Le mâle peut cependant descendre de la femelle et les deux individus se retrouvent alors liés dos à dos par leurs organes génitaux. Les autres loups de la meute peuvent profiter de ce moment pour venir harceler le couple reproducteur. Il semblerait que le coït soit plus fertile lorsque le lien copulatoire existe et persiste. Le nombre total d'accouplements est variable selon les individus. L'œstrus dure généralement moins d'une semaine dans les meutes de loups captifs au sein desquelles le couple reproducteur est bien établi ($9 \pm 1,2$ jours). Cependant, des périodes œstrales pouvant aller jusqu'à 15 jours, ou même des pics multiples d'activité œstrale ont été notés dans des meutes captives (PACKARD, 2003).

- *Le metœstrus*

La période de metœstrus qui suit donc l'œstrus, est caractérisée par un pic de progestérone (22-40 ng/mL) dont la concentration se maintient ensuite à un niveau élevé - 10 à 19 ng/mL - chez les femelles. Cette phase lutéale concernent toutes les louves, qu'elles soient ou non gestantes. Certaines femelles expriment d'ailleurs des signes de gestation (gonflement des mamelles, creusement de tanières...) alors même qu'elles ne sont pas gestantes : on parle alors classiquement de « pseudo-gestation ». Parallèlement, la concentration en prolactine augmente, chez l'ensemble des femelles.

- *L'anœstrus*

Cette période correspond à une période de repos endocrinien. Elle commence après la lactation (en juin) si celle-ci a lieu ou directement après le metœstrus et se termine en décembre.

- *Cycle du loup mâle*

La reproduction du loup mâle présente elle aussi quelques particularités. En effet, la spermatogenèse est saisonnière chez le loup, au contraire du chien. Le loup a un cycle reproducteur - sécrétion de LH et de testostérone et développement des testicules - en lien avec la photopériode. La sécrétion cyclique de testostérone atteint son maximum lors de la période de reproduction. La taille des testicules varie sensiblement entre l'été, hors période de reproduction - et l'hiver.

A ces modifications hormonales et morphologiques lors de la période de reproduction, correspondent les comportements évoqués précédemment : comportement de séduction vis-à-vis de la femelle reproductrice potentielle et augmentation des comportements agressifs envers les autres mâles.

C- Elevage des louveteaux

1) Généralités

La gestation dure en moyenne 61 à 64 jours. La préparation des tanières commence précocement avant même la naissance des louveteaux. Toute la meute - adultes et jeunes de l'année précédente - participe à la mise en place de la tanière creusée à même le sol et de taille suffisante pour accueillir la louve et ses petits. Les individus mâles développent ce comportement en réponse à une augmentation de leur taux de prolactine plasmatique, de même que les femelles pseudo-gestantes.

Les louveteaux vivent dans la tanière les 8 premières semaines de leur vie. Il est possible que la mère les déplace dans une autre tanière au cours de cette période. De l'âge de 8 semaines à 20 semaines, les louveteaux se regroupent dans une zone dite de « rendez-vous » qui se situe à proximité d'une tanière. Ils peuvent alors jouer librement dans cette zone.

La meute est très attentive et impliquée dans l'élevage des louveteaux par des soins indirects et participe ainsi à la défense des alentours de la tanière et au nourrissage de la femelle gestante. Les soins indirects aux louveteaux concernent donc toute la meute d'individus adultes même si tous ne sont pas impliqués au même niveau.

2) Périodes de développement néonatales

La classification de SCOTT & FULLER (1965), établie chez le chien, s'adapte parfaitement au développement des louveteaux, très semblable à celui des chiots. Aussi quatre périodes sont à discerner : la période néonatale allant de la naissance à l'ouverture des yeux vers 14 j ; la période de transition de l'ouverture des yeux au 20^{ème} jour ; la période de socialisation du 20^{ème} au 77^{ème} jour et enfin la période juvénile de la 12^{ème} semaine à l'âge de la maturité. La transition alimentaire du lait à la nourriture solide marque le début de la période de socialisation. Aussi la durée de cette phase est fortement dépendante des ressources alimentaires présentes dans l'environnement et de la capacité de la mère à pouvoir allaiter correctement sa progéniture. Au cours de la phase de sevrage, les louveteaux sollicitent les parents mais aussi les autres adultes pour accéder à d'autres ressources alimentaires. Les louveteaux donnent un petit coup de museau à celui des adultes pour stimuler le comportement de régurgitation. Ce comportement persiste, comme simulacre, à l'âge adulte pour apaiser un individu lors d'un conflit.

Les comportements ayant trait à la reproduction s'expriment en Janvier-Février, chez le loup gris *Canis lupus*. La reproduction au sein d'une meute de loup résulte de préférences individuelles exprimées par le mâle reproducteur envers les femelles. Les femelles sont à même d'accepter ou de rejeter le mâle, en période d'œstrus. Seule une portée par an voit le jour dans chaque meute, sauf exception. L'unicité de portée au sein d'une meute est le résultat d'interventions comportementales : la femelle reproductrice exerce une pression permanente tout au long de l'année sur les autres femelles et le mâle reproducteur se montre agressif avec les autres mâles au cours de la saison de reproduction. A l'état sauvage, les individus s'accouplant ne présentent que très rarement des liens de parenté sauf lorsque les possibilités migratoires sont réduites. Le problème de la consanguinité se pose alors pour les meutes captives.

Le couple reproducteur ainsi formé est garant de la cohésion sociale de la meute, de sa survie et assure l'élevage des jeunes. Au sein de ce groupe, les loups interagissent et utilisent plusieurs types de signaux de communication.

III- Communication chez le loup

A- Communication auditive, olfactive et visuelle

1) Communication auditive : les vocalisations

La plupart des comportements sociaux propres aux loups sont accompagnés d'un répertoire vocal particulier. La communication acoustique vient doubler les signaux visuels et olfactifs émis. Les signaux vocaux ont certains avantages que ne présentent pas les autres canaux de communication. Ils atteignent en effet immédiatement leur cible, de près ou de loin, de jour comme de nuit. Par ailleurs, ils ne requièrent pas l'attention active de l'individu receveur mais vont permettre de la capter. Cependant, il ne faut pas oublier qu'ils sont directement soumis aux conditions environnementales : terrain dense ou vierge, distance entre les individus...

Dès leur plus jeune âge les louveteaux émettent des signaux vocaux : à 6 semaines l'ensemble des sons connus chez les individus adultes sont reconnaissables chez les louveteaux.

SCHASSBURGER (1978) a beaucoup étudié le répertoire vocal des loups, notamment sur des meutes en captivité. Ainsi, deux groupes de signaux sonores sont d'emblée identifiés : les sons harmoniques, associés aux contextes amicaux et de soumission, et les sons bruyants associés aux contextes d'agression et de dominance. Il reprend ainsi la théorie de MORTON (1977) dite théorie de la « motivation-structure » selon laquelle la motivation de l'individu émetteur influence la structure phonique de la vocalisation. Au sein de ces deux groupes de sons à courte portée, des divisions plus subtiles sont établies. Les sons harmoniques regroupent ainsi le gémissement, le couinement et le jappement ; les sons bruyants quant à eux incluent les aboiements bref et long, le grognement et le grondement. Des sons intermédiaires de type gémissement de douleur ou plainte, s'apparentant à un son prolongé grave, sont aussi à prendre en compte.

A ces signaux vocaux de courte distance s'ajoutent les signaux vocaux de longue distance. Le principal son de ce type est le hurlement : hurlement en solo ou hurlement en meute. Selon la motivation de l'individu émetteur, il peut prendre différentes significations. Ainsi, plusieurs fonctions lui sont rattachées : réunion, lien social, repérage spatial et accouplement. La majorité des études réalisées sur des loups en captivité ne permettent pas d'extrapoler de façon certaine ces fonctions aux meutes sauvages. Aucune étude n'a réellement prouvé la pertinence de ces différentes fonctions attribuées au hurlement, elles demeurent donc au stade d'hypothèses.

2) Communication olfactive

L'olfaction est sans doute le sens le plus développé chez les loups et leur permet non seulement de délimiter leur territoire, de chasser et de repérer les proies, mais également de communiquer. Les signaux olfactifs sont très complémentaires des signaux vocaux. Ils permettent de laisser des traces sur de longues périodes et sont indicatifs de l'identité de l'individu, de son statut dans la meute, de son état physiologique et de son état émotionnel...

Les signaux olfactifs sont émis par divers moyens et sont de différentes natures :

- ***Les glandes cutanées***

Les glandes de la peau, eccrines, apocrines et sébacées, sont à l'origine de nombreuses sécrétions. Les glandes sébacées sont sous contrôle hormonal : leur sécrétion augmente sous l'action des androgènes et diminue sous l'influence des œstrogènes. Elles sont présentes à la

base des follicules pileux, en région du cou, du dos et de la queue ainsi qu'aux jonctions cutané-muqueuses. Les glandes apocrines sont sous contrôle hormonal lors de la puberté, période pendant laquelle elles se développent puis passent sous contrôle autonome. Elles sont présentes en région de la tête, des babines, du dos et des doigts. Enfin, les glandes eccrines sont innervées par le système nerveux autonome mais peuvent être stimulées par l'exercice ou le stress. Elles se situent en région des coussinets. Certaines de ces glandes étant sous contrôle hormonal, leur sécrétion est susceptible d'être modifiée en fonction de la saison. Leur fonctionnement renseigne donc sur le statut physiologique de l'individu. Quatre catégories de glandes sont particulièrement remarquables :

- **les glandes plantaires** : des glandes eccrines sont nombreuses en région des coussinets, associées à quelques glandes apocrines à la base des orteils. Le grattement du sol, souvent présent après la miction ou la défécation, laisse penser qu'un marquage olfactif additionnel est permis par ces glandes.

- **les glandes dorsales et supra-caudales**

Certaines zones de pelage apparaissent plus foncées et sont très distinctes d'un individu à un autre, au niveau des épaules et à la base de la queue. Dans ces régions, les poils sont par ailleurs plus longs. Lors de la piloérection, le contenu des glandes situées à la base des follicules pileux se déverse, l'information olfactive est alors transmise.

- **les glandes anales et circumanales**

Elles sont composées de glandes apocrines et sébacées, et entourées d'une structure musculaire à contrôle volontaire.

La composition des sécrétions varie en fonction de la saison, ainsi qu'entre individus mâle et femelle. Aussi, des informations relatives au sexe ainsi qu'au statut physiologique de l'individu peuvent être transmises *via* les fèces.

Lorsque deux individus se rencontrent, ils adoptent la position classique parallèle tête/queue, ce qui laisse penser que ces glandes apportent des informations sur les individus. La transmission d'informations par ces glandes en période de reproduction est aussi probable, puisque les femelles ne flairent la région anale des autres individus que durant cette période. Par ailleurs, lors de la défécation, il a été mis en évidence que les mâles déposaient plus fréquemment les sécrétions des glandes anales que les femelles ou les juvéniles. Lors de stress accru, comme chez le chien, il est possible que les glandes anales soient vidées, reflétant ainsi l'état émotionnel de l'individu.

- les glandes situées en région du prépuce

Elles sont à l'origine d'odeurs sexuelles, leur sécrétion est stimulée par les androgènes et inhibée par les œstrogènes.

▪ *Les sécrétions auriculaires*

La signification olfactive exacte de ces sécrétions n'est pas clairement connue chez le loup. Elles sont probablement informatives du sexe de l'individu.

▪ *Les sécrétions vaginales*

Les sécrétions vaginales jouent un rôle important dans la communication lors de la période de reproduction. Ces sécrétions, présentes durant le proœstrus et l'œstrus sont directement sous contrôle hormonal. Ces écoulements vulvaires qui durent environ 6 semaines sont directement informatifs pour le mâle du statut physiologique de la femelle. Les mâles flairent et lèchent activement la région vulvaire de leur partenaire en période d'œstrus.

▪ *Les sécrétions salivaires*

La salive est aussi source d'information. Les mâles reniflent et lèchent plus fréquemment le museau des femelles que celui des autres mâles. Il a aussi été prouvé (LUISI *et al.*, 1981 ; BAXENDALE *et al.*, 1982 et WALKER *et al.*, 1978) que des hormones - cortisol, progestérone et testostérone - sont présentes dans la salive. Le léchage du museau apporte donc des informations sur le sexe, le statut reproducteur et hormonal.

Par ailleurs, les informations olfactives présentes dans la salive sont importantes dans l'établissement du lien mère-louveaux : les petits laissent un marquage salivaire au niveau des mamelles, la mère laisse son marquage en léchant les louveteaux lorsqu'elle les stimule à uriner et déféquer.

▪ *Les fèces*

Outre le marquage territorial, le marquage par les fèces, accompagné ou non d'une vidange des glandes anales, est souvent réalisé au croisement ou en bordure des pistes empruntées par les individus de la meute. Le dépôt des fèces à des endroits de passage souligne l'importance de ce marquage.

▪ *L'urine*

Comme évoqué précédemment, le marquage par l'urine a avant tout une fonction majeure dans la délimitation du territoire. Ainsi, le marquage urinaire est souvent réalisé en bordure des limites territoriales afin d'informer les individus susceptibles de pénétrer que le terrain est déjà occupé par une meute.

Hormis le rôle olfactif du marquage urinaire, la posture adoptée au cours du marquage est significative. Le marquage patte postérieure levée « raised-leg urination » (RLU), est le plus fréquent. Il a sans doute pour but de répartir le marquage de façon appropriée et plus précise afin de faciliter sa détection par les congénères. Cette posture propre aux mâles dans la majeure partie des cas, se développe au cours de la puberté et est sous influence de la testostérone. Les femelles, notamment en captivité, ont tendance à marquer patte postérieure levée dans une position semi-fléchie « flexed-leg urination » (FLUs). Les loups mâles adultes n'urinent pas tous dans la même position. Les dominants adoptent la position caractéristique RLU alors que les subordonnés gardent la position propre aux juvéniles, debout, postérieurs légèrement tendus. Lorsque ces derniers veulent affronter le dominant, ils changent de posture pour uriner RLU. Les femelles adultes s'accroupissent la plupart du temps. Les mâles marquent plus que les femelles, cependant, en saison de reproduction la fréquence de cette activité est accrue chez les deux sexes. Les femelles en captivité ont tendance à moins montrer de posture de FLUs l'été, ce qui n'est pas le cas des femelles à l'état sauvage. Par ailleurs, le marquage RLU du mâle est saisonnier et directement lié à la concentration cyclique en testostérone (PACKARD, 2003).

Il est important de noter que la composition de l'urine change au cours des saisons et est indicative du sexe de l'individu et de son statut physiologique. Par ailleurs, lors de la saison de reproduction, le marquage urinaire est souvent double : lorsqu'un individu urine en marquage, peu de temps après un autre individu vient flairer la trace et urine au même endroit ou à proximité immédiate. Ces marquages en tandem ont une triple fonction : ils signent un message aux partenaires du tandem, indiquent la présence d'un couple reproducteur à un loup seul, et préviennent de l'occupation du territoire par une meute.

Enfin, lors d'observations des meutes sauvages du parc du Yellowstone aux Etats-Unis d'Amérique, PETERSON *et al.* (2002) ont mis en évidence que le marquage du territoire par des mictions RLU, par un grattement du sol ou encore par un double marquage, était essentiellement réalisé par les individus reproducteurs de la meute, le marquage en tandem étant à lui seul suffisant pour permettre l'identification des individus dominants reproducteurs

(Tableau 2). Aucun des loups subordonnés des meutes observées n'a exprimé de signes de marquage, à l'exception d'une femelle subordonnée qui gratta le sol en l'absence du couple dominant.

Tableau 2 : Fréquence du comportement de marquage au sein des trois meutes de loups du Yellowstone, en hiver (d'après PETERSON *et al.*, 2002).

	Total pour les trois meutes observées (en %)
<i>Début de l'hiver</i>	
Couple dominant	60 %
Mâle dominant	22 %
Femelle dominante	15 %
Autres loups	3 %
<i>Fin de l'hiver</i>	
Couple dominant	30 %
Mâle dominant	66 %
Femelle dominante	4 %
Autres loups	0 %

3) Communication visuelle

La communication visuelle chez le loup est particulièrement développée, et pourtant elle reste la plus compliquée à décrire et comprendre objectivement. Elle est composée d'une multitude de signaux changeants, brefs et précis, mettant en jeu l'ensemble du corps de l'animal de la tête à la queue. L'analyse des signaux visuels s'est d'abord basée sur le principe de l'antithèse évoqué par DARWIN comme le mentionnent FATJO *et al.* (2007). Ainsi, les deux états émotionnels, « dominance » ou « agressivité » *versus* « soumission » ou « évitement, fuite, peur », sont à relier à deux postures corporelles opposées. Les expressions comportementales sont organisées selon une échelle agression-peur. Cependant, au cours d'une interaction sociale, d'autres composantes entrent très certainement en jeu - le jeu, les comportements affiliatifs, les comportements sexuels - et sont à prendre en considération pour comprendre les liens sociaux dans toute leur dimension. La plupart des auteurs décrivent par ailleurs une ambivalence des signaux visuels émis lors des interactions sociales : des postures

corporelles reflétant deux états émotionnels opposés peuvent se succéder au cours d'une même interaction.

Ainsi, il est important de noter que la communication visuelle chez le loup est très complexe et que des changements subtils d'expression faciale ou de posture donnent tout leur sens aux interactions sociales (HARRINGTON & ASA, 2003).

SCHENKEL (1946) est l'un des premiers à avoir décrit la communication visuelle du loup. Il nota que les mimiques faciales (oreilles, yeux, babines, dents, truffe et front), le corps (posture, poil) et la queue (position, mouvement) sont d'importants composants des signaux visuels et définissent ainsi des configurations posturo-faciales. Le passage d'un état agressif/confiant à un état soumis/peureux, n'est autre que la variation de chacun de ces éléments (**Tableau 3**, **Figure 13** et **Figure 14**).

Tableau 3 : Traits d'expression caractéristiques utilisés au cours des interactions sociales (d'après SCHENKEL, 1946).

Expression		
Région du corps concernée	Agression ←	→ Peur
<i>Yeux</i>	Regard direct	Regard fuyant, de côté
	Yeux ouverts	Yeux semi-fermés
<i>Oreilles</i>	Dressées, en avant	Baissées, rabattues en arrière ou de côté
<i>Babines</i>	Arrondies horizontalement	Retroussées horizontalement
<i>Gueule</i>	Ouverte	Fermée
<i>Dents</i>	Canines découvertes	Canines non visibles
<i>Langue</i>	Rétractée	Relâchée, sans tension
<i>Museau</i>	Raccourci (peau retroussée)	Long (peau lisse)
<i>Front</i>	Plissé	Large
<i>Tête</i>	Haute	Basse
<i>Cou</i>	Arqué	Étendu
<i>Poils</i>	Dressés	Aplatis, luisants
<i>Corps</i>	Redressé	À plat ventre
<i>Queue</i>	Haute, droite	Entre les pattes, en mouvement

Ainsi, un individu agressif ou confiant adopte une posture affirmée, bien campé sur ses pattes, tête relevée, poil hérissé parfois. Les mouvements sont lents mais déterminés. Ces signaux posturaux préviennent de la capacité du loup à attaquer sur le champ. Au contraire, les signaux de soumission ou de peur, préparant l'animal à fuir ou à se défendre, montrent un loup replié sur lui-même, gueule fermée, oreilles basses et port de queue bas.

Figure 13 : Traits d'expression caractéristiques utilisés au cours d'interactions sociales (Photos originales : AS.GAUVIN).

Photographies de loups adultes de la meute des Erps au Parc Alpha (Mercantour).



*Individu à gauche : crocs découverts, oreilles droites
Individu à droite : gueule fermée, regard fuyant,
museau lisse, oreilles basses*



*Crocs découverts serrés, museau plissé, oreilles de
coté, front large.*

Figure 14 : Traits d'expression caractéristiques de l'agression : canines découvertes, oreilles dressées, museau plissé, regard direct, poil hérissé, cou tendu, corps redressé (Photo originale : P.VERNAY).

Photographie d'un loup de la meute du Pelago au Parc Alpha (Mercantour).



Plus récemment, VAN HOOFF & WENSING (1987) ont distingué trois attitudes posturales utilisées par le loup au cours d'interactions sociales : haute, neutre et basse. Les observations réalisées au sein d'une meute ont révélé l'importance de la posture « haute » et « basse » pour déterminer le rang d'un individu au sein de la meute. La concordance entre position corporelle et rang social prouve ainsi que les signaux de soumission et d'agression sont bien source d'information pour l'ensemble des individus d'une meute.

ZIMEN (1982) a développé un modèle de communication visuelle mettant en jeu les mimiques faciales qui reflètent l'état émotionnel d'un individu. Les différents éléments entrant dans la composition d'un signal visuel sont développés ci-dessous.

➤ *Les expressions faciales ou mimiques faciales*

La variation de l'expression faciale des loups, initialement décrite par LORENZ (1966) a été reprise et développée par ZIMEN (1982).

Figure 15 : Variations de l'expression faciale du loup (d'après ZIMEN, 1982).

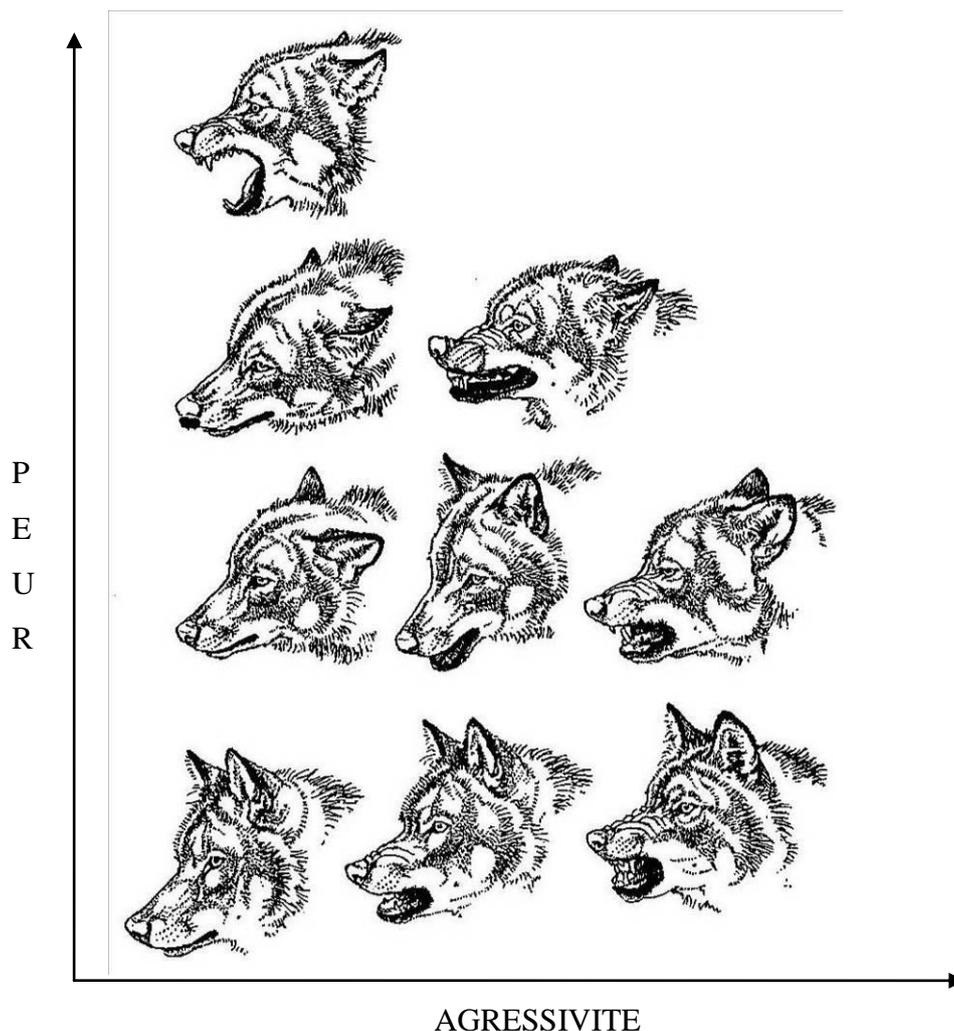


Figure 16 : Mimiques faciales d'agressivité et de peur chez un loup adulte (Source : AS GAUVIN).

Photographie d'un loup adulte de la meute du Pelago au Parc Alpha (Mercantour).

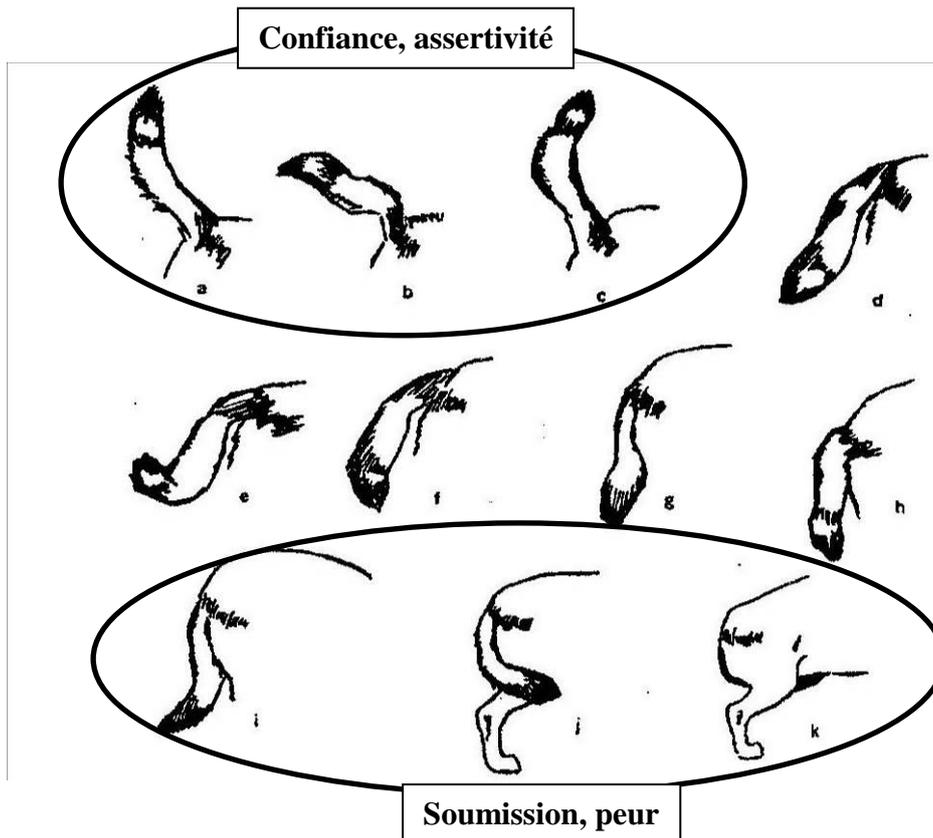


Les figures (**Figure 15** et **Figure 16**) illustrent les notions d'agressivité et de peur qui peuvent être exprimées par les changements de mimiques faciales chez le loup. L'expression de l'agressivité augmente en intensité de la gauche vers la droite : la commissure des babines s'entrouvre et le loup découvre progressivement les dents jusqu'à laisser paraître l'ensemble des crocs, babines retroussées. L'expression de la peur également figurée, augmente du bas vers le haut de la figure : le port droit des oreilles, gueule entrouverte, crocs visibles entièrement, révèlent l'agressivité. Au contraire le port couché des oreilles, commissure des lèvres serrée, crocs peu visibles sont synonymes de peur. La partie située à droite et en haut de la figure est volontairement vide, puisque d'après ZIMEN (1982), un haut niveau de peur inhibe la tendance à l'agressivité et à l'attaque.

➤ *Le port de la queue*

SCHENKEL (1946) a porté une attention particulière au port de queue des individus. En effet, la queue est l'un des éléments visuels les plus dynamiques. Son positionnement, ses mouvements, peuvent accroître la taille apparente d'un individu ou conférer un avantage technique dans un combat.

Figure 17: Variation du port de la queue (d'après SCHENKEL, 1946).



Deux positions extrêmes sont remarquables (**Figure 17**): la queue dressée (a, b, c) au dessus du plan du dos voire même perpendiculairement reflète l'état de confiance, d'assertivité d'un individu ; au contraire, la queue portée très basse, entre les postérieurs, souligne la soumission ou la peur d'un individu (i, j, k). Les loups de rangs (ou de motivation) intermédiaires portent la queue entre ces deux extrêmes.

Les battements de queue peuvent être présents dans un contexte amical mais aussi dans une relation de soumission ; le mouvement est alors accompagné d'un balancement du train postérieur. Des mouvements légers de la queue, de faible amplitude, peuvent refléter un état d'attention proche de l'agressivité. Le port de queue relevé découvre toute la région anale au contraire de la queue portée basse qui recouvre entièrement cette région. Le comportement dit de « présentation anale » est important chez les loups.

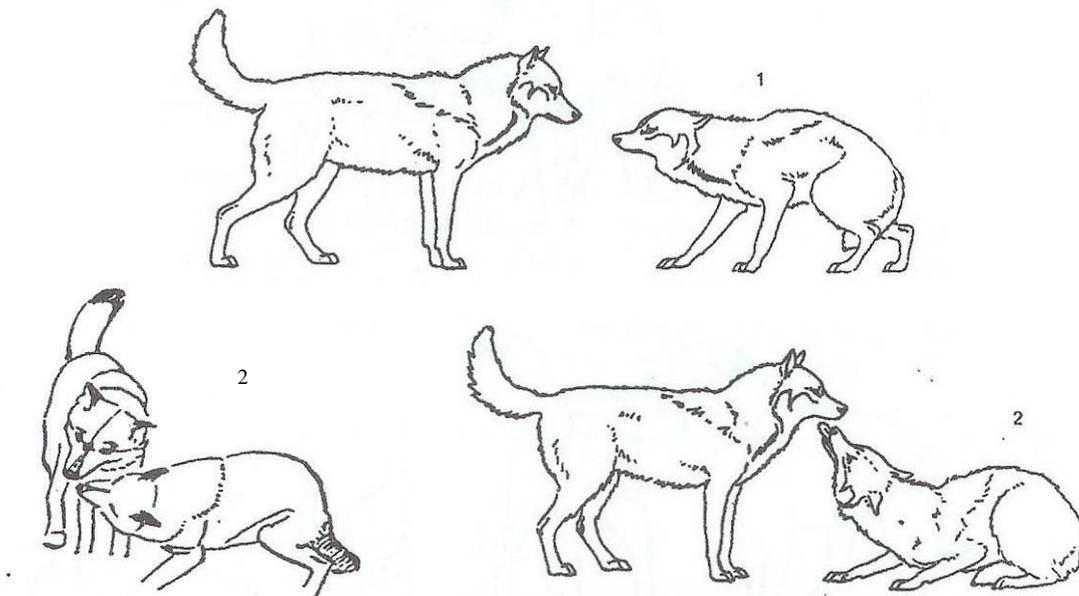
➤ *Les attitudes posturales : soumission / agression*

SCHENKEL (1946) a mis en évidence l'occurrence de certains schémas comportementaux résultant de combinaisons de signaux visuels, et étant observables dans l'ensemble des meutes de loups (**Figure 18** et **Figure 19**). Il a ainsi décliné le comportement de soumission en deux catégories : la soumission active et la soumission passive.

Dans un contexte de soumission active (**Figure 18**), l'individu approche l'autre loup en position repliée, proche du sol, queue basse, oreilles rabattues sur la tête. Le loup soumis émet quelques petits battements de queue de faible amplitude et tente de renifler ou lécher le bout du museau de l'autre loup. Cet enchaînement d'actions est souvent visible lors de regroupement de la meute, lorsque le loup dominant est alors au centre de l'action.

Figure 18 : Attitude de soumission active (d'après SCHENKEL, 1946).

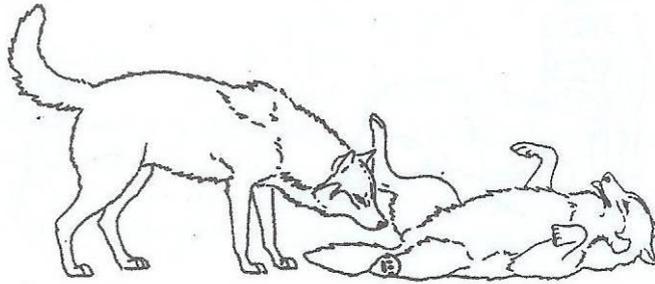
- 1- phase d'approche de l'individu soumis vers le dominant
- 2- individu soumis tente de renifler le museau de l'autre individu



La soumission passive (**Figure 19**) intervient plutôt lorsque le loup dominant cherche à approcher un autre individu soumis. Le loup soumis s'allonge alors sur le côté ou sur le dos, la queue repliée entre les pattes et les oreilles repliées en arrière de la tête. Si l'individu

dominant montre l'intention de renifler la région ano-génitale de l'individu allongé, ce dernier lève alors la patte afin de découvrir cette zone.

Figure 19: Attitude de soumission passive (d'après SCHENKEL, 1946).



Ces deux schémas posturaux illustrent les deux postures de soumission « extrêmes ». Cependant, bien d'autres variations au sein de ces séquences peuvent être observées. Ainsi, VAN HOOFF & WENSING (1987) ont étudié l'occurrence de ces comportements au sein d'une meute de loups captifs, en se basant sur un répertoire comportemental plus étoffé avec 21 postures envisageables. Sur les 80 000 comportements relevés, la soumission active, telle que décrite par SCHENKEL (1946), représentait 3 à 10 % des comportements de soumission ; la soumission passive était par ailleurs bien moins fréquente, de l'ordre de 1 à 2 %. Ces postures, bien que n'étant pas les seules à relever de la soumission, restent quand même les plus significatives pour conclure à la potentielle relation de dominance/subordination entre deux individus. Cette étude a été d'ailleurs confirmée plus récemment par DERIX *et al.* (1993).

Il est aussi intéressant de noter que ces comportements de soumission active et passive semblent faire écho aux comportements observés chez les jeunes louveteaux lors des comportements mis en œuvre pour stimuler la régurgitation et lors du léchage de la zone uro-génitale par la mère pour stimuler la miction et la défécation du jeune. FOX (1973) a d'ailleurs souligné cet aspect lors de ses observations en 1972. En effet, dans une meute de loups captifs de 30 individus, il observa le léchage de la zone uro-génitale des louveteaux par la mère de leur naissance à l'âge de 5-6 semaines afin de stimuler la miction et la défécation. La mère continue de faire de même pour ses louveteaux âgés de 6-8 semaines lorsque ceux-ci viennent d'uriner ou de déféquer. Il est possible aussi que les louveteaux viennent au contact

de leur mère chercher spontanément ce léchage. Ce comportement fut retrouvé chez les loups adultes comme marqueur de liens sociaux bien spécifiques (sexuel ou filial) entre les individus. Ceci illustre bien l'acquisition de marqueurs comportementaux dès le plus jeune âge, ces derniers persistant au cours du temps tout en revêtant une nouvelle signification.

➤ *Les configurations posturo-faciales : de multiples combinaisons en lien avec les interactions*

Les attitudes faciales et les postures corporelles décrites précédemment ne représentent pas une étude exhaustive de l'ensemble des signaux visuels possiblement émis par le loup. Les études poussées de certains auteurs (par exemple FEDDERSEN-PETERSEN, 1991) ont mis en évidence la présence d'au moins onze régions faciales chez le loup, chacune d'elles pouvant donner lieu à l'expression de deux à treize signaux différents. La communication visuelle résulte donc d'un ensemble de signaux émis sous forme de combinaisons, dont la subtilité et la complexité ne peuvent être entièrement perçues par un observateur humain. Ces combinaisons de signaux forment des configurations visuelles, près de 85 configurations ont été dénombrées par FEDDERSEN-PETERSEN (1991).

Il ne faut pas non plus s'affranchir d'autres variables accompagnant ces mimiques. Chaque expression du corps est aussi caractérisée par une vitesse d'exécution, une intensité, une souplesse ou une rigidité. La diversité d'exécution du relevé des babines, accompagné ou non d'un mouvement de langue, et découvrant ainsi les crocs en est le témoin.

MAC LEOD (1997) suggère par ailleurs que les signaux émis au cours d'une interaction peuvent se hiérarchiser, la posture de queue étant par exemple plus importante que la position des oreilles. Ceci est donc extrêmement difficile à prendre en considération pour un observateur.

Il est donc crucial de tenir compte du contexte dans lequel se déroule chaque interaction et de garder à l'esprit que les signaux de communication reflètent aussi l'état émotionnel interne des individus. Des signaux ambivalents peuvent être émis au cours d'une même interaction, comme le montrent FATJO *et al.* (2007) dans leur étude.

Enfin, l'ensemble des signaux de communication, notamment posturaux, sont à replacer dans leur contexte global mais aussi à observer de façon dynamique et non pas statique, comme le propose MORAN (1982) dans son étude.

Une étude relativement récente de FATJO *et al.* (2007) s'est intéressée à l'ambivalence des signaux agonistiques émis au cours d'interactions sociales au sein d'une meute de 6 loups

captifs, élevés au contact de l'homme. La hiérarchie du groupe était préalablement connue. Au cours des observations, un loup montrant à la fois des signaux visuels se rattachant à la « dominance » et à la « soumission » était considéré comme émetteur de signaux ambivalents. Au préalable, une classification de chaque signal visuel a été réalisée afin de connaître le « pattern » des deux catégories « dominance » et « soumission » (**Tableau 4** et **Figure 20**).

Tableau 4: Signaux de communication visuelle et interprétation éthologique (d'après FATJO, *et al.*, 2007).

Signal visuel		Dominance	Soumission
Position des oreilles	<i>Dressées</i>	X	
	<i>Baissées</i>		X
	<i>Repliées</i>		X
Position de la queue	<i>Dressée - horizontale</i>	X	
	<i>Basse</i>		X
	<i>Entre les pattes</i>		X
Gueule		X	
Langue	<i>Crocs visibles</i>		X
Babines	<i>Léchant les babines</i>	X	
	<i>Arrondies</i>		X
	<i>Retroussées</i>		X
Mouvement	<i>Distance augmentée</i>	X	
	<i>Distance diminuée</i>		X

Figure 20 : Pattern de « soumission » : oreilles baissées, queue basse entre les pattes, posture du corps recroquevillée (Photographie originale : AS.GAUVIN).

Photographie de « Tala », femelle de la meute des Erps du Parc Alpha (Mercantour).



Les résultats obtenus ne peuvent être extrapolés à une meute de loups sauvages, le comportement des loups en meute étant en partie à relier avec leur environnement. Par exemple, il est aisé de comprendre que le niveau d'agression dans une meute de loups sauvages est moindre, puisque ces derniers ont la possibilité de se disperser spatialement pour éviter le conflit direct.

Dans cette étude, les interactions agonistiques avaient lieu principalement entre individus du même sexe, et plus fréquemment entre les mâles. Cela reflète la séparation entre la hiérarchie instaurée entre les mâles et celle instaurée entre les femelles, la différence de stratégie dans l'établissement des liens sociaux - notamment au cours de la période de reproduction - entre mâles et femelles, ou encore l'existence de patterns d'interactions sociales différents en fonction du sexe des individus et de la composition de la meute.

L'expression de signaux ambivalents au cours d'interactions sociales au sein d'une meute de loups captifs semble être un fait courant, sans lien apparent avec le statut social des individus. Un haut niveau d'ambivalence a même été remarqué chez les individus de haut rang. Plusieurs interprétations sont possibles. SCHENKEL (1967) considérait que la présence de signaux ambivalents chez un individu de haut rang était signe de tolérance mais montrait aussi l'incapacité de cet individu à affirmer sa supériorité. Cependant, il est raisonnable de penser que cette ambivalence peut refléter un état de stress social et d'instabilité de statut ou encore être stratégique dans le but d'éviter une montée de l'agressivité. L'agressivité et la

dominance ne sont pas des termes équivalents, et aucun lien systématique ne peut être fait entre l'agressivité d'un individu et son rang social (REISNER, 2002). Ainsi, dans cette étude, les individus soumis ont exprimé une plus forte tendance à relever les babines et montrer leurs crocs, face au dominant reproducteur qui au contraire adoptait une posture oreilles abaissées, regard fuyant. Cette attitude du loup dominant peut servir à ritualiser l'agression afin de ne pas mener à un conflit ouvert. Il est en effet rare que des agressions directes soient réalisées. Enfin, il est important de souligner à nouveau, que cette étude montre encore une fois que le port de queue est sans doute l'un des meilleurs indicateurs du rang social des individus.

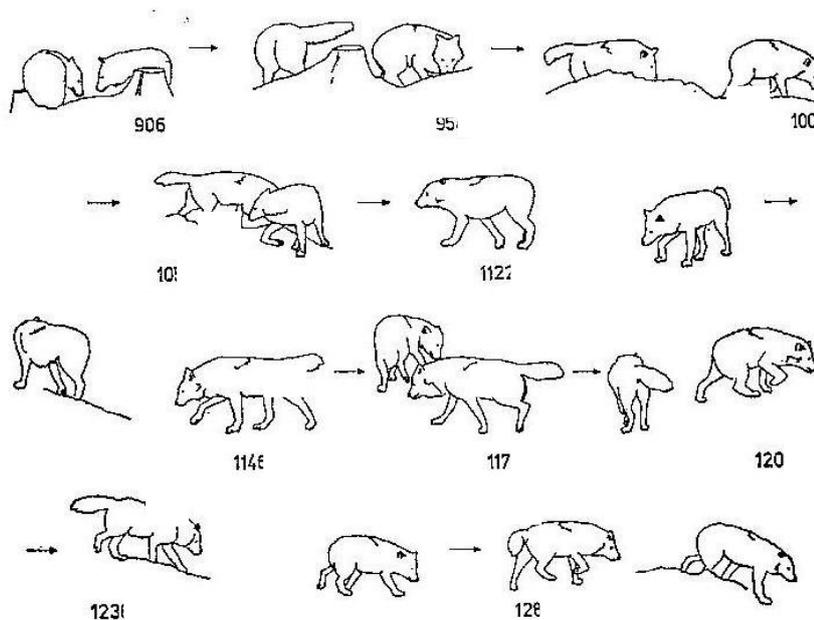
4) Communication posturale dynamique au cours de « conflits ritualisés »

Les conflits et interactions agonistiques font partie du lot quotidien de la vie d'une meute de loups. Ils surviennent aussi bien entre meutes de loups ou bien entre individus d'une même meute. Cependant, si les comportements agressifs peuvent aller jusqu'à occasionner de sérieuses blessures ou même la mort du loup lors de conflit entre meutes, ils restent beaucoup plus modérés lors de conflit entre individus d'une même meute. La plupart des conflits mettent en jeu des signaux visuels et vocaux évoqués précédemment, des postures de dominance / soumission et des comportements d'évitement.

Les comportements d'agression ont fait l'objet de plusieurs études. Ainsi, SCHENKEL (1967), LORENZ (1966) et FOX (1973) se sont attachés à décrire les différents aspects, pris isolément, des interactions agressives. MORAN (1982) a pour sa part décrit l'ensemble des séquences comportementales menant à l'agression. Il reprend ainsi la notion de « conflits ritualisés » évoquée par SCHENKEL (1967) et détaille les interactions selon trois critères : la distance relative au cours de l'interaction entre les deux individus acteurs, leur orientation respective, et leur point d'opposition (parties du corps les plus proches des deux individus interagissant). Quatre configurations stables et récurrentes sont donc mises en évidence ainsi que la présence de cinq séquences de transition menant d'une configuration à une autre. Dans toute interaction, de nombreuses parties du corps du dominant (D) et du subordonné (S) ont des positions différentes et nettes, c'est ainsi que les configurations suivantes peuvent être décrites :

- l'action de « *following* » ou configuration « se suivre » : lorsque les deux loups sont à une distance de plus d'une moitié de loup, le loup subordonné avance généralement poursuivi par le loup dominant (**Figure 21**).

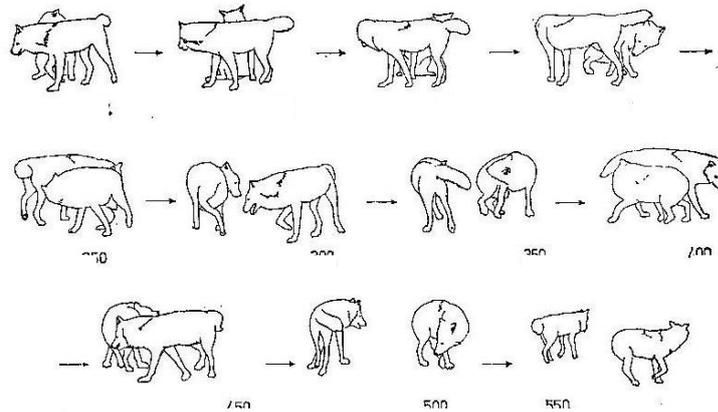
Figure 21 : Action de « *following* » ou configuration « se suivre » (d'après MORAN, 1982).



Le point d'opposition se situe entre la tête de D et l'arrière de S. Les deux individus sont séparés d'une distance d'au moins un-demi loup et l'orientation reste à peu près parallèle pendant toute l'interaction. L'orientation est maintenue de manière très stable, l'opposition et la distance relative sont soumises aux aléas du terrain lorsque les loups doivent contourner des obstacles. Ainsi, lorsque S tourne, D tourne au même endroit ; la mimétique d'action entre S et D est frappante.

- l'action de « *circling* » ou configuration circulaire : cette configuration reprend les mêmes distances que la précédente mais avec un pivotement du loup subordonné qui tourne la tête vers son adversaire (**Figure 22**).

Figure 22 : Action de « *circling* » ou configuration circulaire (d'après MORAN, 1982).

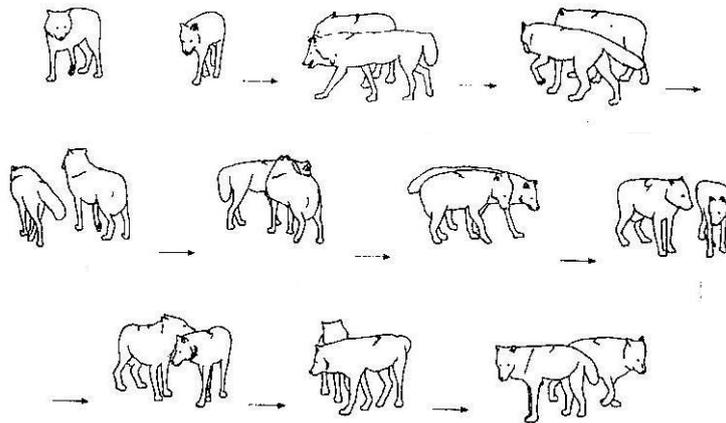


Les loups se déplacent lentement en position antiparallèle, la tête de D étant proche de l'arrière train de S. Tout au long de cette interaction, la distance entre les deux individus est maintenue à une demi-longueur de loup au moins, l'orientation reste antiparallèle et l'opposition demeure à l'arrière de S. Les deux loups bougent continuellement l'avant de leur corps tout en avançant très peu.

Les deux séquences décrites ainsi, sont souvent alternées lors d'une interaction, l'action de suivre durant en moyenne plus longtemps que la configuration circulaire.

- l'action de « *twist and turn* » ou configuration pendulaire en rond : les loups sont plus proches et s'opposent brutalement encolure à encolure (**Figure 23**).

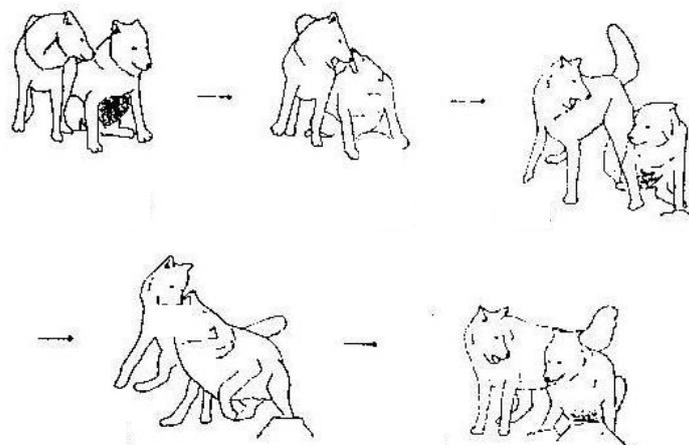
Figure 23 : Action de « *twist and turn* » ou configuration pendulaire en rond (d'après MORAN, 1982).



Les deux loups maintiennent une orientation de 45° à 90° l'un par rapport à l'autre, avec une distance variant entre un contact et une demi longueur de loup. Les points d'opposition sont au niveau de la région des épaules de D et de la partie antérieure de S.

- l'action de « *hip thrust* » ou d'appui de la hanche : les loups entrent en contact (**Figure 24**).

Figure 24 : Action de « *hip thrust* » ou d'appui de la hanche (d'après MORAN, 1982).



Cette configuration implique un contact réel entre les deux loups. Leurs orientations relatives sont parallèles et les points d'opposition sont similaires à ceux décrits pour la configuration pendulaire en rond, bien que légèrement plus en arrière. La position statique alterne avec de réelles poussées de hanche. D a tendance à se détourner de S après la poussée mais les points d'opposition restent les mêmes. Cette configuration s'accompagne souvent de tentatives de morsure des deux animaux près de la tête et de l'encolure. Par ailleurs, les loups grognent souvent bruyamment, et montrent les crocs ; des mouvements de queue importants peuvent être remarqués.

Ces quatre configurations peuvent être résumées ainsi, selon la distance, l'orientation et les points d'opposition des individus concernés (**Figure 25**).

Figure 25 : Bilan des quatre configurations définies ci-dessus, en fonction de la distance, de l'orientation et des points d'opposition des deux individus (d'après MORAN, 1982).

	DISTANCE	ORIENTATION ^a (S/D)	OPPOSITION ^b (S/D)
Configuration circulaire	$> \frac{1}{2}w$		
Action de « Se suivre »	$> \frac{1}{2}w$		
Configuration pendulaire en rond	$< \frac{1}{4}w$		
Appui de hanche	contact		

Les traits pleins indiquent les points de stabilité des configurations

Les surfaces noircies indiquent les points d'opposition stables de chaque configuration

B- Ontogenèse des comportements agonistiques et des jeux sociaux

Durant leur première année de vie, les juvéniles expriment des comportements de jeux sociaux à une fréquence élevée : jeux de mimiques, lutte, morsure, saut, course, jeux sexuels.

Les louveteaux bougent très peu dans la tanière pendant leurs premières semaines de vie et se maintiennent à proximité d'une source de chaleur : les autres membres de la portée et la mère. Ils mordillent, sucent, et mâchonnent les objets à proximité. Ainsi, durant le premier mois, les louveteaux n'interagissent pas entre eux. Ils évoluent individuellement et développent leur sensibilité à l'environnement. C'est seulement au cours du deuxième mois de vie que les louveteaux deviennent sensibles et réceptifs aux actions de leurs frères et sœurs, qu'ils considèrent comme des partenaires sociaux. Les jeux sociaux commencent alors à apparaître, établissant les premières relations sociales entre les louveteaux. Lors de ces jeux, les louveteaux expriment des patterns comportementaux que l'on retrouve dans les interactions agonistiques ou de prédation chez les individus adultes, de manière différente. L'intensité, l'amplitude des signaux, le changement d'expression, diffèrent et sont souvent accompagnés de vocalisations caractéristiques du jeu, très différentes de celles émises dans un contexte d'agressivité (FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).

1) Jeux de mimiques

Au cours des trois premiers mois de vie, 19 % des comportements sociaux observés chez les louveteaux incluent des signaux faciaux exagérés, s'apparentant ainsi à des jeux de mimiques (FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).

Le répertoire des mimiques comprend à cet âge au moins 23 signaux individuels, d'intensité variable. Les jeux de mimiques, caractérisés par des mouvements faciaux et corporels exagérés sans mise en contact directe des deux individus, sont observés de plus en plus fréquemment à partir de la quatrième semaine de vie. Ces comportements impliquent deux louveteaux, assis, couchés ou debout face à face de façon à pouvoir communiquer visuellement.

Au début (4 à 6 semaines), chaque signal est exprimé de façon exagérée et un seul signal de jeu par expression faciale est réalisé. La **figure 26** montre par exemple une mimique de jeu avec seulement un plissement de museau chez un louveteau de six semaines. La **figure 27** montre le même type de signal avec la gueule ouverte, souvent utilisé comme signal d'invitation ludique.

Figure 26: Jeu de menace, exprimé par un froncement du museau chez un louveteau de 6 semaines (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



Figure 27: Jeu de menace, exprimé par un froncement du museau, gueule ouverte, chez un louveteau (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



Après l'âge de 7-8 semaines, les signaux de communication visuelle émis par les louveteaux augmentent qualitativement, et sont ainsi mieux exprimés, et quantitativement ; un grand nombre de combinaisons différentes est alors observé et chaque mimique comprend plusieurs signaux exagérés. Ainsi, plusieurs comportements agonistiques, d'apaisement et de contact, sont exprimés à l'aide de mimiques faciales impliquant des éléments tels que le museau, les lèvres, les yeux, la peau du front et les oreilles. Chaque mimique de jeu de menace reste caractérisée par l'intensité élevée d'un petit nombre de signaux spécifiques (FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).

Figure 28 : Jeu de menace, exprimé par un pattern gueule ouverte, museau froncé, dents découvertes, chez des louveteaux de 8 semaines (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



La **figure 28** évoque donc un jeu de menace, gueule ouverte, museau froncé, dents découvertes, chez des louveteaux de 8 semaines. Les oreilles restent en position « neutre », le corps est détendu, le regard n'est pas fixe, contrairement à l'attitude posturale caractéristique de la menace vraie exprimée chez l'adulte (**Figure 29**).

Figure 29: Attitude défensive chez le loup adulte : oreilles rabattues en arrière, babines retroussées, gueule fermée, crocs découverts, regard fixe en coin, posture reflétant un état de tension corporelle (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



Le regard est également important pour comprendre ces mimiques. Les louveteaux se regardent sur le côté, le regard dirigé sur un point localisé entre eux, dans le vide, ou sur un autre point que la face. Ce coup d'œil, découvrant la sclère au niveau du canthus latéral, est typique du « *play-look* » (regard incitant au jeu). Le partenaire dans cet exemple répond par une morsure d'invitation au jeu, de faible intensité. La mimique de jeu peut être interrompue par une interaction déclenchant le jeu comme un coup de tête pour solliciter son congénère. Au contraire, chez le loup adulte, dans un contexte de menace, le regard sera fixe, dirigé vers le partenaire, souvent latéralement.

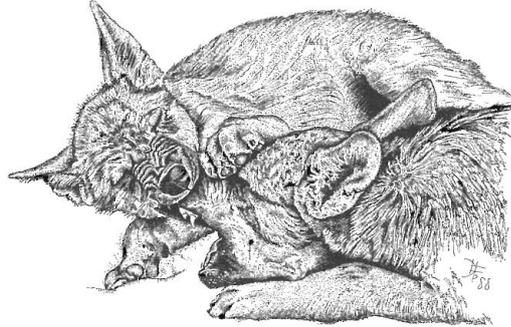
Enfin, la réponse à une mimique de jeu est différente selon le premier signal qui est exprimé. Une séquence de signaux visuels peut être absolument identique à l'exception du premier signal émis, la réponse du partenaire sera fonction du premier signal observé.

2) Autres jeux

En comparant les jeux sociaux, précédemment décrits, observés au cours de la première année à l'ensemble des patterns comportementaux, il apparaît que les jeux impliquant le contact (action volontairement dirigée vers un partenaire, avec contact physique) sont les premiers à apparaître. Cependant la fréquence de ces derniers est faible jusqu'à l'âge de 2-3 mois. Ces jeux avec contact physique regroupent les morsures et les bagarres à connotation ludique ; ils imitent des combats de faible intensité. Il est très rare que de vraies morsures soient infligées et dans ce cas, l'interaction est immédiatement stoppée par les louveteaux.

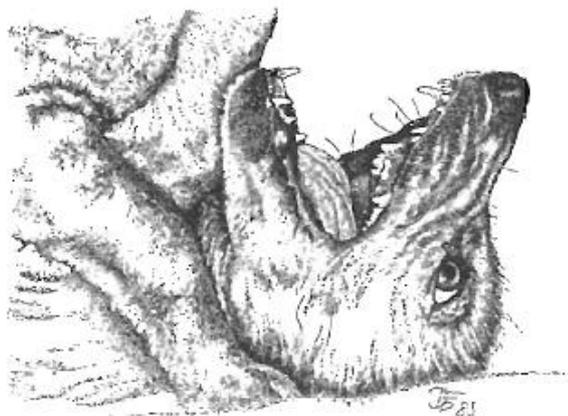
Les jeux de morsures des très jeunes louveteaux impliquent quasi exclusivement des contacts museau à museau, des mordillements des oreilles, des joues, des membres et de la queue (**Figure 30**). A huit semaines, les morsures sont dirigées en région du cou, de la gorge et des épaules, accompagnées de comportements de bagarres ludiques.

Figure 30 : Mordillement du museau entre louveteaux, lors d'un jeu de lutte – mimique et posture d'agression au cours du jeu (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



Après l'âge de trois mois, ce type de contact au cours du jeu prend une signification supplémentaire : un louveteau va d'abord jouer, puis adopter la position sur le dos, envoyant ainsi des messages corporels invitant l'autre individu à jouer un rôle de supériorité sociale (**Figure 31**). Cette configuration peut être renversée entre les deux individus, et des postures ou mimiques de soumission peuvent venir s'ajouter. Ces jeux de contact avec échange successif des rôles des louveteaux, s'accompagnent souvent de courses et poursuites.

Figure 31 : Mimique et posture de soumission exprimées au cours d'un jeu de lutte (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



L'apparition de ces signaux de soumission et d'agression reflète selon MAC LEOD (1996) un changement dans la stratégie comportementale. Au fur et à mesure que les louveteaux grandissent, les situations sociales qui sont jouées dans les différents jeux sociaux correspondent de plus en plus à des situations comportementales qu'ils expérimenteront adultes.

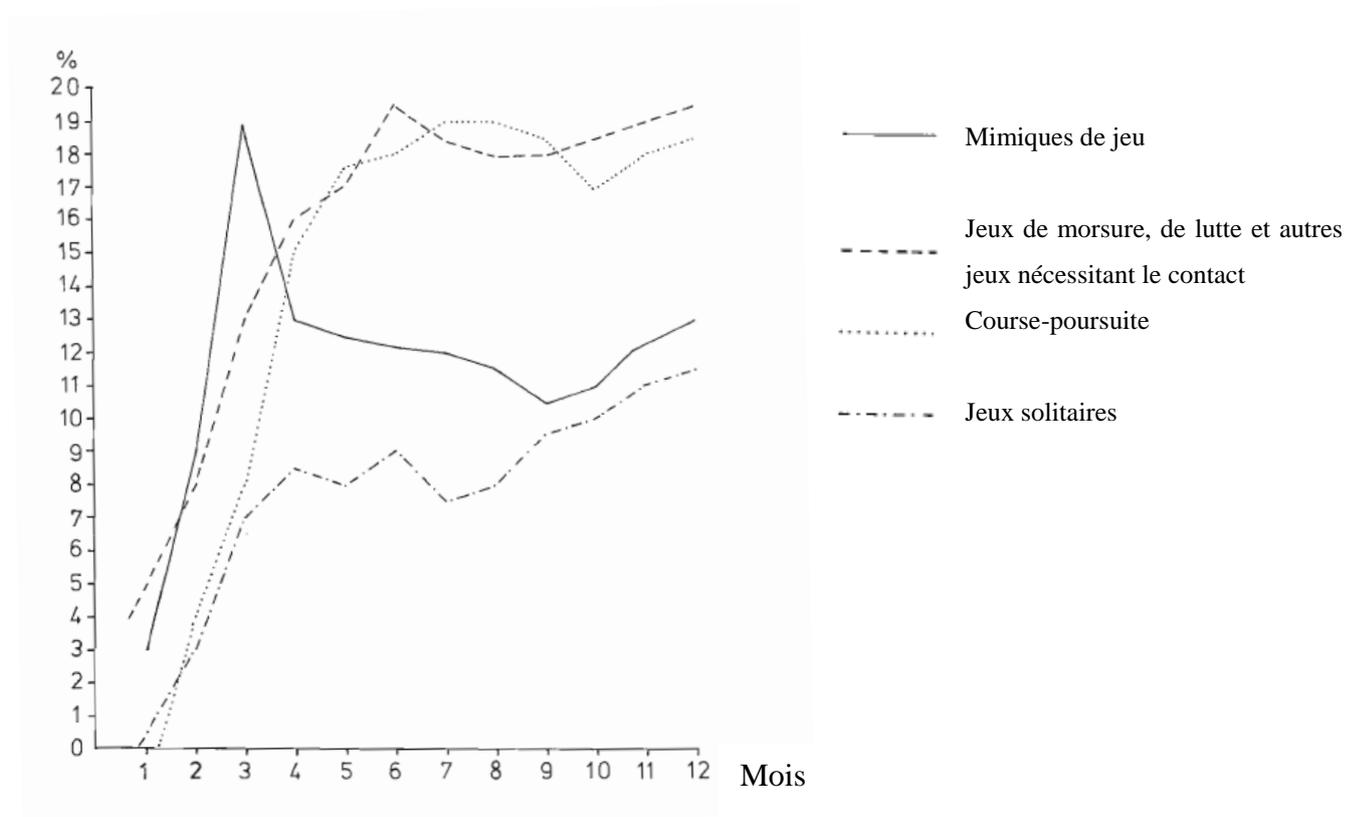
Des jeux utilisant des séquences propres aux comportements reproducteurs (léchage de la zone uro-génitale, monte...) sont également réalisés, mais dans une moindre mesure.

Enfin, FEDDERSEN-PETERSEN (1991) a étudié la manifestation de certains items comportementaux en lien avec des mimiques posturales précises chez les louveteaux. Par exemple, jusqu'à sa cinquième semaine, lorsqu'un louveteau lève la queue verticalement, il mord un congénère dans 30 à 70 % des cas. De plus, plus de 56 % des morsures réalisées entre le 28^{ème} et le 30^{ème} jour sont réalisées avec la queue dressée. Cependant, au cours du troisième mois, les louveteaux ne réalisent plus cet item. FEDDERSEN-PETERSEN (1991) émet l'hypothèse que le fait de lever la queue est initialement une expression comportementale incontrôlable, un état émotionnel interne. Par la suite, le loup sub-adulte (autre dénomination du louvart) développerait un contrôle sur cette expression et serait capable de la maîtriser. Dans une autre étude, MAC LEOD (1997) a pu mettre en évidence une association de plus en plus structurée entre les différentes composantes posturales au cours du développement. Alors que la plupart des composantes posturales sont rapidement acquises, leurs associations se développent graduellement au cours de l'ontogenèse, avec une différenciation et une intégration croissante. Cette structuration croissante se traduit par un couplage de plus en plus étroit entre certains items et une plus grande dissociation parmi d'autres. Selon l'auteur, chacune de ces combinaisons pourrait révéler des messages distincts de ceux fournis par chacun des signaux pris isolément. Les jeux entre louveteaux ainsi que les contacts avec les adultes joueraient un rôle essentiel dans cette structuration.

En conclusion, la **figure 32** ci-dessous résume ainsi la fréquence des différentes catégories de jeux exprimés par les louveteaux au cours de leur première année de vie. Les jeux de mimiques très présents au cours des 4 premiers mois de vie laissent progressivement place aux jeux impliquant du contact direct entre les louveteaux - jeu de menace, jeu de lutte, course-poursuite... Les jeux solitaires sont, quant à eux, bien moins fréquents

comparativement aux jeux sociaux impliquant deux partenaires et se développent progressivement au cours de leur première année de vie.

Figure 32 : Fréquence des différentes formes de jeu au cours de la première année de vie du loup (d'après FEDDERSEN-PETERSEN, 1991).



La communication des loups au sein de la meute est très développée et s'effectue donc selon plusieurs modalités : olfactive, acoustique et visuelle. Les mimiques faciales, les expressions posturo-faciales, développées dès le plus jeune âge par les louveteaux, sont la base d'une communication posturale dynamique. Cette communication visuelle est importante pour la compréhension de l'organisation de la meute, et notamment pour caractériser les interactions sociales (agonistiques et affiliatives principalement) permettant l'établissement d'une hiérarchie dans la meute.

IV- Organisation sociale au sein d'une meute

A- Hierarchie

Une meute de loups est donc constituée d'un couple reproducteur et des jeunes loups nés dans les deux ou trois années précédentes. Comme l'ont perçue MURIE (1944) et SCHENKEL (1946), la vie sociale d'une meute de loups s'établit selon un équilibre entre les comportements conflictuels (agonistiques) et les comportements cohésifs (affiliatifs). La part de ces comportements au sein d'un groupe d'individus varie en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires et de la composition intrinsèque de la meute. Les comportements affiliatifs dits de cohésion se rapportent à tous les comportements qui permettent de réduire les distances interindividuelles. A l'inverse les comportements agonistiques (dits de conflits) visent à augmenter les distances interindividuelles (FENTRESS *et al.*, 1987). L'expression de ces comportements, au sein d'une meute, est à l'origine d'une organisation hiérarchique.

1) Définition du concept de hiérarchie de dominance au sein d'une meute de loups

Comme défini par IMMELMANN (1990), le concept de hiérarchie s'attache à « décrire la distribution ordonnée des droits et des devoirs au sein d'un groupe d'animaux d'une même espèce sociale ».

Les premières études s'intéressant à ce concept sont apparues avec la hiérarchie de becquetage chez les poules. L'observation des poules domestiques (*Gallus gallus domesticus*) par SCHJELDERUP-EBBE (1935) a mis en évidence un « *pecking order* » (ordre de becquetage), classement selon lequel le rang d'un individu au sein du groupe est obtenu après un affrontement deux à deux. Le vainqueur est alors appelé « dominant » (D) et le perdant « subordonné » (S). Le concept de relation dominance/subordination répond à des critères précis (TITEUX *et al.*, 2013) :

- existence d'une interaction agonistique avec des comportements d'agression, d'évitement ou de soumission. A l'issue de celle-ci émerge un vainqueur et un vaincu, deux individus étant en compétition.

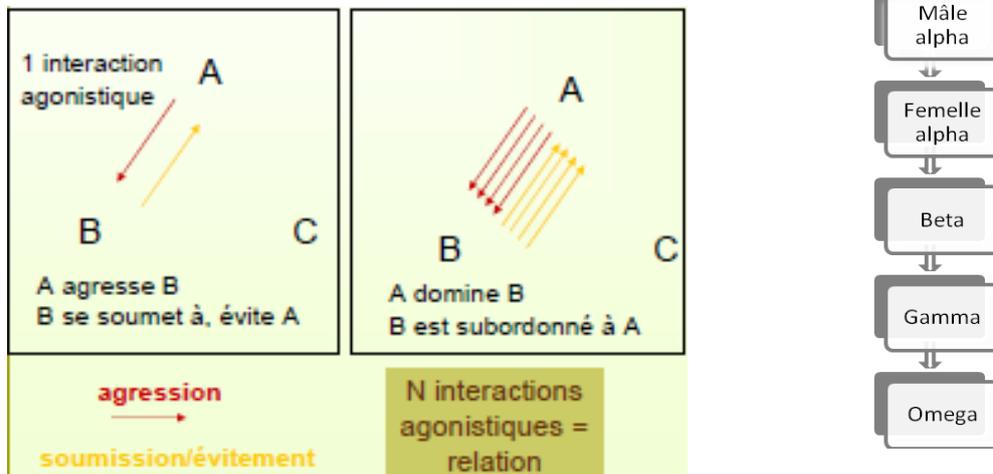
- la relation de D/S entre deux individus d'une même espèce est un type de relation qui s'établit à partir de la répétition d'interactions agonistiques. Un individu devient dominant, l'autre subordonné.

- un facteur d'apprentissage peut intervenir : le résultat des interactions précédentes est prédictif de l'issue des interactions suivantes. La dominance est une relation « apprise » (BERNSTEIN, 1981 et ZIMEN, 1982).

La hiérarchie de dominance / subordination est donc mise en évidence suite à l'analyse des différentes relations de dominance / subordination existant entre chaque dyade au sein d'un groupe d'individus. Le statut social d'un individu est ainsi déterminé à l'issue de relations agonistiques dyadiques. Le statut correspond au dominant ou au subordonné se réfère donc à une relation dyadique, alors que le rang indique la position dans la hiérarchie de dominance. Il est donc primordial de ne pas confondre les notions de statut et de rang social. Le statut de dominant précise le lien au sein d'une dyade donnée, et révèle l'asymétrie de la relation au cours d'un affrontement. Alors que le rang de dominant se rapporte à la position d'un individu au sein d'une hiérarchie de dominance et peut être décrite par un chiffre ordinal - numéro 1, une lettre - alpha - ou encore un qualificatif - rang élevé. Ainsi, au sein d'une meute, le rang de dominant est déterminé après étude des relations au sein de toutes les dyades possibles. La résultante peut donc mener à l'établissement d'une hiérarchie linéaire simple ou complexe, ou encore circulaire.

Initialement, la plus simple des structures sociales décrite chez le loup, suite à des observations réalisées sur des meutes captives, était la hiérarchie de dominance linéaire (**Figure 33**). Le loup vainqueur des conflits est donc le mâle ou la femelle dite « alpha », le loup perdant contre l'individu « alpha » mais gagnant contre les autres étant dit « bêta ». En bas de cette chaîne l'individu constamment battu par les autres s'avère donc être le loup « oméga ». L'emploi de ces termes « alpha, bêta... ,oméga » peut porter à confusion dans des meutes et ce d'autant qu'il est prouvé que la structure sociale d'une meute sauvage est parfois beaucoup plus complexe.

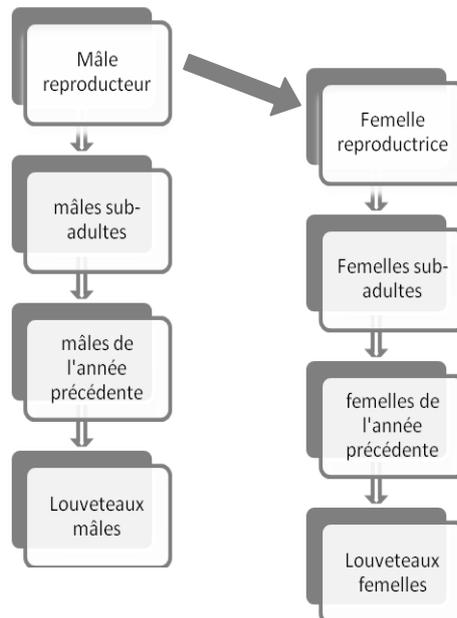
Figure 33 : Hiérarchie linéaire : l'organisation des dyades fait apparaître une transitivité. Si A domine B et B domine C alors A domine C (d'après TITEUX *et al.*, 2013 et PACKARD, 2003).



L'établissement d'une hiérarchie linéaire est possible lorsque les individus sont introduits un par un au sein d'un groupe pour lequel relations dyadiques de dominance/subordination sont bien établies et basées sur la capacité de chaque individu à gagner un conflit (PACKARD, 2003). Aussi, ce concept initial de hiérarchie linéaire fondé uniquement sur les relations dyadiques entre individus, fut complété. Ainsi, SCHENKEL (1967), lors de son étude sur une meute de 10 loups tenus captifs dans un enclos de 200 m², évoque une relation de dominance au sein de chaque sexe, mâle et femelle. Les études de MECH (1970), consolidées par ZIMEN (1975) y incluent même la notion d'âge. Dans sa publication scientifique, ZIMEN (1975) se base sur une meute de loups captifs formée d'individus n'ayant aucune relation de parenté, ce qui diffère donc fortement d'une meute sauvage qui est normalement constituée des parents et de leur descendance. Ce modèle est donc une représentation schématique simplifiée (NEAULT, 2003 et PACKARD, 2003).

Un autre modèle est aussi développé, celui de la hiérarchie graduée selon l'âge. Il relève du fait que les jeunes sont plus timides face aux adultes. Les louveteaux, qui peuvent avoir des jeux parfois durs entre eux, sont sous la dominance du reste des adultes. Lorsque les jeunes atteignent l'âge de la maturité, les conflits ont tendance à avoir lieu entre femelles ou bien entre mâles, d'où cette séparation par sexe de la hiérarchie. L'hypothèse de relations de dominance entre mâles et femelles selon les différents âges a aussi été évoquée (RABB *et al.*, 1967) établissant alors un modèle de hiérarchie complexe (**Figure 34**).

Figure 34 : Pyramide hiérarchique en fonction du sexe et de l'âge (d'après PACKARD, 2003).



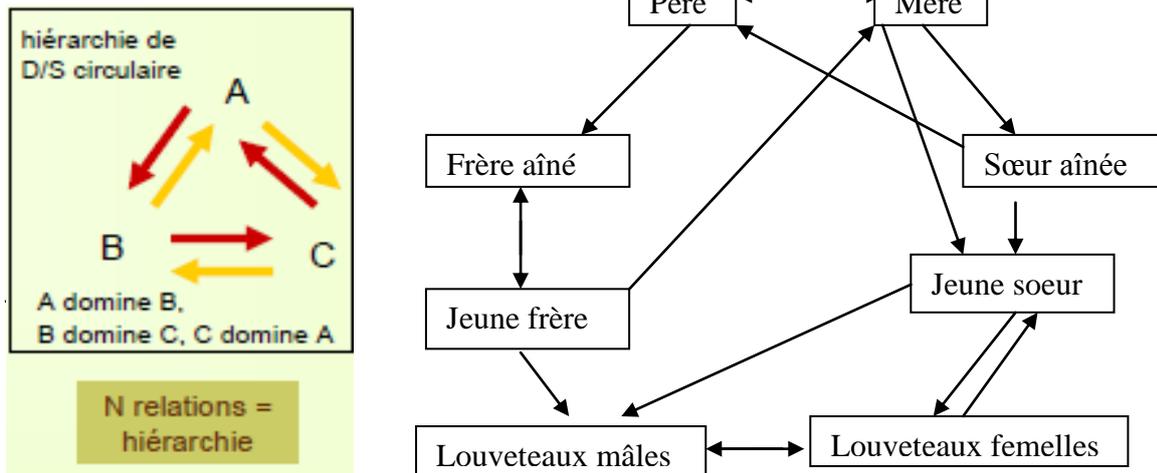
La majorité des études réalisées jusqu'alors s'intéressant à des meutes de loups captives, les résultats ne sont pas applicables aux meutes sauvages, comme le précisaient déjà, dans les années 70, RABB *et al.* (1967), FOX (1973) et BEKOFF (1977). Ces auteurs s'accordent pour dire que les comportements agonistiques souvent observés en captivité et sur lesquels ont été basées les études sur la hiérarchie sur le loup dans les années 70 peuvent être le résultat de conditions environnementales particulières (captivité, individus non familiaux, pas de possibilité de disperser).

Les observations des loups sauvages de l'île d'Ellesmere au Canada, réalisées par MECH (1999) pendant 13 étés, l'ont amené à conclure sur la complexité de l'organisation hiérarchique des meutes sauvages, chez lesquelles, les agressions entre individus demeurent rares par ailleurs. Les signaux de soumission peuvent même être observés dans certains cas comme des signaux d'apaisement car ils sont exprimés spontanément par des jeunes envers leurs parents et non pas provoqués par une agression. La structuration autour du noyau familial est donc primordiale (**Figure 35**). La hiérarchie s'établit alors autour du couple reproducteur en tenant compte des sexes des individus, des âges et des liens de parenté. Le couple reproducteur œuvre au maintien de la cohésion sociale de la meute. Le mâle reproducteur exerce un rôle prédominant dans les activités de chasse, de déplacements de la meute, alors que la femelle reproductrice va davantage se concentrer sur les soins aux jeunes

et leur protection. Les liens hiérarchiques entre les individus s'apparentent alors au concept de hiérarchie circulaire (TITEUX *et al.*, 2013 et PACKARD, 2003).

Figure 35 : Modèle de représentation de la hiérarchie circulaire (d'après TITEUX *et al.*, 2013 et PACKARD, 2003).

Les flèches (\longrightarrow) symbolisent les relations de « dominance » entre les individus.



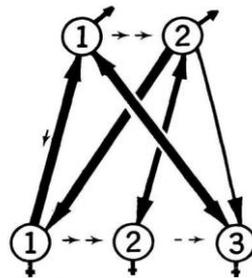
Toute représentation reste une simplification et aucun modèle ne correspond exactement à la réalité.

Plusieurs auteurs se sont donc intéressés aux dynamiques sociales et aux interactions agonistiques au sein de meutes de loups captives, afin d'apporter des précisions sur ce concept de hiérarchie de dominance. Il est intéressant de revenir sur cinq études réalisées respectivement par RABB *et al.* (1967), FOX (1973), LOCKWOOD (1979), MORAN (1982) et COLMENARES (1983).

2) Etudes de la hiérarchie au sein de meutes de loups en captivité

RABB *et al.* (1967) se sont intéressés à l'étude d'une meute de loups captifs au zoo de Chicago, composée de deux mâles et trois femelles. Deux des trois femelles eurent une portée à l'âge de deux ans, les petits furent tous retrouvés égorgés un matin, dans la tanière. Ceci soulève la question de l'existence de l'infanticide chez les loups. Les années qui suivirent, seule une femelle s'accoupla et donna naissance à une portée. Celle-ci se montrait très dominante sur les autres femelles qui ne pouvaient ainsi pas approcher un mâle et subissaient un harcèlement constant, en étant même recluses dans le bois. Durant les périodes de reproduction, les tensions entre individus au sein de la meute se faisaient plus présentes, et ce d'autant que la femelle reproductrice F1 montrait une préférence pour le mâle M1, qui préférait la femelle F3. F1 fut donc contrainte de s'accoupler avec M2. Ceci rappelle encore une fois la présence de préférence de partenaire exprimée par le mâle au sein d'une meute. Malgré ces tensions saisonnières, la stabilité et la cohésion sociale au sein de la meute furent maintenues (**Figure 36**).

Figure 36 : Sociogramme précisant les relations de dominance - flèches étroites - et de séduction - flèches larges - entre individus de sexes différents au cours de la saison de reproduction de 1963 (d'après RABB *et al.*, 1967).

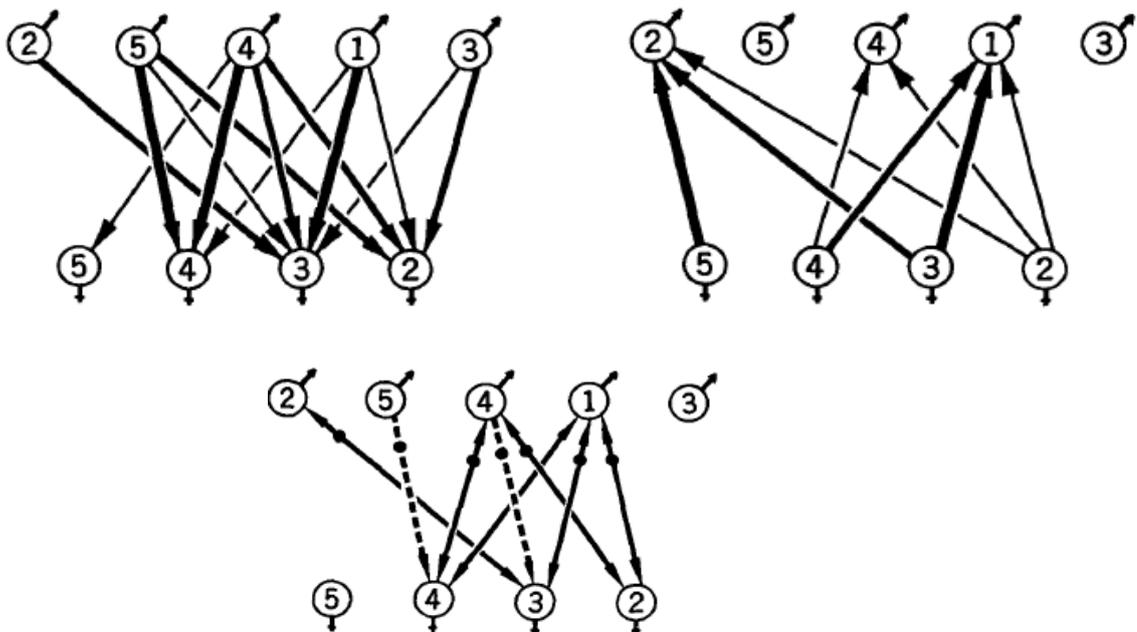


Des louveteaux des portées successives furent gardés au sein de la meute : une femelle F4 née en 1961, deux mâles M3 et M4 nés en 1962 et une femelle F5 née en 1963. Par ailleurs, en 1964, le mâle M1 fut soustrait à la meute, la femelle F1 s'accoupla sans soucis avec M2, ainsi qu'avec les deux autres jeunes mâles. Comme observé auparavant, la femelle F1 exerça une telle pression sur les autres femelles qu'elles ne purent s'accoupler. Après sa ré-introduction au sein de la meute, M1 ne fut plus dominant. Afin d'évaluer l'impact de l'absence de la femelle reproductrice F1 au sein de la meute, il fut envisagé de la placer dans un autre enclos. Mais, suite à un conflit avec F3, celle-ci mourut en 1964 d'une surinfection

systemique liée à ses blessures aux pattes. La femelle F4 devint alors femelle reproductrice et dominante. Cependant, les autres femelles s'accouplèrent et F3 donna naissance à une portée en 1965 dont F2 et F4 s'occupèrent aussi. En 1966, F5 sembla dominer les autres femelles mais ces dernières donnèrent toutes naissance à une portée sauf F5 (**Figure 37**).

Figure 37: Relation de séduction et accouplement au cours de la saison de reproduction en 1966 (d'après RABB *et al.*, 1967).

Le sociogramme en haut à gauche indique les interactions initiées par les femelles ; celui à droite, celles initiées par les mâles et enfin celui du bas celles initiées réciproquement. Sur le sociogramme du bas, les ronds sur les flèches signalent les liens copulatoires, les flèches discontinues précisent les interactions non réciproques ayant pourtant menées à l'accouplement. Les individus sont symbolisés par ordre de dominance de la gauche vers la droite.



Au cours de toutes ces saisons de reproduction, il est intéressant de revenir sur la préférence de partenaire. Celle-ci semble être liée à l'ordre de dominance établi lorsque les jeunes deviennent sexuellement matures. Cette meute de loups en captivité ne reflète pas la réalité d'une meute sauvage. Cependant, certaines observations concordent avec celles déjà réalisées par MURIE (1944), à savoir que le mâle « alpha » n'est pas forcément le père des louveteaux. La mise en évidence d'une préférence de partenaire exprimée tout spécialement par le mâle « alpha » confirme ce qui avait été précédemment évoqué. La dominance exercée par la femelle reproductrice sur les autres femelles au cours de la saison de reproduction fait

écho à la notion de dominance contextuelle. Lorsque ce statut de dominance n'est pas respecté, la meute est socialement plus instable, des accouplements multiples voire même des portées multiples sont observées.

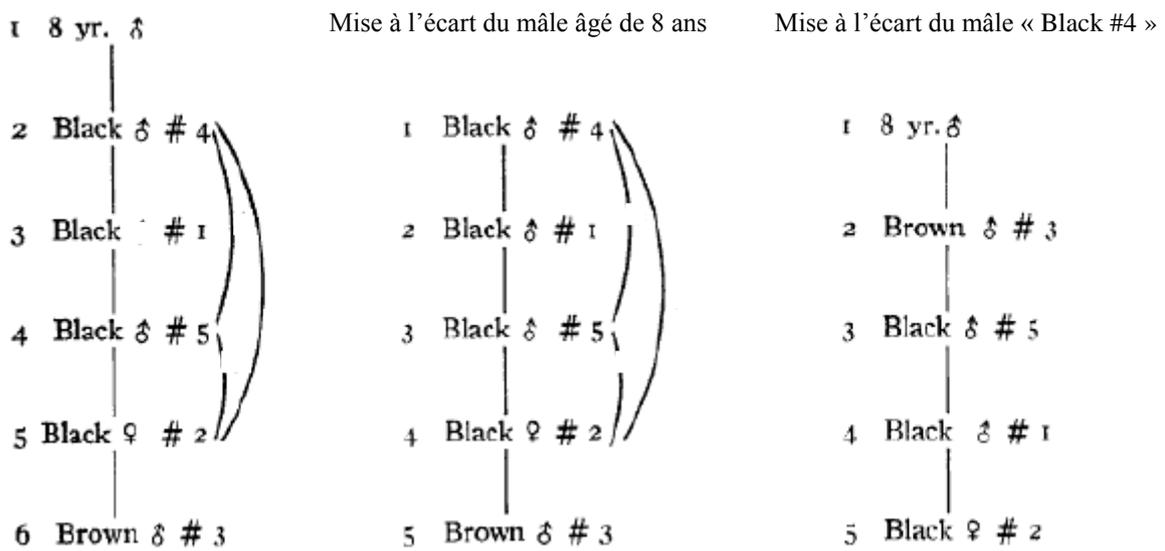
FOX (1973) étudia 3 meutes de loups en captivité, au Centre Arctique de Recherche en Alaska. Au total, 22 individus furent observés pendant l'été 1971 (**Tableau 5**). Au préalable, les hiérarchies au sein de ces trois meutes avaient été établies au cours de l'année 1970. Il porta une attention particulière aux interactions sociales entre les individus et à la dynamique sociale ainsi créée afin de connaître l'évolution entre 1970 et 1971. De plus, au sein de chaque meute, des individus choisis en fonction de la hiérarchie de dominance observée furent séparés de la meute pendant 3 jours avant d'être réintroduits.

Tableau 5: Composition des meutes observées (d'après FOX, 1973).

Meute 1	Meute 2	Meute 3
<ul style="list-style-type: none"> - Loup reproducteur mâle âgé de 8 ans - 1 femelle - 4 mâles - 5 juvéniles 	<ul style="list-style-type: none"> - Louve âgée de 4 ans - 8 juvéniles issus de 3 portées différentes 	<ul style="list-style-type: none"> - 5 mâles et 2 femelles âgés de 2 ans, issus de la même portée

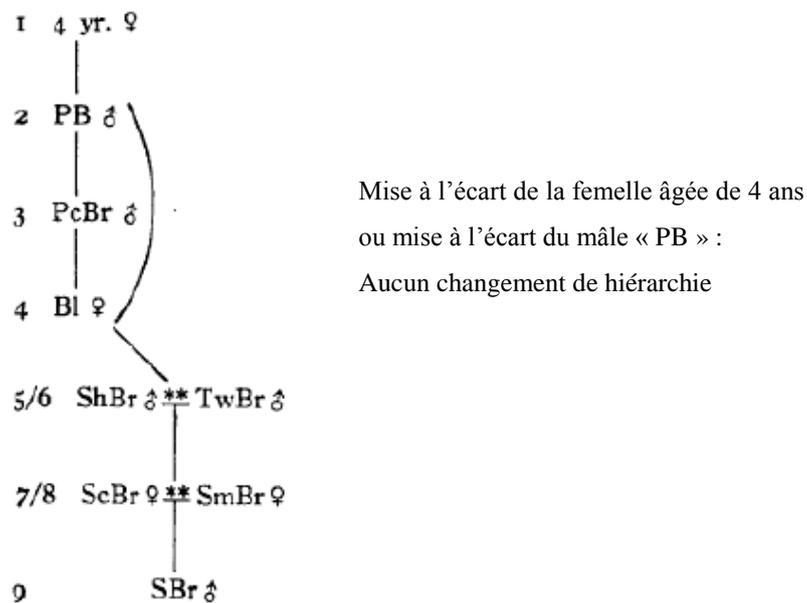
Au sein de la meute 1, une relation en triade existait entre l'un des juvéniles dominant, le mâle occupant le rang 4 et la jeune femelle. Des comportements agressifs étaient fréquemment observés entre le jeune mâle dominant et le mâle de rang 3. Lors de la mise à l'écart du jeune mâle dominant, le mâle de rang 3 changea de place dans la hiérarchie pour prendre la place de jeune dominant (**Figure 38**). Ainsi, des relations en triade peuvent exister au sein des meutes et mener à l'exclusion de certains individus.

Figure 38 : Hiérarchie au sein de la meute 1 (d'après FOX, 1973).



Au sein de la meute 2, aucune hiérarchie linéaire évidente ne put être établie (**Figure 39**). Aucun changement ne fut observé lors de la séparation des individus les plus dominants.

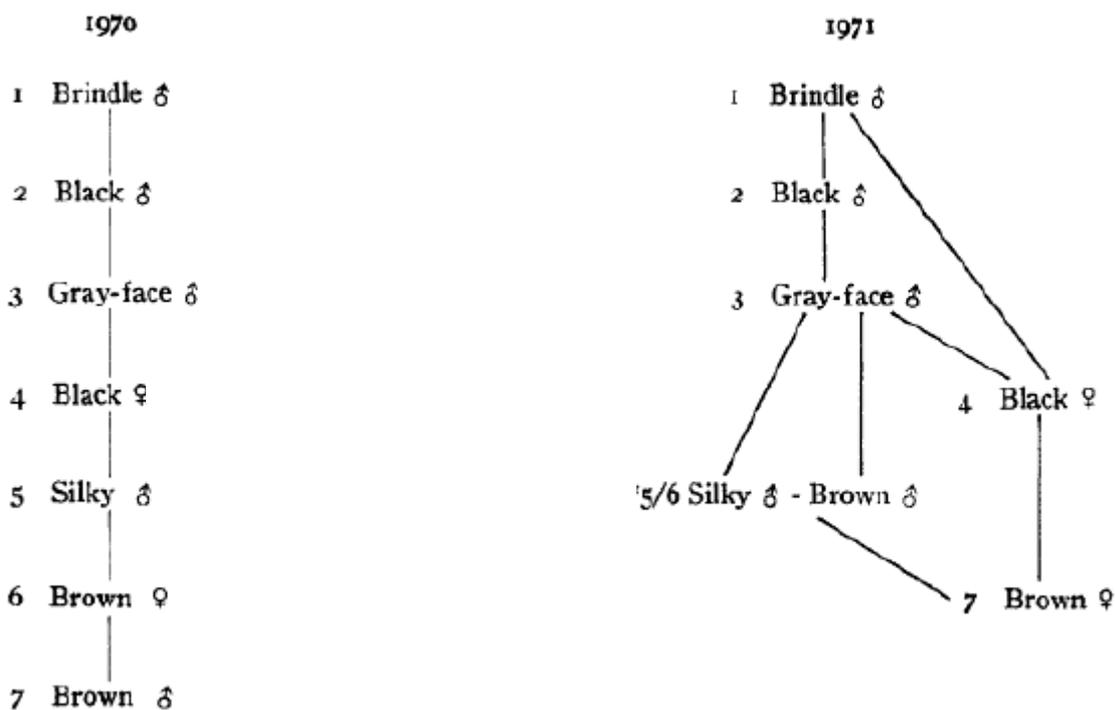
Figure 39 : Hiérarchie au sein de la meute 2 (d'après FOX, 1973).



Au sein de la meute 3, la hiérarchie observée est relativement stable, en accord avec ce qui peut être attendu d'une meute composée d'individus de même âge et de même maturité (**Figure 40**). Pendant la période où le loup dominant et le loup subordonné à tous les autres

furent séparés de la meute, le loup dominant montra un changement de comportement lié au stress très marqué, au contraire du loup subordonné. Comme ZIMEN (1971) et HABER (données non publiées, citées par ZIMEN, 1971) l'avaient déjà évoqué, les loups subordonnés, au même titre que les jeunes adultes, montrent moins d'attachement à la meute et sembleraient plus à même de la quitter.

Figure 40 : Hiérarchie au sein de la meute 3 (d'après FOX, 1973).



Au sein des trois meutes, les membres de sexes différents sont peu enclins à entrer en compétition. Les séquences de jeu, observés dans les trois meutes, reflètent l'équilibre social d'une meute et réduisent les tensions.

Ces observations confirment que le concept de hiérarchie linéaire n'est pas applicable systématiquement. Le contexte dans lequel s'est formé et évolue la meute, l'âge et le sexe des individus et le tempérament de chaque individu, sont autant de variables qui doivent être prises en considération pour établir une hiérarchie.

FOX (1973) souligne aussi que cette étude menée en été ne permet en aucun cas de prendre en considération les changements pouvant entrer en jeu au cours de la saison de reproduction, lors de l'augmentation des situations d'agression au sein des meutes (MECH, 1970).

LOCKWOOD (1979) s'est intéressé, pendant 3 années, à décrire 50 variables comportementales sur 36 loups captifs répartis en 7 meutes. Les comportements agonistiques, de soumission, de marquage... ont donc été étudiés. LOCKWOOD part du postulat que si une hiérarchie existe entre deux individus A et B, A étant « supérieur » à B, alors on devrait s'attendre à ce que A émette un comportement d'agression envers B ou B un comportement de soumission envers A lorsque les deux individus interagissent. Cependant, au cours de ses observations, et ce quelle que soit la meute prise en considération, aucun lien n'a pu être établi clairement entre le rang social et le produit des comportements agonistiques dyadiques. Ceci souligne à nouveau la différence conceptuelle entre statut et rang d'un individu au sein de la meute. Par ailleurs, l'analyse de plusieurs variables -âge, sexe, direction des comportements agonistiques et de soumission, poids corporel, activité de marquage... - valide le concept de hiérarchie de dominance au sein d'une meute de loups captifs. L'importance de la composition du groupe - âge et sexe notamment - est encore une fois mise en évidence dans l'établissement de la hiérarchie de dominance.

MORAN (1982) a étudié une meute de loups gris d'Europe captive, durant 21 mois (1975-1977), en observant les interactions agonistiques et les comportements d'évitement afin de vérifier si les interactions agonistiques étaient à relier avec la hiérarchie de dominance. La meute était composée de 8 loups adultes, tous nés en captivité : 6 femelles et 2 mâles (**Tableau 6**). Les deux louveteaux nés pendant l'étude ne furent pas inclus dans cette étude. L'identification des individus fut possible grâce aux différences de pelages et aux tâches caractéristiques. Le point d'observation permettait d'avoir un angle de vue important sur l'enclos. Les observations étaient réalisées 2 à 3 fois par semaine, à l'aube et au coucher du soleil, pendant au moins 1h30. Chaque période d'observation commençant par le nourrissage de la meute. Au total 612 h d'observation ont été réalisées.

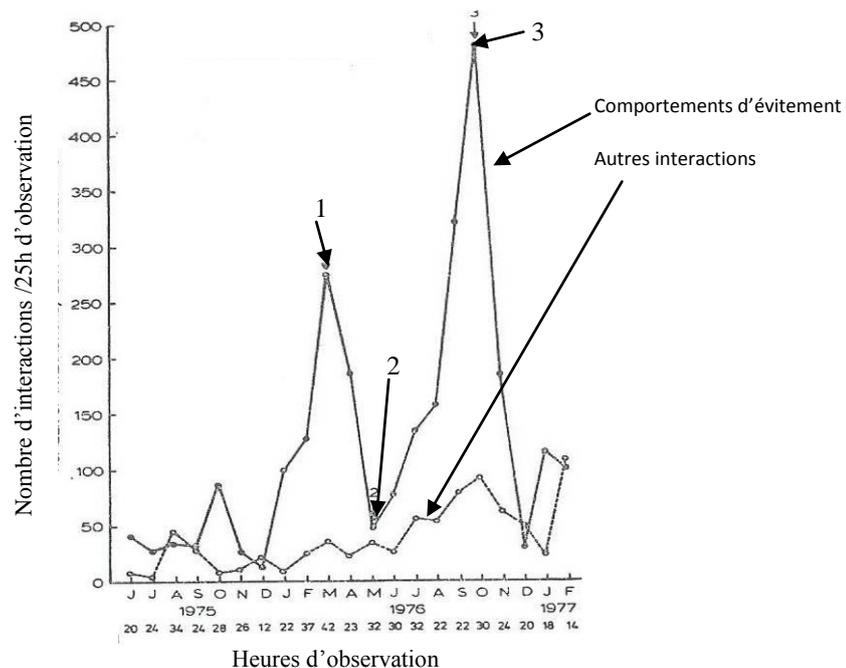
Tableau 6 : Composition de la meute étudiée (d'après MORAN, 1982).

NB : le mâle, père de la portée de 1974, est mort peu avant le début de l'étude.

Individus	Sexe	Année de naissance	Lien de parenté	Elevage
<i>ZELDA</i>	Femelle	1970	Mère de la portée de 1974	Homme
<i>SUZIE</i>	Femelle	1973	Sœur de Sally	Homme
<i>SALLY</i>	Femelle	1973	Sœur de Suzie	Homme
<i>THOR</i>	Mâle	1974	Portée 1974	Homme
<i>MILFORD</i>	Mâle	1974	Portée 1974	Louve
<i>KLUANE</i>	Femelle	1974	Portée 1974	Louve
<i>JUNIPER</i>	Femelle	1974	Portée 1974	Louve
<i>GREY</i>	Femelle	1974	Portée 1974	Louve

Les mouvements de chacun des individus, préalablement identifié, ont également été décrits. Les interactions d'évitement étaient définies par un mouvement de fuite d'un individu à l'approche d'un autre individu. Ces interactions furent décrites par MORAN (1982) dans l'étude sur les conflits ritualisés. Un total de 2823 interactions dont 2098 interactions d'évitement furent comptabilisées durant la période d'observation (**Figure 41**).

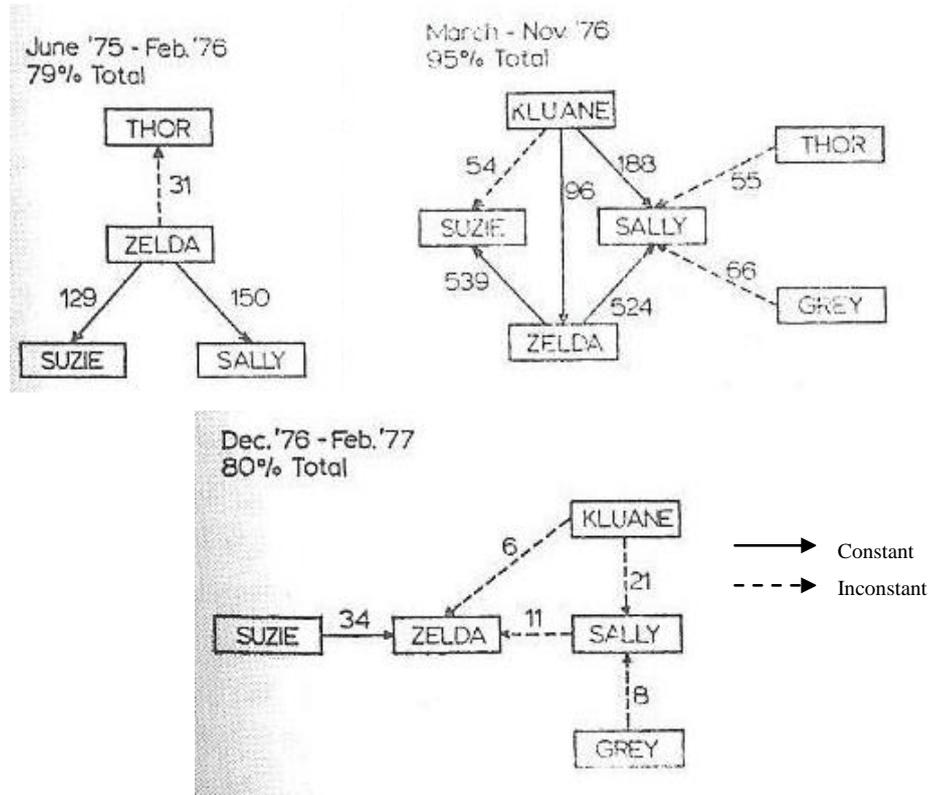
Figure 41 : Fluctuations des comportements d'évitement - de dominance - et des autres interactions durant les mois d'observation (d'après MORAN, 1982).



L'existence d'événements susceptibles d'être traumatisants pour les loups (perte du mâle reproducteur, introduction de deux nouvelles femelles, déplacement de la meute en avion et présence de l'observateur), intervenus peu avant le début de l'étude explique sans doute le faible nombre d'interactions observées dans les premiers mois. La flèche 1 sur la figure indique le moment où Zelda, femelle reproductrice s'est faite évincée par une autre femelle. Avant cette date, elle exerçait la majorité des actions de supplantation observées. La flèche 2, en Mai 1976, pointe le faible taux d'interactions réalisées, en relation avec la naissance des louveteaux. Enfin, la flèche 3, souligne la fin des comportements d'évitement initiés par Zelda à l'encontre de Sully et Suzie principalement, Zelda se faisant dorénavant supplantée par ces deux louves. Il est par ailleurs intéressant de noter que tout au long de l'étude, les interactions d'évictions ont été beaucoup plus nombreuses que les autres. Soixante-six pour cent des interactions d'évitement ont concerné deux paires de femelles, Zelda et Suzie d'une part et Zelda et Sally d'autre part. Quatre-vingts pour cent concernèrent trois dyades de louves, les deux mentionnées précédemment auxquelles s'ajoute Kluane et Zelda. Zelda possédait une place de femelle reproductrice dans le groupe, et initiait la majeure partie des interactions d'évitement à l'encontre des autres louves jusqu'au bouleversement de relations sociales, identifié par la flèche 3 sur la figure. Trois périodes ont pu être distinguées (**Figure 42**). Une première période où Zelda réalisait des comportements d'évitement envers Sally et Suzy, une seconde période au cours de laquelle Kluane commence à réaliser des comportements d'évitement à l'encontre de Sally et Zelda, tandis que Zelda maintenait son action sur Sally et Suzie. Enfin, la troisième période, pendant laquelle Suzie manifeste ces comportements d'évitement à l'encontre de Zelda uniquement.

Figure 42 : Organigramme des relations sociales au sein de la meute au cours des trois périodes (d'après MORAN, 1982).

Seules les interactions dyadiques représentant plus de 5 % des interactions d'évitement totales sont mentionnées. Le loup supplanté est pointé par la flèche. Les pourcentages d'interactions pour chaque dyade sont mentionnés au dessus de la flèche.



Certains aspects des relations inter-individuelles observées dans cette étude concordent avec le concept de hiérarchie de dominance. Cependant, cette hiérarchie ne détermine pas entièrement les relations au sein de la meute. Plusieurs dyades Zelda/Suzie, Zelda/Sally et Kluane/Zelda s'inscrivent dans une relation dominance/subordination. L'individu dominant pouvait interrompre les activités de l'individu soumis, et l'évincer, notamment lors de l'accès aux ressources alimentaires. Mais les relations agonistiques n'ont pas permis de définir de tels types de relation chez les autres individus : certains loups - Juniper, Grey et Milford - n'ayant même jamais exprimé d'action d'éviction. Pendant la première période d'observation Zelda semble avoir tenu le rôle de femelle dominante, à la vue de son pattern d'interactions agonistiques.

Aussi, les relations agonistiques, dyadiques, reflètent certains aspects des liens sociaux au sein d'une meute mais ne sont clairement pas suffisants pour décrire l'organisation sociale de la meute. Par ailleurs, l'observation de comportements agonistiques au sein d'un petit nombre de dyades dans la meute confirme l'hypothèse selon laquelle, l'organisation sociale selon un statut dominant/soumis, limite les conflits et agressions ouvertes. Enfin, il est important de noter que les actions d'évitement sont dépendantes du contexte: elles sont présentes en toutes circonstances pour certaines dyades et seulement lors d'accès aux ressources alimentaires pour d'autres dyades. Le changement brutal de statut au sein des individus peut s'avérer troublant et est rarement décrit dans la littérature. Il souligne l'importance du contexte dans lequel évolue la meute, de la composition interne de celle-ci - âge, sexe, histoire des individus...- et de sa taille.

COLMENARES (1983) s'est intéressé à la structure sociale d'une meute de loups ibériques (*Canis lupus signatus*), de 8 individus (7 mâles et 1 femelle) en captivité (**Tableau 7**).

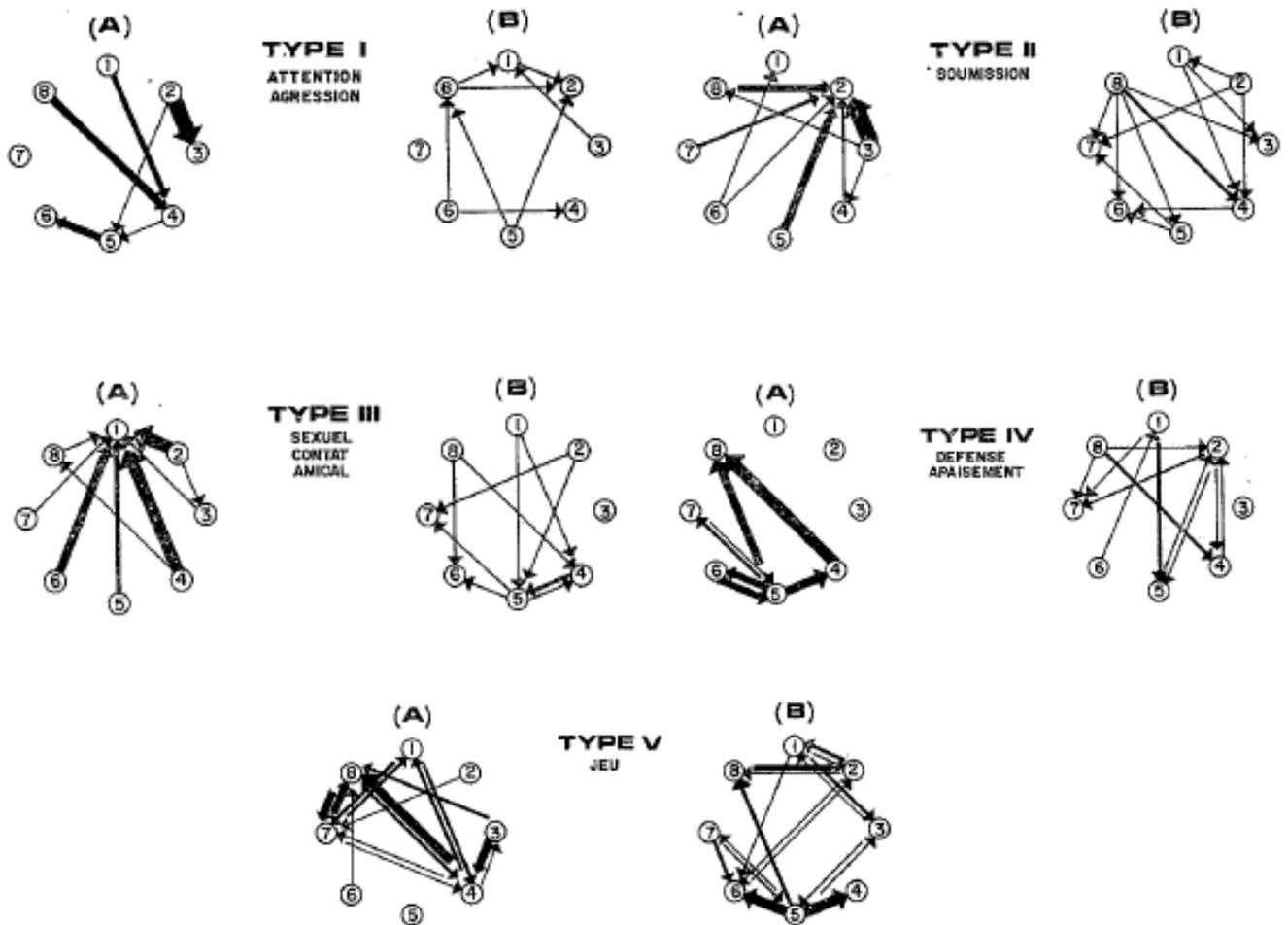
Tableau 7 : Composition de la meute au cours de l'étude (d'après COLMENARES, 1983).

Individus	Sexe	Age	Lien de parenté
LOUP 1	Femelle	> 8 ans	Mère des loups 4, 5, 6, 7 et 8
LOUP 2	Mâle	> 8 ans	Père des loups 4, 5, 6, 7 et 8
LOUP 3	Mâle	> 6 ans	Aucun lien de parenté
LOUP 4	Mâle	3 ans	Portée née en 1973
LOUP 5	Mâle	3 ans	Portée née en 1973
LOUP 6	Mâle	3 ans	Portée née en 1973
LOUP 7	Mâle	3 ans	Portée née en 1973
LOUP 8	Mâle	2 ans	Portée née en 1974

Les observations analysées concernent 9 mois de prise de notes, soient 56 h de données. En moyenne 7 h d'observations par individus ont été réalisées, 2800 interactions notées et regroupées dans 29 unités de comportements. Cinq types de relations prédominantes sont apparues (**Figure 43**): deux de types agonistiques ou négatives (attention/agression, défense) et trois de types affiliatives ou positives (sexuel/contact amical, soumission, jeu).

Figure 43 : Sociogramme exprimant les différentes tendances de comportement qui prédominent entre les dyades (d'après COLMENARES, 1983).

L'épaisseur de la flèche est proportionnelle aux valeurs analysées pour les interactions positives (A) et négatives (B).



Les dyades 2-3, 8-4, 5-6 et 1-4 montrent une tendance à l'agression-attention. Les interactions des individus 3-2, 5-2 et 8-2 sont principalement du type soumission. Les dyades 4-1, 2-1, 6-1 et 5-1 montrent principalement une tendance aux interactions de type sexuel et amical. Les interactions des dyades 4-8, 5-4, 5-6, 5-8, 6-5 et 5-7 sont caractérisées par une tendance à la défense-apaïsement. Enfin, les dyades 4-8, 8-7, 7-8, 8-4, 1-7, 3-8, 4-7 et 3-4 expriment une tendance au jeu.

Chaque loup participe de façon différente à chacune de ces interactions. La part relative de la contribution de chaque loup à chaque type de relation, permet de connaître la stratégie sociale de chaque individu. Ainsi, cinq types de sous-groupes ou « niche sociale » peuvent être déterminés -subadultes/subdominants, soumis, isolés ou périphériques, mâle

« alpha », femelle « alpha ». La niche 1 incluent les individus subdominants, n'émettant quasiment pas de comportements de soumission, d'apaisement ou de fuite et ne recevant pas d'attention sexuelle ou autre. Elle concerne les individus 8, 4, 7 et 6. La niche 2 concerne les individus montrant un comportement de soumission, elle inclut les loups 3 et 6. La niche 3 concerne seulement le loup 5, isolé ou périphérique, qui émet seulement des comportements amicaux et défensifs. Le mâle « alpha », loup 2, émet un salut amical et dominant ainsi qu'une attention envers les autres membres. Il reçoit des comportements de soumission et de fuite. Enfin, la femelle « alpha », louve 1, reçoit une attention sexuelle ainsi que des saluts amicaux.

Le déséquilibre entre les sexes au sein de cette meute laisse penser que les observations réalisées ne sont pas idéales et les conclusions seront difficilement applicables à d'autres meutes. Rappelons que le comportement social au sein d'une meute est directement dépendant de la composition de la meute. Par ailleurs, la division de toutes les interactions en interactions dyadiques entraîne une grande perte d'informations et ne reflète donc pas la complexité des relations sociales. Les relations de dominance, même si elles sont utiles et nécessaires à la compréhension d'un groupe social ne suffisent pas à elles-seules à représenter toutes les graduations possibles de l'organisation sociale d'une meute. L'analyse des données ainsi obtenues, permet de distribuer des rangs entre les individus et d'établir ainsi un système de hiérarchie de dominance circulaire, plus relative qu'absolue.

En conclusion, il ne faut pas non plus oublier que la plupart des études s'intéressant au concept de hiérarchie de dominance sont réalisées sur des meutes de loups captifs et ne rendent donc pas compte de la réalité biologique d'une meute de loups sauvages comme le précise MECH (1999), lors de son étude sur des meutes sauvages de l'île Ellesmere au Canada.

3) Notion de rang « alpha »

Par définition, un individu « alpha » est donc l'individu qui occupe la plus haute place dans la hiérarchie. Cette notion de loup « alpha » a été établie sur des meutes de loups en captivité, notamment par SCHENKEL (1967), lesquelles s'organisent selon des hiérarchies fondées sur l'âge et le sexe des individus.

Plusieurs hypothèses laissaient entendre que dès son plus jeune âge, un louveteau montrait des signes comportementaux de dominance ou non, qui faisaient potentiellement de

lui un futur loup « alpha ». MECH (1999) réfute cette hypothèse et au contraire considère que tous les loups dans une portée sont susceptibles de devenir un jour ou l'autre « alpha », dans la mesure où à l'état sauvage, les jeunes adultes finissent par quitter la meute. L'emploi du terme « alpha » met l'accent sur la hiérarchie de dominance. Cependant, au cours des 13 étés d'observation réalisés par MECH (1999) sur les meutes de l'Ile Ellesmere, aucun conflit de dominance n'a été identifié. Les conflits liés à la dominance sont rares pour ne pas dire inexistant dans les meutes de loups à l'état sauvage. Par ailleurs, les individus ainsi nommés « alphas » sont le plus souvent les loups reproducteurs, les parents du groupe social, et tous les parents dominant leur descendance. Aussi, selon MECH (1999) le concept d'individu « alpha » n'a finalement que peu d'intérêt et n'apporte pas d'information utile. Tenir compte du statut reproducteur, des parents, semble beaucoup plus important et crucial pour comprendre l'organisation sociale de la meute. Une seule utilisation du mot « alpha » semble cependant intéressante, aux yeux de MECH : dans des meutes de taille importante, où une multiplicité de portées est observée. Les filiations sont de fait difficiles à déterminer. Les individus reproducteurs les plus âgés dominant alors certainement les autres et peuvent alors prendre le statut d'individus dits « alphas ».

En conclusion, le concept de loup « alpha » est d'usage délicat, MECH (1999) préfère d'avantage parler de « leadership » ou chef de meute, concept qui tient compte de la vie sociale de la meute dans son ensemble (trajets, accès aux ressources alimentaires...).

4) Impact du tempérament des individus

L'un des défis inhérents à l'étude du comportement social d'une meute de loups captifs consiste à prendre en considération et à comprendre les variations de tempérament de chaque individu. La question de l'héritabilité du trait de dominance se pose alors dans les espèces sociales en général. Concernant le loup, une première hypothèse, selon laquelle dès la naissance, certains louveteaux naissent « alphas » et d'autres non, a été avancée. Aussi, certaines variations comportementales et physiologiques entre louveteaux permettraient de prédire les changements futurs déterminant le tempérament de l'individu adulte. Cependant, cette hypothèse a été rejetée après étude sur des meutes de loups en captivité et sauvage, et plusieurs auteurs s'accordent pour dire que chaque loup est susceptible de gagner au cours d'interactions, mais que ce potentiel ne s'exprimera que lorsque ce dernier sera devenu reproducteur. Par ailleurs, au sein de meutes de loups captifs, il est prouvé que le rang des

individus change au cours du temps, en fonction de l'âge, de la période de reproduction, de la disponibilité de ressources alimentaires, de l'expérience acquise au cours des conflits.

Pour conclure, il est intéressant de souligner une notion évoquée par GADBOIS (2002). Il existe une très nette différence de définition entre « tempérament » et « caractère ». Le premier regroupe les aspects de la personnalité, changeant peu avec le temps mais hautement héréditaires ; le second se rapporte aux aspects de la personnalité qui évoluent lorsque les individus deviennent adultes et adoptent leurs propres traits de personnalité afin de s'adapter aux situations les plus stressantes. Aussi, comme le suggère PACKARD (2003), une attention particulière à ces deux notions devrait être apportée dans les études à venir.

5) Accès aux ressources alimentaires

Les parents tiennent à distance leur progéniture (louvards et adultes) afin de pouvoir s'alimenter eux-mêmes suffisamment et nourrir les louveteaux. Des comportements d'apaisement sont exprimés afin d'éviter la naissance d'un conflit éventuel, ou de minorer celui-ci. Ces conclusions sont le résultat d'observations réalisées en captivité et dans des meutes de loups sauvages, socialement établies selon le modèle de « noyau familial » précédemment évoqué. Au contraire, au sein de meutes composées d'individus non apparentés pour la plupart, les comportements d'apaisement ne sont pas visibles et des conflits directs éclatent. Par ailleurs, lorsqu'un loup s'approprie une denrée alimentaire, il est plus à même de déclencher un conflit face à un autre individu, même si ce dernier a toujours montré plus d'autorité que lui auparavant.

En conclusion, les individus reproducteurs de la meute gardent un accès prioritaire aux ressources alimentaires afin de subvenir à leurs besoins et à ceux des louveteaux. Les autres individus expriment des comportements d'apaisement à leur endroit. Une compétition alimentaire demeure entre les autres adultes et louvards, pouvant mener au conflit. Les plus autoritaires et moins timides accèdent à la ressource en premier, les autres se contentent des restes. C'est ainsi que lorsque ces derniers n'arrivent plus à se nourrir correctement, ils quittent la meute.

B- Description des interactions sociales par le biais de sociogrammes

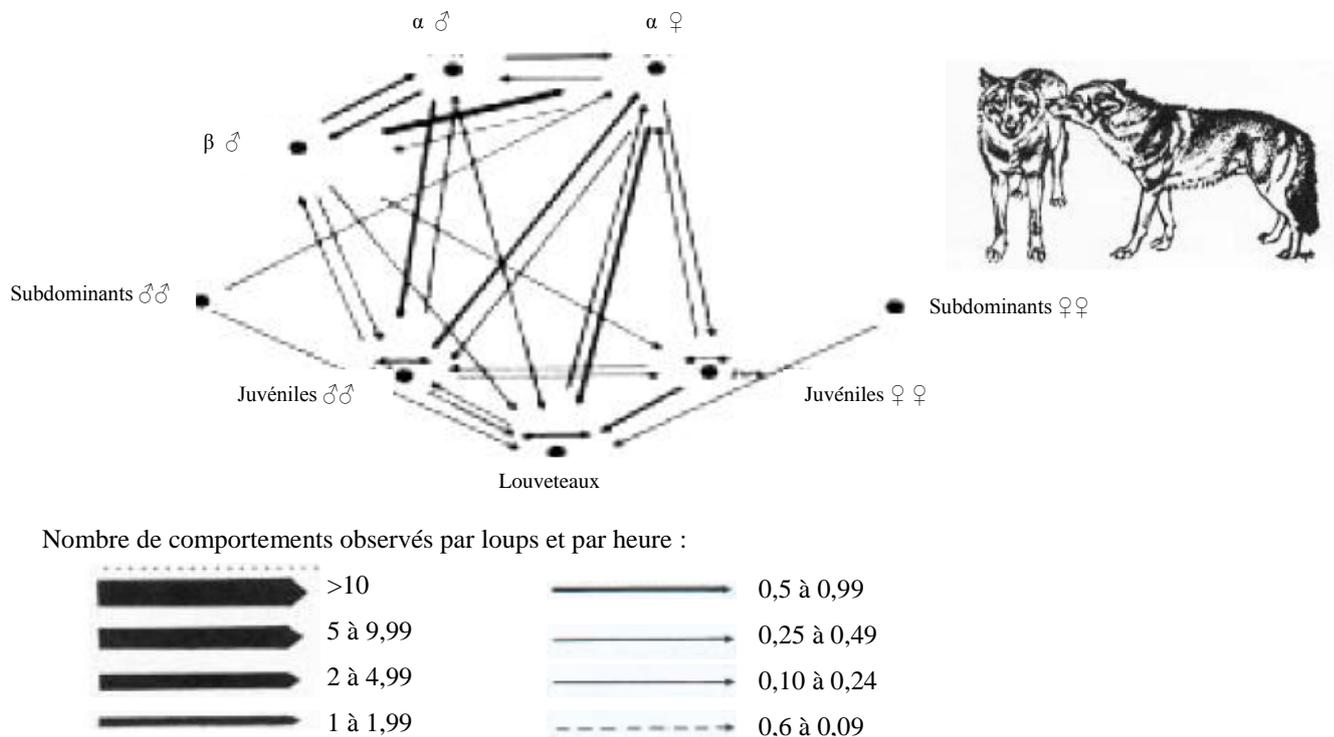
Suite à l'établissement du concept de hiérarchie de dominance au sein d'une meute de loups, ZIMEN (1982) s'est intéressé aux comportements sociaux en prenant soin de décrire l'émetteur et le receveur de l'action. Il a étudié une meute de loups captifs pendant dix ans, dans un enclos de 500 m². Il répertorie alors 47 comportements qu'il répartit ensuite en quatre catégories : les contacts neutres ou amicaux, les comportements agressifs, les comportements de soumission et les comportements de jeux, sexuels et territoriaux. Une matrice des comportements sociaux est alors établie, en se basant sur le nombre de fois où un comportement est observé, et représentée sous forme d'un sociogramme.

Les comportements sexuels et territoriaux ayant déjà été abordés précédemment, seules les trois premières catégories complétées par les comportements de jeux seront détaillés ici.

1) Les comportements affiliatifs

Par définition, une relation affine qualifie une interaction affiliative, amicale, de tolérance et de proximité, entre deux individus et inclut les comportements de léchage, les frottements, le toilettage (IMMELMANN, 1990). Les comportements affiliatifs regroupent donc les patterns flairage du museau et de la fourrure, léchage, frottements et toilettage (**Figure 44**). Ils sont principalement exprimés par les individus dominants, les juvéniles et les louveteaux. Ils sont moins fréquemment observés chez les individus subordonnés, qui sont tenus à l'écart de la meute. Ces comportements, qui visent à réduire les distances interindividuelles, jouent un rôle dans la cohésion de la meute par l'établissement et le maintien de liens entre les individus.

Figure 44 : Sociogramme relatif au comportement « flairage de la fourrure » (d'après ZIMEN, 1982).

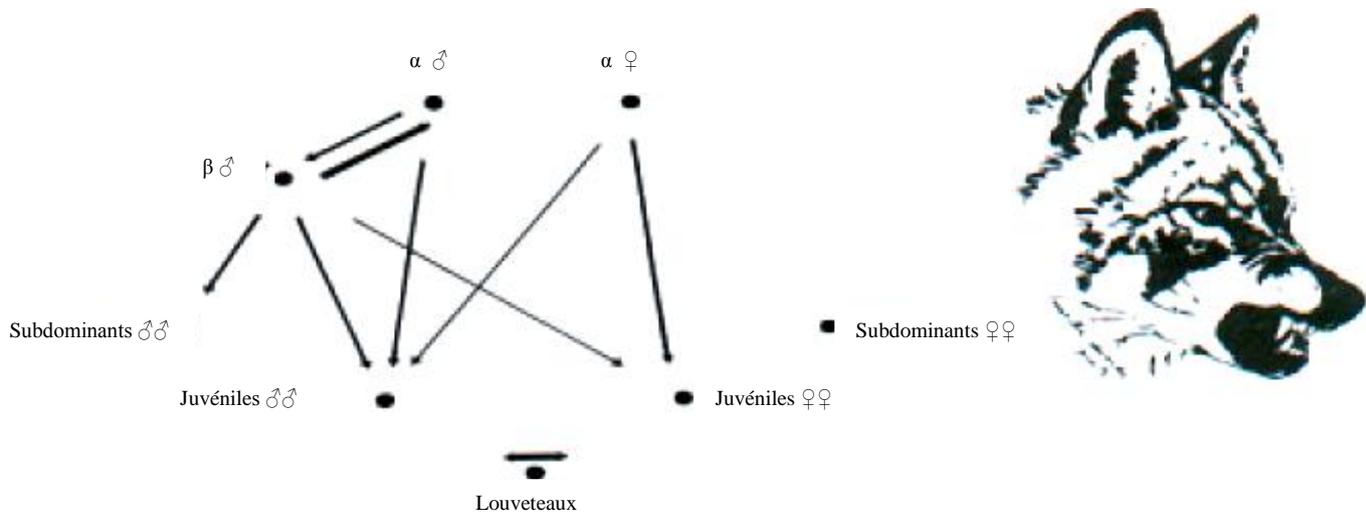


2) Les comportements agonistiques

Par définition, un comportement agonistique se définit comme une interaction négative en situation de compétition et inclut les comportements d'agression, d'évitement et de soumission (IMMELMANN, 1990). Ces comportements se manifestent sous plusieurs patterns. Quels qu'ils soient, tous visent à rétablir ou maintenir une distance entre les individus voire même à l'augmenter.

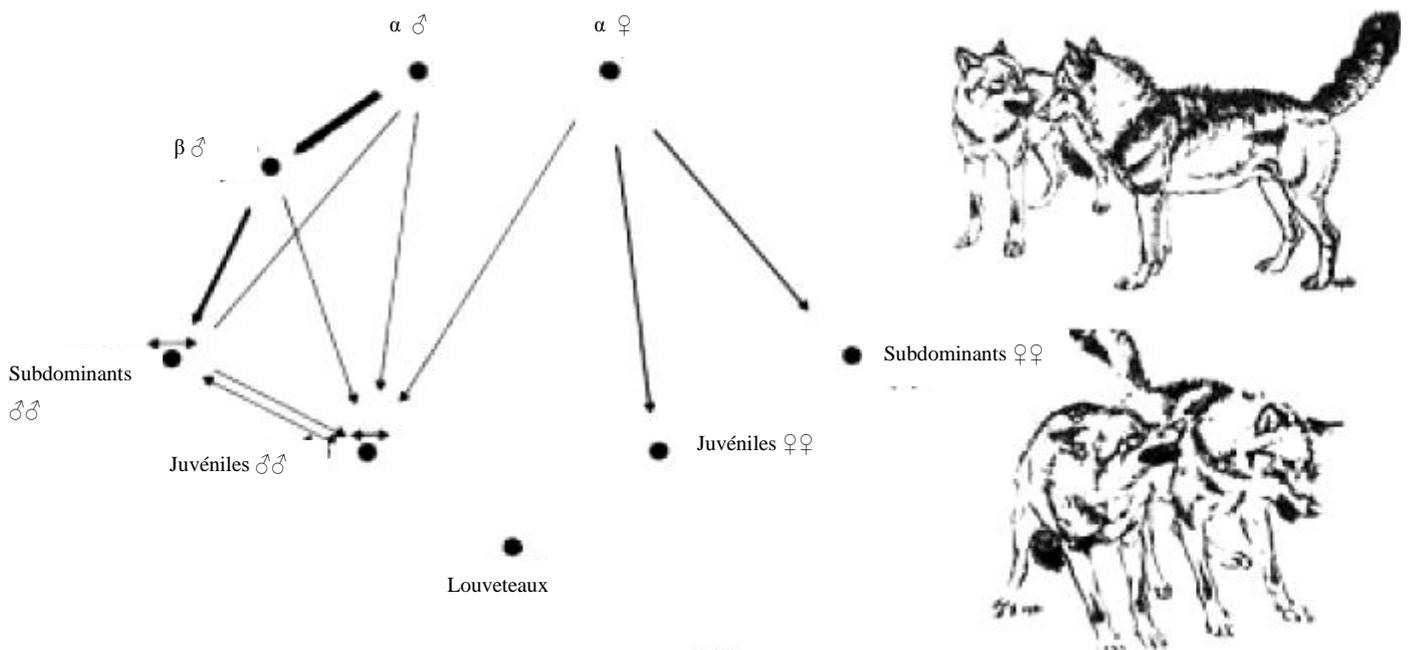
Les **menaces** sont émises en réaction à une agression - menaces défensives - ou bien spontanément - menaces offensives (**Figure 45**). Ces dernières sont observables entre individus de haut rang, de même sexe et exercées à l'encontre des juvéniles. Elles participent au maintien de la dominance. Le mâle « bêta » est susceptible de manifester un tel comportement envers le mâle « alpha » afin de tester son statut. Par ailleurs, ces comportements de menace sont essentiellement exprimés au cours de la période de reproduction.

Figure 45 : Sociogramme relatif au comportement « menaces offensives » (d'après ZIMEN, 1982).



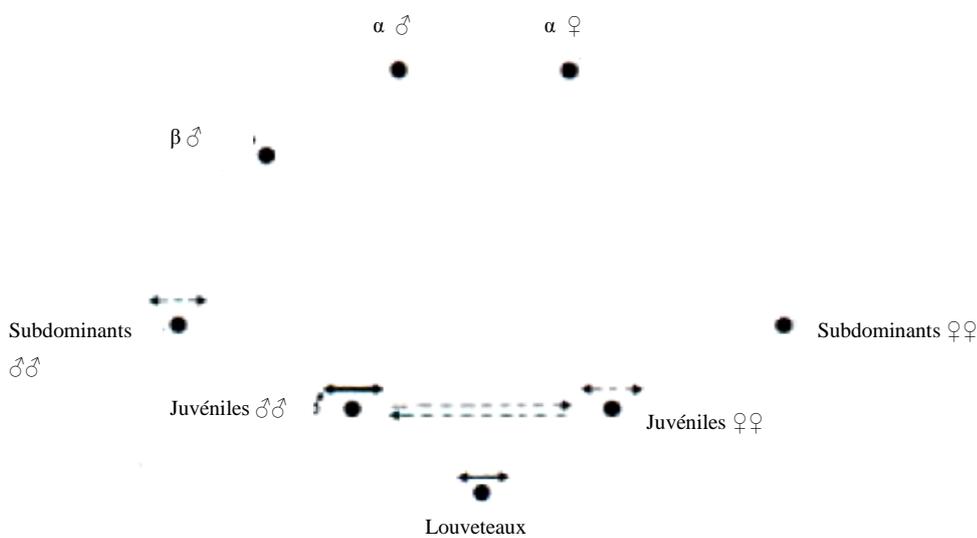
Les comportements « imposants » ayant pour but l'éviction ou la mise à distance du partenaire reposent sur des positions caractéristiques : individus perpendiculaires ou parallèles (**Figure 46**). Ils sont le plus souvent émis par des individus de haut rang envers les individus dont le rang est le plus proche.

Figure 46 : Sociogramme relatif aux comportements « imposants » (d'après ZIMEN, 1982).



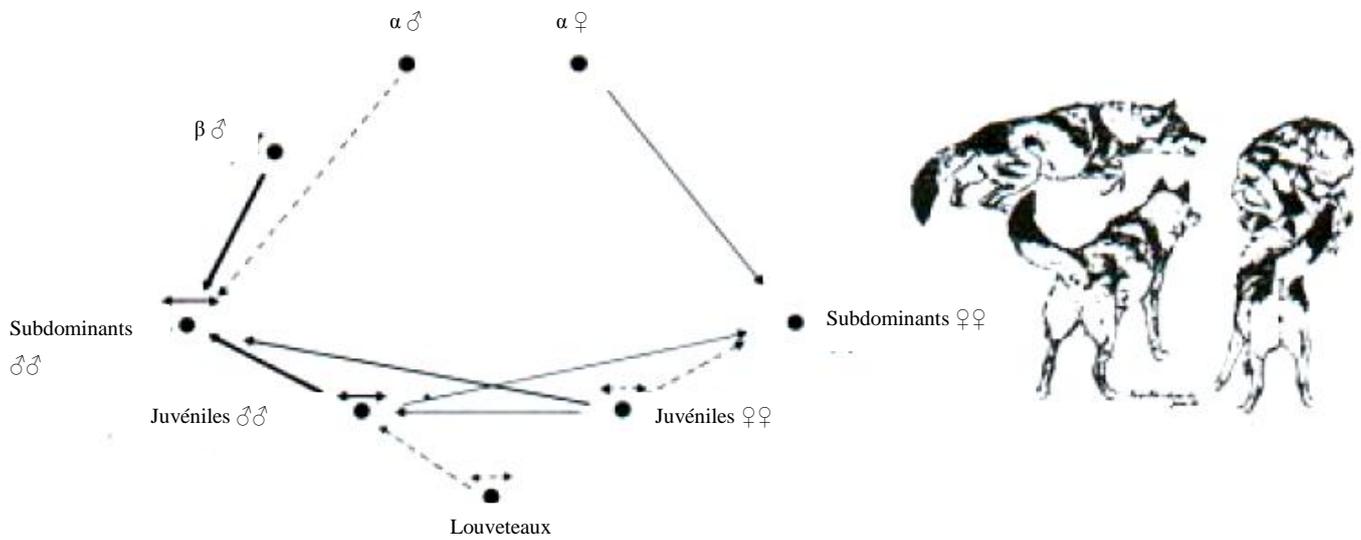
Les **morsures inhibées** s'inscrivent dans un contexte de menace ou d'éviction. Elles sont souvent accompagnées de vocalisations comme les grognements. Elles peuvent mener à l'affrontement de deux individus, qui se dressent alors sur leurs pattes postérieures (**Figure 47**). Ces comportements sont souvent visibles lorsque la hiérarchie n'est pas établie ou n'est pas stable, d'où leur fréquence plus élevée au sein des juvéniles.

Figure 47 : Sociogramme relatif au comportement « morsure inhibée » (d'après ZIMEN, 1982).



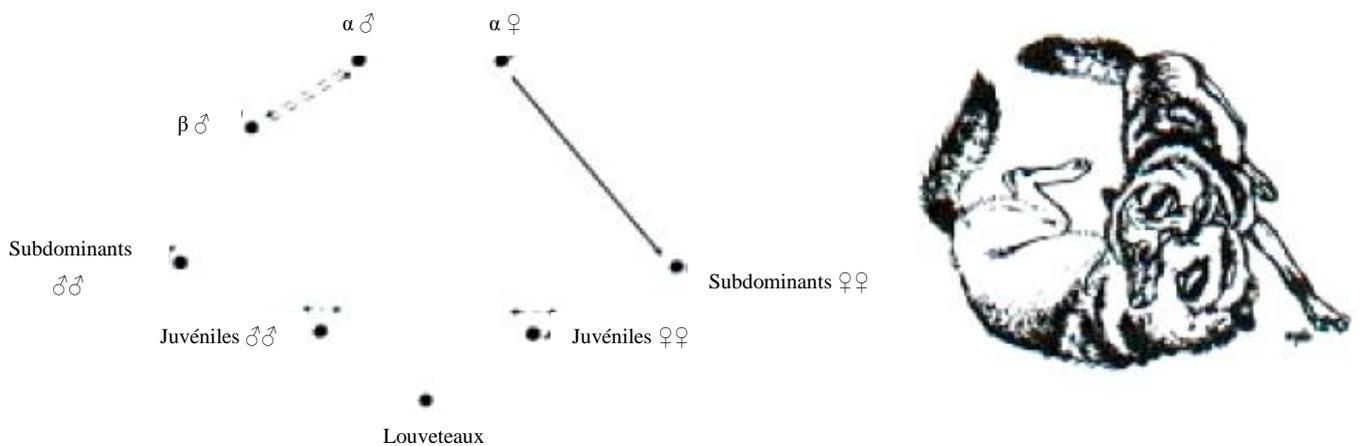
L'**encercllement ou l'attaque** d'un individu est souvent initié par l'individu « bêta » et suivi par les juvéniles. Le mâle « alpha » participe rarement. Il est en revanche plus fréquent que la femelle « alpha » initie ou se joigne à ces attaques, notamment lorsqu'il s'agit d'encercler la femelle « oméga ». Les morsures alors infligées par la femelle « alpha » sont rarement inhibées (**Figure 48**).

Figure 48: Sociogramme relatif aux comportements d'encerclement et d'attaque (d'après ZIMEN, 1982).



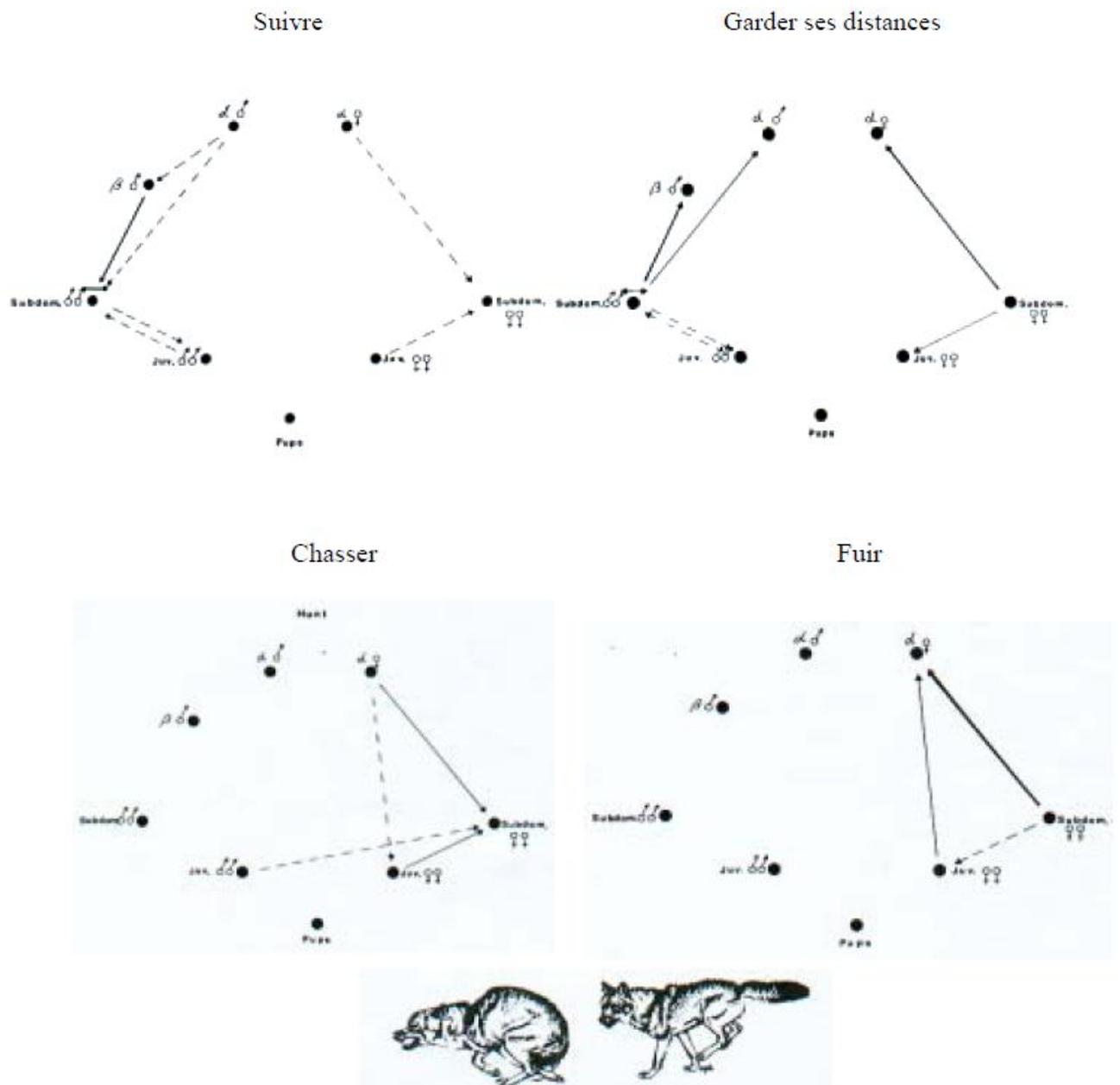
Les **morsures réelles**, souvent le fait de la femelle « alpha » envers les autres femelles, sont sévères. L'individu initiateur mord à crocs fermés l'autre individu et n'hésite pas à le secouer (**Figure 49**). Ces morsures peuvent entraîner des blessures plus ou moins graves selon leur localisation et leur profondeur.

Figure 49 : Sociogramme relatif au comportement « morsure sévère » (d'après ZIMEN, 1982).



Enfin, les **comportements d'évitement** regroupent quatre patterns : suivre, garder ses distances, chasser et fuir (**Figure 50**). Ils ont pour but de maintenir à l'écart un individu afin de maintenir son statut. La femelle « alpha » réalise plus rarement ce comportement que le mâle « alpha ». Cependant, elle cherchera plus volontiers à appréhender sa victime pour la mordre, parfois même suivie des juvéniles pouvant mordre à leur tour.

Figure 50 : Sociogrammes relatifs aux comportements d'évitement (d'après ZIMEN, 1982).

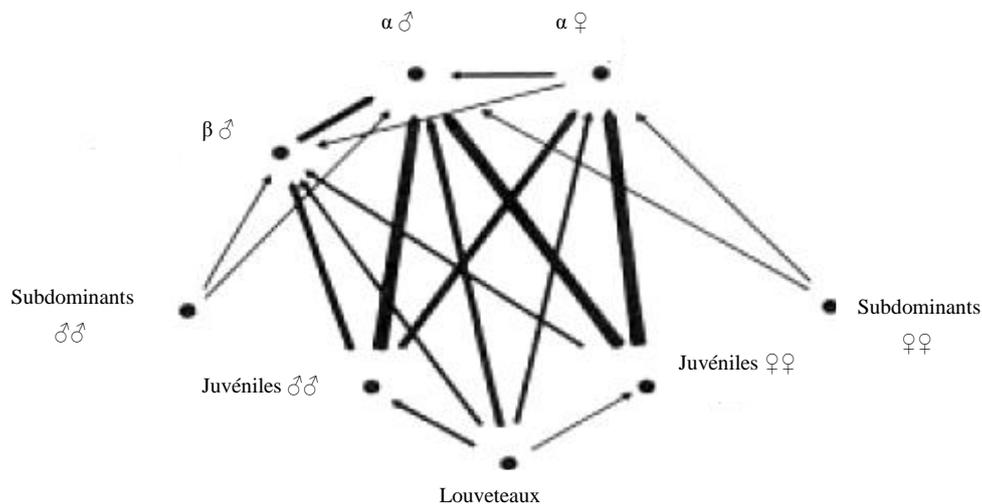


3) Les comportements de soumission

Le comportement de **soumission active** est souvent initié par les juvéniles ou les autres individus adultes, envers le mâle « alpha ». Ce dernier est au centre de l'action. La femelle « alpha » reçoit ce comportement de la part des louveteaux le plus fréquemment. Il peut aussi être observé lors de sollicitation alimentaire ou au cours de la période de reproduction, de la part de la femelle « alpha » envers le mâle « alpha ». Il est donc plus généralement exprimé par les individus de rang inférieur envers ceux de rang supérieur (**Figure 51**).

Il est signe de stabilité dans les liens hiérarchiques et de dominance. Il s'apparente à un comportement apaisant, montrant l'absence d'intention de compétition ou de conflit.

Figure 51 : Sociogramme relatif au comportement de soumission active (d'après ZIMEN, 1982).

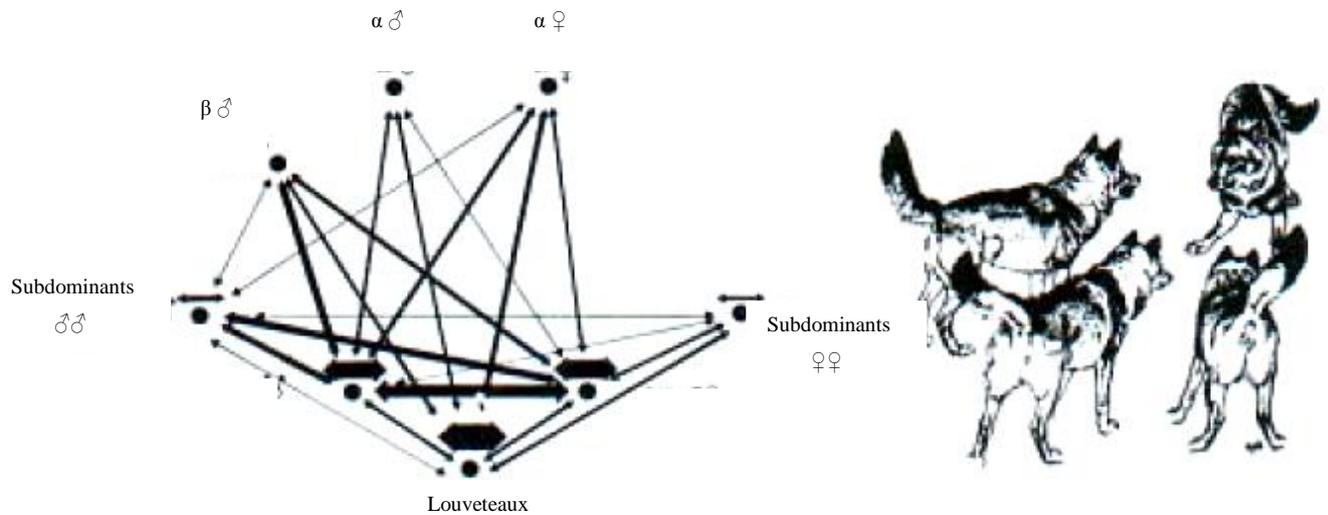


Le comportement de **soumission passive** est le plus souvent observé lors d'approche d'un individu de rang inférieur, notamment du mâle « bêta », par le mâle « alpha ».

4) Les comportements de jeu

Le comportement de jeu est un signe de cohésion sociale dans la meute et son absence indique une instabilité au sein de l'organisation de la meute. Il est très fréquemment observé entre les louveteaux et les louvards et les subordonnés de même sexe. Tous les individus de la meute peuvent prendre part à cette manifestation et les sollicitations ludiques sont susceptibles de rediriger les tendances agressives de certains congénères vers des activités de jeu (**Figure 52**).

Figure 52 : Sociogramme relatif aux comportements de jeu avec contact (d'après ZIMEN, 1982).



La multitude de comportements, leur enchaînement, et leur subtilité, montre ainsi la complexité réelle des relations entre les individus d'une même meute.

La structure sociale d'une meute est donc très complexe. Elle est la résultante de l'ensemble des interactions affiliatives, agonistiques et de jeu qui s'établissent entre les individus qui la compose. Les observations réalisées sur des meutes captives ne sont pas représentatives de la réalité de l'organisation sociale d'une meute sauvage.

Le modèle de hiérarchie circulaire autour du noyau familial peut être retenu comme schéma le plus probable. Déterminer le rang des individus au sein d'une meute reste un travail difficile, il est préférable de s'intéresser au statut de chaque individu et notamment de déterminer le couple reproducteur qui constitue le maillon central.

Ainsi, l'étude qui va suivre s'intéresse au comportement d'une meute en captivité. Elle est menée sur deux années pendant lesquelles quatre périodes d'observation sont réalisées. L'ensemble des interactions affiliatives et agonistiques est pris en considération afin de construire des sociogrammes et de mettre en évidence une éventuelle évolution dans la structure sociale de cette meute.

DEUXIEME PARTIE : Etude de l'organisation sociale
d'une meute de loups gris captive (*Canis lupus lupus*),
exemple de la meute des Erps au parc Alpha.

I- Présentation de la structure d'accueil : le Parc Alpha (Mercantour)

Le parc Alpha a vu le jour en 2005. Il se veut respectueux de l'environnement et du cadre de vie des animaux. En effet, les loups évoluent en semi-liberté dans des enclos de grande taille, dont la végétation est restée naturelle, et ne sont visibles par le public qu'au niveau d'affûts spécialement conçus pour leur observation dans la plus grande discrétion. Ce parc a été créé afin de donner suite au débat sur le retour du loup en France et particulièrement dans le Mercantour. En 1992, le premier loup italien est revenu dans le vallon de Molière. Depuis, environ 150 loups sont présents et chassent dans la région. Aussi, le parc offre aux visiteurs une visite en deux temps commençant tout d'abord par « le temps des Hommes » : à travers des scénovisions présentant la vie, fictive, d'un garde louvetier, de deux bergers de générations différentes et d'un éthologue : le parc laisse ainsi la possibilité aux spectateurs de se forger leur opinion sur les problèmes liés au retour du loup. Le parcours se prolonge par « le temps des loups » : les visiteurs sont libres de se rendre aux différents affûts afin d'observer les loups évoluer en semi-liberté. Le parc compte actuellement 3 meutes de loups en semi-liberté. La première meute, dite meute du « Boréon », est constituée par deux loups italiens *Canis lupus italicus* (un mâle et une femelle) qui se partagent un hectare de parc. Les deux autres meutes présentent des loups gris d'Europe *Canis lupus lupus*. La meute dite du « Pelago », est formée de 13 loups (5 mâles, 5 femelles et 3 louveteaux). Elle évolue dans un espace de 3 hectares. Cette meute est organisée selon une hiérarchie stable et une portée voit le jour chaque année. Enfin, la meute dite des « Erps » est composée de 6 loups (4 mâles et 2 femelles) qui se répartissent dans les 2 hectares qui leur sont proposés. Des perturbations récentes (atteinte tumorale et perte de la femelle reproductrice puis perte d'un autre individu) ont entraîné un profond remaniement des relations sociales entre les individus et aucune portée n'a vu le jour depuis 2009. Ce travail concerne uniquement cette meute.

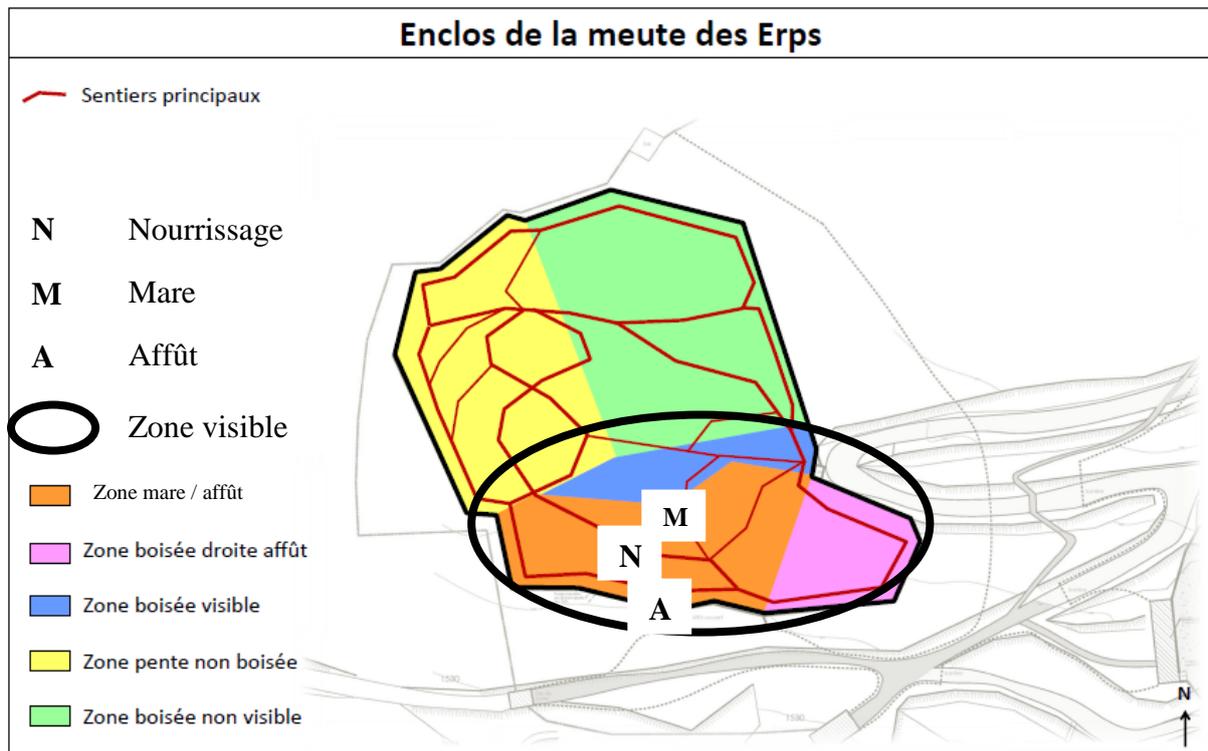
La proximité des loups avec l'homme (soigneurs notamment) se restreint aux séances de nourrissage qui ont lieu quotidiennement pour chaque meute, ainsi qu'au nettoyage des enclos une fois par semaine. Comme le veut le consensus international, les meutes observent un jour de jeûne par semaine, repos digestif nécessaire, visant à reproduire les jours de jeûne à l'état sauvage imposé par l'échec de certaines chasses. La viande est distribuée au niveau d'un point de nourrissage unique dans chaque enclos : chaque individu reçoit quotidiennement environ 1,5 kg de viande (bœuf et poulet entier). En période d'élevage des louveteaux, les rations sont adaptées afin de subvenir aux besoins de la mère et des petits. Des enrichissements olfactifs peuvent aussi être réalisés (souris, épices, pain d'épice...) afin de stimuler les loups et d'éviter tout phénomène de stéréotypie inhérent à la captivité.

A- Individus et enclos d'étude

1) Enclos d'étude

L'enclos s'étend sur une surface de deux hectares. Il comprend une zone boisée (en vert sur la **figure 53**), située en partie haute principalement au sein de laquelle les loups ne sont pas visibles. Cette zone jouxte une zone pentue partiellement recouverte de végétation (en jaune sur la **figure 53**), au sein de laquelle les loups sont peu visibles. Une zone intermédiaire est partiellement boisée, les arbres permettent aisément d'entrevoir l'activité des loups. Enfin, la zone qui s'étend devant l'affût laisse place à une végétation rase avec un large espace de terre battue et de végétation rase. En partie haute de cette dernière zone (en orange sur la **figure 53**) se situe le point d'eau et le point de nourrissage. Il est très aisé d'observer les loups et de les identifier lorsqu'ils occupent cette zone. C'est de cet affût qu'ont été réalisées toutes les observations au cours de cette étude.

Figure 53 : Organisation spatiale de l'enclos de la meute des Erps (d'après Parc Alpha)



2) Composition de la meute des Erps

Le couple reproducteur arrivé en 2005 au parc a été introduit d'emblée dans cet enclos. Les loups qui sont nés dans l'enclos où ils sont actuellement présentés n'ont jamais été changés de lieu.

La meute des Erps était initialement composée de 7 individus, dont 4 mâles et 3 femelles (**Figure 54**). Le couple reproducteur - Skoell et Hécate - fut importé en 2005 d'un zoo du Danemark. Ils eurent deux portées successives en 2007 et 2008. En 2009, aucune naissance n'eut lieu ; cette absence de louveteaux est probablement à relier à l'apparition d'une tumeur utérine chez la femelle « alpha » qui provoqua par ailleurs sa mort en Décembre 2010. La perte de la femelle reproductrice, quelques semaines avant la période de reproduction, entraîna une désorganisation profonde de la meute et une absence de reproduction en 2011. Les deux femelles, Tala et Nemiak, ont pourtant exprimé des chaleurs, respectivement débutées le 24 Janvier 2011 et le 07 Février 2011.

L'étude qui va suivre s'intéresse donc à l'évolution des relations sociales au sein de cette meute suite à la perte de la femelle reproductrice (Hécate). Elle se compose de quatre périodes d'observation réparties sur deux années successives - 2012 et 2013 - et prend ainsi en

compte deux saisons de reproduction : Janvier/Février 2012 et Janvier/Février 2013. Il faut également noter qu'au cours de cette étude, un autre individu de la meute - Amarok - est mort des suites d'une morsure de vipère au cours du mois de Juin 2012. Les deux premières sessions d'observation prennent en compte 6 loups, les deux suivantes ne s'intéressent qu'aux 5 individus restant.

Afin de réaliser des observations précises, il est nécessaire de pouvoir identifier chaque loup grâce à des critères visuels : couleur du pelage, corpulence et marques distinctives. Seuls les loups présents au cours de l'étude qui va suivre sont décrits ci-dessous (**Figure 55**).

Figure 54 : Relations généalogiques au sein de la meute des Erps. Les noms des loups - **SKOELL** - sont indiqués, accompagnés du sexe - *femelle ou mâle* - et de la position hiérarchique supposée avant la mort de la femelle reproductrice Hécate – « *alpha* », « *bêta* » ou « *oméga* » -.

Le rang des individus est donné à titre informatif et est issu des observations réalisées au cours des soins par les soigneurs animaliers. Toutefois aucune étude n'a été réalisée au préalable pour connaître la hiérarchie de cette meute.

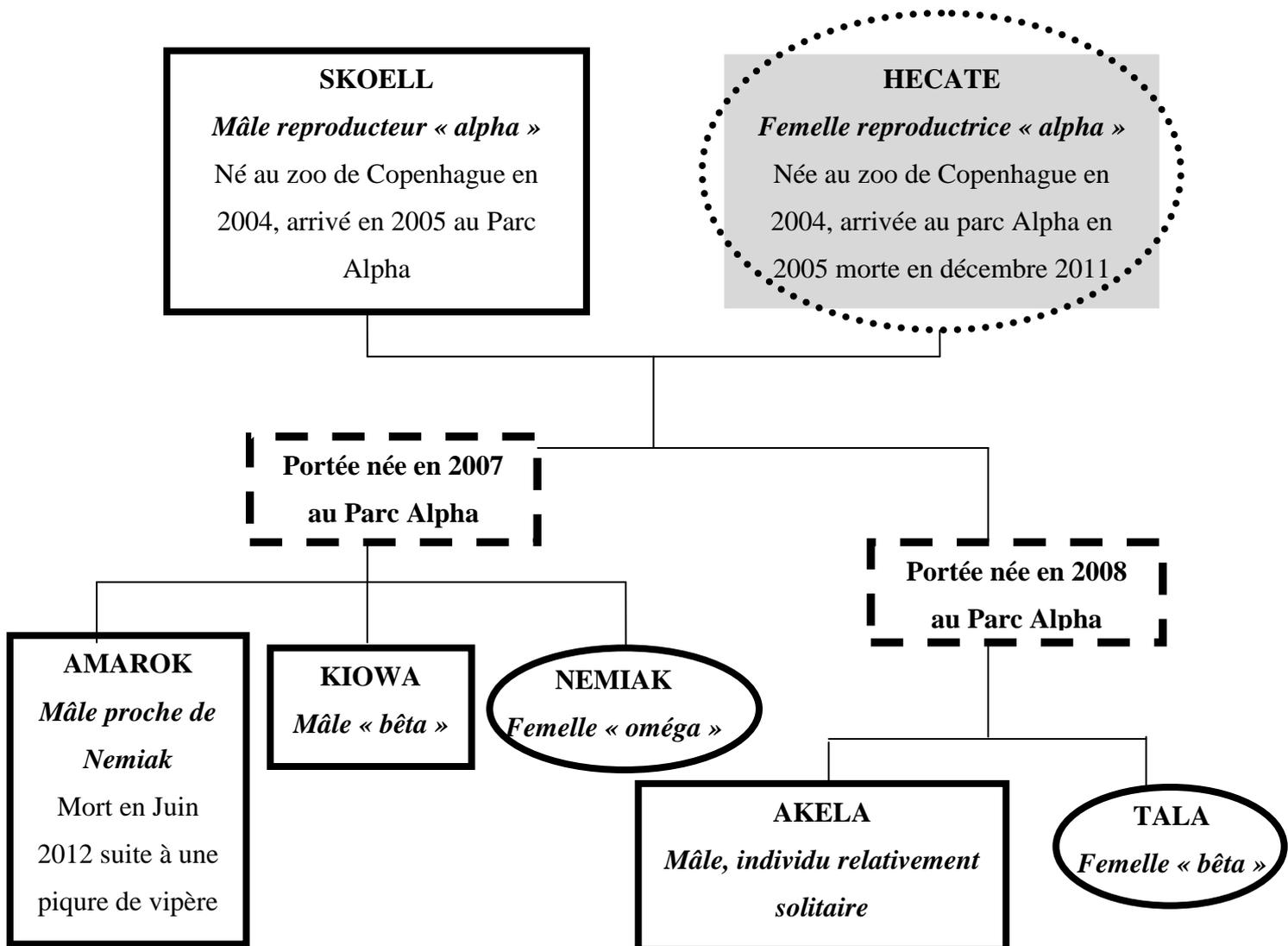


Figure 55 : Caractéristiques phénotypiques de chaque individu de la meute (Photographies originales : AS GAUVIN)

TALA : femelle, marque de dépilation au coin supérieur de l'œil droit, pelage clair



NEMIAK : femelle, pelage plus foncé que Tala



KIOWA : mâle, tâche supra-caudale très noire, s'étendant en position basse sur la queue.



SKOELL : mâle, imposant



AKELA : mâle, base de la queue légèrement relevée, liseré noir sur le front plus marqué, tâches blanches étendues sur les babines supérieures.



AMAROK : mâle, masque facial avec « lunettes » marrons cerclées de noires



Enfin, il est important d'apporter quelques précisions sur l'alimentation de la meute. Les loups sont nourris quotidiennement et reçoivent en moyenne 1,5 kg de viande par animal : poulets entiers, bœuf avec os et viande de bœuf. Un jour de jeûne par semaine est respecté. Des enrichissements sont régulièrement réalisés afin de stimuler l'activité de recherche et les interactions - boules végétales accrochées dans les arbres et contenant des cœurs de bœuf, souris, poussins, épices, pain d'épice. Les interactions au sein de la meute étant fortement modifiées au cours des nourrissages et des enrichissements, les observations ont été effectuées autant que possible en dehors de ces périodes.

B- Méthodes de relevé et d'analyse des données

Au sein de cette meute, la perte de la femelle reproductrice a entraîné un bouleversement dans l'organisation sociale. L'absence de portée suite à ce remaniement nous a ainsi amené à nous intéresser aux comportements individuels et à l'évolution des liens sociaux au cours de quatre périodes choisies. L'évaluation des variations de comportements au cours des périodes de reproduction et hors période de reproduction se base sur le relevé de l'ensemble des comportements agonistiques (agression et évitements) et affiliatifs, observables depuis l'affût (**Figure 53**) au cours de ces périodes. L'ensemble de ces données permettra aussi d'établir les relations dyadiques entre individus et donnera un aperçu de l'organisation sociale de la meute.

1) Répartition des sessions d'observation

Les heures d'observations ont été fixées en fonction de l'activité des loups - variable selon les heures de la journée et les saisons -, de l'activité touristique du Parc Alpha et des heures de nourrissage quotidien de la meute. Lors des journées estivales chaudes, les loups montraient des périodes de repos importantes, alors qu'en hiver les périodes d'observation se sont avérées riches en interactions. Aussi, des ajustements ont été réalisés au cours de l'étude afin de moduler les sessions d'observation et d'obtenir un maximum de données appropriées. Lors de l'été 2012, les observations ont donc été effectuées tôt le matin et plus tardivement le soir; ce qui a par ailleurs permis de s'affranchir partiellement de la présence du public. Ainsi, l'ensemble des relevés a été effectué en période diurne entre 7h30 et 18h en été et entre 9h et 17h en hiver. La totalité des

données a été obtenue au cours de 162 h d'observation, à raison de 24 h en Juillet 2011 (sur 12 jours), 48 h en Février 2012 (sur 12 jours), 48 h en Juillet 2012 (sur 12 jours) et 42 h en Février 2013 (sur 7 jours). L'ensemble des heures d'observation (**Tableau 8**) était réparti en deux créneaux d'une heure en Juillet 2011 puis en deux créneaux de deux heures par jour pour les sessions de février et Juillet 2012, et en deux créneaux de 3 h pour la session de Février 2013 à distance des heures des repas. Les observations ont été relevées sur un support écrit.

Tableau 8 : Répartition des créneaux d'observation au cours des quatre périodes d'étude.

Horaires	<u>Eté 2011</u>	<u>Février 2012</u>	<u>Eté 2012</u>	<u>Février 2013</u>
Matinée	11h-12h	10h-12h	9h-10h 11h-12h	7h-8h 10h-12h
Après-midi	15h30-16h30	15h30-17h30	14h-15h 16h-17h	14h-15h 16h-18h
Total	24h	48h	48h	42h

2) Méthode de relevé des comportements des individus de la meute :
échantillonnage par comportements « *all occurrences sampling* » ou
« *behaviour-dependent sampling* »

Cette méthode a été réalisée afin de relever le plus grand nombre possible de comportements agonistiques et affiliatifs. Elle consiste à relever toutes les interactions agonistiques et affiliatives émises par les individus au cours de la session d'observation. Pour appliquer cette méthode, il est nécessaire de définir un répertoire comportemental, d'être en mesure d'identifier chaque loup de la meute, de s'assurer que la fréquence des interactions est faible afin de pouvoir toutes les noter, et enfin d'avoir des conditions d'observation correctes avec de larges zones visibles (ALTMANN, 1974).

Au cours de notre étude, l'identité du loup initiateur de l'interaction ainsi que celle du loup envers lequel l'action était dirigée ont été notées afin de pouvoir analyser les données par la suite. Le répertoire comportemental est défini comme suit (GOODMANN *et al.*, 2002) :

- ❖ Les **interactions agonistiques** qui se rapportent aux interactions négatives en situation de compétition et incluent les comportements d'agression (**Annexe 1**) - « menace », « montre les dents », « mord », « morsure inhibée », « poursuit », « claque des dents », « prend la gueule d'un congénère dans sa gueule », « figure en T » - d'évitements (**Annexe 2**) - « évite » et « fuit », « part » - et de soumission passive « est sur le dos » et active (**Annexe 3**).
- ❖ Les **interactions affiliatives** regroupent les comportements visant à réduire les distances inter-individuelles et sont synonymes de relations amicales, de tolérance et de proximité, entre deux individus (IMMELMANN, 1990) - « flaire un congénère », « lèche les babines d'un congénère », « flaire la région génito-anale d'un congénère », « lèche la région génito-anale d'un congénère », « pose la patte sur un congénère », « pose la tête sur un congénère » et « joue » - (**Annexe 4**).
- ❖ Les **hurlements** qui sont à inclure dans les comportements affiliatifs, ne sont pas pris en compte dans cette étude. En effet, les hurlements étaient souvent déclenchés par des stimuli extérieurs tels que les hurlements des loups sauvages ou des autres loups captifs ou encore le bruit du motoneige en hiver. Aussi, ils ne pouvaient être reliés à des événements sociaux au sein de la meute et n'entraient donc pas dans le cadre des observations.

Enfin, tous les événements susceptibles d'avoir un impact sur l'organisation sociale de la meute sont identifiés et relevés (**Annexe 6**). En période de reproduction, une attention particulière est portée sur les dates d'entrée en chaleurs des deux femelles, ainsi que sur les accouplements observés au cours des soins. Les incidents et accidents, tels que les blessures ou les maladies, sont aussi mentionnés.

Lors des sessions d'observation hivernales, il aurait été intéressant de prendre en considération les comportements ayant trait à la reproduction - « lèche la région génito-anale d'un congénère », « flaire la région génito-anale d'un congénère », « chevauche » et « s'accouple » (**Annexe 5**). Ces comportements n'ont pu être pris en considération, les femelles n'ayant pas exprimé un comportement de chaleurs de façon synchrone et durant toute la période d'observation. Par ailleurs, les périodes d'observation étaient trop précoces pour que les accouplements éventuels

puissent être observés. Ainsi, les accouplements rapportés au sein de la meute (Annexe 6) ont été observés par l'équipe des soigneurs et non au cours des sessions d'observation déterminées.

3) Méthode d'analyse des données

Pour chaque catégorie comportementale - comportements d'agressions, comportements d'évitement, comportements affiliatifs et comportements de soumission - la somme des interactions que chaque individu émet ou reçoit a été calculée dans un tableau où le loup initiateur est notifié en colonne et le receveur en ligne (Annexes 7 à 10). La diagonale est ainsi structurellement vide. Afin d'obtenir des pourcentages, la somme des interactions qu'un individu X initie envers un individu Y est calculée et divisée par la somme des interactions émises par l'individu X envers l'ensemble des individus. Ces calculs ont été réalisés pour chaque période d'observation. De plus, la réalisation de tests statistiques, vient compléter l'analyse des données. Ainsi, un test de comparaison de médiane, non paramétrique, test de Friedman, sur échantillons appariés, est réalisé pour comparer les comportements initiés et reçus au cours des quatre périodes. Un test statistique du Chi² est également utilisé lorsque les effectifs le permettent ou d'un test de Fisher lorsque les conditions du test du Chi² ne sont pas remplies, pour tenter d'apporter une réponse à la question suivante : y-a-t-il des individus qui émettent plus ou qui reçoivent plus que d'autres, au sein de chaque catégorie comportementale ?

L'ensemble des interactions dyadiques est représenté sous forme de sociogrammes établis à l'aide des matrices « donneur-receveur » précédemment évoquées (ALTMANN, 1974). Pour chaque catégorie de comportement et pour chaque période, un sociogramme est établi : l'un représentant les relations agonistiques et regroupant ainsi les comportements d'agression et de soumission-évitement et un second représentant les comportements affiliatifs. Ces sociogrammes permettent de représenter l'ensemble des relations dyadiques entre les individus et de mettre en évidence l'évolution de celles-ci au cours des quatre périodes. Ils donnent accès à l'organisation sociale de la meute au cours de la période étudiée.

II- Résultats et analyse des relations sociales au sein de la meute des « Erps »

A- Bilan de l'ensemble des comportements initiés et reçus au cours des quatre périodes

Le tableau bilan (**Tableau 9**) des interactions initiées et reçues au cours des quatre périodes d'observation montre que des différences existent entre les totaux des comportements échangés sur les quatre périodes. En Février 2012, période de reproduction, beaucoup de comportements sont observés (174 interactions par individu), alors qu'au contraire, en Février 2013, très peu de comportements sont relevés (30 interactions par individu). De même, la période de reproduction de Février 2012 est plus riche en interactions que les périodes estivales, hors reproduction. Un test de comparaison de médiane, non paramétrique, test de Friedman, sur échantillons appariés, sans prise en compte d'Amarok (puisque celui-ci n'est présent que sur les deux premières périodes) permet de confirmer qu'une différence significative existe dans les comportements échangés et reçus entre ces périodes ($\chi^2=12,12$, $p=0,007$). Cependant, la différence d'échantillonnage entre les quatre périodes - notamment le nombre d'heures d'observation - oblige à relativiser cette affirmation et empêche de conclure sur l'existence d'une réelle différence dans la fréquence des interactions hors période de reproduction et en période de reproduction. Il reste intéressant de souligner néanmoins que la période de reproduction 2012 s'est avérée riche en interactions contrairement à celle de 2013: ces observations sont à relier avec la présence de tentatives de reproduction en 2012 et l'absence de reproduction en 2013 avec l'échec des tentatives d'accouplements. Par ailleurs, les totaux établis ci-dessous (**Tableau 9**) suggèrent une différence dans la distribution des comportements émis et reçus par les individus, en fonction des quatre périodes qui se confirme statistiquement ($\chi^2=79,33$; $p<0,0001$). Ainsi, au cours de l'été 2011, les deux sœurs Tala et Nemiak interagissent le plus. Il en est de même au cours de la période de reproduction 2012. Durant cette même période (Février 2012), aucun mâle ne semble interagir plus qu'un autre, ainsi, aucune dyade mâle-femelle ne semble établie. Cependant, les soigneurs ont pu observer un accouplement entre Tala et Skoell. Au cours de la période estivale 2012, Tala et Kiowa, une femelle et un mâle, interagissent plus que les autres. L'apparition de cette dyade survient après le décès d'Amarok. Enfin, en Février 2013, période de reproduction, aucune dyade mâle-femelle n'est observée, Tala et Nemiak demeurent les individus centraux des interactions échangées. Cependant, les soigneurs ont pu observer deux

accouplements entre Tala et Kiowa et Tala et Skoell, tous deux interrompus. Ces observations montrent que des changements ont lieu, au cours des deux années et selon les périodes, et permettent de conclure que la meute n'est pas stable et que le décès d'Amarok a provoqué des bouleversements supplémentaires dans l'organisation sociale.

Tableau 9: Nombre total d'interactions initiées et reçues par chaque individu au cours des quatre périodes d'observation.

	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	Total	Total / individu
P1 – été 2011	131	85	164	76	106	100	662	110
P2 – février 2012	275	128	278	95	133	137	1046	174
P3 – été 2012	173	92	153	157	175		750	150
P4 – février 2013	40	17	43	19	29		148	30

Les totaux d'interactions initiées (**Tableau 10**), établis selon les catégories comportementales, mettent en évidence une différence selon les périodes. Un test de comparaison de médiane, non paramétrique, test de Friedman, sur échantillons appariés, sans prise en compte d'Amarok (puisque celui-ci n'est présent que sur les deux premières périodes) permet de confirmer qu'une différence significative existe. La période estivale 2012 ainsi que la période de reproduction 2012 (Février 2012), sont plus riches en comportements affiliatifs que la période de Février 2013 ($\chi^2=9,72$; $p=0,021$, test post-hoc $< 0,05$). La période d'observation de Février 2012 est la plus riche en comportements agonistiques comparée aux trois autres périodes ($\chi^2=10,35$; $p=0,016$, test post-hoc $< 0,05$). Enfin, les comportements de soumission/évitement ne diffèrent pas en fonction des quatre périodes ($\chi^2=4,44$; $p=0,22$). Par ailleurs, une différence significative dans le total des comportements affiliatifs, agonistiques et de soumission/évitement initiés selon les individus, au cours des quatre périodes est visible (test de comparaison de médiane, non paramétrique, test de Friedman, sur échantillons appariés, $\chi^2=10,6$; $p=0,031$, tests post-hoc non significatifs). Tala et Nemiak sont les individus émettant le plus de comportements au cours des quatre périodes, sans différence significative par rapport aux autres individus.

Tableau 10 : Nombre d'interactions, classées par catégories comportementales, initiées par chaque individu au cours des quatre périodes d'observation.

	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	Total des interactions initiées selon les périodes
Comportements affiliatifs initiés							
Été 2011	33	7	42	16	22	21	141
Février 2012	16	22	84	21	27	33	203
Été 2012	23	15	37	36	39		150
Février 2013	2	5	1	3	7		18
Comportements agonistiques initiés							
Été 2011	21	29	32	25	29	20	156
Février 2012	126	54	32	34	42	32	320
Été 2012	14	12	48	42	26		142
Février 2013	5	2	13	4	8		32
Comportement de soumission/évitement initiés							
Été 2011	6	0	10	10	5	3	34
Février 2012	5	9	40	17	9	11	91
Été 2012	0	5	34	35	10		84
Février 2013	19	1	0	0	0		20
Total des interactions initiées par chaque individu							
Été 2011	60	36	84	51	56	44	331
Février 2012	142	76	116	55	69	65	523
Été 2012	46	35	108	107	88		384
Février 2013	7	8	34	14	15		78

Les totaux d'interactions reçues (**Tableau 11**), établis selon les catégories comportementales, mettent en évidence une différence selon les périodes. Un test de comparaison de médiane, non paramétrique, test de Friedman, sur échantillons appariés, sans prise en compte d'Amarok (puisque celui-ci n'est présent que sur les deux premières périodes) permet de confirmer qu'une différence significative existe. Au cours de la période février 2012, plus de comportements ont été initiés qu'au cours des périodes de février 2013 et de l'été 2013 ($\chi^2=13,56$; $p=0,004$, test post-hoc < 0,05), tant au niveau des comportements agonistiques, qu'affiliatifs et que des comportements d'évitement/soumission. Par ailleurs, aucune différence significative dans le total des comportements affiliatifs, agonistiques et de soumission/évitement reçus selon les individus, au

cours des quatre périodes n'est visible (test de comparaison de médiane, non paramétrique, test de Friedman, sur échantillons appariés, $\chi^2=7,8$; $p=0,10$).

Tableau 11 : Nombre d'interactions reçues par chaque individu au cours des quatre périodes d'observation.

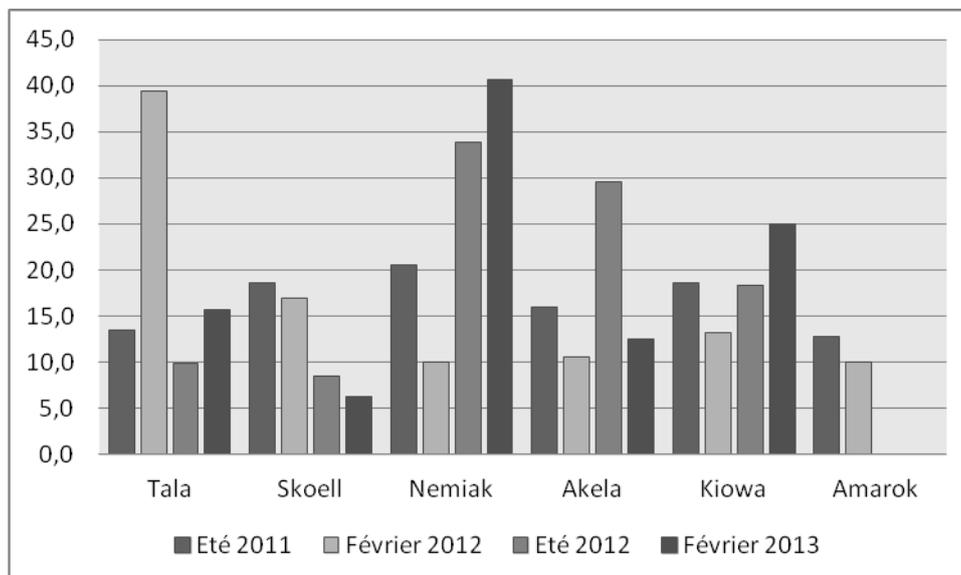
	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	Total des interactions reçues selon les périodes
Comportement affiliatif							
Eté 2011	40	32	39	12	6	12	141
Février 2012	101	40	27	8	21	6	203
Eté 2012	40	34	25	20	31		150
Février 2013	2	5	1	1	9		18
Comportement d'agression							
Eté 2011	24	15	33	13	35	36	156
Février 2012	32	12	135	32	43	66	320
Eté 2012	43	13	15	30	41		142
Février 2013	12	3	8	4	5		32
Comportement de soumission/ évitement							
Eté 2011	7	2	8	0	9	8	34
Février 2012	49	11	7	3	9	12	91
Eté 2012	44	10	5	0	15		74
Février 2013	19	1	0	0	0		20
Total des interactions reçues par chaque individu							
Eté 2011	71	49	80	25	50	56	331
Février 2012	275	128	278	95	133	137	1046
Eté 2012	173	92	153	157	175		750
Février 2013	40	17	43	19	29		148

B- Résultats et analyse des comportements agonistiques initiés et reçus au cours des quatre périodes

1) Comportements d'agression

Figure 56 : Comportements d'agression initiés par chaque individu au cours des quatre périodes.

Les chiffres sont donnés en pourcentage.

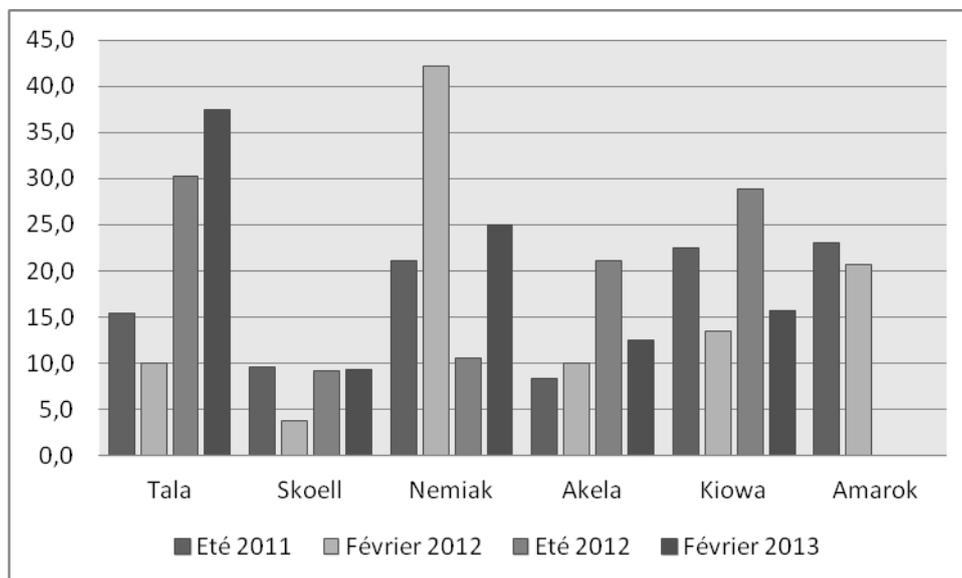


Parmi les femelles (**Figure 56**), Tala et Nemiak sont à l'origine d'une grande partie des comportements d'agression initiés. Au cours de la première période de reproduction, Tala exprime un plus grand nombre de comportements d'agression qu'au cours des trois autres périodes (en Février 2012, 39 % contre 16 % en Février 2013). A l'inverse Nemiak initie un plus grand nombre de comportements d'agression au cours de la deuxième période de reproduction (en Février 2012, 20 % contre 41 % en Février 2013).

Parmi les mâles (**Figure 56**), Skoell initie des comportements d'agression essentiellement au cours des deux premières périodes d'observation (16 % et 18 % respectivement) et semble moins impliqué par la suite (moins de 10 %). Au contraire, Akela engage plus de comportements d'agression au cours de la troisième période d'observation (Été 2012), cette augmentation intervient juste après la mort d'Amarok. Kiowa est impliqué de façon équivalente au cours des trois premières périodes d'observation (entre 14 % et 18 %), mais initie plus de comportements d'agression au cours de la période de reproduction de Février 2013 (25 %). Enfin, Amarok manifeste peu d'agressivité envers ses congénères.

Figure 57 : Comportements d'agression reçus par chaque individu au cours des quatre périodes.

Les chiffres sont donnés en pourcentage.



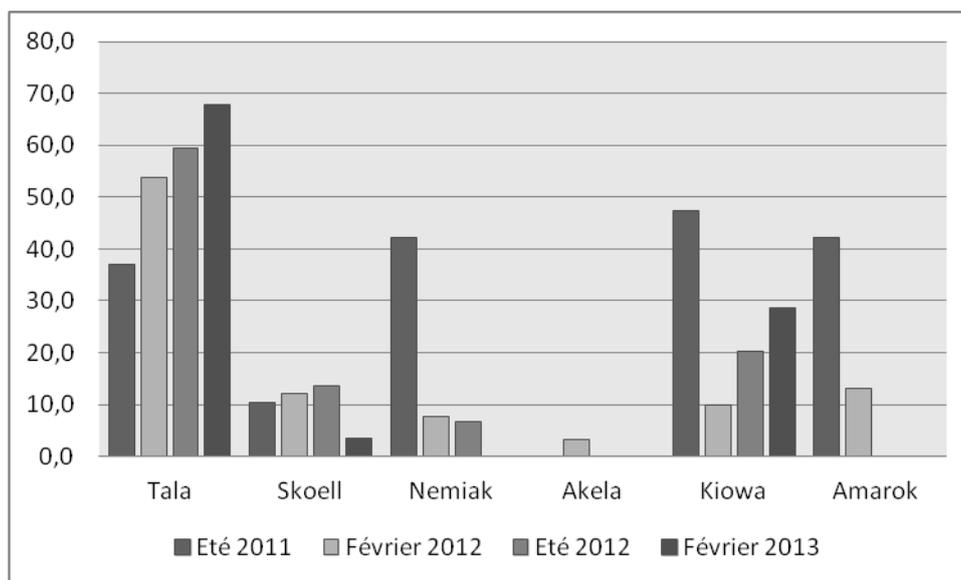
Parmi les femelles (**Figure 57**), Nemiak reçoit le plus de comportements d'agression au cours de la saison de reproduction en Février 2012 (43 %) alors que Tala est plus fréquemment agressée au cours de la période estivale 2011 et au cours de la saison de reproduction 2013 (respectivement 30 % et 37 %).

Parmi les mâles (**Figure 57**), Kiowa est plus fréquemment victime de comportements d'agression au cours des saisons estivales (22 % en été 2011 et 28 % en été 2012). Amarok en reçoit autant en fréquence au cours des périodes d'observation où il est présent. Akela en reçoit peu (autour de 10 %) sauf au cours de l'été 2012 - consécutif à la mort d'Amarok - où la fréquence de comportements d'agression reçus est de 20 %. Skoell est faiblement concerné par les agressions de ses congénères (moins de 10 %) et ce quelles que soient les périodes.

2) Comportements d'évitement et de soumission

Figure 58 : Comportements de soumission et d'évitement exprimés par chaque individu au cours des quatre périodes.

Les chiffres sont donnés en pourcentage.

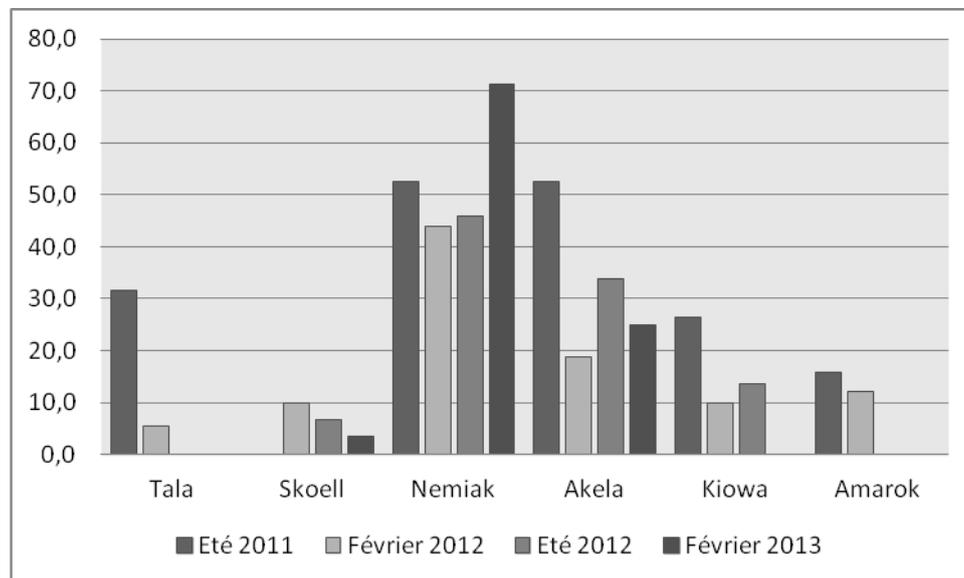


Parmi les femelles (**Figure 58**), Tala et Nemiak expriment autant de postures de soumission-évitement au cours de l'été 2011 respectivement 38 % et 42 %). Cependant, au cours des trois périodes d'observations qui suivent, seule Tala exprime une grande partie de comportements de soumission-évitement (52 % en Février 2012, 60 % en été 2012 et 68 % en Février 2013).

Parmi les mâles (**Figure 58**), Kiowa est celui qui montre le plus grand nombre de postures de soumission-évitement au cours des quatre périodes d'observation, et ce notamment au cours de l'été 2011 (48 %) et de la période de reproduction en Février 2013 (28 %). Amarok exprime des comportements de soumission-évitement de façon équivalente en fréquence à Kiowa, au cours des deux premières périodes. Akela manifeste très peu de comportements de soumission-évitement, et ce quelle que soit la période de l'année à l'instar de Skoell (10 % au cours des trois premières périodes d'observation puis moins de 5 % en Février 2013).

Figure 59 : Comportements de soumission et d'évitement reçus par chaque individu au cours des quatre périodes.

Les chiffres sont donnés en pourcentage.



Parmi les femelles (**Figure 59**), Nemiak est celle qui reçoit l'expression de posture de soumission-évitement en plus grand nombre lorsqu'elle approche ses congénères, et ce quelle que soit la période de l'année. Au cours de la saison de reproduction en Février 2013, elle reçoit ainsi 70 % de comportements de soumission-évitement alors que Tala n'en reçoit aucun.

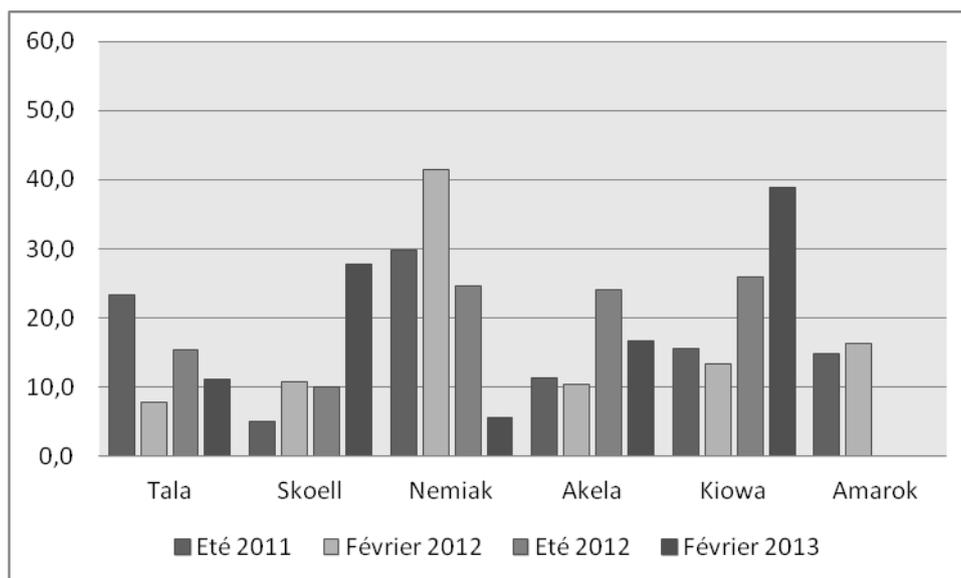
Parmi les mâles (**Figure 59**), Akela est un individu central, notamment au cours des périodes d'observation estivales (52 % en été 2011 et 34 % en été 2012) pour recevoir des comportements de soumission-évitement. Kiowa reçoit fréquemment des comportements de soumission-évitement au cours de l'été 2011 (28 %) mais est beaucoup moins receveur par la suite (environ 10 %). Ces comportements sont peu dirigés envers Skoell et Amarok.

C- Résultats et analyses des comportements affiliatifs initiés et reçus au cours des quatre périodes

1) Comportements affiliatifs initiés

Figure 60 : Comportements affiliatifs initiés par chaque individu au cours des quatre périodes.

Les chiffres sont donnés en pourcentage.



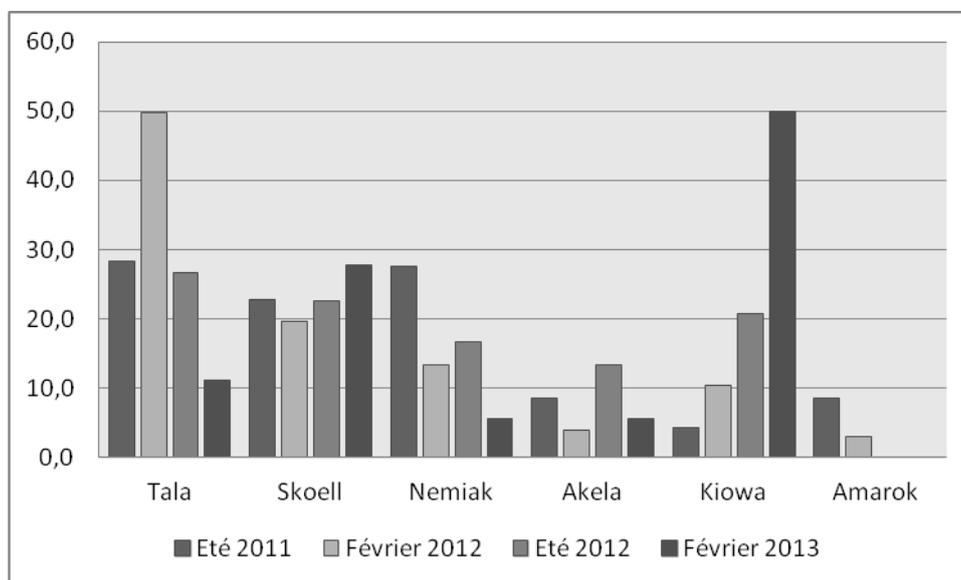
Parmi les femelles (**Figure 60**), Nemiak semble être un individu central dans l'initiation des comportements affiliatifs au cours des trois premières sessions d'observation : elle initie entre 25 % et 42 % des comportements affiliatifs observés. Sa présence est moins marquée au cours de la période de reproduction en Février 2013 (seulement 5 % des comportements affiliatifs initiés). Tala est présente au cours de l'été 2011 (près de 22 % des comportements affiliatifs initiés) et semble être moins impliquée par la suite.

Parmi les mâles (**Figure 60**), Skoell, initiant peu de comportements affiliatifs au cours des trois premières périodes, est davantage impliqué au cours de la période de reproduction en Février 2013 (à l'origine de 28 % des comportements affiliatifs). Kiowa se révèle extrêmement actif au cours des deux dernières périodes d'observation, après la disparition d'Amarok, en été 2012 et Février 2013 (il initie 27 % et 38 % des comportements affiliatifs). Akela engage aussi plus de comportements affiliatifs au cours de l'été 2012 et en Février 2013. Enfin, Amarok est tout autant initiateur que Kiowa, au cours de l'été 2011 et en Février 2012.

2) Comportements affiliatifs reçus

Figure 61 : Comportements affiliatifs reçus par chaque individu au cours des quatre périodes.

Les chiffres sont donnés en pourcentage.



Parmi les femelles (**Figure 61**), Tala et Nemiak sont l'objet d'autant de comportements affiliatifs au cours des périodes d'observation en été (28 %). Cependant, Tala en reçoit considérablement plus (50 % en Février 2012 contre 14 % à la même période pour Nemiak).

Parmi les mâles (**Figure 61**), Skoell est celui qui reçoit le plus de comportements affiliatifs, sauf en Février 2013, période à laquelle Kiowa en reçoit une très large part (50 % contre 28 % pour Skoell à la même période). Amarok et Akela sont très peu concernés.

D- Organisation sociale

Pour chaque période, le total des comportements affiliatifs, d'agression et de soumission/évitement peut être calculé. Il est alors intéressant dans un premier temps de s'intéresser aux totaux des comportements initiés et reçus par chaque individu afin de mettre en évidence les éventuelles différences quant au nombre d'interactions que les individus initient ou reçoivent. L'analyse des données ainsi réalisée peut être accompagnée d'un test statistique du Chi² lorsque les effectifs le permettent ou d'un test de Fisher lorsque les conditions du test du Chi² ne sont pas remplies, pour tenter d'apporter une réponse à la question suivante : y-a-t-il des individus qui émettent plus ou qui reçoivent plus que d'autres, au sein de chaque catégorie comportementale ?

Dans un second temps, il est intéressant de porter son attention sur les relations dyadiques observées, qui témoignent de l'ensemble des comportements échangés entre deux individus. La représentation de ces relations permet de construire un sociogramme et donne ainsi accès à l'organisation sociale de la meute au cours de la période concernée. Ces interactions dyadiques sont formées par deux composantes : l'une « positive » se rapportant à l'ensemble des interactions affiliatives et l'autre « négative » incluant les comportements d'agression ainsi que ceux d'évitement et de soumission (DEPUTTE & DELEPORTE, 2010). Les comportements agonistiques permettent de déterminer les relations de « dominance-subordination » existant entre les individus de la meute. De telles informations sur les relations sociales existant entre les congénères d'une même meute ne peuvent être obtenues que si les relations dyadiques sont résolues, c'est-à-dire si les interactions entre deux individus s'avèrent asymétriques. Lorsque les relations entre deux individus sont parfaitement symétriques de façon bidirectionnelle, alors la dyade peut être considérée comme non résolue et aucune conclusion ne peut être apportée.

Rappelons que les données ainsi relevées et analysées ont été soumises à certains biais d'observation dont il était difficile de s'affranchir au cours de cette étude. La visibilité limitée de certaines zones de l'enclos, la présence des touristes, les conditions climatiques variables sont autant de facteurs limitant la comparaison des quatre périodes d'observations. De plus, au cours des sessions d'observations, les données comportementales obtenues sont incomplètes en raison de la visibilité limitée de certains individus. Tous ces biais potentiels ont rendu difficile l'interprétation des données et obligent à en modérer la valeur statistique.

1) Été 2011

Tableau 12 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de l'été 2011, selon les individus.

Comportements affiliatifs	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	33	7	42	16	22	21
Reçus	40	32	39	12	6	12

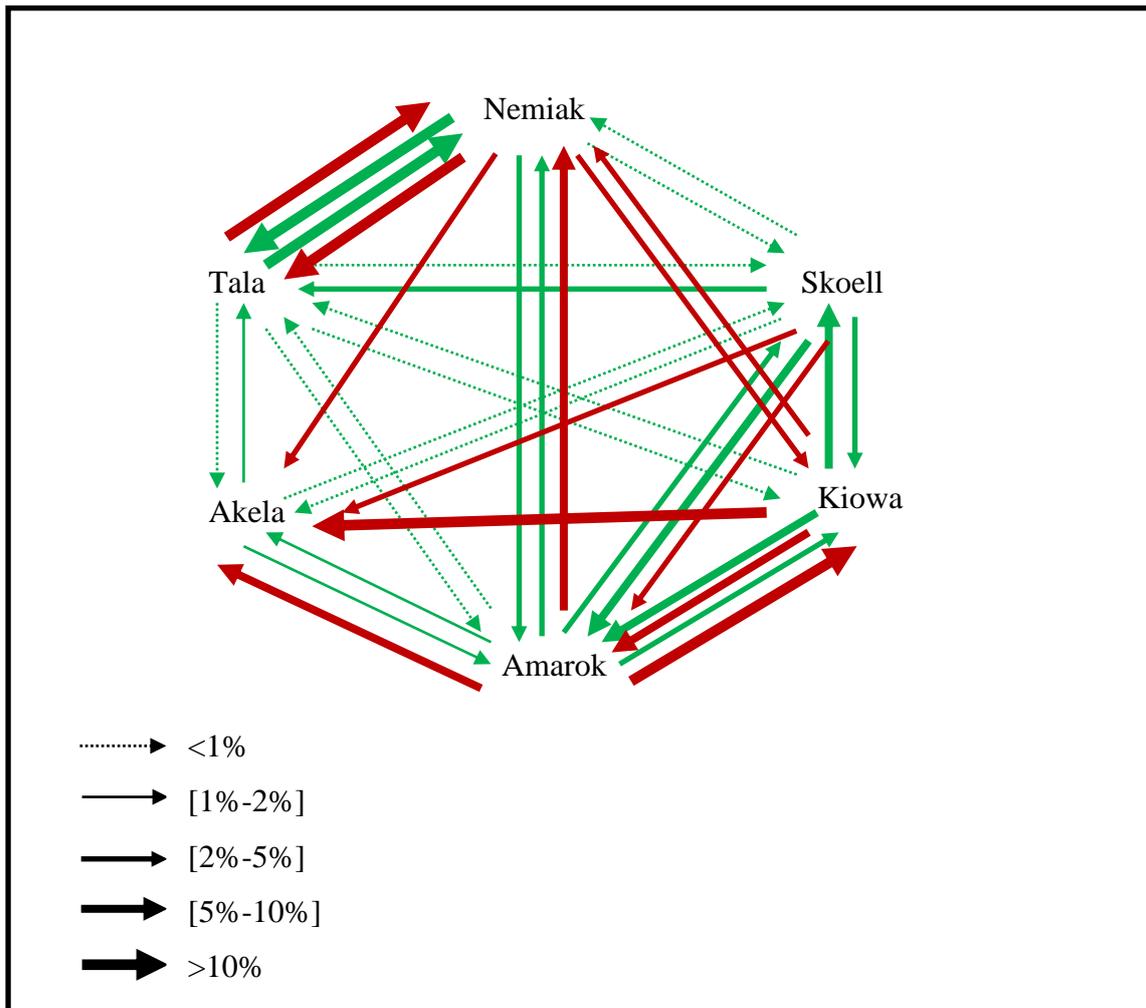
Comportements d'agression	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	21	29	32	25	29	20
Reçus	24	15	33	13	35	36

Comportements de soumission/ évitement	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	6	0	10	10	5	3
Reçus	7	2	8	0	9	8

Au cours de cette période d'observation estivale, hors période de reproduction (**Tableau 12**), les deux femelles Nemiak et Tala émettent et reçoivent plus de comportements affiliatifs que les autres individus ; Skoell, ancien mâle reproducteur, en émet le moins mais en reçoit le plus. ($\chi^2=28,97$; $p<0,0001$). Nemiak, Kiowa et Skoell émettent plus de comportements d'agression que les autres individus ; Nemiak, Kiowa et Amarok en reçoivent plus ($\chi^2=13,6$; $p=0,02$). Nemiak et Akela entraînent plus fréquemment l'expression de comportements de soumission/évitement chez leurs congénères, tandis que Akela et Skoell sont les deux individus qui en expriment le moins (test de Fisher, $p=0,003$).

Figure 62 : Sociogramme représentant les comportements agonistiques entre les membres de la meute au cours de la session d'observation de l'été 2011.

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu. Les flèches vertes représentent les comportements d'agression, les rouges sont la résultante des comportements de soumission-évitement ($X \rightarrow Y$ signifiant « X est soumis et/ou évite Y »).



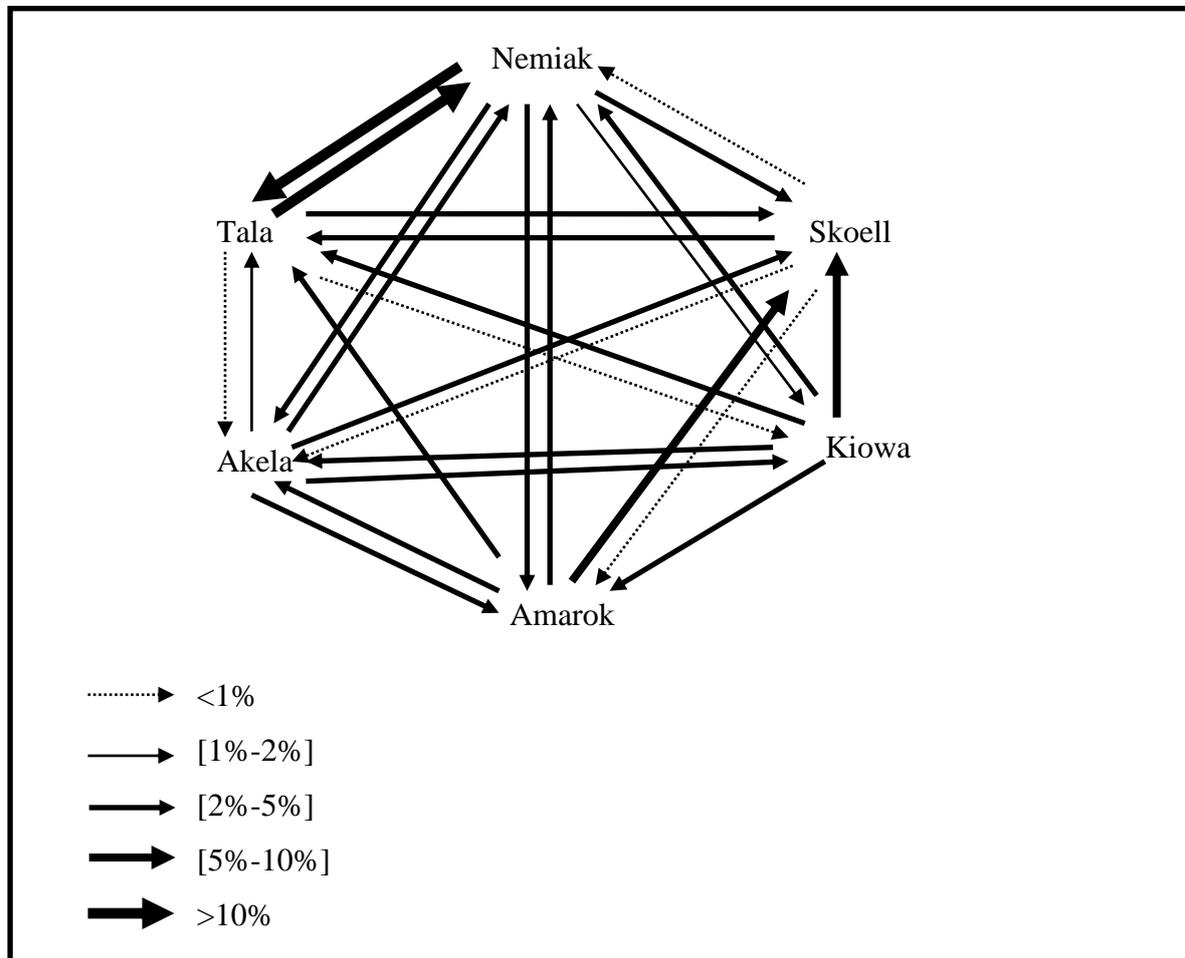
Au cours de cette première période d'observation estivale (**Figure 62**), donc hors période de reproduction, nous pouvons remarquer que la dyade **Nemiak - Tala** est parfaitement symétrique. Cette absence de différence dans la fréquence des comportements agonistiques échangés suggère que cette dyade n'est pas résolue : aucune relation de dominance – subordination ne peut être établie. Il en est de même pour les dyades mettant en jeu **Tala - Kiowa**, **Tala - Amarok**, **Nemiak - Skoell** et **Nemiak - Kiowa** : toutes s'avèrent symétriques donc non résolues.

Les autres dyades sont asymétriques, ainsi une relation de dominance-subordination se met en place. Au sein des dyades **Amarok - Kiowa**, les comportements d'agression sont asymétriques, Kiowa est plus agressif envers Amarok que l'inverse, et Amarok exprime plus fréquemment un comportement de soumission/évitement face à Kiowa que l'inverse. Les dyades **Amarok - Nemiak** et **Amarok - Akela** révèlent des comportements d'agression bilatéraux et symétriques mais seul Amarok montre des postures de soumission/évitement. Skoell exprime des comportements de soumission/évitement face à Amarok et Akela qui n'en montrent aucun à son égard, les interactions agressives au sein de la dyade **Skoell - Akela** étant par ailleurs symétriques alors que celles au sein de la dyade **Skoell - Amarok** ne le sont pas : Skoell se montre plus agressif envers Amarok que l'inverse. Enfin, les dyades **Kiowa - Akela** et **Nemiak - Akela** sont caractérisées par une absence d'interactions agressives et par l'expression de comportements de soumission/évitement unilatéraux, Kiowa et Nemiak exprimant des postures de soumission/évitement face à Akela.

Certaines dyades sont caractérisées uniquement par l'expression de comportements d'agression asymétriques : **Kiowa - Skoell**, **Akela - Tala** et **Skoell - Tala**. Tala reçoit plus de comportements d'agression de la part de Skoell et d'Akela qu'elle n'en initie ; et Kiowa émet plus d'agressions envers Skoell que l'inverse. Cependant au sein de ces dyades, aucun comportement de soumission-évitement n'est échangé, ce qui ne permet pas de conclure sur la relation exacte entre ces congénères.

Figure 63 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d'observation de l'été 2011.

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu.



Au cours de cette période d'observation estivale (**Figure 63**), les dyades **Tala - Nemiak**, **Tala - Skoell**, **Nemiak - Amarok**, **Nemiak - Akela**, **Akela - Kiowa**, **Akela - Amarok** sont parfaitement symétriques. Les liens amicaux entre les individus de chaque dyade s'expriment donc de façon équivalente et bidirectionnelle.

Les comportements exprimés par les dyades **Kiowa - Amarok**, **Amarok - Tala** et **Kiowa - Skoell** sont asymétriques et unidirectionnels, seul Kiowa exprime des comportements affiliatifs envers Amarok et Skoell et Tala n'exprime aucun comportement affiliatif envers Amarok.

Les dyades **Nemiak-Skoell**, **Amarok-Skoell**, et **Akela-Skoell** sont asymétriques : Skoell initie moins de comportements affiliatifs qu'il n'en reçoit. Il en est de même concernant Tala au sein des dyades **Tala-Kiowa** et **Tala-Akela**.

2) Période de reproduction 2012

Tableau 13 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de la période d'observation de Février 2012, selon les individus.

Comportements affiliatifs	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	16	22	84	21	27	33
Reçus	101	40	27	8	21	6

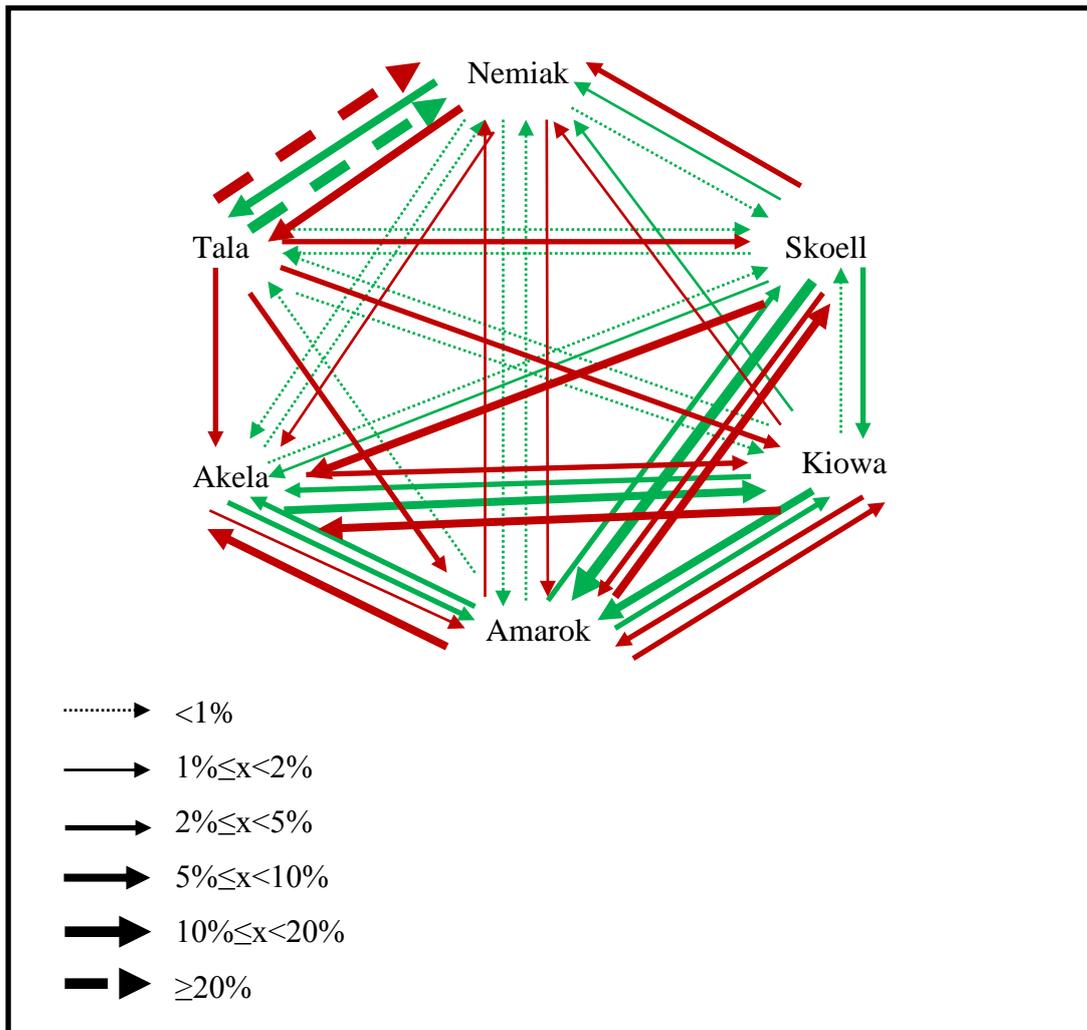
Comportements d'agression	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	126	54	32	34	42	32
Reçus	32	12	135	32	43	66

Comportements de soumission/ évitement	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	5	9	40	17	9	11
Reçus	49	11	7	3	9	12

Les deux femelles semblent au centre des échanges d'interactions affiliatives au cours de cette période de reproduction (**Tableau 13**): Nemiak exprime significativement davantage de comportements affiliatifs à l'égard de ses congénères ; Tala en reçoit significativement plus que les autres individus ($\chi^2=121,5$; $p<0,0001$). Il en est de même concernant les comportements d'agression et de soumission/évitement au cours de cette même période (**Tableau 13**) : Tala initie davantage de comportements d'agression et exprime davantage de posture de soumission/évitement que ses congénères, Nemiak reçoit un plus grand nombre d'agressions et d'expression de posture de soumission/évitement de ses congénères, et ce plus fréquemment que les autres individus (respectivement $\chi^2=158$; $p<0,0001$ et $\chi^2=69$; $p<0,0001$).

Figure 64 : Sociogramme représentant les comportements d'agression entre les membres de la meute au cours de la session d'observation « Février 2012 ».

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu. Les flèches vertes représentent les comportements d'agression, les rouges sont la résultante des comportements de soumission-évitement ($X \rightarrow Y$ signifiant « X est soumis et/ou évite Y »).



Le sociogramme ainsi établi (**Figure 64**) au cours de la période de reproduction 2012, met en évidence que seule la dyade **Nemiak - Amarok** est parfaitement symétrique. L'ensemble des autres dyades est asymétriques. L'expression de comportements d'agression, sans comportements de soumission/évitement associés, au sein de la dyade **Kiowa - Skoell** ne permet pas d'apporter de conclusion sur la relation de dominance-subordination entre ces deux individus : Skoell émettant

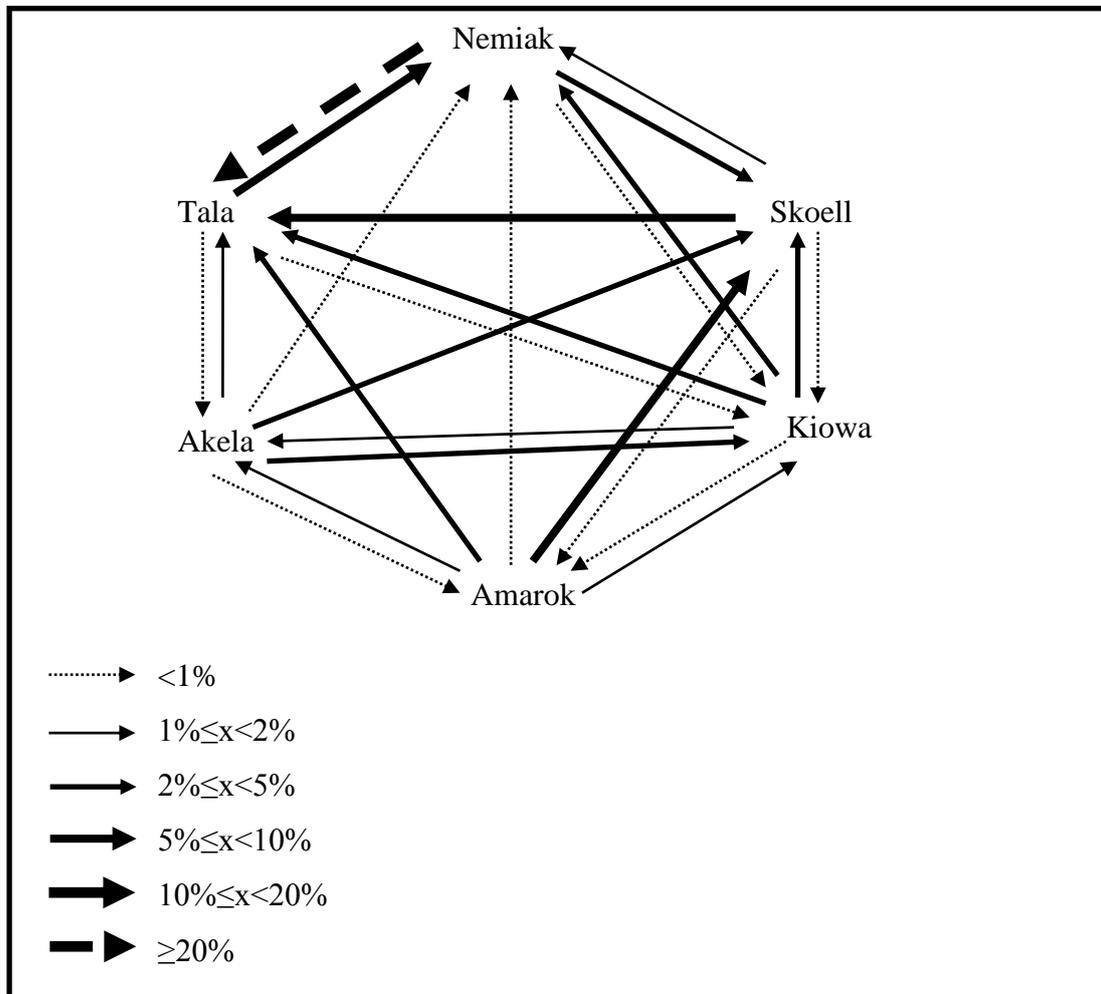
cependant plus de comportements agressifs envers Kiowa que l'inverse. La dyade **Tala - Akela** se caractérise par l'expression unidirectionnelle de comportements de soumission/évitement de Tala à l'égard d'Akela. Les dyades **Nemiak - Kiowa** et **Tala - Amarok** montrent des comportements unidirectionnels. Nous pouvons noter l'absence de comportements agressifs et de soumission/évitement de Nemiak envers Kiowa alors que ceux-ci sont présents de Kiowa envers Nemiak, Kiowa exprimant des comportements de soumission/évitement à l'égard de Nemiak. De même, Tala exprime des postures de soumission/évitement face à Amarok qui n'en exprime pas à son égard mais qui se montre agressif envers elle.

Les dyades **Tala - Skoell**, **Nemiak - Akela**, **Nemiak - Skoell**, **Akela - Skoell** et **Tala - Kiowa** sont caractérisées par la présence de comportements d'agression bidirectionnels, et l'expression de comportements de soumission/évitement unidirectionnels : Skoell est plus fréquemment agressif envers Akela et Nemiak que l'inverse et exprime des postures de soumission/évitement envers ces deux individus ; les interactions agressives entre **Tala - Skoell**, **Tala - Kiowa** et **Nemiak - Akela** sont symétriques mais Tala exprime des comportements de soumission/évitement envers Skoell et Kiowa, au même titre que Nemiak en exprime envers Akela ; enfin, Skoell se montre agressif et exprime des comportements de soumission/évitement face à Nemiak.

Les dyades **Nemiak - Tala**, **Akela - Amarok**, **Amarok - Kiowa**, **Kiowa - Akela** et **Skoell - Amarok** sont asymétriques dans la fréquence des comportements exprimés mais l'ensemble des interactions sont bidirectionnelles. Tala est plus agressive envers Nemiak que Nemiak ne l'est envers elle, elle exprime par ailleurs plus de comportements de soumission/évitement à l'égard de Nemiak que Nemiak n'en exprime envers elle. Akela exprime davantage de posture de soumission/évitement qu'Amarok, les comportements agressifs entre ces deux individus sont symétriques. Kiowa est davantage agressif envers Amarok, les comportements de soumission/évitement entre ces deux individus sont symétriques. Kiowa exprime davantage de comportements de soumission/évitement envers Akela qui lui se montre plus agressif envers Kiowa que Kiowa ne l'est envers lui. Il en est de même au sein de la dyade **Skoell - Amarok** : Skoell exprime davantage de comportements de soumission/évitement à l'égard d'Amarok qui se montre plus agressif envers lui.

Figure 65 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d'observation « Février 2012 ».

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu.



Les interactions affiliatives échangées au cours de la période de reproduction 2012 (**Figure 65**) sont asymétriques pour l'ensemble des dyades. Au sein des dyades **Tala - Amarok**, **Skoell - Tala**, **Akela - Nemiak**, **Akela - Skoell** et **Amarok - Nemiak**, les comportements affiliatifs échangés sont unidirectionnels : Akela en initie envers Skoell et Nemiak, Skoell en initie envers Tala et Amarok en initie envers Nemiak et Tala. Au sein des **autres dyades**, les comportements sont bidirectionnels : Nemiak initie plus de comportements affiliatifs envers Tala et Skoell que Tala

et Skoell n'en initie envers elle, il en est de même d'Amarok envers Akela et Kiowa, d'Akela envers Kiowa et Tala, de Kiowa envers Tala, Nemiak et Skoell.

3) Eté 2012

Tableau 14 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de l'été 2012, selon les individus.

Comportements affiliatifs	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	23	15	37	36	39	
Reçus	40	34	25	20	31	

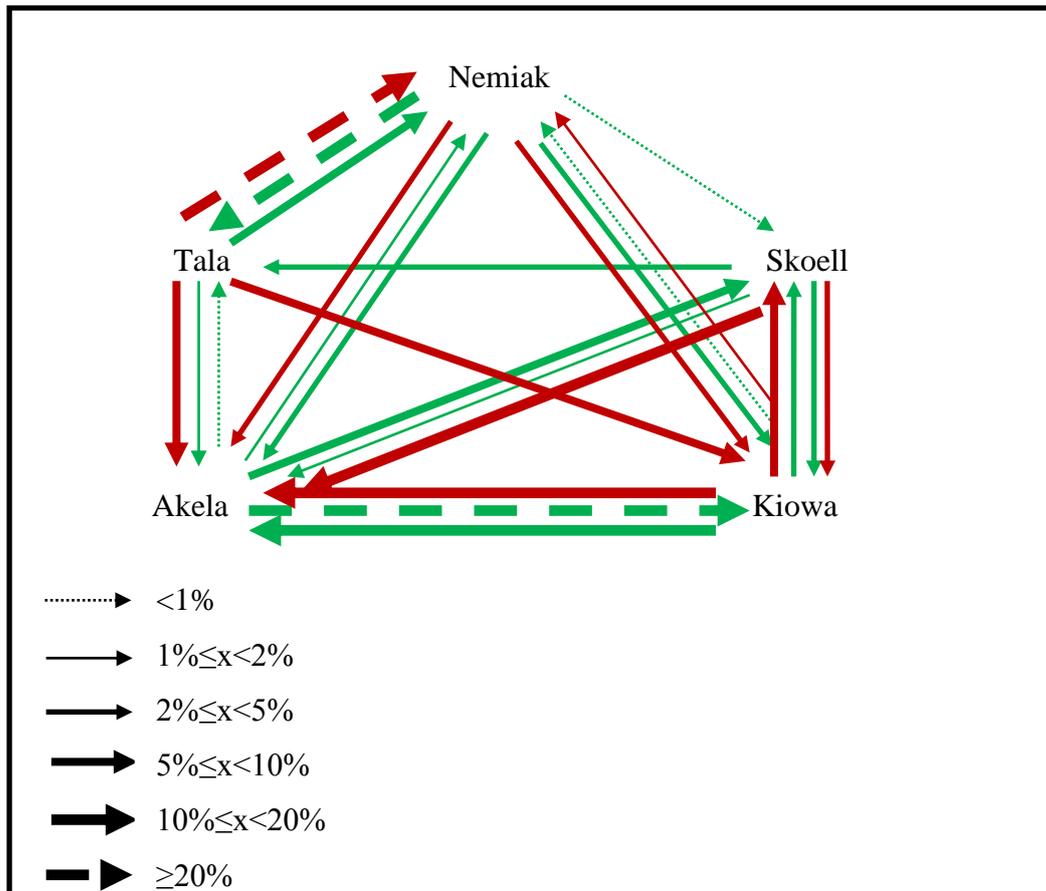
Comportements d'agression	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	14	12	48	42	26	
Reçus	43	13	15	30	41	

Comportements de soumission/ évitement	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	0	5	34	35	10	
Reçus	44	10	5	0	15	

Au cours de cette seconde période d'observation estivale (**Tableau 14**), Nemiak, Akela et Kiowa initient plus de comportements affiliatifs que les autres individus ; Tala, Skoell et Kiowa en reçoivent plus que leurs congénères ($\chi^2=19,8$; $p=0,0005$). Nemiak et Akela initient plus de comportements d'agression que leurs congénères ; Tala et Kiowa sont les deux individus qui en reçoivent le plus ($\chi^2=37,44$; $p<0,0001$). Enfin, Akela et Nemiak sont les deux individus qui reçoivent le plus grand nombre de comportements de soumission/évitement chez leurs congénères ; Tala au contraire est celle qui va en exprimer le plus à l'égard des autres individus ($\chi^2=102,9$; $p<0,0001$).

Figure 66 : Sociogramme représentant les comportements d'agression entre les membres de la meute au cours de la session d'observation de l'été 2012.

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu. Les flèches vertes représentent les comportements d'agression, les rouges sont la résultante des comportements de soumission-évitement ($X \rightarrow Y$ signifiant « X est soumis et/ou évite Y »).

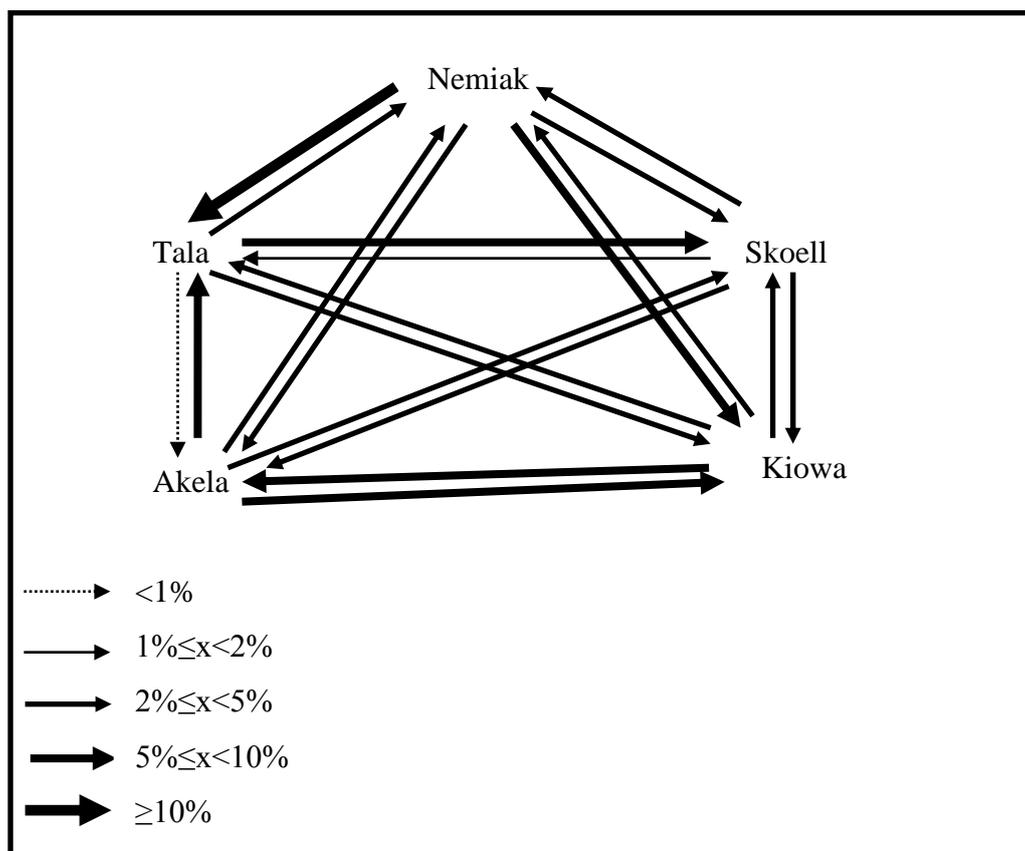


L'ensemble des dyades ici observées (**Figure 66**) échange des interactions de façon asymétrique. Deux dyades, **Nemiak - Skoell** et **Skoell - Tala** n'échangent que des interactions agressives unidirectionnelles : Nemiak émet des comportements agressifs envers Skoell et Skoell émet des comportements agressifs envers Tala. La dyade **Tala - Kiowa** exprime au contraire seulement des interactions de soumission/évitement de façon unidirectionnelle : Tala montre des postures de soumission ou évite Kiowa. Au sein des dyades **Tala - Nemiak**, **Tala - Akela**, **Akela - Kiowa**, **Nemiak - Akela** et **Akela - Skoell**, les comportements d'agression sont bidirectionnels

alors que ceux de soumission/évitement sont unidirectionnels. Nemiak se montre plus agressive envers Tala qui exprime en retour un plus grand nombre de postures de soumission/évitement, il en est de même d’Akela envers Kiowa, ainsi que d’Akela envers Skoell. Nemiak est plus agressive envers Akela et exprime plus de posture de soumission/évitement que lui, il en est de même de Tala envers Akela. Enfin, les dyades **Nemiak - Kiowa** et **Kiowa - Skoell** sont le siège de comportements d’agression et de soumission bidirectionnels : Nemiak est plus agressive et exprime plus de comportements de soumission/évitement à l’égard de Kiowa que Kiowa n’en exprime envers elle, il en est de même de Kiowa envers Skoell.

Figure 67 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d’observation de l’été 2012.

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l’individu initiateur vers l’individu receveur. L’épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d’interactions initiées par chaque individu.



Au cours de cette seconde période d'observation estivale (**Figure 67**), les dyades **Akela - Skoell**, **Skoell - Kiowa**, **Kiowa - Akela**, **Kiowa - Tala**, **Akela - Nemiak**, **Skoell - Nemiak** sont parfaitement symétriques : les interactions affiliatives sont équivalentes en fréquence et bidirectionnelles. Les autres dyades sont asymétriques. Ainsi, dans les dyades **Tala - Nemiak**, **Tala - Akela**, **Tala - Skoell** et **Nemiak - Kiowa**, un des individus initie plus de comportements affiliatifs envers l'autre (respectivement Nemiak envers Tala, Akela envers Tala, Tala envers Skoell et Nemiak envers Kiowa).

4) Période de reproduction 2013

Tableau 15 : Bilan du nombre d'interactions initiées et reçues au cours de la période d'observation de Février 2013, selon les individus.

Comportements affiliatifs	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	2	5	1	3	7	
Reçus	2	5	1	1	9	

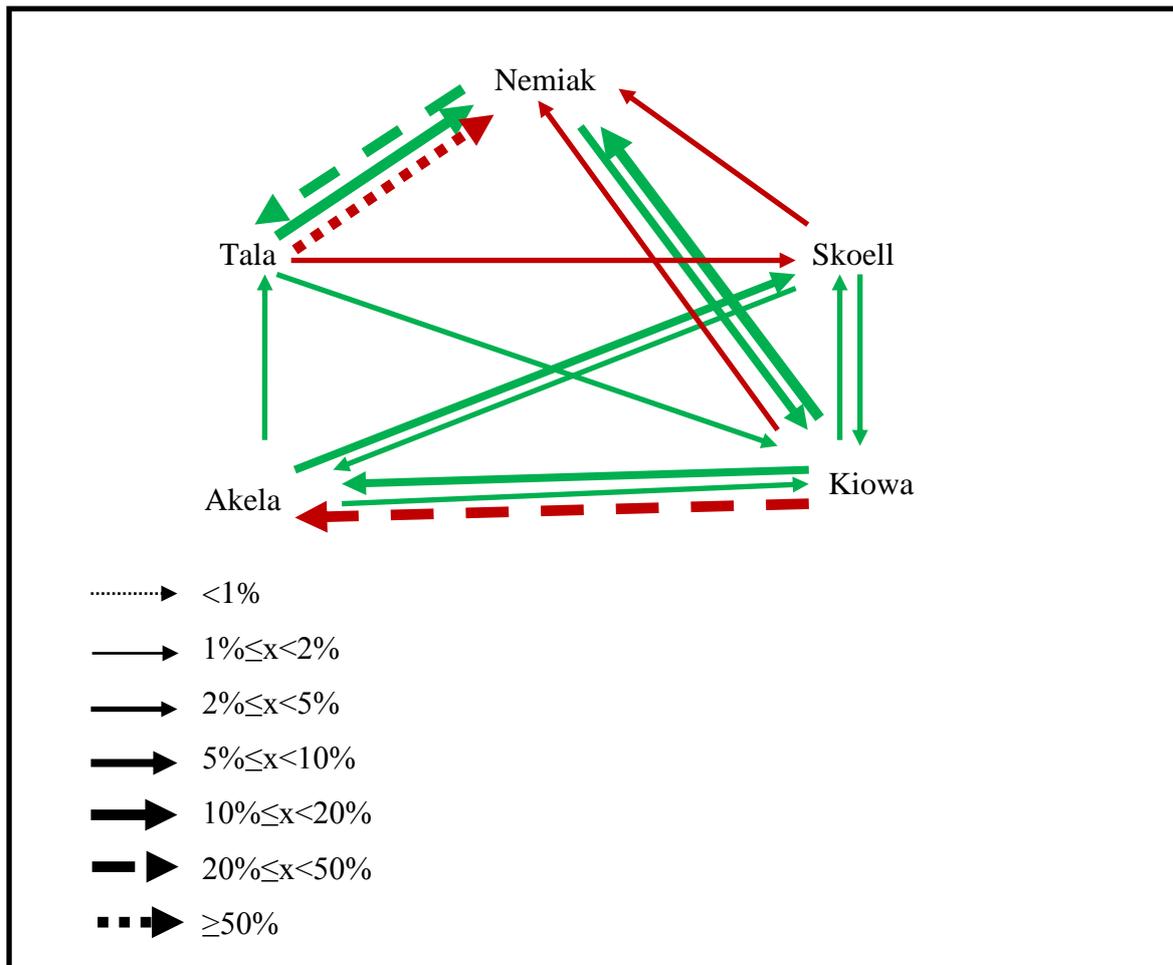
Comportements d'agression	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	5	2	13	4	8	
Reçus	12	3	8	4	5	

Comportements de soumission/ évitement	Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok
Initiés	0	1	20	7	0	
Reçus	19	1	0	0	0	

Au cours de cette seconde période d'observation en saison de reproduction (**Tableau 15**), aucune différence significative, concernant les comportements affiliatifs et d'agression, ne peut être mise en évidence entre les individus (respectivement $\chi^2= 1,25$; $p=0,9$ et $\chi^2=4,9$; $p=0,3$). Cependant, nous pouvons remarquer que Tala semble recevoir plus de comportements d'agression que les autres individus, et que Nemiak semble en initier plus que les autres. Nemiak entraîne plus fréquemment l'expression de posture de soumission/évitement chez ses congénères que les autres individus ; à l'inverse, Tala exprime plus de postures de soumission/évitement que ses congénères (chi-deux non réalisable car effectifs trop faibles).

Figure 68 : Sociogramme représentant les comportements agonistiques entre les membres de la meute au cours de la session d'observation « Février 2013 ».

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu. Les flèches vertes représentent les comportements d'agression, les rouges sont la résultante des comportements de soumission-évitement ($X \rightarrow Y$ signifiant « X est soumis et/ou évite Y »).



Au cours de cette période d'observation (**Figure 68**), en saison de reproduction, seule la dyade **Skoell - Kiowa** est parfaitement symétrique : les interactions d'agression échangées sont bidirectionnelles et équivalentes en fréquence.

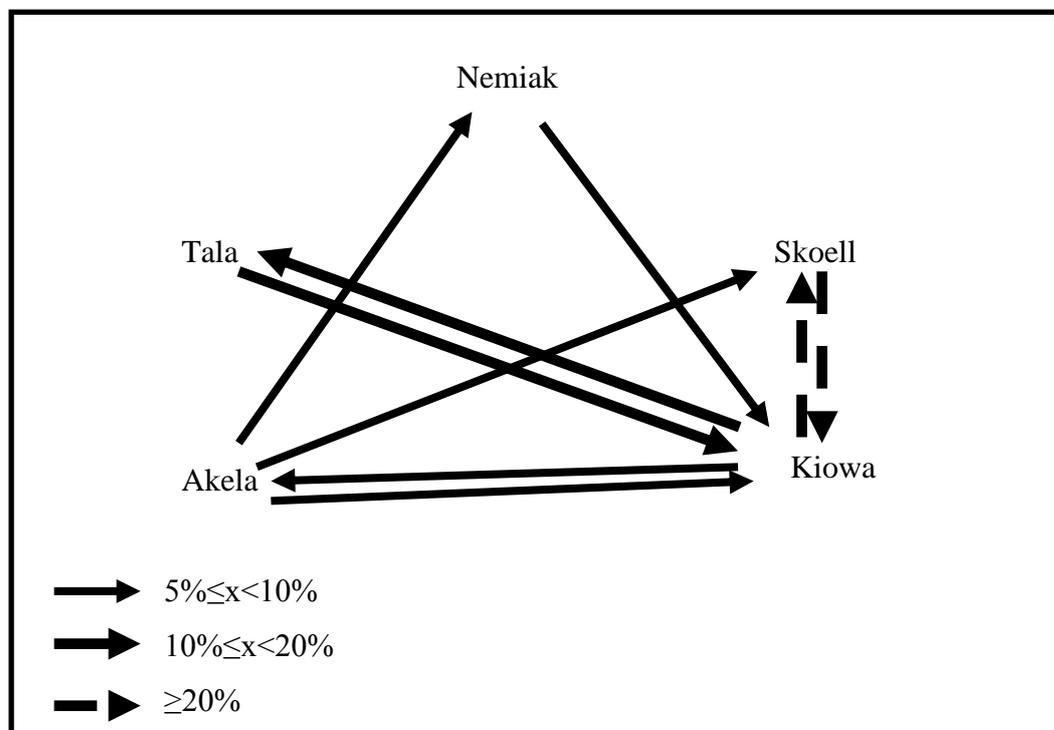
Les dyades **Nemiak - Skoell** et **Skoell-Tala** sont caractérisées par l'expression seule de comportements de soumission/évitement unidirectionnels. Ainsi Skoell semble soumis face à Nemiak et Tala semble soumise face à Skoell. Par ailleurs, les dyades **Tala - Kiowa** et **Akela -**

Kiowa sont caractérisées par l'expression seule de comportements d'agression unidirectionnels : Akela se montre agressif envers Tala et Tala est agressive envers Kiowa. **Skoell - Akela** n'échangent que des comportements d'agression mais de façon bidirectionnelle et asymétrique : Akela se montre plus agressif envers Skoell.

Les autres dyades rassemblent à la fois des comportements d'agression et de soumission/évitement. Au sein de la dyade **Nemiak - Tala**, Nemiak est plus agressive envers Tala que Tala ne l'est envers elle ; cette dernière exprime en retour des comportements de soumission/évitement que Nemiak n'exprime pas. Au sein des dyades **Kiowa - Nemiak** et **Kiowa - Akela**, Kiowa est plus agressif envers Nemiak et Akela qu'eux ne le sont envers lui. De plus, Kiowa exprime des comportements de soumission/évitement envers Nemiak et Akela que ces derniers n'expriment pas envers Kiowa.

Figure 69 : Sociogramme représentant les interactions affiliatives entre les membres de la meute au cours de la session d'observation « Février 2013 ».

Les flèches représentent les interactions et sont dirigées de l'individu initiateur vers l'individu receveur. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au pourcentage d'interactions initiées par chaque individu.



Au cours de cette saison de reproduction (**Figure 69**), les comportements affiliatifs exprimés au sein des dyades **Skoell - Kiowa**, **Kiowa - Akela** et **Tala - Kiowa**, sont bidirectionnels et équivalentes en fréquence.

Au sein des dyades **Akela - Nemiak**, **Akela - Skoell** et **Nemiak - Kiowa**, les interactions affiliatives sont unidirectionnelles : Akela initie des comportements affiliatifs envers Nemiak et Skoell, et Nemiak initie des comportements affiliatifs envers Kiowa.

III- Discussion

Au cours de cette étude, les modalités de communication olfactive - marquage notamment - et auditive, n'ont pas été prises en considération. Seule la communication visuelle a été l'objet d'observations. Les observations, basées sur les méthodes utilisées par ZIMEN (1972), SCHENKEL (1946) et FATJO *et al.*, (2007), mettent en évidence l'instabilité dans l'organisation sociale de cette meute. De plus, une étude des distances inter-individuelles, aurait pu aussi être menée afin de décrire plus en détail les liens de cohésion entre individus au sein de cette meute.

Les sociogrammes établis (selon le modèle proposé par ZIMEN, 1982) montrent, par l'étude des relations dyadiques, une évolution dans les relations de dominance - subordination au cours des quatre saisons d'observation. La meute de loups captifs ainsi étudiés présente des variations dans son organisation sociale au cours des années 2011, 2012 et 2013. En effet, le bilan des relations de « dominance-subordination » réalisé à partir des observations menées sur quatre périodes différentes (hors période de reproduction et en période de reproduction) montre des modifications au sein des dyades (**Tableau 16**).

Tableau 16 : Bilan des relations de « dominance-subordination » établies sur les quatre périodes d'observation par analyse des comportements agonistiques exprimés par chaque dyade.

Les résultats des quatre périodes d'observation sont mentionnés ici sous la forme : été 2011 / Février 2012 / été 2012 / Février 2013. Les résultats sont codifiés : NR : Dyade non résolue, D : X domine Y, S : X est soumis à Y et - : absence de données car décédé.

X \ Y	Tala	Nemiak	Skoell	Kiowa	Akela	Amarok
Tala		NR /D /D /D	NR /D /NR /S	NR /D /D /NR	NR /D /D /D	NR /D /- /-
Nemiak	NR /S /S /S		NR /S /NR /S	NR /S /D /S	D /D /D /NR	S /NR /- /-
Skoell	NR /S /NR /NR	NR /D /NR /NR		NR /NR /S /NR	D /D /D /D	D /S /- /-
Kiowa	NR /S /S /D	NR /D /S /NR	NR /NR /D /NR		D /D /D /NR	S /NR /- /-
Akela	NR /S /S /NR	S /S /S /NR	S /S /S /NR	S /S /S /S		S /S /- /-
Amarok	NR /S /- /-	D /NR /- /-	S /D /- /-	S /NR /- /-	D /D /- /-	

Au cours de la première période estivale, hors saison de reproduction, la plupart des relations dyadiques sont non résolues. Akela montrait cependant une relation de dominance sur les autres individus à l'exception de Tala et Amarok était soumis à ses congénères à l'exception de Skoell et Tala. Par ailleurs, l'ancien mâle reproducteur, Skoell, père de l'ensemble des individus, n'est pas au centre des interactions. Akela au contraire est un individu important par ses relations de dominance vis-à-vis des autres individus. Amarok apparaît globalement soumis mais montre une relation de dominance sur Skoell.

Au cours de la période de reproduction en 2012, les relations de dominance-subordination se dessinent progressivement. Nemiak adopte un statut de dominante sur Tala, Skoell et Kiowa, et seul Akela se révèle dominant envers elle. Tala au contraire montre une relation de subordination face à l'ensemble de ses congénères. Akela exprime une relation de dominance face à l'ensemble de ses congénères. Skoell, Kiowa et Amarok sont impliqués dans des dyades non résolues, se montrant tantôt soumis tantôt dominant envers leurs congénères. Ces observations laissent supposer un accouplement possible entre Nemiak et Kiowa. Cependant, l'accouplement observé sur le terrain concerne Skoell et Tala. Une proximité entre ces deux individus était visible au cours des observations réalisées : Tala et Skoell passaient beaucoup de temps à l'écart du reste de la meute, en bas de l'enclos en zone non boisée. Par ailleurs, le stress engendré par l'agressivité de Nemiak

envers Tala est une hypothèse à avancer pour expliquer l'absence de portée cette année là malgré l'observation d'un accouplement avec lien copulatoire.

Au cours de la seconde période estivale, Tala conserve ses relations de subordination face à ses congénères. Nemiak reste dominante envers Tala mais se montre soumise envers Kiowa. Skoell est encore une fois impliqué dans une majorité de dyades non résolues, mais se montre dominant vis-à-vis de Kiowa. Ce dernier montre une relation de dominance envers les deux femelles et est soumis face aux autres individus mâles. Akela semble conserver son statut de dominant face à l'ensemble de ses congénères et semble donc le seul à maintenir son statut social face à l'ensemble de ses congénères au cours de l'année 2012. Le lien de dominance-subordination établi au cours de la période de reproduction entre Nemiak et Tala semble persister aussi.

Au cours de la dernière période d'observation, en Février 2013, la majorité des relations dyadiques de dominance-subordination établies auparavant sont bouleversées à nouveau. Seul le lien entre Tala et Nemiak reste intact. Skoell apparaît soumis face aux femelles. Akela perd sa position de dominant face à Kiowa et Nemiak. Les observations réalisées au cours de cette période se sont révélées être moins riches en interactions qu'au cours des périodes précédentes, aussi les informations obtenues pour établir les liens de dominance-subordination sont à pondérer.

Par ailleurs, une modification saisonnière et individuelle des comportements est observée. L'ensemble des interactions augmente au cours de la saison de reproduction. Les femelles sont plus présentes dans l'ensemble des interactions et plus particulièrement dans les interactions agonistiques, quelle que soit la période de l'année. Les mâles sont plus impliqués dans les conflits, au cours des saisons de reproduction. De plus, les tentatives d'accouplement n'ont pu être menées avec succès en raison de l'intervention de Skoell, Nemiak et Kiowa. Ces observations concordent avec les propos développés par DERIX *et al.* (1993), que nous avons détaillés dans la première partie.

Ainsi, les individus dominants ne sont pas les mêmes selon les saisons, la dominance contextuelle (RABB *et al.*, 1967) n'est pas respectée. Les séquences de jeu, observés qualitativement au cours des observations mais n'ayant pas fait l'objet d'un relevé rigoureux, semblaient par ailleurs rares. De nombreux conflits et interactions agressives ont été observés au cours des sessions d'étude, témoignant de l'absence de cohésion sociale et d'un degré de stress important. Toutes ces observations confirment l'instabilité de la meute et l'absence d'équilibre social.

Un modèle de hiérarchie circulaire stable (TITEUX *et al.*, 2013 et PACKARD, 2003), basé sur le noyau familial s'avère donc difficile à établir pour la meute des Erps. L'organisation sociale de cette meute était initialement structurée autour du couple reproducteur formé par Hécate et Skoell : deux portées avaient ainsi vu le jour. La mort de la femelle reproductrice en Janvier 2011 a provoqué un profond bouleversement dans les relations sociales entre congénères. Après la disparition de la femelle reproductrice, seuls des individus apparentés « frères-sœurs » et « père-enfants » composent cette meute. Comme mentionné par MEDJO et MECH (1976), les accouplements entre individus consanguins existent mais restent cependant rares et mènent au déclin démographique de la meute (LAIKRE et RYMAN, 1991). Par ailleurs, il est extrêmement rare qu'un loup issu du couple reproducteur remplace l'un de ses parents lorsque celui de sexe opposé est encore présent dans la meute (SMITH *et al.*, 1997). Rappelons aussi que la dispersion est primordiale pour la survie de la meute et la persistance de la reproduction (LIBERG *et al.*, 2005).

L'absence de possibilité migratoire, contrainte inhérente à la captivité, la composition actuelle de la meute des Erps et l'absence de stabilité sociale, associée au stress ainsi engendré, justifient l'absence de reproduction dans cette meute et met en péril la survie de la meute. Face à cette problématique, l'introduction d'un nouvel individu, jeune, mâle ou femelle paraît être l'une des seules solutions envisageables afin de pérenniser cette meute.

CONCLUSION

Cette étude, basée sur l'observation des comportements de loups au sein d'une meute captive, confirme encore une fois la richesse, la diversité et l'importance des signaux de communication visuelle utilisée par ces animaux. De plus, l'étude de cette meute de loups, évoluant en captivité, composée d'individus présentant des liens de parenté de type « parents-enfants » et « frères-sœurs » et soumise à plusieurs bouleversements successifs (mort de deux individus), souligne la complexité des relations sociales structurant une meute. Les variations, au cours des saisons, des liens sociaux établis entre les individus, prouvent l'absence d'équilibre social et l'instabilité de la hiérarchie.

Par ailleurs, l'analyse des données est conforme aux dires de plusieurs auteurs, concernant la variabilité des comportements selon les périodes de reproduction : une augmentation des comportements agressifs chez les individus mâles est perceptible en période de reproduction, une implication plus intense des femelles dans les interactions est remarquable quelles que soient les périodes de l'année. Cependant, les données obtenues ne permettent pas de conclure quant à la présence d'individus dominants ou reproducteurs : aucune hiérarchie de dominance-subordination stable n'est mise en évidence, aucun couple reproducteur n'est visible. Cette constatation est à relier à la mort de la femelle reproductrice en 2009, bouleversement majeur, ayant mené à un remaniement des liens sociaux structurant initialement cette meute ; le mâle reproducteur, père des autres individus ayant dès lors perdu son statut.

De plus, les troubles de reproduction et l'absence de portée au sein de la meute des Erps s'expliquent par le fait que tous les individus sont apparentés auquel vient s'ajouter le stress engendré par les nombreux conflits et l'absence de cohésion sociale. L'absence de possibilité migratoire, forte contrainte liée à la captivité, rend impossible l'établissement d'un nouvel équilibre social au sein de cette meute et empêche l'établissement d'un nouveau couple reproducteur. Seule la gestion par l'homme du risque de consanguinité permettrait la pérennisation de cette meute.

L'étude d'une telle meute met en avant les contraintes liées à la captivité et souligne les problèmes qui peuvent y être rattachés : instabilité sociale, stress des individus, absence de reproduction. Le maintien des meutes en captivité doit donc passer par la gestion de la reproduction, une attention particulière devant être portée au risque de consanguinité.

BIBLIOGRAPHIE

- ASA C, HARRINGTON F (2003). Wolf communication. In: MECH LD, BOITANI L, Wolves: behavior, ecology and conservation. Chicago and London, The University of Chicago Press, 66-103.
- ALTMANN J, (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behav.*, **49**, 227-265
- BAXENDALE PM, JACOBS HS, JAMES VHT (1982). Salivary testosterone : relationship to unbound plasma testosterone in normal and hyperandrogenic women. *Clin. Endocrinol.*, **16**, 585-603.
- BEKOFF M (1977). Quantitative studies in three areas of classical ethology: social, dominance, behavioral taxonomy and behavioral variability. In: Quantitative methods in the study of animal behaviour. London, London Academic Press, 1-46.
- BERNSTEIN I (1981). Dominance: the baby and the bathwater. *Behav. Brain. Res*, **4**, 419-457.
- COLMENARES R (1983). Structure sociale d'une bande de loups ibériques *Canis lupus signatus* en captivité. *Biol. Behav.* **8**, 27-47
- CREEL S (2001). Social dominance and stress hormones. *TREE*, **16**, 491-497.
- De GAULEJAC F, GALLO A (1996). L'animal et la nouveauté : représentation ou actospatialité ?. *Intellectica*, **22**, 169-184.
- DEPUTTE BL, DELEPORTE P. (2010) Classification et tempérament chez le chien domestique (*Canis familiaris*) : sélection naturelle et artificielle de caractères morphologiques et comportementaux. *Biosystemia*, **27**, 97-105.
- DERIX R, VAN HOOFF J, De VRIES H, WENSING J (1993). Male and female mating competition in wolves: female suppression versus male intervention. *Behav.*, **127**, 141-174.
- DERIX R, VAN HOOFF J 1995. Male and female partner preferences in a captive wolf pack (*Canis lupus*): specificity versus spread of sexual attention. *Behav.*, **132**, 127-149.
- FATJO J, FEDDERSEN-PETERSEN D, RUIZ DE LA TORRE J (2007). Ambivalent signals during agonistic interactions in a captive wolf pack. *An. Behav. Sc.*, **105**, 274-283.
- FEDDERSEN-PETERSEN D (1991). The ontogeny of social play and agonistic behaviour in selected canid species. *Bonn. Zool. Beitr.*, **42**, 97-114.
- FENTRESS J, Mc LEOD P, HAVKIN G (1987). A multidimensional approach to agonistic behavior in wolves.. In: FRANK H, Man and wolf: advances, issues and problems in captive wolf research.. Dordrecht, Dr.W.Junk Publishers, 253-274.

- FOX M (1973). Social dynamics of three captive wolf packs. *Behav.*, **67**, 290-301.
- FRITTS S (1983). Record dispersal by a wolf pack from Minnesota. *J. Mammal.*, **64**, 166-167.
- GADBOIS S (2002). The socioendocrinology of aggression-mediated stress in timber wolves (*Canis lupus*). PhD dissertation, Dalhousie University, Halifax, NS.
- GESE E (1998). Response of neighboring coyotes to social disruption in an adjacent pack. *Can. J. Zool.*, **76**, 1960-1963.
- GOODMANN PA, KLINGHAMMER MS, WILLARD BS (2002). Wolf Ethogram (Revised). *Ethology Series*, **3**, 1-42.
- GOYMANN W, EAST ML, WACHTER B, HONER OP, MOSTL E et al. (2001). Social, state-dependent and environmental modulation of faecal corticosteroid levels in free-ranging spotted hyaenas. *Proc. Royal Society of London, Series B*, **268**, 2453-2459.
- HARRINGTON F, ASA C (2003). Wolf communication. In: MECH LD, BOITANI L. Wolves: Behavior, ecology and conservation. Chicago and London, The University of Chicago Press, 66-103.
- IMMELMANN K (1990). Dictionnaire de l'éthologie. Bruxelles, Pierre Mardaga Liège.
- LANDRY JM (2009). Le loup. Paris, Delachaux et Niestlé SA Ed.
- LAIKRE L, RYMAN N (1991). Inbreeding depression in a captive wolf (*Canis lupus*) population. *Conserv. Biol.*, **5**, 33-40.
- LIBERG O, ANDREN H, PEDERSEN HC, SAND H, SEJBERG D, WABAKKEN P, et al. (2005). Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biol. Lett.*, **1**, 17-20.
- LOCKWOOD R (1976). An ethological analysis of social structure and affiliation in captive wolves *Canis lupus*. PhD Thesis, Washington University.
- LOCKWOOD R (1979). Dominance in wolves: useful construct or bad habit? In: KLINGHAMMER E. The Behavior and ecology of wolves. New York, Garland STPM Press, 225-244.
- LORENZ KZ (1966). On aggression. New York, Harcourt, Brace and World.
- LUIZI M, FRANCHI F, KICOVIC PM, SILVESTRI D, COSSU G, CATARSI AL, et al. (1981). Radioimmunoassay for progesterone in human saliva during the menstrual cycle. *J. Steroid Biochem.*, **14**, 1069-1073.
- MAC LEOD P (1996). Developmental changes in associations among timber wolf, *Canis lupus*, posture. *Behav. Process.*, **35**, 105-118.

- MAC LEOD P (1997). Developmental changes in the sequential behavior of interacting timber wolf pup. *Behav. process*, **39**, 127-136.
- MAC LEOD P, MOGER WH, RYON J, GADBOIS S, FENTRESS JC (1996). The relation between urinary cortisol levels and social behavior in captive timber wolves. *Can. J. Zool.*, **74**, 209-216.
- MAC NAB B (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.*, **97**, 133-141.
- MECH LD (1970). *The Wolf: the ecology and behavior of an endangered species*. Garden City, NY, Natural History Press.
- MECH LD (2000). Leadership in wolf, *Canis lupus*, packs. *Can. Field Nat.*, **114**, 259-263.
- MECH LD (1999). Alpha status, dominance and division of labor in wolf packs. *Can. J. Zool.*, **77**, 1196-1203.
- MECH LD, BOITANI L (2003). Wolf social ecology. *In: Wolves: Behavior, Ecology and conservation*. Chicago and London, The University of Chicago Press, 1-34.
- MEDJO D, MECH LD (1976). Reproductive activity in nine and ten months old wolves. *J. Mammal.*, **57**, 406-408.
- MESSIER F (1985). Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey. *Can. J. Zool.*, **63**, 239-245.
- MORAN G (1982). Long term patterns of agonistic interactions in a captive group of wolves (*Canis lupus*). *Anim. Behav.*, **30**, 75-83.
- MORTON E,(1977) On the occurrence and significance of motivation structural rules in some birds and mammals sounds. *Am. Nat.*, **111**, 855-869.
- MURIE A (1944). *The wolves of the Mount McKinley*. U.S. National Park Service Fauna Ser., **5**, Washington DC, US Government printing office, 238p.
- NEAULT L (2003). *Entre chien et loup: étude biologique et comportementale*. Thèse Med. Vét., Toulouse.
- NOWAK R (2003). Wolf evolution and taxonomy. *In: MECH LD, BOITANI L. Wolves : behavior, ecology, and conservation*. Chicago and London, The University of Chicago Press, 239-258.
- PACKARD J (1985). Causes of reproductive failure in two family groups of wolves *Canis lupus*. *Zeit. Tierpsychologie*, **68**, 24-40.

- PACKARD J (2003). Wolf behavior: reproductive, social and intelligent. *In: MECH LD, BOITANI L, Wolves: behavior, ecology and conservation. Chicago and London, The University of Chicago Press, 35-66.*
- PETERSON RO (1977). Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. *National Park Service Monograph Series, 11.*
- PETERSON RO (1979). Social rejections following matings of subordinate wolf. *J. Mammal., 60, 219-221.*
- PETERSON RO, JACOBS AK, DRUMMER TD, MECH LD, SMITH DW (2002). Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in Gray wolves, *Canis lupus*. *Can. J. Zool., 80, 1405-1412.*
- RABB G, WOOLPY J, BENSON E (1967). Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zoologist, 7, 305-311.*
- REISNER I (2002). An overview of aggression. *In: BSAVA Manual of Canine and Feline Behavioural Medicine. Gloucestershire, 181-194.*
- RUTTER R, PIMLOTT D,(1968). The world of the wolf. Philadelphia, J.B.Lippincott.
- SANDS J, CREEL S (2004). Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim. Behav., 67, 387-396.*
- SCHASSBURGER R, (1978). The vocal repertoire of the wolf: structure, function and ontogeny. Ph.D.dissertation, Cornell University, Ithaca, NY.
- SCHENKEL R (1946). Expression studies on wolves: captivity observations. *Behav., 1, 81-129* [Traduction de l'allemand par HARRINGTON F.].
- SCHENKEL R (1967). Submission: its features and function in the wolf and dog. *Am. Zool., 7, 319-329.*
- SCHJELDERUP-EBBE T (1935). Social behavior of birds. *In: Handbook of social psychology. Worcester Mass USA, Clark University Press.*
- SCOTT J, FULLER J (1965). Genetics and social behavior of the dog. Chicago, University of Chicago Press.
- SEAL U, PLOTKA E, PACKARD J, MECH LD (1979). Endocrine correlates of reproduction in the Wolf. I.serum progesterone, estradiol and LH during the estrous cycle. *Biol. Reprod., 21, 1057-1066.*
- SMITH D, MEIER T, GEFFREN E, MECH LD, BURCH JW, ADAMS LG (1997). Is incest common in gray wolf packs. *Behav. Ecol., 8(4), 384-391.*

- STAHLER D, SMITH D, LANDIS R (2002). The acceptance of a new breeding male into a wild wolf pack. *Can. J. Zool.*, **80**, 360-365.
- TITEUX E, PERON F, GILBERT C (2013). La relation homme-chien: nouvelles hypothèses. *Le Point Vétérinaire*, **336**, 64-70.
- VAN HOOFF J, WENSING J (1987). Dominance and its behavioural measures in a captive wolf pack. *In: FRANK H, Man and wolf: advances, issues and problems in captive wolf research.* Dordrecht, Dr.W.Junk Publishers, 219-252.
- VAN KERKHOVE W (2004). A fresh look at the wolf pack theory of companion-animal dog social behavior. *J. Appl. Animal Welf. Sci.*, **7**, 279-285.
- WALKER RF, RIAD-FAHMY D, READ GF (1978). Adrenal status assessed by radioimmunoassay of cortisol in whole saliva or parotid saliva. *Clin. Chem.*, **24**, 1460-1463.
- WILSON E (1975). *Sociobiology*. Cambridge, Harvard University Press.
- WOOD D (1998). *Loups*. Mango Images.
- ZIMEN E (1972). *Wölfe und Königspudel-Vergleichende Verhatensbeobachtungen*. München, Piper Verlag.
- ZIMEN E (1975). Social dynamics of the wolf pack. *In: FOX MW, The wild canids: Their systematics, behavioral ecology and evolution* . New York, Van Nostrand Reinhold, 336-362.
- ZIMEN E (1982). A wolf pack sociogram. *In: Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation*. New Jersey, Noyes pub, 286-323.

Annexe 1 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements d'agression (d'après GOODMAN *et al.*, , 2002. Photographies originales AS. GAUVIN, L MORANDET).

« **Menace – Threaten (TH)** »

Terme utilisé pour décrire une action d'agression rapide. La rapidité de l'action est telle que le détail de la séquence comportementale ne peut être analysé.

« **Montre les dents - Agonistic pucker (AP) / Gap** »

Retroussement vertical des babines à l'approche d'un congénère. Un animal dominant découvrira seulement ses canines et ses incisives alors qu'un individu exprimant de la peur laissera entrevoir aussi ses pré-molaires / Babines retroussées horizontalement et verticalement, gueule ouverte. Attitude défensive.



« **Mord - All-out Attack (ATT) / Bite (BT) / Grab (GB)** »

Combat avec morsures réelles, menant le plus souvent à des blessures / Morsure réelle avec fermeture de la mâchoire, causant des blessures / Morsure d'un autre individu.

« **Morsure inhibée – Inhibited Bite (IB)** »

Morsure sans pression suffisante pour blesser l'individu agressé.

« **Poursuite - Chase (CS) / Follow (FOL)** »

Course d'un individu après un autre / Suivre un individu spécifiquement, en changeant de direction aussi souvent que nécessaire afin de rester dans sa trace. Parfois, une distance constante est maintenue.



« **Claque des dents – Snap** »

Morsure rapide effleurant l'objet ou l'individu visé. Un claquement est audible lorsque la mâchoire se referme.

« **Prend la gueule d'un congénère dans sa gueule - Muzzle bite / Measure (MEAS) / Muzzle Grab Soft (MGR), Pin (P)** »

Prendre la gueule ou le cou d'un congénère dans sa gueule, sans volonté de morsure réelle.



« **Figure en T – T-Formation (TF)** »

Un individu approche les épaules d'un autre individu, tête en avant et corps perpendiculaire. L'orientation des deux individus forme une figure en T. L'individu qui s'approche de l'autre pour former cette figure est soit un mâle envers une femelle en chaleurs, soit un individu dominant ou encore un individu agressif.

Annexe 2 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements d'évitement (d'après GOODMANN *et al.*, 2002. Photographies originales P.VERNAY).

« **Evite – Avoid (A)** »

Un loup recule et s'en va face à un autre loup qui l'approche »

« **Fuit / Part - Escape (ESC) / Leave (LV)** »

Fuite d'un individu face à un autre, en trottant ou en courant.



Annexe 3 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements de soumission (d'après GOODMANN *et al.*, 2002. Photographies originales AS. GAUVIN, L MORANDET).

« **Est sur le dos, soumission passive - *Inguinal Presentation (ING P) / Roll On Back (ROL-BK), Submission-Passive (S-P)*** »

Posture de soumission passive, un loup est sur le dos, face à un autre individu qui peut alors renifler sa région abdominale. Le loup allongé se retourne souvent sur son autre flanc au cours de cette interaction.



« **Soumission active – *Submission-Active (S-A)*** »

L'individu en posture de soumission, queue basse en mouvement, position repliée proche du sol, lèche le museau de l'autre individu qui se tient debout, posture droite et haute, queue relevée.

Annexe 4 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements affiliatifs (d'après GOODMAN *et al.*, 2002. Photographies originales AS. GAUVIN, L MORANDET).

« **Flaire un congénère – *Sniff (SNF)*** »



« **Lèche les babines d'un congénère** »

Lèche les babines d'un individu. Ce comportement est souvent observé lorsque deux individus se rencontrent et se saluent.

« **Flaire la région génito-anale d'un congénère - *Sniff Genitals (SNF GEN)* / *Sniff Inguinal Region (ING SNF)*** »

Flaire la région génitale d'un individu. Ce comportement est souvent observé au cours de la saison de reproduction, mais aussi lorsque deux individus se rencontrent et se saluent.



« Lèche la région génito-anale d'un congénère - *Lick Genitals* (LK GEN) »

Comportement de léchage envers les louveteaux pour faciliter l'élimination urinaire et fécale ou envers les femelles en chaleurs. Occasionnellement comportement émis envers un individu subordonné en signe de tolérance.



« Pose une patte sur un congénère – *Hug* »

Poser une ou deux pattes sur le cou ou les épaules d'un congénère. Ce comportement peut mener à une posture de soumission.

« Pose la patte ou la tête sur un congénère - *Chin Rest* (CHR) »

Poser la tête sur le dos ou les épaules d'un autre individu.



« *Joue* »

Le loup poursuit, fuit ou affronte un congénère de manière simultanée et répétée, chacun des loups ayant successivement l'initiative des interactions.

Annexe 5 : Répertoire comportemental ayant trait aux comportements sexuels (d'après GOODMAN *et al.*, 2002. Photographies originales AS. GAUVIN, L MORANDET).

« Lèche la région génito-anale d'un congénère - *Lick Genitals (LK GEN)* »

(Annexe 4)

« Flaire la région génito-anale d'un congénère - *Sniff Genitals (SNF GEN)* / *Sniff Inguinal Region (ING SNF)* »

(Annexe 4)

« Chevauche – *Mount (MT)* »

Etreindre un autre loup entre ses pattes avant et arrière. Comportement agonistique mais aussi sexuel lors de l'accouplement « s'accouple ».



Annexe 6 : Bilan des dates d'entrée en chaleurs des femelles, des accouplements ainsi que des incidents et accidents observés au cours des saisons de reproduction 2011, 2012 et 2013.

Femelles	Chaleurs année 2011	Chaleurs année 2012	Chaleurs année 2013
Tala	24 Janvier	13 Janvier	25 Janvier
Nemiak	7 Février	7 Février	22 Février

Accouplements			
Date/ individus concernés			
2011 Non connu	10 Mars 2012 Tala - Skoell	09 Mars 2013 Tala - Kiowa	12 Mars 2013 Tala - Skoell
		Accouplement empêché par Skoell	Accouplement empêché par Kiowa et Nemiak

Date	Evénement
26 Juin 2011	Tala présente une boiterie au postérieur droit suite à un conflit avec Nemiak. Traitement par voie orale dans l'alimentation.
24 Février 2012	Tala présente une boiterie au postérieur droit suite à un conflit avec Nemiak. Traitement par voie orale dans l'alimentation.
22 Juin 2012	Sortie d'Amarok pour des soins suite à une piqûre de vipère à la babine. Euthanasie quelques jours plus tard.
27 Mai 2013	Nemiak s'épile les mamelles....mais aucune portée ne voit le jour.

Annexe 7 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la première période d'observation « Eté 2011 ».

- **Nombre de comportements d'agression observés sur la période P1 "Eté 2011", en fonction de l'individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements d'agression que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d'observation. La diagonale est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		1	20	1	1	1	24
	Skoell	1		1	1	6	6	15
	Nemiak	16	1		6	5	5	33
	Akela	2	1	3		5	2	13
	Kiowa	1	12	2	14		6	35
	Amarok	1	14	6	3	12		36
	Total	21	29	32	25	29	20	156

- **Pourcentage des interactions agonistiques observées sur la période P1 "Eté 2011", en fonction de l'individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements d'agressions et correspondent donc aux rapports du nombre d'agressions du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total d'agressions, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total reçus
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		0,64	12,82	0,64	0,64	0,64	15,38
	Skoell	0,64		0,64	0,64	3,85	3,85	9,62
	Nemiak	10,26	0,64		3,85	3,21	3,21	21,15
	Akela	1,28	0,64	1,92		3,21	1,28	8,33
	Kiowa	0,64	7,69	1,28	8,97		3,85	22,44
	Amarok	0,64	8,97	3,85	1,92	7,69		23,08
	Total émis	13,46	18,59	20,51	16,03	18,59	12,82	100,00

- **Nombre de comportements affiliatifs observés sur la période P1 “été 2011”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements affiliatifs que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d’observation. La diagonale est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		4	27	2	3	4	40
	Skoell	4		5	3	9	11	32
	Nemiak	27	1		4	4	3	39
	Akela	1	1	4		3	3	12
	Kiowa	1	0	2	3		0	6
	Amarok	0	1	4	4	3		12
	Total	33	7	42	16	22	21	141

- **Pourcentage des interactions affiliatives observées sur la période P1 “Eté 2011”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements affiliatifs et correspondent donc aux rapports du nombre de comportements affiliatifs du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total de comportements affiliatifs, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		2,84	19,15	1,42	2,13	2,84	28,37
	Skoell	2,84		3,55	2,13	6,38	7,80	22,70
	Nemiak	19,15	0,71		2,84	2,84	2,13	27,66
	Akela	0,71	0,71	2,84		2,13	2,13	8,51
	Kiowa	0,71	0,00	1,42	2,13		0,00	4,26
	Amarok	0,00	0,71	2,84	2,84	2,13		8,51
	Total	23,40	4,96	29,79	11,35	15,60	14,89	100,00

Annexe 8 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la seconde période d'observation « Février 2012 ».

- **Nombre de comportements d'agression observés sur la période P2 "Février 2012", en fonction de l'individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements d'agression que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d'observation. La diagonale est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		1	29	0	1	1	32
	Skoell	1		1	2	1	7	12
	Nemiak	124	4		1	5	1	135
	Akela	0	6	1		15	10	32
	Kiowa	1	11	0	18		13	43
	Amarok	0	32	1	13	20		66
	Total	126	54	32	34	42	32	320

- **Pourcentage des interactions agonistiques observées sur la période P2 "Février 2012", en fonction de l'individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements d'agressions et correspondent donc aux rapports du nombre d'agressions du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total d'agressions, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		0,31	9,06	0,00	0,31	0,31	10,00
	Skoell	0,31		0,31	0,63	0,31	2,19	3,75
	Nemiak	38,75	1,25		0,31	1,56	0,31	42,19
	Akela	0,00	1,88	0,31		4,69	3,13	10,00
	Kiowa	0,31	3,44	0,00	5,63		4,06	13,44
	Amarok	0,00	10,00	0,31	4,06	6,25		20,63
	Total	39,38	16,88	10,00	10,63	13,13	10,00	100,00

- **Nombre de comportements affiliatifs observés sur la période P2 “Février 2012”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements affiliatifs que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d’observation. La diagonale est structurellement vide.

		Comportements initiés						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Comportements reçus	Tala		15	69	3	8	6	101
	Skoell	0		11	5	6	18	40
	Nemiak	13	3		2	7	2	27
	Akela	1	0	0		4	3	8
	Kiowa	2	2	4	9		4	21
	Amarok	0	2	0	2	2		6
	Total	16	22	84	21	27	33	203

- **Pourcentage des interactions affiliatives observées sur la période P2 “Février 2012”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements affiliatifs et correspondent donc aux rapports du nombre de comportements affiliatifs du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total de comportements affiliatifs, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		7,39	33,99	1,48	3,94	2,96	49,75
	Skoell	0,00		5,42	2,46	2,96	8,87	19,70
	Nemiak	6,40	1,48		0,99	3,45	0,99	13,30
	Akela	0,49	0,00	0,00		1,97	1,48	3,94
	Kiowa	0,99	0,99	1,97	4,43		1,97	10,34
	Amarok	0,00	0,99	0,00	0,99	0,99		2,96
	Total	7,88	10,84	41,38	10,34	13,30	16,26	100,00

Annexe 9 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la troisième période d'observation « Eté 2012 ».

- **Nombre de comportements d'agression observés sur la période P3 "Eté 2012", en fonction de l'individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements d'agression que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d'observation. La diagonale est structurellement vide.

		Comportements initiés						
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	Total
Loup receveur	Tala		4	38	1	0		43
	Skoell	0		1	9	3		13
	Nemiak	12	0		2	1		15
	Akela	2	2	4		22		30
	Kiowa	0	6	5	30			41
	Amarok							
	Total	14	12	48	42	26		142

- **Pourcentage des interactions agonistiques observées sur la période P3 "Eté 2012", en fonction de l'individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements d'agressions et correspondent donc aux rapports du nombre d'agressions du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total d'agressions, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	Total
Loup receveur	Tala		2,82	26,76	0,70	0,00		30,28
	Skoell	0		0,70	6,34	2,11		9,15
	Nemiak	8,45	0,00		1,41	0,70		10,56
	Akela	1,41	1,41	2,82		15,49		21,13
	Kiowa	0,00	4,23	3,52	21,13			28,87
	Amarok							
	Total	9,86	8,45	33,80	29,58	18,31		100,00

- **Nombre de comportements affiliatifs observés sur la période P3 “été 2012”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements affiliatifs que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d’observation. La diagonale est structurellement vide.

		Comportements initiés						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Comportements reçus	Tala		2	17	11	10		40
	Skoell	10		6	4	14		34
	Nemiak	6	4		9	6		25
	Akela	1	6	4		9		20
	Kiowa	6	3	10	12			31
	Amarok							
	Total	23	15	37	36	39		150

- **Pourcentage des interactions affiliatives observées sur la période P3 “Eté 2012”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements affiliatifs et correspondent donc aux rapports du nombre de comportements affiliatifs du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total de comportements affiliatifs, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		1,33	11,33	7,33	6,67		26,67
	Skoell	6,67		4,00	2,67	9,33		22,67
	Nemiak	4,00	2,67		6,00	4,00		16,67
	Akela	0,67	4,00	2,67		6,00		13,33
	Kiowa	4,00	2,00	6,67	8,00			20,67
	Amarok							
	Total	15,33	10,00	24,67	24,00	26,00		100,00

Annexe 10 : Bilan des comportements agonistiques et affiliatifs observés au cours de la quatrième période d’observation « Février 2013 ».

- **Nombre de comportements d’agression observés sur la période P4 ‘Février 2013’, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements d’agression que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d’observation. La diagonale est structurellement vide.

		Comportements initiés						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		0	11	1	0		12
	Skoell	0		0	2	1		3
	Nemiak	4	0		0	4		8
	Akela	0	1	0		3		4
	Kiowa	1	1	2	1			5
	Amarok							
	Total	5	2	13	4	8		32

- **Pourcentage des interactions agonistiques observées sur la période P3 ‘Eté 2012’, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements d’agressions et correspondent donc aux rapports du nombre d’agressions du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total d’agressions, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		0,00	34,38	3,13	0,00		37,50
	Skoell	0		0,00	6,25	3,13		9,38
	Nemiak	12,5	0,00		0,00	12,50		25,00
	Akela	0	3,13	0,00		9,38		12,50
	Kiowa	3,12	3,13	6,25	3,13			15,63
	Amarok							
	Total	15,63	6,25	40,63	12,50	25,00		100,00

- **Nombre de comportements affiliatifs observés sur la période P4 “Février 2013”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules du tableau correspondent au nombre de comportements affiliatifs que le loup en colonne a produits envers son congénère inscrit en ligne, durant la session d’observation. La diagonale est structurellement vide.

		Comportements initiés						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Comportements reçus	Tala		0	0	0	2		2
	Skoell	0		0	1	4		5
	Nemiak	0	0		1	0		1
	Akela	0	0	0		1		1
	Kiowa	2	5	1	1			9
	Amarok							
	Total	2	5	1	3	7		18

- **Pourcentage des interactions affiliatives observées sur la période P4 “Février 2013”, en fonction de l’individu émetteur et receveur.**

Les cellules contiennent les pourcentages de comportements affiliatifs et correspondent donc aux rapports du nombre de comportements affiliatifs du loup mentionné en colonne vis-à-vis de son congénère nommé en ligne sur le nombre total de comportements affiliatifs, multiplié par 100. La diagonale du tableau est structurellement vide.

		Loup émetteur						Total
		Tala	Skoell	Nemiak	Akela	Kiowa	Amarok	
Loup receveur	Tala		0,00	0,00	0,00	11,11		11,11
	Skoell	0,00		0,00	5,56	22,22		27,78
	Nemiak	0,00	0,00		5,56	0,00		5,56
	Akela	0,00	0,00	0,00		5,56		5,56
	Kiowa	11,11	27,78	5,56	5,56			50,00
	Amarok							
	Total	11,11	27,78	5,56	16,67	38,89		100,00

ORGANISATION D'UNE MEUTE DE LOUPS (*Canis lupus lupus*) CAPTIFS AU PARC ALPHA: IMPACT D'UN CHANGEMENT DE COUPLE REPRODUCTEUR

NOM et Prénom : GAUVIN Anne-Sophie

Résumé

Cette étude, menée sur une meute de loups (*Canis lupus lupus*) captifs composée d'individus présentant des liens de parenté, s'intéresse au bouleversement de l'organisation sociale induit par la perte de la femelle reproductrice. Elle se base sur l'étude de la communication visuelle chez le loup et se concentre ainsi sur l'analyse des comportements agonistiques et affiliatifs au cours de quatre saisons différentes, pendant et hors période de reproduction. Les résultats obtenus montrent une variation des comportements au cours des saisons, une instabilité des relations dyadiques entre les congénères, une absence de hiérarchie de dominance-subordination stable et témoignent du niveau de stress important au sein de cette meute. Les problèmes posés par les contraintes liées à la captivité, notamment l'absence de possibilité migratoire et l'évolution de la meute sur un territoire de petite taille et non choisi, sont ainsi mis en évidence. Ils sont à l'origine d'une forte consanguinité au sein des meutes captives, ce qui pose des problèmes évidents de reproduction. Cela souligne l'importance de la gestion par l'homme de la reproduction sur de telles meutes.

Mots clés : ORGANISATION SOCIALE / MEUTE / REPRODUCTION / COUPLE
REPRODUCTEUR / CAPTIVITE / ANIMAUX EN CAPTIVITE / LOUP / *Canis lupus lupus* /
PARC ALPHA (Alpes Maritimes)

Jury :

Président : Pr
Directeur : Pr C. GILBERT
Assesseur : Pr P. ARNE
Invité: Dr V. LUDDENI

SOCIAL ORGANIZATION OF A CAPTIVE PACK OF WOLVES (*Canis lupus lupus*) AT THE ZOOLOGICAL PARK “PARC ALPHA”: IMPACT OF A CHANGE IN THE BREEDING PAIR.

SURNAME : GAUVIN

Given name : Anne-Sophie

This study, conducted on a captive pack of wolves (*Canis lupus lupus*) composed of related individuals, focuses on the variations in the social organisation induced by the loss of the breeding female. It is based on the study of visual communication of the wolves and thus focuses on the analysis of agonistic and affiliative behavior along four different seasons, during reproductive and non reproductive months. The results show a change in the occurrence of agonistic and affiliative behaviors during the four periods of observation, an instability in the dyadic relationships between pairs, and a lack of a stable dominance -subordination hierarchy and reflect the high level of stress in this pack. The problems raised by the constraints of captivity, especially the lack of migration of non-related individuals and the evolution of the pack on a small area are therefore highlighted. They are the source of inbreeding in this captive pack, which poses obvious problems of reproduction. This highlights the importance of human management of reproduction in such captive packs.

Keywords : SOCIAL ORGANIZATION / WOLF PACK / BREEDING PAIR / CAPTIVITY/
ANIMAL IN CAPTIVITY / WOLF / *Canis lupus lupus* / PARC ALPHA (Alpes Maritimes)

Jury :

President : Pr.

Director : Pr C. GILBERT

Assessor : Pr P. ARNE

Guest : Dr V. LUDDENI