

Les Loups

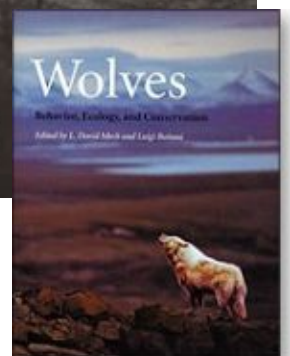
Comportement, écologie et conservation

Par L David Mech et Luigi Boitani

(Traduction : Christiane et Robert Igel)

Version 2.0

loup.org

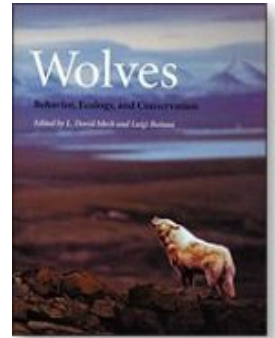


Informations importantes

WOLVES.FR propose l'édition numérique en version française de ce document, sous licence libre ([CREATIVE COMMONS BY-SA](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/)), en application du *fair-use* et dans le respect des droits des auteurs..

Seul les tableaux et figures scientifiques ont été intégrés à la traduction, les photos et illustrations ont été écartées pour des questions de droits d'auteurs.

Il est donc conseillé de disposer également de la version originale ([disponible ici](#)).



Copyright notice: Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation edited by L. David Mech and Luigi Boitani , published by the University of Chicago Press. ©2003 by the University of Chicago. All rights reserved. The original text is used and shared in accordance with the fair-use provisions of U.S. copyright law.

La photo de la couverture est © L David Mech

Remerciements particuliers à Christiane et Robert Igel pour leur traduction initiale (décembre 2005) et aux nombreux internautes qui ont contribué à la réalisation de cette version 2.0 (décembre 2014).



À la mémoire d'Aaron Swartz

Table des matières

Informations importantes.....	2
Table des matières.....	3
AVANT-PROPOS.....	4
PREFACE.....	5
INTRODUCTION.....	7
CHAPITRE I : ECOLOGIE SOCIALE DU LOUP.....	10
CHAPITRE II : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR ET SOCIAL, INTELLIGENCE.....	42
CHAPITRE III : LA COMMUNICATION CHEZ LES LOUPS.....	67
CHAPITRE IV : LE LOUP EN TANT QUE CARNIVORE.....	93
CHAPITRE V : LES RELATIONS LOUPS/PROIES.....	111
CHAPITRE VI : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE LOUPS.....	132
CHAPITRE VII : LE LOUP INTERNE - PHYSIOLOGIE, PATHOLOGIES ET PHARMACOLOGIE.....	148
CHAPITRE VIII : ETUDE DE LA GENETIQUE MOLECULAIRE DES LOUPS.....	160
CHAPITRE IX : EVOLUTION ET TAXONOMIE DU LOUP.....	169
CHAPITRE X : INTERACTIONS DU LOUP AVEC LES ANIMAUX NON PROIES.....	181
CHAPITRE XI : RESTAURATION DU LOUP ROUGE AUX USA.....	190
CHAPITRE XII : LES LOUPS ET LES HOMMES.....	200
CHAPITRE XIII : CONSERVATION DU LOUP ET RECONQUÊTE.....	222
CONCLUSION.....	244
Appendice des espèces animales citées.....	248
Ont contribué à cet ouvrage	249

Suivent dans l'édition originale :

- 56 pages de références aux textes.
- 30 pages d'index des sujets traités.
- 7 pages d'index des auteurs.
- 2 pages de remerciements.

Ces pages ne sont ici ni traduites ni reproduites ici.

Il est donc conseillé de disposer également de la version originale ([disponible ici](#)).

AVANT-PROPOS

G. Rabb

Le projet de ce livre est d'aller de l'avant. Il offre une documentation importante et variée de recherches sur la biologie du loup, sur son écologie et ses comportements, associée à une documentation de pointe sur les projets de conservation autour de cette créature charismatique.

Dès le début du projet de rédaction de cet ouvrage exhaustif, il est évident que nous avons eu le souci de rassembler le maximum d'informations crédibles. De tels efforts, répartis sur ces trente dernières années, se reflètent dans les comptes rendus d'observations et de recherches effectués par tous les auteurs de ce livre. J'y vois là, ainsi que dans le nombre important de scientifiques, de gestionnaires de la vie sauvage et de personnes mises à contribution cités tout au long des textes, la preuve que beaucoup de ceux qui se sont impliqués dans cette étude approfondie ont eu le souci constant du sujet légendaire de leurs études. Le dernier chapitre, ainsi que la conclusion de cet ouvrage, mettent à eux seuls en évidence le fait que s'impliquer dans l'avenir du loup nécessite des compétences sociales et politiques, une sensibilité certes spécifique mais aussi et surtout une crédibilité scientifique certaine.

Les auteurs L.D. Mech et L. Boitani montrent avec beaucoup de persuasion que ce qui est vital pour la conservation de ce fascinant animal, c'est de prendre conscience qu'il n'est pas nécessairement un animal symbolique de la vie sauvage tel que se l'imaginent encore trop de personnes. Ils affirment plus simplement que les gens doivent en arriver à accepter le contrôle des populations de loups si l'on souhaite que leur survie soit assurée. Une telle conclusion donne à réfléchir à tous ceux qui étendent leur affinité empathique envers les chiens à l'ancêtre loup. Probablement que les bases de cette « *empathie biophilique* »* sont dues pour une part non négligeable à la nature sociale de l'espèce, à son comportement attentif et à sa capacité spontanée à tisser des liens.

Le loup est donc bien constitué pour attirer notre attention sur sa survie et sa survie est importante dans une certaine mesure pour la survie de la diversité biologique de l'environnement. Si donc il ne reste pas plus longtemps une symbolique démesurée de la vie sauvage, il pourra devenir plus communément un symbole de la prise en compte de son environnement pour une conservation durable. L'effort réalisé ici par les participants à cet ouvrage pour apporter des informations utiles servant de base à un engagement dans sa conservation doit être loué et peut-être faire des émules.

A la question : « pourquoi prendrions-nous autant soin d'une autre espèce que la nôtre ? », il faut répondre que tout le problème est de savoir quelles valeurs prédominent dans notre souci et l'emportent dans nos comportements, aussi différents culturellement soyons-nous les uns des autres !. Bien que des aspects écologiques et économiques soient à prendre en compte, le plus important concerne malgré tout nos avis sur les valeurs éthiques et biophiliques que nous portons en nous et que nous manifestons. Sur le plan éthique, nous sommes redevables aux autres et envers les générations futures de la chance de partager l'environnement avec toutes les autres formes de vie, le loup en particulier. Le fait d'être également redevable de la coexistence avec le loup et les autres espèces est une extension de la prise en compte de la société humaine, largement acceptée aujourd'hui, comme une obligation morale. Dans le cas présent, la valeur d'attachement ou l'appréciation profondément innée pour une autre entité vivante apparaissent moins comprises. Cependant, les vertus des plantes et des animaux qui nous sont attrayantes semblent renforcer cet instinct d'affiliation.

De mes études passées sur le comportement du loup et de mes contacts ensuite avec plusieurs étudiants, j'ai acquis une forte estime pour la détermination demandée à connaître à fond la nature du loup et la complexité de ses relations avec son environnement en général. Des comptes rendus de ce livre émerge remarquablement l'extraordinaire faculté d'adaptation des loups, rivalisant parfois avec notre propre plasticité.

Les gens ressentant de telles impressions et retirant de cet ouvrage une multitude d'informations détaillées finiront certainement par avoir une plus grande estime du loup et, je l'espère, s'engageront à œuvrer pour sa survie en tant que partie importante de la diversité des environnements de notre hémisphère Nord. Ce résultat honorera notre ami Ulie Seal en particulier, collaborateur de D. Mech. Ulie Seal, en tant que président de l'IUCN, fut un homme qui consacra la plus grande partie de sa vie professionnelle à aider à la préservation de la diversité biologique dans le monde entier en mettant en pratique toute la rigueur scientifique avec un style personnel de la communication très persuasif.

* empathie : forme de la connaissance des autres - biophilique : ami, respectueux de la vie

PREFACE

Beaucoup de livres ont été écrits sur les loups, bien plus que sur n'importe quelle autre espèce de la vie sauvage. Un rapide survol de nos bibliothèques en dénombre une bonne quarantaine. Alors, pourquoi en écrire encore un ? Parce qu'aucun de ces livres ne traite avec autant de compréhension, de désir de réactualiser les données les plus récentes et d'engagements volontaires, la vie comportementale du loup. Parce qu'aucun n'avait encore réussi à associer autant d'expériences et de recherches que celles des trois cent cinquante personnes qui ont participé à ce projet. Nous avons essayé ici de rassembler toutes les connaissances à partir des ouvrages et des références scientifiques connus et d'en résumer une synthèse érudite et complète sur le loup.

Et le moment d'éditer ce projet semble approprié. Non seulement l'étude de la biologie du loup prospère ces dernières années, mais les populations de loups elles-mêmes sont en augmentation constante, étendant leurs champs d'actions sur des territoires où l'on n'avait pas entendu leur hurlement depuis plus d'un demi-siècle.

De son côté, la Science propose aujourd'hui de nouvelles techniques d'études beaucoup plus approfondies. Ces nouveaux moyens qui ont été disponibles juste après la parution des documents les plus récents qui ont synthétisés les informations sur le loup (Mech-1970) fournissent maintenant des trésors d'informations inconcevables à l'époque. Par exemple le pistage des loups par radio-téléométrie utilisé dans la fin des années 1960 (Kolenosky et Johnston-1967 ; Mech et Frenzel-1970) a, depuis, débloqué une multitude de domaines exploitables sur la vie des loups. Dans le seul Minnesota, environ un millier de loups ont été pistés par ce système (Mech-1973, 1979, 1986, 2000 ; Van-Ballenbergh-1975 ; Fritts-1981 ; Fuller-1989...). En Alaska, plus d'une centaine de meutes ont pu être suivies et étudiées en 1991 et 1992 (Stephenson-1995) et ces études se poursuivent aujourd'hui. Au moins neuf monographies basées sur le pistage par radio ont été publiées par les auteurs les plus au fait de la recherche tels Mech et Frenzel-1971, Van Ballenberghe-1975, Fritts-1981, Peterson et Baily-1984, Ballard-1987 et 1997, Gasaway-1983, Mech-1998, Theberge-1999... Outre les informations détaillées sur le déplacement des loups, la technique du pistage par radio-colliers favorise maintenant d'autres études et apporte une autre dimension à la recherche.

Bien que la plus grande partie du travail effectué cité ci-dessus ait été accomplie dans le Nord de l'Amérique, les recherches sur le terrain ont commencé également dans d'autres parties du monde à peu près dans le même temps et sont aujourd'hui florissantes. Pulliainen en Finlande (1965), Zimen et Boitani en Italie (1975) ou encore Bibikov en Russie (1975) ont emprunté ce même chemin et la création d'un groupe de spécialistes du loup au sein de l'IUCN (*Union Internationale pour la Conservation de la Nature*) en 1975 par Pimlott a pu favoriser les échanges des informations sur les loups et sur les techniques particulières qui ont pu être développées. Actuellement d'ailleurs, des études sur le loup sont même conduites en Arabie-Saoudite, en Israël, en Inde, en Mongolie, en Roumanie ou encore au Pakistan et renforcent d'autant nos connaissances.

Ces connaissances s'étant tellement étendues durant ces trente dernières années, une nouvelle synthèse des informations était nécessaire. Quand nous avons réfléchi à ce problème, nous en avons conclu que la seule manière de mener à bien un tel projet était de proposer un effort très important de collaboration internationale. La somme des informations s'étendant de plus en plus, certains chercheurs devinrent finalement des experts sur les différents aspects de la biologie du loup ; chacun d'eux ayant été retenu dans son domaine de prédilection pour couvrir sa spécialité dans les différents chapitres de l'ouvrage. Vingt deux auteurs ont ainsi été contactés pour participer à la rédaction de ce livre.

Deux jours de rencontres intenses en Toscane en 1994 entre tous ces intervenants nous ont permis de mettre au point un plan de travail rationnel, chacun de nous ayant pour mission de rédiger une partie de l'ensemble, en parfaite cohérence, en identifiant toutes les informations qui pouvaient se recouper et en rapportant les sujets manquants. L'enthousiasme nous gagnait, nous nous quittâmes heureux et prêts à entrer en action.

Puis la réalité surgit ! Même quand toutes les tâches furent réparties, elle s'avéra redoutable. Chaque auteur allait devoir superposer chaque élément de sa propre contribution à un programme déjà fort bien rempli d'études et de recherches, parfois un peu anciennes certes, mais en tout cas existantes et dont il fallait tenir compte. Au lieu des deux années prévues, il en fallut sept pour venir à bout de l'ouvrage. Entre temps, d'autres études furent menées, d'autres données affluèrent et d'autres articles furent publiés.

Naturellement, il n'y a pas de fin à une telle vague de données, aussi avons-nous réalisé cet ouvrage au fur et à mesure de l'apparition des dernières études, aussi longtemps que le processus d'édition le permettait. Nous avons par exemple essayé d'incorporer le maximum d'informations provenant de l'opération de réintroduction menée dans le parc national Yellowstone durant la même période ; d'autres seront à paraître que nous ne pouvons cependant attendre. Nous espérons que ce livre apportera une base durable sur laquelle pourront s'appuyer les nouvelles études. Nous espérons également qu'il participera à promouvoir une meilleure compréhension du loup et une image au plus près de sa réalité effective qui devraient permettre une meilleure approche du concept de gestion écologique de l'animal.

Recherches, études, compréhension et gestion sereine aideront à minimiser les inévitables conflits entre hommes et loups et à accorder plus de chance à la préservation de la faune sauvage dans le monde entier. A cette fin, les auteurs et éditeurs de ce livre ont choisi de faire don des droits d'auteurs au « *Centre International du Loup* ».

INTRODUCTION

L.D. Mech et L. Boitani

Le loup est vraiment un animal particulier. Alors qu'il est le mammifère carnivore le plus répandu, il est aussi l'un de ceux qui présentent le plus d'adaptabilité à son environnement. Il habite tous les types de végétation de l'hémisphère Nord et exerce sa prédation sur tous les mammifères ongulés de grande taille vivant sur son territoire ainsi que sur d'autres petits animaux, des charognes et quelques baies et fruits occasionnels.

Le loup fréquente tous types d'environnements, des forêts aux prairies, de la toundra aux chaînes montagneuses, des landes aux déserts et aux terrains marécageux. Quelques loups s'introduisent parfois même dans les villes, et, naturellement, la version domestiquée du loup, le chien, s'y développe dans l'environnement urbain.

Une telle créature omniprésente doit, en tant qu'espèce, être capable de supporter un large éventail de conditions environnementales défavorables telles que des températures allant de -56° à $+50^{\circ}$. Pour capturer ses proies dans une telle diversité d'habitats, de topographies, de climats qu'il fréquente, il doit, de plus, être capable de courir, escalader, se déplacer rapidement ou encore nager. Il accomplit parfaitement toutes ces performances : il peut se déplacer de plus de 80 km par jour, courir à environ 55 km/h, nager sur une dizaine de km relativement aisément grâce à ses doigts reliés à leur base par une petite membrane.

Le loup mène une existence « *festin/famine* », pouvant ingurgiter de 7 à 10 kg de nourriture en une fois mais capable de jeûner plusieurs jours de suite ou de restreindre son appétit durant de longues périodes de pénurie de proies si cela est nécessaire. Néanmoins, si tout se passe bien pour lui, et c'est très rarement le cas pour une grande majorité de loups, il peut vivre jusqu'à 13 ans dans la vie sauvage (Mech-1988) et 17 ans en captivité (Klinghammer-com. Pers.).

Comme on pouvait s'y attendre, un animal tel que le loup, vivant dans une telle diversité d'habitats et de territoires largement disséminés dans le monde, varie physiquement d'un endroit à un autre, de façon importante. La variété vivant en Israël atteint difficilement le poids de 15 kg alors que la sous-espèce de la toundra arctique ou de la forêt boréale approche généralement les 55 kg. La couleur du pelage varie du blanc au noir avec, pour la plupart des individus, une tendance au gris/brun/noir/ crème mêlés (Gipson-2002).

Les loups vivent en meutes variables en fonction des territoires occupés et des proies disponibles mais peuvent survivre en tant qu'individus isolés dans des conditions toutefois plus difficiles. Bien que les meutes soient généralement territoriales, elles peuvent migrer sur plusieurs centaines de kilomètres entre le lieu où elles élèvent les louveteaux et celui où elles les emmènent pour suivre la migration des proies qu'elles convoitent. L'importante variabilité du type d'environnement du loup, son comportement toujours adaptable et son écologie particulière à laquelle il doit faire face entraînent souvent une perception erronée de l'animal par les humains qui tendent alors à généraliser une appréciation plus ou moins fantastique ou fantaisiste de sa présence sur un territoire.

Même si les loups ont eu à se confronter aux humains pour le partage des proies sauvages et éventuellement domestiques qui se déplacent sur les territoires de leur présence, ils ont toujours pu ou su résister aux attaques de destruction massive, sauf peut-être lorsque l'éradication était menée avec des armes de destruction également massive telles que le fusil ou les poisons en tout genre. Se donnant une chance supplémentaire, les loups ont alors répondu en repeuplant des territoires appropriés avec un succès remarquable. Durant ce processus de reconquête, les loups ont gagné de plus le soutien d'une part non négligeable de la société des hommes et sont devenus un enjeu de la conservation. Cet animal qui s'assied sur son arrière-train au sommet de la pyramide alimentaire est devenu un symbole de la vie sauvage, « *une icône pour les écologistes* » et « *un poster d'enfant* » pour illustrer les efforts de reconquête des espèces menacées.

Etant donné la violence des sentiments portés aussi bien par les opposants que par ses avocats, il a été et est encore très difficile de faire passer la connaissance réelle de l'animal au premier plan de la discussion. « *La tradition populaire de chaque point de vue rechigne à accepter une information qu'elle croit être là pour seulement soutenir un point de vue opposé au sien* ».

Nous avons déjà rendu l'information du mieux que nous pouvions à l'époque des premières études réalisées sur des bases scientifiques et généralement, pour les plus complètes, exemptes au mieux de partis pris ou de fantaisie. Dans

ce livre, nous avons précisé les choses, tiré des généralisations valables quand les informations étaient pertinentes et signalé quand nous manquions de données. Y inclure toutes les données sur les informations déjà publiées aurait été trop lourd pour l'éditeur, trop volumineux pour les lecteurs. Ce livre est un concentré de toute la documentation de base sur les loups.

Le chapitre I traite de l'écologie sociale du loup, de son histoire naturelle, de la structure de la meute et de ses déplacements, de l'espace vital occupé et du territoire. Pourquoi les loups vivent-ils en meutes ? La réponse n'est pas aussi simpliste que l'on peut le penser. Quels sont les déclencheurs du phénomène de la dispersion ? Comment les loups défendent-ils leur territoire ? Autant de questions qui seront examinées et discutées dans ce chapitre.

Le chapitre II se consacre plus intimement au loup et dissèque les détails des comportements individuels, du comportement de cour et de la procréation, des soins maternels et parentaux aux petits, de la dynamique sociale relationnelle dans la meute, de la compétition sociale (agressivité, rivalité, ordre hiérarchique). Faut-il que l'ordre social et la hiérarchie de dominance soient si importants et omniprésents pour que les loups aient un tel impact dans la littérature populaire ? Ce chapitre explore aussi ce domaine en profondeur.

Dans le chapitre III sera abordée la communication chez les loups. Le hurlement et les autres vocalisations, le marquage olfactif, les postures corporelles et autres signes caractéristiques de la communication seront vus dans le détail. La composition de l'urine, l'influence des hormones dans la communication, la nature de son ouïe, de son odorat, de son sens du goût et le rôle de l'ensemble de ses sens dans ses rapports à son environnement constituent la plus grande partie de ce chapitre.

Ces données de base étant acquises, nous nous tournerons vers cette réalité de son comportement naturel de prédateur qui a fait endosser à l'animal tant d'infamies et tant de fantasmes dans la démesure. **Le chapitre IV** aborde le sujet par une vue d'ensemble des adaptations du loup à la prédation, son système digestif, ses habitudes alimentaires et son comportement de chasse. Reprenant en parallèle les sujets traités ici, **le chapitre V** examine les capacités prédatrices des loups sur des proies aussi alertes que le cerf à queue blanche, aussi massives que l'élan, le bœuf musqué ou le bison. Le loup peut-il triompher de toutes les adaptations anti-prédatrices que ces animaux ont développées pour lui échapper ? Ce chapitre évaluera en outre les influences de la prédation sur les populations de proies ; les désaccords entre les chercheurs à ce propos sont assez significatifs de l'image du loup transposée dans l'environnement humain.

Moins controversées mais demeurant malgré tout un aspect important de la perception humaine du loup, son écologie et sa conservation dans son habitat naturel seront les sujets du **chapitre VI**. Productivité, densité, survie, mortalité, variation dans les populations, relation entre apport alimentaire et quelques facteurs écologiques et démographiques, régulation et gestion, tous ces sujets seront analysés et discutés.

Après que tous ces thèmes importants auront été traités, **le chapitre VII** va explorer la vie « interne » du loup. Physiologie, pathologie et pharmacologie seront les sujets développés en même temps que les aspects hormonaux de la reproduction, le développement des jeunes, la nutrition mais aussi le parasitage et les problèmes de santé liés tant aux maladies dans la vie sauvage qu'aux interventions parfois nécessaires sur des loups en captivité.

En dressant les caractéristiques relativement nouvelles de la génétique moléculaire, **le chapitre VIII** présente quelques nouvelles perspectives pour le loup. Au moyen des techniques biochimiques modernes, l'ADN du loup peut être analysé et les différentes interférences peuvent être tracées d'après les résultats obtenus. Quelques-unes de ces conclusions combattent déjà, semble-t-il, les idées reçues. Le loup est-il l'ancêtre du chien depuis environ 12.000 ans comme on le pense actuellement ou depuis bien plus longtemps comme le laissent supposer quelques éléments de la génétique moléculaire ?

Utilisant une méthodologie longuement expérimentée d'études des fossiles et des mesures crâniennes, **le chapitre IX** essaye de retracer le long chemin de l'évolution des ancêtres du loup qui se sont succédés, les relations entre les loups de différentes régions géographiques ainsi que l'hybridation possible entre sous-espèces étroitement liées. Complétant minutieusement le chapitre précédent, ce chapitre apporte une perspective plus intéressante sur ces sujets. Nous espérons que les lecteurs intéressés examineront ces deux chapitres avec attention et jugeront par eux-mêmes du poids des preuves avancées dans chacun des sujets lorsque leurs conclusions seront différentes. En effet, la conclusion dépend pour beaucoup de la capacité de déduction et dans de nombreux cas, les données de base sont plus maigres que ce que la science pourrait apporter.

Le chapitre X traite quant à lui des nombreuses interactions que les loups peuvent avoir avec les animaux autres que leurs proies potentielles qu'ils rencontrent parfois. Des animaux tels que l'ours, le cougouar ou le tigre sont non seulement en compétition avec eux pour la nourriture mais peuvent parfois tuer des loups ou être tués par eux. D'autres créatures plus petites telles que le coyote, le renard, le corbeau ou l'aigle et qui sont plus ou moins charognards interfèrent également dans la phase de nourrissage en prélevant occasionnellement une part du butin des loups.

Le chapitre XI est différent des autres en ce sens qu'il ne concerne pas un aspect spécifique du loup mais plutôt la situation précaire du « loup rouge » aux USA. Ce loup du centre-sud- du pays est un cas particulier parmi les loups car il est l'objet d'un profond désaccord entre les taxonomistes dont quelques-uns persistent à penser qu'il est « *une espèce différente* » de loup et les autres, plus modernes dans leurs recherches sur la génétique, qui tendent à le classer en tant que possible résultat de plusieurs « *hybridations* » entre loups et coyotes sur plusieurs périodes, donc peut-être comme une sous-espèce locale mais sûrement pas comme une autre espèce qui serait d'ailleurs la seule « *autre* » et qui aurait pris corps en plein centre d'un territoire jadis occupé par une forte population de loups d'une même et unique espèce. Tous les chercheurs sont cependant d'accord sur un point : cet animal est menacé de disparition. Nous suivrons donc les efforts de réintroduction entrepris pour sa sauvegarde.

Nous arrivons ainsi au **chapitre XII** qui va tout naturellement aborder le très sensible sujet des interactions entre hommes et loups. C'est en fait ce sujet qui rend ce livre possible et nécessaire. Nous suivrons donc dans ce chapitre les perceptions et les attitudes humaines envers le loup au travers de l'histoire et des différentes cultures. Nous nous approcherons avec prudence des interactions du loup sur les activités humaines et vice-versa, de quelques circonstances plausibles où des loups ont pu attaquer un être humain, mais aussi des circonstances certaines de l'extermination menée par les hommes sur des populations entières de loups.

Pour conclure cet ouvrage, **le chapitre XIII** aborde le difficile problème de la conservation du loup. Malgré les exterminations programmées et les massacres organisés qui ont éradiqué les loups de nombreux pays d'Europe, d'Asie et d'Etats d'Amérique du Nord, l'espèce humaine semble enfin avoir pris conscience de ses faux jugements du passé et commence, timidement, à tenter quelques plans de conservation de l'espèce pour restaurer quelques populations dans ses territoires d'origine. Ce chapitre détaille les efforts de quelques-uns et envisage un avenir optimiste pour le loup : une conclusion convenable à ce livre.

Au travers des âges, le loup n'a jamais eu une relation neutre avec l'humanité. Il a parfois été vénéré, respecté et idolâtré sinon protégé ; il a bien plus souvent été détesté, méprisé, persécuté et détruit. Il a été et continue d'être un sujet de mythes et de légendes, de folklore et d'histoires fantaisistes. Ce livre vient tempérer toutes ces fausses représentations. Nous connaissons un loup plus intéressant et plus près de la réalité.

CHAPITRE I : ECOLOGIE SOCIALE DU LOUP

D. Mech et L. Boitani

La première information réelle pour notre compréhension de l'écologie sociale du loup nous vient d'un loup identifié : « loup n° 2004 » dans la Forêt Nationale Supérieure du Minnesota (FNS). Le 23 mai 1972, le trappeur L. Waino, du Service d'Etat du contrôle des déprédations de Duluth, a capturé cette femelle à 112 km au sud de l'endroit où D. Mech l'avait équipée d'un radio-collier deux ans plus tôt. Cette jeune louve isolée avait occupé un territoire d'environ 100 km² durant les 9 mois où D. Mech avait pu la pister. Elle avait ensuite disparu jusqu'à ce que L. Waino la capture. D'après l'état de ses mamelles, il était évident qu'elle venait d'allaiter des louveteaux.

« Ce fut la première pièce d'un puzzle dont j'avais besoin » déclara D. Mech. *« J'avais déjà pisté des loups isolés sur de grandes distances par cette méthode du radio-collier et j'avais déjà observé des meutes de loups se séparer et les membres se disperser. Mon intuition était que l'étape suivante allait consister, pour les loups isolés, à trouver un nouveau territoire, un nouveau compagnon et à s'installer, puis faire des petits pour débiter leur propre meute. La louve n° 2004 venait juste de faire cela ».*

Durant toutes les années suivantes, nous avons souvent constaté ce processus. Il représente une des principales façons par lesquelles les loups deviennent membres reproducteurs (Rothman et Mech-1979). Il existe cependant plusieurs autres façons et c'est seulement maintenant, après 25 ans d'études et l'association des radio-pistages avec les analyses biochimiques de la génétique (voir chapitre 8), que nous semblons avoir une image raisonnablement complète de l'écologie sociale du loup (Meier-1995 ; Schmith-1997).

MEUTE DE LOUPS ET COUPLES : UNE CELLULE SOCIALE DE BASE

L'unité sociale de base d'une population de loups est le couple reproducteur. Selon des variables bien connues, elle peut se composer par exemple d'un mâle mature et de une ou deux femelles matures ; d'un mâle mature, de son fils de l'année issu d'un précédent accouplement et d'une nouvelle compagne ou encore d'une femelle mature, de son compagnon et de son frère plus jeune (Nelson-1990). Ces exemples de compositions types n'excluent en rien d'autres possibilités d'associations tournant cependant souvent autour d'un couple reproducteur et d'individus plus jeunes pouvant être la progéniture directe de ce couple ou d'autres membres de la famille. Quelques rares observations ont été faites de groupes de mâles (Ballard-1987 en Alaska et Ream-1991 dans le Montana) mais cette situation est probablement temporaire jusqu'à ce qu'une compagne vienne se joindre à la meute.

Au cours de l'hiver 2001/2002, dans le parc Yellowstone, sept ans après la réintroduction des loups, trois meutes se constituèrent à partir d'une douzaine de loups différents provenant d'au moins quatre meutes originales. Chacune de ces trois meutes comprenait une femelle de la meute « *Druid peak* » née en 1997. Des individus isolés se déplaçaient parfois quotidiennement entre ces meutes. A la fin du printemps, une de ces meutes était composée de deux mâles de la meute « *Chief Joseph* » et de quatre femelles. Ces loups eurent deux portées dans des tanières séparées puis fusionnèrent au milieu de l'été en six adultes et quatre louveteaux et restèrent ainsi jusqu'en hiver. On n'a pas d'autres informations sur les deux autres meutes (Smith, données non publiées).

Mech rapporte un autre cas d'un mâle adulte (n°5091), de son fils et de trois louveteaux de l'année observés ensemble pendant dix semaines avant que le mâle disparaisse, tué par d'autres loups. Un peu plus tard, une femelle adulte (n°5079) rejoignit le groupe et resta avec lui, mettant bas une portée au printemps suivant.

Ces quelques exemples démontrent à l'évidence la dynamique continue qui existe dans les meutes sauvages avec des recompositions temporaires de groupes plus ou moins stables selon le degré de parenté et les exigences écologiques du moment et du lieu.

L'élargissement naturel du groupe de deux reproducteurs s'opère par la présence de la progéniture. L'appellation de « *meute* » prend alors son véritable sens de famille comprenant les parents formant le couple leader de reproducteurs et les louveteaux issus des reproductions successives. La progéniture reste généralement avec ses parents de 10 à 50 mois. Selon les circonstances, les individus quittent ou non la meute, abordant, pour les partants,

le difficile chemin de la dispersion (Mech et alt.-1998).

L'adoption d'individus étrangers à la meute

Cette situation est assez exceptionnelle dans le monde des loups mais elle peut se produire dans certaines conditions. Nous ne savons que peu de choses sur ces loups « adoptés » qui réussissent à se faire admettre dans un groupe déjà constitué d'un couple reproducteur. Plus loin, nous verrons qu'un individu isolé peut également entrer dans un groupe lorsqu'il remplace un reproducteur ayant disparu mais la situation est alors différente. D'après Meier (1995), il semble que ces loups adoptés sont plutôt des mâles et que la plupart de ces adoptions se font entre février et mai. Personne n'a cependant encore apporté la réponse de savoir pourquoi ces adoptions alors que généralement les individus isolés sont chassés, voire attaqués et tués s'ils ne quittent pas assez vite le territoire. Une hypothèse pourrait être que la plupart de ces loups adoptés ont entre 1 et 3 ans (Messier-1985) alors que dans un fort pourcentage, des loups agressés et tués par d'autres loups sont des adultes âgés (Mech-1998). Des tests sur des loups en captivité confirment que le degré d'agressivité dépend souvent du rang, de l'âge et du statut des loups impliqués (Fox-1974).

La fréquence de ces adoptions de loups étrangers pourrait s'avérer très difficile à mesurer sans l'échantillonnage de chaque individu dans chaque meute et de nouveaux échantillonnages dans la durée. En se basant sur la détermination génétique, 9 des 27 meutes sur 3 territoires d'études comprenaient apparemment des individus « adoptés » (Lehman-1992). Cependant, la plupart des membres de la plupart des meutes n'étaient pas échantillonnés et l'échantillonnage fut fait sur plusieurs années. Dans une population de loups d'Alaska sujette à exploitation humaine, plus de 21% des loups qui se dispersèrent sur une période de 7 ans étaient acceptés dans d'autres meutes (Ballard-1987). Cependant, ces schémas d'échantillonnages, ajoutés au fait que les loups parfois adoptés restent dans une meute pour des périodes variant de quelques jours à plus d'une année, excluent d'emblée une possible estimation d'un quelconque pourcentage d'adoption à un moment donné. Une hypothèse esquissée pourrait être de 10 à 20% mais cette proportion pourrait très bien varier selon le temps et la place disponible au sein de la meute en fonction de la nourriture disponible...

La formation des couples

Comme dans le cas de la louve n°2004 cité précédemment, l'une des principales stratégies de la formation d'un couple consiste, pour les individus dispersés, à rencontrer un congénère du sexe opposé. Il en existe d'autres. Pour comprendre ces différentes stratégies, il est nécessaire de percevoir que chaque loup d'une meute est potentiellement un futur reproducteur dès qu'il deviendra mature, et qu'une grande part de son énergie va être mise au service de cette fonction d'accouplement. Bien que tous ne réussissent pas dans cet objectif, l'hypothèse émise semble bien être en opposition avec les affirmations du passé qui voulaient que certains individus renoncent à l'accouplement pour le bien de l'espèce (Rabb-1967, Woolpy-1968, Mech-1970, Van Ballenberge-1975, Haber-1977).

Des études détaillées sur des loups en captivité (Packard et Mech-1980) et sur des meutes sauvages (Mech-1979, Fritts-1981) montrent que beaucoup de jeunes individus arrivés à maturité reporteront, par la contrainte imposée dans la meute, leur désir de reproduction aussi longtemps qu'ils resteront dans leur meute. Dans le cadre de la vie sociale des loups, cette stratégie peut ainsi être appréciée plus généralement aujourd'hui comme la conséquence naturelle de la compétition pour la reproduction, bien plus que comme un échec ou un renoncement définitif. On retrouve d'ailleurs le même phénomène chez d'autres espèces animales telles que les ongulés par exemple où les plus jeunes prétendants sont momentanément vaincus dans la compétition par les mâles adultes.

Une population de loups est composée de groupes sociaux et territoriaux étroitement liés. Pour réussir un accouplement, un individu doit trouver un congénère et un territoire avec suffisamment de ressources alimentaires pour les nourrir (Rothman et Mech-1979). Dans une population saturée, tous les territoires sont occupés, aussi, les seules possibilités locales de reproduction seront-elles :

- 1 : attendre qu'une position établie de reproducteur s'ouvre ; (A) dans la meute natale, (B) dans une meute voisine.
- 2 : devenir reproducteur occasionnel dans la meute.
- 3 : établir un nouveau territoire dans la mosaïque déjà constituée.
- 4 : usurper la position d'un reproducteur actif.

Stratégies locales de reproduction

Les possibilités citées ci-dessus sont toutes essayées par les loups. Dans le Minnesota, une jeune femelle âgée de deux ans s'accoupla avec son « beau père » après que sa mère ait été tuée (Fritts et Mech-1981), illustrant ainsi la stratégie 1(A) citée ci-dessus. L'immigration d'un loup mâle voisin (n°5079) après qu'il fut séparé de sa femelle reproductrice (n°5091) illustre la stratégie 1(B) ; dans ce cas, le mâle avait produit des louveteaux dans une meute voisine l'année précédente et avait apparemment été séparé de ceux-ci après avoir perdu la femelle. D'autres cas de loups arrivant de l'extérieur et se joignant à une meute existante pour combler la perte d'un reproducteur ont été observés et cités par Fritts et Mech (1981), Mech et Hertel (1983), Peterson et Bayley (1984) et Stahler (2002).

Dans certains cas, des loups peuvent quitter leur meute d'origine mais restent sur le même territoire en attendant le moment opportun, probablement celui d'avoir une chance de se reproduire d'une façon ou d'une autre (Packard-1980). De tels loups ont, semble-t-il, avoir ainsi résolu l'une des deux parties de leur problème de reproduction en trouvant un territoire et des ressources alimentaires. Ils doivent cependant se faire discrets et attendre l'opportunité de la mort d'un parent pour entrer dans le système reproductif. De la même façon, Lindstrom (1986) suppose que chez le renard roux, « être sur la liste d'attente » pourrait être le seul type d'option de reproduction pour un individu relativement fragile. Pourquoi ne le serait-ce pas pour un loup du même type ?

Reproduction multiple

Plutôt que de remplacer un individu reproducteur dans une meute, certains loups peuvent se reproduire à l'intérieur même de la meute, en plus du couple reproducteur ou en remplacement de ce dernier si celui-ci ne l'a pas fait pour une raison ou une autre. Ce type de reproduction multiple au sein d'une meute est souvent favorisé par des liens génétiques et sociaux très étroits entre les différents membres. Dans les cas cités de plusieurs recherches en ce sens (Rausch-1967, Harrington-1982, Ballard-1987, Meier-1995), le lien relationnel entre les femelles reproductrices n'est pas connu mais on peut supposer qu'il s'agit d'une mère ou de sa fille dans la mesure où la connaissance de la structure des meutes laisse supposer que des individus étrangers sont rarement acceptés par le groupe familial (Meier-1995).

La question est maintenant de savoir dans ces cas de reproductions multiples, quel est le mâle qui s'accouple occasionnellement avec une autre femelle qui n'est pas dominante dans la meute. Le premier « suspect » pourrait être le mâle dominant, même si la femelle est sa fille ; nous connaissons bien maintenant les imbrications étroites dans les meutes en captivité et nous savons aussi que les modèles sociaux sont souvent communs aux loups sauvages (Eckstrand-1979, Theberge-1983, Bailey-1984). Mais il pourrait s'agir également d'un autre mâle du groupe en situation hiérarchique élevée, frère par exemple de la femelle.

Cependant, des études génétiques récentes menées sur des couples reproducteurs dans des meutes de la FNS au Minnesota et dans le parc national Denali en Alaska montrent que les couples issus de parents consanguins sont probablement plus rares qu'on ne le croit (Smith et al.-1997). Cela signifie donc qu'il y a une forte probabilité pour que les reproducteurs occasionnels d'une meute soient des individus venus d'autres meutes pour des liaisons temporaires. Cela pourrait également expliquer pourquoi la plupart des loups adoptés par des meutes sont des mâles (Messier-1985, Meier-1995). Ceux-ci peuvent être intéressés par les femelles à l'approche de leur maturité sexuelle et être incités à créer une nouvelle meute.

De tels loups « adoptés » restent dans la nouvelle meute de quelques jours (Peterson et Bailey-1984) à plusieurs mois (Fritts et Mech-1981), voire plus d'une année (Meier-1995). Dans le parc national Denali, un de ces loups quitta sa nouvelle meute au bout d'une année puis fut observé juste à l'extérieur du territoire avec une autre femelle mature. L'année suivante, le couple eut une portée de louveteaux sur un territoire adjacent (Meier-1995). En Alaska, un mâle de 10 mois équipé d'un radio-collier au cours de l'année 1995 resta avec sa meute natale jusqu'en juin 1996 puis rejoignit un couple reproducteur et leurs louveteaux environ 60 km plus loin en juillet, resta avec eux au moins jusqu'en janvier et sur leur territoire jusqu'au mois de juillet suivant (Mc-Nay, comm. Pers.).

Une autre situation simple dans laquelle une ou plusieurs femelles d'une meute pourraient devenir reproductrices sans consanguinité est quand le père de ces femelles quitte le groupe ou disparaît et est remplacé par un nouveau mâle extérieur. Dans ce cas, ce nouvel arrivant ne représente bien sûr qu'une très faible probabilité de consanguinité (Stahler-2002).

Pour au moins deux raisons, il semble logique de supposer que la reproduction multiple est plus probable quand les

ressources alimentaires sont abondantes. D'abord, une nourriture abondante est nécessaire pour que d'autres femelles puissent avoir des louveteaux et les nourrir ; ensuite, les membres matures de la meute restent probablement plus longtemps avec la meute lorsque la nourriture est suffisante alors que l'agressivité augmente quand elle est plus rare et que les plus jeunes y ont moins accès. Plusieurs chercheurs ont cependant insisté sur l'importance des facteurs sociaux et comportementaux dans le phénomène de dispersion des loups (Habber-1977, Harrington-1982). Bien que ces facteurs puissent être soulignés, nous pensons que c'est plus probablement le stress de l'absence de nourriture qui est à l'origine de ces facteurs. En effet, la compétition sociale dans une meute est directement liée à l'abondance (ou à la rareté) de la nourriture.

Côtoient et dissociation individuels ou à plusieurs

Une autre stratégie de la reproduction chez les loups consiste, pour un individu et son nouveau partenaire, à essayer de s'installer le long des limites territoriales de sa meute natale. Cette approche peut impliquer un mâle et/ou une femelle de la meute natale. Les animaux dans cette situation fréquentent alors une partie du territoire qui empiète sur le territoire de la meute d'origine ; ils côtoient en somme le groupe qu'ils viennent de quitter sans toutefois le rencontrer (Fritts et Mech-1981, Fuller-1989, Boitani - données non publiées).

Une variation de cette stratégie que l'on peut appeler «*la dissociation*» de la meute a également été mise en évidence par plusieurs observations (Mech-1966, Carbyn-1993). Cette «*dissociation*» diffère du «*côtoient*» en ce sens que plutôt qu'un seul loup côtoie une meute, accompagné d'un ou d'une partenaire, un groupe de loups quitte la meute et s'approprie un nouveau territoire. En ce sens, cette dissociation de la meute n'est pas identique à la séparation temporaire qui se produit parfois dans de grandes meutes au cours de l'hiver. Côtoient ou dissociation sont un phénomène permanent. Plusieurs cas de séparation permanente ont été observés pendant ou aux environs de la saison de reproduction (Mech-1986, Meier-1995, Hayer et alt.- 2000), tous impliquant des meutes plus grandes que la moyenne généralement observée.

Dans le parc national Denali, une meute de 20 loups se dissocia en deux meutes de 11 et 9 individus et partagea le territoire au moins jusqu'à ce que l'une des deux meutes ait produit une portée de louveteaux (Mech et alt.-1998). Dans une population en voie de recolonisation, après quatre années, 9 des 28 meutes (soit 32%) observées étaient le produit de cette forme de séparation où les groupes se sont formés quand la meute initiale avait atteint en moyenne une douzaine d'individus (Hayes et Harestad-2000).

C'est probablement lorsque deux couples reproducteurs se dessinent au sein d'une meute que la séparation s'effectue ; les membres complémentaires de chaque sous-groupe étant probablement les progénitures respectives de chaque couple. Etant donné que les reproducteurs contrôlent la nourriture de leur progéniture respective, ils hésitent moins à entrer en compétition. C'est à ce moment là que la nourriture doit être à un niveau maximal car les louveteaux nécessitent un fort approvisionnement. Si la nourriture est effectivement abondante, une grande meute ne se dissociera pas forcément. La solution qui peut éviter la compétition mortelle parmi la parenté est alors d'accepter le partage du territoire et des ressources et d'éviter ainsi les rencontres dangereuses (Mech-1970). Cette option est plus logiquement adoptée quand la nourriture est plus rare.

Découper un nouveau territoire

Les individus qui se dispersent en quittant une meute établie peuvent se reproduire localement en s'accaparant de nouveaux territoires dans la mosaïque territoriale existante. Ceux qui se retrouvent dans cette situation sont souvent observés à rôder autour de la population en place, fréquentent généralement les zones se trouvant le long des territoires, rencontrent des compagnons de sexe opposé et essaient d'occuper cette partie de territoire pour finir par en créer ainsi un nouveau (Rothman et Mech-1979, Fritts et Mech-1981, Meier-1995). (*N.B. Je ne vois pas bien la différence entre cette stratégie et celle définie précédemment sous la dénomination de «côtoient»...*). Pourtant, d'autres observations de ces circonstances particulières ont montré que les loups solitaires et isolés ne semblent pas fréquenter ces zones limites de territoires. C'est le cas de certaines régions du Québec (Messier-1985) ou du parc national Denali en Alaska (Mech-1998). En tout état de cause, ces loups isolés semblent se déplacer sur des espaces bien plus grands que les dimensions ordinaires des territoires locaux des meutes, jusqu'à 10 000 km² pour certaines observations (Berg et Frenzel-1982, Merrill et Mech-2000, Wabakken-2001).

Souvent d'ailleurs, des loups isolés fréquentent 2 ou 3 zones le long de différentes limites territoriales et hésitent entre elles sur de longues distances jusqu'à ce qu'ils rencontrent un congénère dans l'une d'elles ; ils la colonisent alors et s'y installent (Mech et Frenzel-1971).

Dans une population recolonisant le Nord-ouest du Minnesota, divers individus isolés contrôlés depuis plus de quatre mois formèrent divers couples et au moins deux de ces couples eurent des louveteaux. Bien que la plupart des loups isolés errent indépendamment les uns des autres, 9 couples de cette même population se formèrent puis continuèrent à se déplacer, explorant les territoires jusqu'à ce qu'ils en trouvent un pour s'installer (Fritts et Mech-1981). Une autre observation d'une stratégie identique nous vient de Scandinavie par Wabakken (Wabakken et al.-2001).

Si cette stratégie d'occuper un territoire dans une population déjà établie réussit pour quelques couples, c'est sans doute parce qu'il s'y trouve une nourriture abondante. Dans le cas cité ci-dessus du Nord-Ouest du Minnesota, la réussite a semblé plus probante qu'à 250 km plus à l'Est, dans la FNS, où la population saturée pour laquelle existe un stress lié à une présence minimale de proies influe de façon plus importante sur la tendance à l'échec. Dans la FNS, entre 1969 et 1989, longue période qui comporta plusieurs situations alternatives de manque et d'abondance de nourriture, 65% des loups adultes et 26% des jeunes qui se dispersèrent réussirent à former un couple et à avoir des louveteaux (Gese et Mech-1991).

Usurper la place d'un reproducteur

Une dernière manière grâce à laquelle des loups matures peuvent se reproduire dans leur propre population locale consiste à usurper la place d'un reproducteur établi au sein d'une meute. On a pu observer un tel exemple dans une meute de la FNS, lorsqu'une femelle âgée de trois ans s'accoupla avec le mâle qui s'était accouplé avec sa mère l'année précédente, mère qui avait ensuite quitté le groupe familial pour une raison que l'on ignore (Mech et Hertel-1983). Sur l'île d'Ellesmere, une fille âgée de trois ans occupa le rôle de reproductrice de sa mère tandis que celle-ci restait dans la meute (Mech-1995). Dans ce cas, le mâle qui avait été le compagnon de la mère pendant deux ans était peut-être le frère ou un loup sans lien de parenté mais probablement pas le père de la fille.

Nul doute que cette stratégie d'accès au titre de reproducteur au sein d'une meute établie pourrait être motivée par la compétition, voire la confrontation, pour obtenir cette position. De telles confrontations sont parfois observées en captivité et peuvent aboutir à une reproduction consanguine entre un fils et sa mère, un frère et sa sœur ou d'autres combinaisons incestueuses (Zimen-1976). Cependant, de telles confrontations qui pourraient être mortelles en captivité le sont peut-être moins dans une meute sauvage dans la mesure où l'on admet que l'un des deux compétiteurs a la ressource de s'échapper et d'aller diffuser ses gènes ailleurs. Il arrive néanmoins que des loups se battent et succombent dans la nature lorsque les vaincus sont souvent des loups étrangers rencontrés aux limites territoriales ou à l'intérieur d'un territoire occupé (Mech et autres-1998).

Un nombre important des loups retrouvés morts sont bien évidemment de potentiels reproducteurs adultes mais subordonnés ; d'autres animaux matures peuvent également être tués. La probabilité que ces agressions aient pour cause la compétition des reproducteurs pour l'obtention d'une position privilégiée est grande. L'observation au Québec d'un mâle «supposé» reproducteur, tué au début mars au moment où la meute adoptait un jeune mâle étranger en est une illustration pertinente (Messier-1985). Un autre incident observé dans la FNS est rapporté par D. Mech (Mech et Knick-1978) et tend à confirmer un tel challenge. La meute Greenstone forte de quatre membres fit une incursion dans le sud du territoire de la meute voisine du lac Pagami (5 membres) un jour de février 1972 puis revint sur son territoire. Le jour suivant, la meute Greenstone pénétra de nouveau sur l'autre territoire et attaqua les cinq loups endormis avant de repartir. Au moins un loup de la meute visitée fut blessé. Après cela, le seul loup de la meute Pagami équipé d'un radio-collier était seul les huit fois suivantes où il fut aperçu puis il s'en alla. Dans la meute Greenstone, la seule louve équipée d'un radio-collier ne fut jamais vue avec plus de deux autres loups durant les douze observations suivantes puis le signal fut perdu. A l'automne, un louveteau nouvellement équipé d'un radio-collier faisait partie d'une meute de six vivants dans les premiers territoires des deux meutes. Est-ce que les reproducteurs voisins (1 mâle et 1 femelle) ont formé un couple après la confrontation, chassé les autres et occupé les territoires ? Nous n'avons pas la réponse à cette question !

Meier (1995) rapporte un autre cas du parc Denali en Alaska. La meute de la rivière Mc Kinley (10 membres) envahit un jour le territoire voisin de la meute Bearpaw (10 membres aussi). Entre janvier et mars 1988, elle élimina trois individus équipés d'un radio-collier, blessa au moins un autre membre de la meute et en élimina peut-être deux autres encore. On retrouva plus tard sur le territoire de la meute Bearpaw, deux loups de la meute de la rivière Mc. Kinley et deux autres individus (peut-être de la meute Bearpaw ?) qui utilisèrent le site des tanières de la meute originale.

Dispersion éloignée

Toujours dans le but d'obtenir une position de reproducteurs dans une population locale, des loups quittent régulièrement leur meute natale pour une dispersion directionnelle qui peut les amener soit à intégrer une nouvelle population, soit, pour le moins, à se situer aux limites territoriales d'une zone occupée par l'espèce (Mech et Frentzel-1971). Cette stratégie est une tendance à se déplacer sur de longues distances dans une ou plusieurs directions. Des loups des deux sexes ont démontré leur capacité de dispersion en parcourant parfois des distances incroyables, jusqu'à 890 km (Fritts-1983, Ballard-1987, Boyd-1995), certains ont traversé des voies à grandes circulation, des terrains à découvert ou même contourné des grands lacs et des grandes villes en continu (Wagner-1995, Merrill et Mech-2000, Boitani : données non publiées).

Lorsque des loups se dispersent sur d'aussi longues distances pour s'installer, ils essayent soit de se faire une place dans la mosaïque de territoires déjà occupés, soit d'intégrer une meute établie ou de rejoindre un couple sur une zone encore vierge (Fritts-1981, Berg et Kuehn-1982, Peterson Woolington et Bailey-1984, Messier-1985, Ballard-1987, Fuller-1989, Meier et al.-1995).

Fréquence des diverses stratégies

Aucune étude ne semble avoir été menée sur l'évaluation de la proportion approximative des reproducteurs potentiels qui pratiquent les diverses stratégies de reproduction citées ci-dessus. Toutefois, nous pouvons pour le moins estimer que cette proportion doit varier selon l'espace et le temps et qu'elle dépend pour une grande part des ressources alimentaires et de la situation temporaire de la population (en croissance, en décroissance ou stable). On peut ainsi avoir une idée générale de ce ratio à partir de la proportion de loups d'âges différents qui se dispersent et des distances parcourues durant cette dispersion. En cela, deux études nous apportent quelques informations sur la fréquence des stratégies pratiquées, l'une dans la FNS du Minnesota et l'autre dans le parc national Denali, en Alaska.

Dans la FNS, la population de loups en phase de décroissance entre 1969 et 1989 s'est d'abord stabilisée à un niveau bas avant d'augmenter de nouveau grâce à la réussite des accouplements de quelque 75 loups qui se dispersèrent de leur meute natale. Le fait significatif est que la proportion la plus grande de dispersion d'animaux matures a davantage été observée au cours des phases de déclin et de croissance que durant la phase de stabilité. D'autre part, la plupart des loups dispersés dès l'âge de un an se sont déplacés sur plus de quatre nouveaux territoires alors que les adultes et les jeunes de l'année restèrent dans un rayon de trois territoires d'origine (Gese et Mech-1991).

Dans la population croissante du parc Denali, seize nouveaux couples se sont formés entre 1986 et 1991. Deux de ces couples disparurent sans produire de louveteaux, cinq eurent des louveteaux mais ne réussirent pas à garder leur territoire plus d'une année et les neuf couples produisirent des louveteaux et conservèrent leur territoire bien au-delà d'une année. Il est cependant significatif d'observer que sept de ces neuf couples ont réussi à s'installer en se situant aux limites territoriales ou en empruntant partiellement un territoire à l'intérieur de leur territoire natal.

Flux migratoire de la reproduction

Les concurrents des loups matures pour l'obtention d'une position de reproducteurs sont en général des loups solitaires qui ont quitté (ou perdu) leur statut de compagnons de meute, voire de reproducteurs au sein d'une meute. L'exemple d'individus tels que les loups n°5091 et 5079 mentionnés plus haut ou d'autres exemples rapportés par Fritts et Mech (1981), Ream (1991) ou encore Meier (1995), indiquent que, dans de nombreux cas, des adultes rejoignent les membres d'une population de loups en entrant en compétition avec les individus leaders des meutes pour la reproduction. Les observations faites dans la FNS montrent que ces individus ont tendance à rester dans un rayon de 50 km environ du territoire qu'ils quittent.

Compte tenu des différentes stratégies de reproduction décrites ci-dessus, une population de loups peut être regardée comme une structure dynamique dans laquelle les couples reproducteurs gardent des territoires et produisent une progéniture qui se déplace ensuite et s'entrecroise en essayant d'acquérir ce même statut. Dans ce flux, chaque meute tente de conserver au mieux sa position et son territoire face à des voisins qui essaient d'étendre le leur. De plus, de nouveaux couples reproducteurs, des individus solitaires ou des immigrants tentent aussi de faire pression dans la structure sociale de la population.

La flexibilité de la taille des meutes et des territoires occupés aide à amortir la constante fluctuation des facteurs sociaux et écologiques auxquels sont confrontés les loups. Dans la vie sauvage, Les meutes de loups sont en constante variation et une forte proportion de leurs membres n'est souvent que temporaire au sein du groupe. Dans la population du parc national Denali, qui est l'une des moins perturbée que partout ailleurs, seulement 15% des loups de moins de trois ans restent dans une meute pour plus de cinq ans (Mech-1998). Ainsi, quelques reproducteurs à long terme doivent-ils être généralement immigrants, une autre indication s'il le fallait du brassage génétique constant dans la population.

POURQUOI LES LOUPS VIVENT-ILS EN MEUTES ?

Le loup et la meute sont aussi liés dans l'esprit humain que l'est un enfant à sa famille, et cela, à juste titre. La famille humaine est d'ailleurs une analogie relativement bonne pour une meute de loups. Elle se compose d'un couple reproducteur et de sa progéniture d'une ou plusieurs années qui forment une unité sociale unie tout au long de l'année. Puisque certains individus peuvent rester dans le groupe pour une durée de un à cinq ans quand des louveteaux naissent, le groupe social comprend donc plus de deux adultes matures. Pourquoi des loups choisissent-ils de rester avec leurs parents ? Pour le moins, quelques jeunes peuvent-ils survivre sans leurs parents dès l'âge de quatre mois (Fritts et al. 1985). Leur denture définitive est en place à l'âge de sept mois, les os longs cessent de croître vers douze mois et certains mâles sont exceptionnellement capables de reproduction à dix mois (Medjo et Mech-1976).

La meute comme nurserie ?

Une réponse pourrait être qu'il existe une possible variabilité dans l'arrivée à maturité des loups, certains ne sont pas reproducteurs avant l'âge de trois ans (Seal et Mech-1987). Physiologiquement, des loups peuvent ne pas être matures avant l'âge de cinq ans. Seal a mis en évidence que les niveaux hormonaux androgènes et œstrogènes augmentent jusqu'à cet âge. Ainsi, l'association continue des jeunes loups avec leur meute natale peut-elle être tout simplement un moyen pour les jeunes d'arriver à maturité pendant qu'ils sont avec leurs parents. D'un point de vue évolutionniste et parental, prendre soin des jeunes jusqu'à ce qu'ils soient matures peut être la meilleure façon d'assurer leur investissement initial. De plus, une longue présence des parents avec les jeunes augmente l'opportunité pour ceux-ci d'acquérir les précieux éléments de l'apprentissage de la chasse et de la survie en milieu naturel qui, bien que de prédisposition innée, ont besoin d'être développés par un plus long temps d'éducation.

Taille de la meute et taille des proies

La taille d'une meute est-elle directement liée à la taille des proies chassées ? Quels sont les autres facteurs qui influent sur cette taille de la meute ? Beaucoup de discussions théoriques sont proposées parmi les chercheurs, peu sont vraiment convaincantes (Murie-1944, Mech-1970, Kleiman-1973, Zimen-1976, Bekoff-1980, Brown-1982, Packer et Ruttan-1988...). Selon Mc.Donald (1983), le principe de base soutient que la taille d'une meute varie en fonction de la taille des proies jusqu'à un nombre optimum ; optimum qui pourrait être ce qui permet la prédation avec le moins d'énergie dépensée pour le maximum d'énergie récupérée. La taille des meutes aurait donc ainsi tendance à être plus grande quand les loups exercent leur prédation sur les plus grands ongulés.

Malgré tous les comptes rendus que nous possédons sur des centaines de meutes observées dans des régions différentes, il s'avère que la relation directe entre la taille d'une meute et la taille de la proie n'est pas, à elle seule, déterminante (voir Fuller, chap.6). Les observations faites sur des populations relativement sous contrôle ou sous exploitation humaine dans le Minnesota, dans le parc Denali (Alaska), dans le Parc Wood-Buffalo (Alberta) et dans le parc Yellowstone fournissent des données intéressantes en la matière. Si les plus petites meutes ont tendance à se nourrir de charognes et de petits animaux et les plus grandes d'élans et de bisons (Tab. 1.1), ce modèle n'est cependant qu'une tendance très générale (Mech-1970). Par exemple, entre 1971 et 1991, la moyenne de la taille de la meute de l'île Royale (Michigan) où les seuls ongulés disponibles sont les élans, était de 7,5 alors que dans le centre-Nord du Minnesota où les cerfs à queue blanche sont la proie principale, la taille de la meute est en moyenne de 7,3 (Tab. 1.1).

Et si dans le chapitre 6, Fuller affirme que la moyenne de la taille des meutes de loups se nourrissant de cerfs et d'élans est, de façon significative, plus basse que la taille des meutes se nourrissant de caribous et d'élans, il apparaît néanmoins évident que les meutes les plus grandes où les élans et les bisons constituent les proies principales sont deux fois plus grandes que les plus grandes meutes des territoires à cerfs !

Facteurs complexifiants

Comme il a été débattu ci-dessus, il est raisonnable d'essayer de lier la taille d'un groupe de prédateurs à la taille des proies chassées. Quelques-uns des premiers biologistes supposaient que les meutes de loups existaient dans le but de favoriser une plus grande efficacité de chasse (Murie-1944) et cette conclusion semble logique. Plusieurs facteurs rendent cependant cette approche plus complexe. Si un grand nombre de loups est nécessaire pour exercer une prédation sur de grands ongulés, il serait donc difficile à un loup solitaire, voire à un couple, de survivre et de produire une progéniture censée agrandir la meute. En fait, un grand nombre de loups n'est pas nécessaire. On a souvent rapporté que des loups seuls ont pu venir à bout des plus grandes espèces proies telles l'orignal (Cowan-1947, Bjärwall : comm. pers. ; Thurber et Peterson-1993, Mech-1998), le bœuf musqué (Gray-1970) ou le bison (Dragon cité par Carbyn-1993). Même quand une meute attaque une proie, ce ne sont pas tous les membres de la meute qui participent à l'attaque de façon évidente et significative. Grâce à la détermination et à l'expérience du couple alpha qui prend très souvent la direction de la chasse et de l'attaque, il est difficile de savoir clairement dans quelle mesure les plus jeunes (ou les plus perturbés) y contribuent efficacement.

Un autre facteur que peu de chercheurs ont pris en compte est que le nombre de loups qui compose la meute n'est pas forcément le même que celui qui compose le groupe qui va porter une attaque décisive sur une proie identifiée. Les observations de loups faites généralement en hiver, quand toute la famille se déplace sur le territoire, peuvent être ainsi faussées. Le nombre des individus qui se déplacent ensemble peut varier dans la mesure où certains d'entre eux restent en arrière, visitent d'anciennes carcasses ou se dispersent temporairement. En été, la tanière devenant le centre social des activités, les adultes rayonnent plus souvent en groupes de différentes tailles, voire en solitaire, et rapportent parfois des proies relativement plus petites (Ballard, Ayres, Gardner et Foster-1991). Dans les deux cas, une meute peut tout à fait se scinder en sous-groupes de chasse autonomes puis se reconstituer par la suite. Une telle situation a pu être observée au cours de l'hiver 1961 sur l'île Royale où une meute de quinze loups se sépara en deux durant la moitié du temps ou encore dans le parc national Denali (Haber-1977) et en Italie (Boitani et Zimen-1979).

Taille des meutes et efficacité de la chasse

Il semble certainement raisonnable de penser que la chasse en groupe augmente de façon importante l'efficacité de la prédation même s'il n'apparaît pas avec évidence une stratégie coopérante trop souvent soulignée d'ailleurs comme une tactique extraordinaire. Lorsqu'ils chassent à plusieurs, des prédateurs même inexpérimentés augmentent sensiblement leur capacité de traque, de poursuite, d'attaque et de mise à mort d'une proie. Cependant, le fait d'avoir à partager ensuite les bénéfices de la chasse pourrait contrebalancer cet avantage (Brown-1982). Cette théorie, appuyée sur d'autres observations, a conduit certains chercheurs à avancer l'idée que la chasse en groupe pourrait être une conséquence de la sociabilité des loups plutôt que la cause évolutionniste de la vie en meute » (Packer et Ruttan-1988).

Un bon test de l'hypothèse communément proposée qui tend à démontrer que les plus grands groupes de loups évoluant sur un territoire suffisamment grand sont plus efficaces pour repérer, chasser et tuer des proies consiste à déterminer la quantité de nourriture obtenue par loup dans des meutes de différentes tailles. De 1959 à 1961, dans l'île Royale, la meute de quinze loups mentionnée plus haut exerçait sa prédation sur les orignaux, mais en 1961, lorsqu'elle se scinda en deux environ la moitié du temps, la masse globale de nourriture était plus importante que durant les deux années précédentes (Mech-1966). De même, les loups isolés du Minnesota tuèrent plus de proies par loup qu'une meute de cinq (Mech et Frenzel-1971) et les couples tuèrent plus de proies par loup que les meutes plus étoffées (Fritts et Mech-1981, Peterson-1993, Ballard-1997, Hayes-2000). Le même contrôle effectué entre 1971 et 1991 sur l'île Royale confirma le même résultat : une même masse de proie fournit plus de nourriture/loup à un nombre moins élevé de loups constituant une meute (Fig. 1.1).

Tableau 1.1 : Répartition des tailles de meutes dans des populations inexploitées utilisant des proies de différentes tailles

Proies	Cerf à queue Blanche	Cerf à queue blanche	Elan	Elan	Elan caribou	Décharge publique*
Nb observ.	78	35	48	50	106	24
<u>Loups/meute</u>						
2	21	3	3	7	8	12
3	7	1	6	4	6	2
4	9	2	2	4	4	2
5	13	2	7	3	9	3
6	10	6	10	3	7	2
7	6	6	3	6	13	3
8	2	2	4	5	13	///
9	6	6	7	1	7	///
10	2	2	1	5	8	///
11	///	2	1	4	4	///
12	1	2	2	1	8	///
13	///	1	1	2	2	///
14	///	///	1	2	1	///
15	1	///	///	///	4	///
> 15	///	///	///	3	12	///
moyenne	4,9	7,3	6,6	7,5	9,1	3,6
	Mech (1986)	Fuller (1989)	Mech (1986)	Peterson (1993)	Mech (1998)	Boitani (1979)

* population exploitée

Partage du surplus

Quels sont les autres facteurs qui pourraient amener des loups (ou d'autres carnivores) à vivre en groupes ? et pourquoi les plus grandes meutes semblent-elles être celles qui s'attaquent aux plus grandes proies ? Dit d'une autre façon : pourquoi les loups les plus jeunes ne se dispersent-ils pas tant qu'ils ne sont pas complètement développés, entre environ sept et douze mois ?

Certains auteurs pensent cependant qu'ils le font parfois. Au début des années 1970, en Italie, lorsque les ongulés étaient au moins aussi rares que les loups, les groupes se composaient d'un peu plus de deux unités (Tab. 1.1). De même, en Israël, les meutes sont petites là où les loups se nourrissent le plus souvent de charognes et de petites proies (Mendelsohn-1982). Le fait que les loups d'Italie et d'Israël aient été sujets à exploitation humaine perturbe la tentative d'établir un lien entre la petite taille d'une meute et de petites sources de nourriture éparpillées, mais les données sont suggestives. Chez les coyotes par exemple, il existe bien un lien entre la taille du groupe et la source de nourriture.

Si donc la taille de la meute est liée à la taille de la source de nourriture mais que les meutes augmentant en nombre n'ont pas plus d'efficacité à la chasse, alors pourquoi la meute existe-t-elle ? La réponse semble se situer dans le fait que l'évolution vers la vie en groupe a facilité l'aide offerte aux jeunes par leurs parents au cours du partage d'une grande proie capturée. Si les adultes sont prédateurs de proies de grande taille, il y a périodiquement un

surplus de nourriture disponible. Rendre ce surplus disponible pour la famille est une solution efficace que les loups ont adoptée. Sans un nombre suffisant d'éléments présents, ce surplus peut être perdu au profit d'autres concurrents ou charognards de la nature, y compris les insectes et les bactéries. Les corbeaux par exemple peuvent usurper jusqu'à 66% d'une carcasse (37 kg en une journée), chiffre à comparer aux seulement 10% du taux de réussite des loups en matière de proies abattues (Promberger-1993).

L'explication de la vie en meute par la sélection de la famille semble correspondre à l'hypothèse de la dispersion des ressources. Cette hypothèse soutient en effet l'idée que la quantité de nourriture et sa distribution sont les causes déterminantes de la taille du groupe (Mc Donald-1983, Von Schantz-1984). Le type de proies favorables aux loups possède les caractéristiques de masse (une grande quantité de nourriture par proie), de renouvellement (faible fréquence des rencontres) et d'hétérogénéité (distribution inégale et faible densité) qui sont les conditions clés pour encourager la vie en groupes (Mc Donald-1983).

Dans la meute, les parents adultes permettent aux jeunes de rester dans le groupe tant que les ressources alimentaires sont suffisantes pour subvenir aux besoins de tous. Du point de vue de la progéniture, si les ressources apportent la sécurité du nourrissage, il est avantageux pour elle de rester avec le groupe plutôt que d'essayer de trouver seule le nécessaire pour s'alimenter, du moins jusqu'à ce que les tensions dans la meute croissant en nombre ou encore le besoin de se reproduire incitent les individus à partir. Bien qu'aucun résultat expérimental ne vienne confirmer cette théorie, le fait que la taille de la meute tende à avoir un rapport avec les ressources alimentaires la renforce d'autant (Mech-1977, Messier-1985).

Clairement, les meutes de loups qui exercent leur prédation sur des animaux plus petits ont moins de surplus alimentaire disponible que les meutes dont les proies sont des élan ou des bisons. Ainsi, un groupe de loups comprenant un couple reproducteur et évoluant sur un territoire supportant des élan peut nourrir les membres des deux ou trois dernières portées. Cette situation améliore sans aucun doute les chances de survie, donc les chances pour les gènes des parents d'être disséminés. Si, de plus, les jeunes loups accompagnent les adultes dans des actions de chasse, ils pourront acquérir l'expérience nécessaire de la prédation ; cela peut également expliquer le fait que dans une grande meute de loups, tous les individus ne sont pas nécessaires pour capturer des proies, même de grande taille. Néanmoins, si la présence des plus grandes proies permet la présence de grandes meutes, elle ne l'implique pas forcément.

Quand Mech (1966) observa une meute de quinze loups alignés autour d'une carcasse d'élan, il fut impressionné par le fait qu'il ne pouvait pas y en avoir plus. Étaient-ils plus au début de l'action ? alors quelques-uns avaient dû repartir affamés ! En 1944 déjà, Murie avait supposé que la taille des proies puisse limiter la taille d'une meute de cette manière. Cette relation n'exclut toutefois pas absolument que des grandes meutes peuvent être occasionnellement observées sur des territoires de plus petites proies si suffisamment de ces plus petites proies peuvent être capturées simultanément ou par séquences rapprochées. Ce comportement semble en effet conforme à la théorie prétendant que lorsque les contraintes pour trouver de la nourriture sont moins fortes, plus d'individus peuvent cohabiter dans un groupe (Caraco et Wolf-1975).

Régulation de la taille des meutes

Après avoir abordé ci-dessus, comme critères de la taille des meutes, le nombre d'individus nécessaire pour chasser et tuer une proie (en sachant que tous n'interviennent pas dans la phase finale) et le nombre d'individus que la proie tuée peut nourrir, essayons de voir si d'autres critères apparaissent et sont importants. Si un raisonnement logique incite à penser que les plus jeunes loups restent dans leur meute natale pour profiter de l'approvisionnement des parents et maximiser ainsi leur consommation de nourriture durant leur croissance, cette stratégie pourrait expliquer aussi certains aspects de la dispersion. Puisqu'il apparaît que les jeunes loups deviennent matures à des âges différents en fonction de la variabilité du mode de nutrition et de la fréquence de nourrissage, on peut supposer qu'ils se sont adaptés à une stratégie les conduisant à faire tout ce qu'il faut pour optimiser leur consommation de nourriture. Ils resteraient ainsi avec leurs parents jusqu'à ce qu'une contrainte plus sévère les oblige à partir. Cette contrainte pourrait être finalement la compétition qui apparaît lors de la naissance des portées suivantes que les parents nourrissent en priorité au détriment des moins jeunes qui ne mangeront que s'il y a un surplus (Mech-1995).

Certains louveteaux peuvent occasionnellement quitter un groupe dès l'âge de cinq mois lors de conditions de nourriture extrêmement défavorables et probablement dans de très grandes difficultés de survie puisque physiquement inaptes à la chasse et mentalement non encore structurés (Fuller-1989). D'autres le feront vers l'âge de trois ans (Gese-1991), voire plus tard pour d'autres encore (Ballard-1997), quand les conditions seront plus

favorables. La taille des meutes pourrait ainsi être régulée par le mécanisme de la compétition intérieure pour la nourriture. Mais lorsque des individus choisissent de rester plus longtemps dans la meute et qu'ils atteignent alors leur maturité sexuelle, la compétition pour les accouplements pourrait devenir un second facteur du déclenchement de la dispersion. Lorsqu'un nouveau couple marginal se forme au sein d'une meute, il peut, avant ou après la période effective des accouplements, choisir de quitter le groupe, soit en individuel, soit en couple.

Concernant la compétition pour la nourriture, il a été observé une sorte de facteur d'ajustement qui pousserait plus souvent les individus de classe inférieure à quitter la meute plutôt que ceux de classe supérieure, et, si cela devenait nécessaire, ceux des membres les plus subordonnés d'une classe par rapport aux membres hiérarchiquement supérieurs (Zimen-1976). Dans le Sud-ouest du Québec, il a été observé que des jeunes de l'année et des adultes âgés de deux ans environ (plus de femelles que de mâles) vivant sur un territoire où la densité d'originaux avait diminué, firent plus d'incursions à plusieurs kilomètres de distance que ne le firent d'autres individus d'un territoire proche ayant une densité plus élevée d'originaux (Messier-1985). Ces incursions durèrent de quelques jours à quelques mois puis se terminèrent finalement en dispersion. Ce double mécanisme très fluctuant de la compétition sexuelle et alimentaire déterminant la taille d'une meute expliquerait pourquoi l'âge de la dispersion des individus est si variable et pourquoi cet âge varie d'année en année (Peterson-1988).

LA DISPERSION

Comme nous l'avons montré plus haut, la plupart des loups quittent un jour ou l'autre leur meute natale. A moins qu'un individu ne s'approprie la position de reproducteur au sein d'un groupe, ce qui est plutôt rare, tout loup adulte né dans une meute est un potentiel reproducteur et donc un potentiel leader dès lors qu'il quittera cette meute, qu'il rencontrera un congénère de sexe opposé et s'installera sur un territoire ou une portion de territoire voisin. Chaque meute peut ainsi être analysée comme « *une source de dispersion* » qui prépare un individu à devenir, un jour ou l'autre, un élément autonome de la nature. En moyenne, une meute de trois à neuf individus produisant de quatre à six louveteaux par an perdra environ la moitié de ses membres dans l'année.

Généralement, la dispersion se passe en plusieurs allers/retours des membres de la meute qu'ils quittent temporairement, y reviennent une à six fois puis qu'ils quittent définitivement (Fritts-1981, Ballenberghe-1983, Peterson et Bailey-1984, Ballard-1987, Mech-1987, Poitvin-1988, Gese et Mech-1991...). Dans plusieurs cas, certains loups se dispersent sans incursions préalables. Ces incursions extra-territoriales peuvent impliquer des accouplements, un établissement territorial, voire une localisation précise temporaire durant la période des mises-bas puis un retour vers la meute natale six mois plus tard (Fig. 1.2) (Mech et Seal-1987). Ces déplacements semblent être motivés, comme il est dit précédemment, par la nécessité de maximaliser l'apport de nourriture et les opportunités de la reproduction. Pour certains individus, ils peuvent être également une prédisposition à migrer sur de très longues distances comme nous le verrons plus loin.

Le doute existe encore de savoir si les incursions temporaires des loups quittant une meute pourraient être considérées comme des tentatives de nature exploratoire ou plus simplement motivées par un besoin interne de ravitaillement alimentaire ou par des circonstances sociales particulières. Aucune hypothèse ne peut être rejetée à priori et peut-être que toutes les trois sont raisonnablement valables. Certaines données chez les renards roux tendent ainsi à soutenir la thèse de la nature exploratoire ; ces derniers se déplaçant plus rapidement et passant plus de temps à fureter au cours de leurs aventures (Harris-1990).

Sexe et âge des individus erratiques

Les loups des deux sexes se dispersent et il ne semble pas y avoir de différences importantes entre mâles et femelles dans les caractéristiques de la dispersion. Dans certaines régions et à certains moments, les mâles se dispersent apparemment plus loin ou à un taux plus élevé (Pulliainen-1965, Woolington et Bailey-1984, Wabakken-2001). Cependant, à d'autres périodes et dans d'autres régions, des femelles peuvent se disperser plus loin, même si les plus longues distances parcourues étaient réalisées par des mâles. (Fritts-1983, Ballard-1987). Néanmoins, les rapports sur les distances parcourues par les mâles et les femelles tendent à être sensiblement les mêmes. Dans le Centre sud de l'Alaska, les mâles se dispersèrent à un taux plus élevé que les femelles (Ballard-1987). Peut-être cette différence a-t-elle une certaine signification écologique car les mâles ont montré la même propension sur la péninsule de Kénaï (Alaska) entre 1976 et 1980 alors qu'en 1980/1981, les femelles égalaient le sex-ratio des individus mâles dispersés (Peterson, Woolington et Bailey-1984). Dans le Sud-Ouest du Québec, les

femelles passaient plus de temps loin de leur meute que ne le faisaient les mâles (Messier-1985).

Malgré quelques chiffres extrêmes signalés entre cinq mois et cinq ans, l'âge le plus commun de la dispersion se situe entre 12 et 24 mois. Les adultes plus âgés qui quittent une meute sont plus généralement des individus qui ont immigré dans ces meutes (Meier-1995). Boyd et al. (1995) suggèrent dans une étude que les taux les plus élevés de dispersion des jeunes peuvent être liés à un fort potentiel de colonisation d'un territoire proche cependant que Gese et Mech (1991) avaient noté le même taux de dispersion (68%) des jeunes dans une population saturée que dans la population en voie de recolonisation signalée par Boyd.

Deux exceptions notables liées à l'âge de dispersion ont été enregistrées dans deux cas : l'un dans le Nord-Ouest de l'Alaska où, dans une population exploitée, la moyenne d'âge était d'environ trois ans (Ballard-1997) et l'autre dans la population réintroduite du parc Yellowstone où la moyenne d'âge était de 25 mois avec des extrêmes entre 17 mois et 3,5 ans (Smith : comm. pers.).

Fig. 1.1 : disponibilité de nourriture (kg/loup/jour) des meutes de loups exerçant leur prédation sur des élan dans l'île Royale au cours de l'hiver (1971-1991)

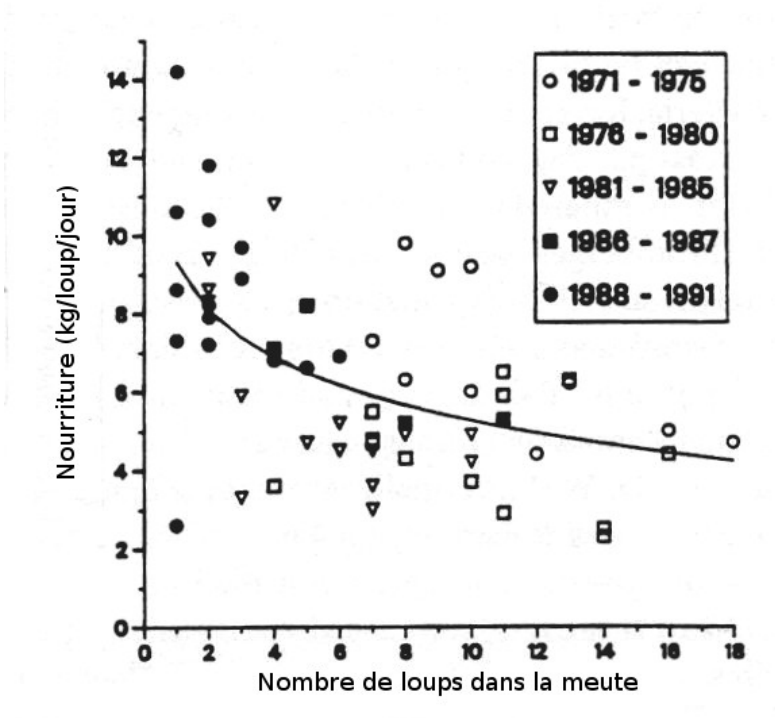
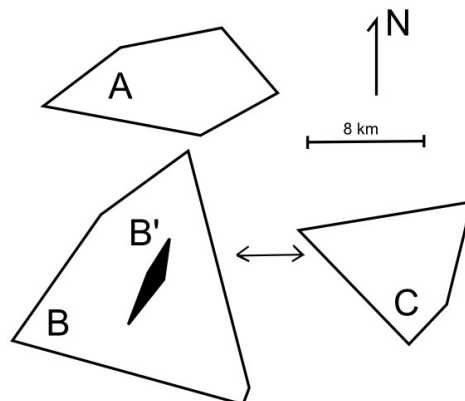


Fig. 1.2 : Territoires de la louve n°6433 dans la FNS.



A : territoire natal.
 B et C : territoires occupés alternativement entre janvier et juin 1984.
 B' : localisation du couple.

Saison de dispersion et mécanismes de déclenchement

Le fait que les loups se dispersent principalement quand ils deviennent sexuellement matures tend à impliquer le développement reproducteur comme facteur participant sinon nécessaire à déclencher le phénomène. C'est aussi le cas de beaucoup d'autres espèces (Howard-1960). Dans la plupart des cas, les loups qui quittent une meute le font au cours de l'automne ou au début de l'hiver, mais également au moment de la période des mises-bas, au printemps. Ballard (1997) note cependant à titre exceptionnel que dans le Nord-ouest de l'Alaska, les jeunes loups quittent plus volontiers les meutes entre janvier et mai de la première année de leur naissance.

Les pics de dispersion du printemps et de fin d'automne laissent supposer que les deux facteurs de la compétition sociale, que sont respectivement l'agressivité liée à la reproduction et celle liée à la présence de jeunes de l'année dans le groupe qui redevient itinérant après l'éducation des louveteaux, sont opérationnels à ces deux moments importants de la vie de la meute (Rabb-1967, Mech-1970, Zimen-1976). Au Québec, plus de loups se dispersaient de meutes vivant sur une faible densité de proies que de meutes voisines vivant sur une densité plus élevée (Messier-1985). Lorsque le manque de nourriture augmentait sur l'île Royale, le taux de dispersion augmentait et était lié à la taille de la meute (Peterson et Page-1988). Par ailleurs, plus d'individus dispersés étaient observés au cours de ces périodes de faible disponibilité de proies (Turber et Peterson-1993). Au Yukon, les loups repeuplant un territoire dont ils avaient été éliminés se dispersaient chaque année à un taux croissant qui correspondait positivement à la taille des meutes et négativement au ratio biomasse d'ongulés/nb de loups (Hayes-2000). Plus grandes sont les meutes, plus il y a de compétition sociale et de dispersions potentielles ; plus grande est la biomasse de proies disponibles, plus faible sont la compétition sociale et la dispersion.

Aussi, la compétition et la confrontation généralement centrées sur la nourriture et la reproduction peuvent-elles être considérées comme les principaux mécanismes du déclenchement de la dispersion. Ce postulat peut cependant sembler en opposition avec le point de vue de Berkoff sur le rôle de l'agressivité dans la dispersion (Berkoff-1977). Ce dernier soutenait en effet que l'agressivité n'était pas la « cause immédiate » de la dispersion, signifiant ainsi que les individus quittant le groupe n'étaient pas activement chassés. Il insistait sur le fait qu'éviter les interactions sociales était caractéristique de quelques autres espèces, en préalable à la dispersion. Cette hypothèse sur l'évitement social chez les individus dispersés s'accorde en effet avec les découvertes faites sur les renards roux (Harris-1992) et les coyotes (Gese-1995) montrant que les individus dispersés s'associent moins avec leurs groupes sociaux que ne le font les autres. Ce manque de sociabilité apparent n'écarte cependant pas nécessairement l'agressivité en tant que facteur influent. Dans toutes les situations, l'agressivité serait seulement furtive ou moins perceptible et échapperait à l'observation humaine. Schenkel (1947) observait déjà que la seule intensité du regard d'un loup dominant exerçait un grand pouvoir dissuasif sur un subordonné. Dans la majorité des situations de compétition, les loups sont agressifs d'abord envers les individus de rang inférieur ; la probabilité est-elle bonne alors pour qu'une agression, manifeste à certains moments et plus furtive à d'autres, soit observée comme un facteur important de dispersion ? (Zimen-1976).

Dispersion individuelle ou à plusieurs

La plupart des loups quittant une meute le font en solitaire mais quelques exceptions notables ont été relevées sans que l'on sache beaucoup de choses sur de tels groupes (Tab. 1.2). Dans l'observation de 21 loups dispersés par trois fois dans la péninsule de Kénaï (Alaska), les animaux se dispersèrent par couples puis se séparèrent par la suite (Peterson-1984). Au Québec, sept des neuf individus dispersés le firent seuls (Messier-1985) et dans le Centre-nord du Minnesota, un groupe de trois loups et un couple se dispersèrent ensemble alors que les 23 autres le firent seuls (Fuller-1989). Des loups se sont également dispersés en couples dans le Montana (Boyd-1995) et en Alaska, une femelle adulte et cinq louveteaux voyagèrent sur plus de 70 km en dehors de leur territoire au mois d'août (Ballard-1997).

Quand des groupes de loups quittent constamment un territoire, leur déplacement peut plus souvent être considéré comme un déplacement de la meute vers le site de reproduction que comme une dispersion de groupe (Berkoff-1977). Si l'on considère un groupe de loups comme des animaux migrants parfois d'un territoire à un autre, le plus inhabituel groupe observé dans ces conditions fut celui de la meute de « *Little Bear* », dans le parc national Denali, composée de onze membres, qui se déplaça sur près de 250 km depuis son territoire d'origine (Mech-1998).

Distances de dispersion

Les distances parcourues lors d'une dispersion reflètent une grande variation de types de déplacements allant d'un simple déplacement vers un territoire voisin jusqu'à une distance maximum évaluée à 890 km (Mech et Frentzel-1971). Les données suggèrent en l'état que plus jeune est l'individu, plus loin il se déplacera. Cette relation pourrait se rattacher à la familiarité croissante avec le territoire obtenue par un loup qui reste avec sa meute natale plus longtemps. Peut-être que les individus les plus âgés perçoivent davantage les opportunités locales par rapport aux plus jeunes qui percevraient moins l'aspect sécuritaire de la situation dès qu'ils quittent la familiarité de leur environnement social et physique. Leur « *naïveté juvénile* », lorsqu'ils abordent des zones moins familières, pourrait les conduire à aller encore plus loin, comme s'ils continuaient à chercher la sécurité sur les territoires traversés.

Les loups qui se dispersent sur de longues distances semblent se déplacer avec attention, d'une manière qui semble orienter vers un objectif (Fig. 1.5). Mais qu'ils le fassent dans le but d'atteindre un type particulier d'habitat, pour découvrir un certain éventail de conditions favorables ou pour parcourir une certaine distance avant de s'installer demeure encore une donnée inconnue. En fait, ce type de déplacement est semblable à celui des loups qui, ayant momentanément quitté une meute à environ 100 km de là, opèrent le déplacement en sens inverse pour y revenir ; un comportement que les adultes maîtrisent parfaitement (Weise-1979, Fritts-1984). Ce mode de déplacement pourrait suggérer l'hypothèse que les loups qui ne trouvent pas à s'installer localement dans une position de reproducteur seraient alors prédisposés à s'éloigner dans une certaine direction et sur une certaine distance avant de s'intéresser à la recherche d'une place de reproducteur.

Que cette prédisposition de dispersion lointaine soit de nature essentiellement génétique est une éventualité douteuse (Howard-1960) ! Gese et Mech ne trouvèrent que peu de preuves de similitude innée dans les tendances à la dispersion des 75 individus qu'ils ont étudiés. Un cas anecdotique est à souligner cependant qui montre qu'au Montana, deux loups ayant un an de différence d'âge se sont dispersés à neuf mois d'intervalle puis se sont retrouvés dans la même meute trois ans plus tard (Boyd-1995).

Tableau 1.2 : Fréquence de dispersion de loups seuls ou accompagnés.

Territoire	nombre	Seul	avec 1	avec 2	source
Minnesota	9	9	://	///	Fritts et Mech-1981
Minnesota	28	23	1	1	Fuller-1989
Minnesota	75	75	///	///	Gese et Mech-1991
Minnesota	7	7	///	///	Berg et Kuehn-1982
Alaska	21	15	3	///	Peterson-1984
Québec	11	7	2	///	Messier-1985
Québec	15	15	///	///	Potvin-1988
Alaska	38	?	1	?	Ballard-1987
Wisconsin	16	16	///	///	Wydeven-1995
Montana	13	11	1	///	Boyd-1995

Note : Les chiffres donnés sont des nb minima car on ignore en fait souvent si un loup se dispersant a des associés.

Dans une même portée de louveteaux existent ceux qui tenteront plus tard une dispersion lointaine, ceux qui choisiront plutôt de mener d'abord des incursions dans l'environnement de leur meute natale et ceux aussi qui feront plusieurs allers/retours sans jamais quitter vraiment la zone. C'est le cas du loup mâle n°75 de l'étude menée dans la FNS qui passa sa vie sur un territoire de 1300 km² (Mech, donnée non publiée). Né en 1987, ce loup s'accoupla périodiquement avec des femelles de meutes voisines entre 1989 et 1995. Même si chaque femelle survécut, le mâle quitta chacune d'elles puis, périodiquement, s'accoupla à nouveau avec deux autres femelles qui furent probablement tuées plus tard par des chasseurs. Lui-même fut tué de la même façon alors qu'il se trouvait avec une 6^{ième} femelle à la fin de 1996. On ignore pourquoi les loups choisissent telle ou telle formule de dispersion et pourquoi ceux qui partent plus loin ne pratiquent pas nécessairement les quelques tentatives locales plus courtes qui pourraient les sécuriser par l'expérience acquise (Fritts et Mech-1981, Peterson et Woolington-1984, Messier-1985).

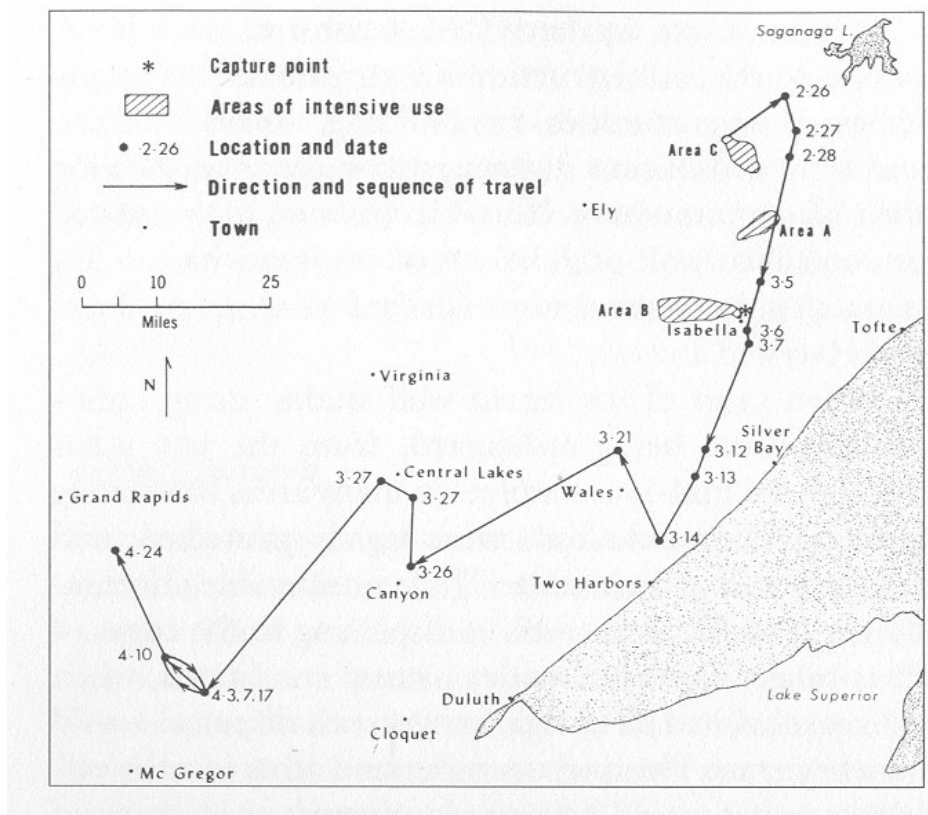
Direction de la dispersion

Il est nécessaire de prendre beaucoup de précautions pour mener une analyse en ce domaine car les données dont nous disposons, particulièrement celles qui concernent les localisations finales, sont souvent obtenues à partir de programmes de collectes d'informations ou de diverses autres études. De telles informations sont d'autre part fortement issues de territoires probablement plus faciles à couvrir. Les directions rapportées par exemple pour les loups du parc national Denali peuvent souffrir d'une telle approximation (Mech-1998). Dans des types d'habitat homogène, les loups se dispersaient dans toutes les directions ; cependant, il n'existe quasiment pas d'habitat homogène et la topographie, la densité de loups et l'exploitation humaine plus ou moins forte des territoires jouent sans nul doute un rôle important, voire décisif, dans la direction prise. Par exemple, la plupart des individus observés dans le Montana s'installèrent dans le Nord-ouest, dans une étroite bande de terre longeant la chaîne des Mont^{agnes} Rocheuses où il y avait déjà d'autres loups (Boyd-1995). Il semble significatif que peu de loups habitaient les zones Sud, Est et Ouest de ce corridor de dispersion.

A partir des données du Montana, nous pourrions donc conclure que la dispersion des loups a tendance à être adaptée pour optimiser leurs chances de reproduction (recherche de partenaires) plutôt que pour trouver des ressources alimentaires (recherche de proies) (Boyd-1995) ! D'autres informations provenant du Wisconsin semblent démontrer le même modèle (Wydeven-1995) !

Dans d'autres régions cependant, mâles et femelles se sont dispersés sur de longues distances vers des territoires vierges de loups. Par exemple, les populations de loups de Norvège et de Suède ont débuté par une dispersion en provenance de la frontière fino-russe, à plus de 1000 km de là (Promberger et Dahlstrom-1993). Par exemple encore, dans le Nord et le Sud du Dakota, on a observé des loups dispersés à 560 km de leur meute natale (Licht et Fritts-1994). Par exemple toujours, les loups qui recolonisèrent la France en 1992 s'étaient sans doute dispersés à partir du centre de l'Italie, par les Apennins (Lequette-1995).

Fig. 1.5 : Schéma de dispersion du mâle n°1051 dans la FNS du Minnesota. La ligne indique l'ordre des localisations successives (Mech et Frentzel-1971).



Recherche d'un partenaire et d'un territoire

Comme cela a été noté plus haut, des loups qui se dispersent doivent impérativement trouver trois éléments pour réussir à vivre : un partenaire (de préférence du sexe opposé), des ressources alimentaires et un territoire (exclusif de préférence). Un individu seul peut combler ces besoins en éliminant occasionnellement un reproducteur dans une meute établie, mais il risque se faire éliminer lui-même ! Il peut également tenter de rejoindre une meute et être attiré par un partenaire mais il devra alors, soit quitter de nouveau le groupe, soit accaparer un territoire ou une partie de territoire à partir de la mosaïque territoriale existante, autre stratégie risquée ! Il peut enfin s'en aller jusqu'à la limite de l'espace vitale de la population, repérer un compagnon dans la même situation, s'installer avec lui sur un territoire nouveau et étendre alors le domaine de l'espèce (Fritts et Mech-1981).

Là où les loups sont en populations exploitées, les territoires sont plus souvent laissés vacants et la structure sociale des meutes est plus souvent fragmentaire. Ceci accroît fortement les opportunités pour les individus dispersés à courtes et moyennes distances de satisfaire à leurs besoins pour vivre. C'est un phénomène commun pour des loups sous exploitation humaine ou contrôlés de pouvoir, après une pause dans l'exploitation, récupérer en quelques années et le territoire et le niveau de population (Hayes et Harestad-2000).

Au moment où la plupart des études récentes sur les loups ont pu être menées grâce au radio-pistage, à partir de 1960 environ, les loups qui vivaient en de nombreux endroits en populations rescapées ont été légalement protégés et ils ont pu de nouveau étendre leurs territoires. Une information considérable a alors été disponible sur les individus se dispersant aux limites de leur domaine.

Cependant, dans des conditions naturelles, quand les loups habitaient la totalité de leurs territoires d'origine, une telle dispersion était relativement rare. L'errance solitaire temporaire, l'usurpation du statut reproducteur ou toutes autres stratégies locales de reproduction prédominaient. La détection de tout partenaire potentiel, de ressources alimentaires et de territoires inoccupés étaient plus rapide et plus directe. Le long des limites du domaine de l'espèce, les loups pouvaient recourir à plus de moyens indirects pour évaluer leurs chances sur un territoire. Par leurs chasses quotidiennes, ils savaient si le territoire pouvait leur fournir suffisamment de proies et le marquage auditif et olfactif leur permettaient de déterminer l'occupation ou non des territoires voisins. Des loups isolés occupant un territoire libre ont en effet plus tendance à marquer leur présence que ceux qui traversent des territoires occupés où la discrétion est de rigueur pour éviter les rencontres fâcheuses.

On sait peu de choses sur la façon dont les loups rencontrent des partenaires mais le processus ne semble pas prendre plus de quelques jours dès que deux individus fréquentent la même région. Le premier loup que D. Mech pista par radio, un mâle ayant quitté sa meute, se déplaça sur plus de 70 km en une semaine et repéra une femelle le long de la limite territoriale de l'espèce (Mech et Frenzel-1971).

Les informations concernant l'expansion de la population de loups dans le Nord-ouest du Minnesota où la plupart étaient localement installés s'avèrent ici très instructives (Fritts et Mech-1981). Six des sept individus dispersés trouvèrent un (ou des) partenaire(s) entre huit et trente jours seulement alors que trois autres, équipés de radio-collier et pistés au-delà du territoire le firent en plus de temps (95 à 145 jours). Cette différence pourrait signifier que certains individus pourraient être tentés de quitter un groupe par repérage de la présence de partenaires potentiels évoluant en limite territoriale.

Succès de la formation des couples

En général, les loups des deux sexes qui se dispersent ont un taux de réussite élevé dans l'occupation d'un nouveau territoire et dans la formation d'un nouveau couple. Les nombreuses études qui confirment cette idée impliquent des populations de loups en voie d'expansion ou qui sont humainement exploitées (Fritts et Mech-1981, Peterson et Bailey-1984, Ballard et al.-1987). La même constatation a été faite dans la population relativement protégée du centre de la FNS, dans le Minnesota. Bien que dans ce second exemple, le niveau de population pût varier, le succès de la formation des couples par des individus dispersés restait élevé même si la population augmentait, déclinait ou restait stable. Dans le Centre nord du Minnesota, où la population était sujette à une exploitation humaine modérée, les 17 individus dispersés s'installèrent tous dans la période de 260 jours après avoir quitté leur meute respective en rencontrant des partenaires potentiels (Fuller-1989).

Dispersion longue

Certains loups deviennent de véritables pionniers en se dispersant au-delà des limites territoriales de leur population. Les exemples ci-dessous portent sur treize loups tués dans le Nord-ouest des USA entre 1941 et 1978 (Nowak-1983), sur dix autres loups tués dans le Nord et le Sud du Dakota entre 1981 et 1992, dispersés à 560 km de tous groupes reproducteurs (Licht et Fritts-1994) et sur un individu du Minnesota tué par un véhicule dans le Wisconsin à au moins 80 km (probablement 200 km) des loups les plus proches (Fritts et Wagner-1995).

Ces loups pionniers ne se déplacent en général pas forcément en nomades sur un grand territoire à la recherche d'un partenaire mais peuvent simplement partir sur une longue distance puis s'installer ensuite. Sur le territoire du parc national des Glaciers, dans le Nord-ouest du Montana, à quelques 200 km de la population de loups la plus proche, une femelle seule fut pistée sur une région d'environ 1.100 km² mais elle concentrait ses mouvements sur deux petits territoires plutôt que de vagabonder sur cette zone très étendue (Ream et alt.-1985). Bien que les chances de rencontrer un congénère soient faibles, si finalement ces individus réussissent à former un couple, ils peuvent être à l'origine d'une nouvelle population loin de toute source originale (Wabakken-2001). Environ vingt mois après que la femelle citée ci-dessus eut disparu, probablement morte, des traces d'un nouveau couple ont été trouvées sur le même territoire (Ream et alt.-1985).

Dispersion multiple

Bien que la dispersion des loups survienne typiquement lorsque les animaux deviennent matures et implique un seul déplacement vers un nouveau territoire, quelques individus peuvent se déplacer plusieurs fois ; il est même concevable qu'une dispersion multiple puisse être finalement plus commune que si elle était unique et définitive : elle n'est simplement pas détectable par le pistage télémétrique dont les colliers ne durent généralement pas plus de quatre ans. Dans la FNS par exemple, le mâle n° 75 quitta sa meute natale dès la fin de sa première année, vécut dans trois autres meutes durant les six années suivantes puis forma un couple successivement avec deux femelles solitaires l'année suivante. Il se déplaça ensuite en solitaire puis reforma un couple avec une autre femelle avant d'être finalement tué par un véhicule à l'âge de 9 ans ½. Au moins deux autres exemples de mâles adultes se déplaçant vers des meutes successives ont été observés dans le parc national Denali (Mech et alt.-1998).

Rattachement à plusieurs meutes

Quelques loups peuvent parfois s'associer à plus d'une meute durant une même période (van Ballenberg-1983) mais on ne connaît que peu de choses sur ce comportement. Des observations menées dans le Montana ont cependant montré qu'on avait quelques informations sur une population en voie de recolonisation. Deux individus des deux sexes ont voyagé librement entre deux meutes et furent observés en train de s'occuper de louveteaux dans ces deux meutes au cours de la saison des mises-bas (Boyd-1995). Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, de tels cas peuvent concerner des meutes ayant des liens de parenté avec des individus s'étant momentanément éloignés depuis peu de temps.

LA COLONISATION

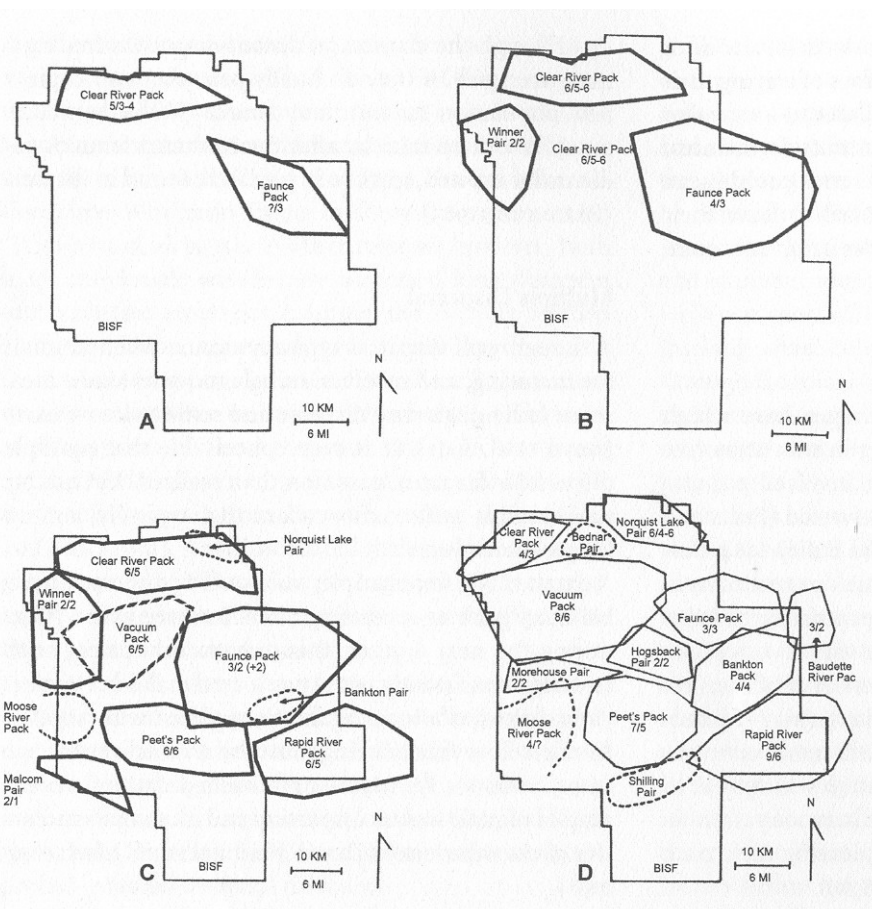
L'historique de la population de loups du Nord-ouest du Montana propose un aperçu relativement fiable du processus de colonisation. Quelques mois après que des traces d'un couple avaient été repérées sur ce territoire, une portée de louveteaux y fut repérée en 1982 (Ream-1991). Dans les quelques années suivantes, un total d'environ sept couples fondateurs se répartissaient une partie du territoire et la population atteignit 70 loups en 1996. Un processus semblable fut également observé en Scandinavie (Wabakken-2001).

Lorsque des loups colonisent ou recolonisent un territoire, la première meute commence à s'étoffer dès que les conditions sont favorables. Dans ce type de conditions, la population du Minnesota, par exemple, se fortifia de huit meutes supplémentaires entre 1972 et 1976 (Fig. 1.6). Le même processus se développa à propos de la croissance de la population de l'île Royale (Peterson-1977, Page-1988) ainsi qu'en Alaska, dans la péninsule de Kénaï (Peterson et Woolington-1984).

Au moins pour une partie, le processus d'extension d'une population semble être favorisé par la dispersion au sein des meutes d'origine. Il est donc concevable que les premiers nouveaux reproducteurs aient pu avoir des liens de parenté entre eux mais il est également possible que les partenaires des individus locaux dispersés aient été des

nouveaux émigrants ayant participé à l'extension sur les territoires attenants (Forbes et Boyd-1996). En Suède, la recolonisation récente des loups s'est poursuivie sur plusieurs territoires séparés en plus de l'expansion à partir d'un noyau originel.

Fig. 1.6 : Croissance de la population de reconquête de loups dans le N.O. du Minnesota. Le nb à gauche du / indique la taille des meutes en hiver et celui à droite celle des meutes au printemps. La ligne pleine indique le territoire minimum d'une meute, la ligne pointillée les localisations approximatives des meutes non suivies par télémétrie.



- A : tailles et nb de zones occupées en 1972/73 ;
- B : tailles et nb de zones occupées en 1973/74 ;
- C : tailles et nb de zones occupées en 1974/1975 ;
- D : tailles et nb de zones occupées en 1975/76

Ce fait peut se produire lorsque ces zones contiennent des îlots de vie sauvage entrecoupés de terrains agricoles en exploitation, comme c'est le cas dans les Alpes françaises. En Suède encore, un an après qu'une louve avait rejoint un mâle qui errait seul sur un territoire vierge depuis au moins deux ans, une portée de louveteaux naquit en 1983, les individus se dispersèrent plus tard sur de très longues distances et s'installèrent sur de nouveaux territoires loin du noyau d'origine (Promberger et Dahlstrom-1993). Malgré un taux de mortalité considérable dû essentiellement à l'homme, le nombre de loups estimé sur les territoires de Suède et de la Norvège voisine était aux alentours de 30 en 1994 (Wabakken-2001).

Dans le Nord-ouest du Wisconsin (USA) que les loups ont commencé à recoloniser au milieu de 1970 (Nowak-1981), un groupe de quatre territoires contigus occupés par des loups s'est constitué en 1979. De 1979 à 1991, les loups colonisèrent des territoires séparés propices (territoires de moindre accessibilité humaine) puis, progressivement, commencèrent à subdiviser ces territoires (Wydeven-1995). Pour une raison inconnue, les premiers loups colonisant le Wisconsin (idem pour la Suède) choisirent des territoires non contigus pour s'installer. Il est cependant concevable de penser que ceux qui essayèrent de s'installer sur des territoires plus proches à proximité de meutes existantes, furent tués par les hommes. Dans les deux cas d'ailleurs, tant en Suède qu'au Wisconsin, les hommes furent, comme souvent, la cause majeure du taux de mortalité élevé parmi la population de reconquête.

L'observation faite que durant la colonisation, certains loups se dispersent en dehors du noyau de la population de reconquête et se déplacent sur de très longues distances vers des régions habitées ou non par d'autres loups est d'un grand intérêt. Compte tenu de la disponibilité de territoires voisins encore non occupés et apparemment convenables, il semblerait plus logique pour eux de s'installer localement. Leur apparent échec à le faire pourrait-il tendre à démontrer une éventuelle prédisposition génétique à la dispersion éloignée ? L'éventualité que des loups se dispersant loin dans le but de rechercher un ou une partenaire sans lien de parenté tend à être réfutée par leur passage sur des territoires occupés par d'autres loups où des candidats potentiels pourraient être disponibles.

La réintroduction de loups en 1995 dans le parc national Yellowstone fournit une observation intéressante sur la dispersion dans un territoire encore dépourvu de reproducteurs. Le mâle R12 de la meute de « Soda Butte » quitta son groupe en janvier 1996, après que la meute s'était installée sur un territoire pour neuf mois. Il voyagea ensuite en demi-cercles pour atteindre des territoires à environ 100 km au Sud-Est, 175 km au Sud-Sud-Est et 240 km au Sud de celui occupé par sa meute d'origine avant d'être illégalement tué. Il est concevable de supposer qu'il était en recherche de congénères (Phillips, comm. pers.).

TERRITORIALITE

La grande majorité des chercheurs sur les loups ont déjà défini que ceux-ci étaient des animaux territoriaux. Le développement de la territorialité dépend pour le moins de l'influence de la compétition inter et intraspécifique et de l'attitude humaine d'occupation d'espaces en lien avec la production de ressources économiques (Bown-1964). L'adaptation à la territorialité a pu être expliquée de la façon suivante : Il s'agirait d'une forme très spéciale de compétition ou l'animal a besoin de gagner au moins une fois. En conséquence, le résident dépenserait beaucoup moins d'énergie qu'il ne le ferait s'il devait être forcé à une confrontation chaque fois qu'il essaierait de manger en présence d'un animal conspécifique (Wilson-1975).

Cette explication semble appropriée pour les loups car leurs territoires englobent de vastes zones supportant un grand nombre de proies. Lorsqu'elle parcourt son territoire, une meute rencontre rarement d'autres individus, même le long des limites extrêmes, pour la simple et bonne raison que l'espace concerné est tellement vaste (plusieurs centaines à plusieurs milliers de km²) que la seule occasion en minimise l'éventualité.

Un cas a mis en évidence que les modèles territoriaux du loup « *évoluent naturellement vers des solutions médianes stables* » variant entre les déplacements et les comportements définis par la présence de marquages étrangers (Lewis et Murray-1993). Selon cette théorie qui admet a priori que le marquage olfactif perd de son efficacité avec le temps, les déplacements sont principalement dispersifs et la fréquence de marquage est faible en l'absence de marquages étrangers. Mais en présence de ces marquages étrangers, les déplacements sont plutôt orientés vers un recentrage organisé et le marquage olfactif augmente. Un autre modèle pourrait être : « des sites de vie distincts définis par les interactions entre le marquage olfactif et les déplacements en réponse à des marquages familiaux » (Briscoe-2002).

Le concept de territorialité implique nécessairement le besoin naturel de défense, le territoire étant, par définition, une aire protégée. En élaborant des théories sur les implications de la territorialité à partir d'une perspective évolutionniste, différents chercheurs ont découvert plusieurs problèmes qu'une espèce territoriale doit résoudre. Par exemple, défendre un territoire avec énergie doit être efficace et la défense ne doit pas prendre plus de temps ni coûter plus d'énergie que celui passé au comportement de cour, à l'accouplement et aux soins prodigués aux jeunes (Wilson-1975).

Si la nécessité de résoudre ces problèmes de sécurité s'impose pour des espèces évoluant sur de grands espaces, le loup semble, quant à lui, avoir trouvé les bonnes réponses. Son évolution physique et comportementale lui ont donné en effet cette formidable aptitude et un penchant naturel à se déplacer loin et souvent. Ses longues pattes, sa morphologie et sa musculature lui permettent de voyager sans fatigue à une moyenne de 8 km/h sur de très longues distances et dans toutes sortes de conditions climatiques. Ces déplacements réguliers et étendus aident le loup à s'assurer des proies et à marquer son territoire. Mais même un grand territoire de 1.300 km² n'a finalement qu'un diamètre d'environ 40 km et les loups peuvent couvrir une telle distance aller/retour en moins d'une demi-journée. Si les loups chassent et marquent leur passage au fur et à mesure de leurs déplacements, et si le marquage est durable sur une longue période, ce comportement permet alors une défense territoriale efficace.

Dans une population de loups bien établie, une mosaïque de territoires particuliers se développe (Fig. 1.7). Chaque meute est en concurrence avec les meutes voisines pour l'espace et les ressources et une forte tension territoriale caractérise cette situation. La tendance naturelle de chaque individu à l'expansion est reconnue depuis Schenkel (1947) ; c'est elle qui permet à la population de loups de constamment s'adapter en constituant une stratégie très souple face aux variations de la disponibilité des proies.

D'une certaine façon, chacun des territoires de meute peut être considéré comme un mini écosystème. Leur taille, l'abondance des proies et la taille de la meute sont interdépendantes et correspondent à l'hypothèse de dispersion des ressources débattue plus haut. Ces caractéristiques sont, de fait, uniques pour chaque territoire.

Dimensions des territoires

Le territoire d'une meute de loups est défini comme le domaine qui sera défendu contre des individus de la même espèce. Il est en cela différent de l'espace vital qui déborde souvent des limites du territoire proprement dit. Chez les Carnivores, la dimension du territoire est généralement liée à la taille de l'animal (Mc-Nab-1963). Cependant, chez les loups en particulier, ce postulat devrait définir un territoire trois à quatre fois plus grand si l'on tient compte du lien relationnel qui augmente le nombre d'individus dans le groupe.

En général, plus l'animal est grand, plus il a besoin de nourriture et plus le territoire doit être grand pour se procurer cette nourriture. Pour que l'équilibre naturel puisse fonctionner, il est nécessaire que les loups évoluent sur de très grands territoires et limitent ainsi leur impact sur une même population de proies localement exploitée dont on ignore finalement les fluctuations de leur vulnérabilité selon qu'elle peut être migratrice ou non. Et cette situation, seuls les loups sont capables de l'anticiper au mieux, de s'y adapter au pire. Finalement, l'estimation de la dimension d'un territoire dépend pour beaucoup des méthodes utilisées pour mener à bien ce genre d'études ainsi que des analyses faites par chacun des chercheurs sur le terrain (Fritts et Mech-1981, Scott et Schackelton-1982, Bekoff et Mech-1984). Néanmoins, une idée de la dimension des quelques territoires peut-elle être émise :

Ainsi, le plus petit territoire dont nous avons des informations semble être celui de la meute « *Farm-Lack* » composée de six individus, dans le N.E. du Minnesota, qui était à peu près de 33 km² (88 localisations) (Mech et Stracy, données non publiées). A l'autre extrême, le territoire de la meute « *Mc Kinley-River* », dans le parc national Denali, composée de dix individus, s'étendait sur 4.300 km² (51 localisations en 1988). Certains loups firent de grandes excursions sur des espaces de plus de 100.000 km² (Paquet, comm. pers.) mais on ne peut pas raisonnablement prendre ce type de chiffres en compte dans la mesure où les espaces couverts sont assimilés à des distances parcourues et où, n'étant bien entendu pas défendables, ces pseudo-territoires ne le sont en réalité pas. De la même façon, les loups nomades qui suivent les troupeaux migrateurs de caribous traversent des espaces de plus de 63.000 km² (Walton-2001) qui ne correspondent en rien à un possible territoire de loups.

Dimension d'un territoire en relation à taille de la meute

En établissant un nouveau territoire, un couple de loups le marquera, dans la mesure du possible, bien plus grand que ce dont il aurait besoin pour sa propre survie (Peterson et Bailey-1984). Ce choix opportuniste leur sera rapidement profitable pour pouvoir assurer l'approvisionnement alimentaire de la (et des) progéniture(s) à venir, donc l'agrandissement futur de la meute initiale (Mech-1970). A ce niveau, le couple initial s'établira sur un grand territoire si les circonstances s'y prêtent dès le début ou remettra à plus tard le choix éventuel de l'extension du territoire si les conditions l'exigent et quand l'opportunité se présentera.

Les couples de loups colonisant un habitat inoccupé loin de leurs bases pourraient avoir recours à l'une ou l'autre approche alors que ceux qui essayent de se découper un territoire dans la mosaïque existante ne pourront adopter, au mieux, que la seconde solution. L'opportunité pourrait leur en être offerte par les grandes brèches territoriales faites à la suite d'une trop forte exploitation humaine des populations.

Sur la péninsule de Kénaï où les loups sont modérément exploités, deux couples nouvellement constitués établirent des territoires avec des espaces trois à quatre fois plus grands que ceux des plus grandes meutes puis les conservèrent au fur et à mesure que les meutes grossissaient (Peterson et Woolington-1984). Dans le parc national Denali, la meute « *Haedquarters* » conserva un territoire d'environ 600 km² en tant que couple en 1987 puis également lorsqu'ils furent 14 membres en 1989. Lorsque la meute commença à décliner, le couple restant a continué de garder le même territoire (Mech-1977).

Inversement, dans une population en voie de recolonisation dans le N.O. du Minnesota, les territoires de meutes les plus grands rétrécirent considérablement (entre 17 et 68%) au fur et à mesure que des meutes se formaient et commençaient à occuper l'espace disponible. Un territoire qui mesurait près de 555 km² au début de la reconquête fut finalement occupé par quatre meutes (Fritts-1981).

Plus généralement, étant donné que les couples reproducteurs établissent souvent dès le début un espace suffisamment grand pour une meute adulte, le degré d'expansion nécessaire n'est pas important. Aussi, dans les populations relativement intactes (saturées) n'existe-t-il pas une forte relation entre la taille du territoire et celle de la meute alors que dans une population où l'exploitation humaine est intense et l'espace moins saturé, le rapport entre les deux peut être plus important (Ballard-1997).

Dimension du territoire en relation à la biomasse de proies

On pourrait penser qu'en moyenne, plus la biomasse de proies est importante, moins le territoire a besoin d'être grand. Même si de nombreuses variables telles que la taille de la meute, la taille des proies, leur distribution, leur vulnérabilité ou encore la latitude de la zone concernée (c'est elle qui conditionne en partie la densité de proies) affectent cette relation, il est démontré qu'une telle relation existe malgré tout (Walters-1981, Messier-1985, Fuller-1989). En général, environ 1/3 de la dimension territoriale est affectée par les variations de la biomasse de proies (voir Fuller chapitre 6) ; encore faudra-t-il prendre en compte dans l'évaluation faite, la variation de la biomasse dans le temps (au cours et entre deux années), dans l'espace (proies groupées ou dispersées) ainsi que les variables sociales et écologiques.

Dimension du territoire en relation à la latitude

Malgré des différences entre les diverses études proposées, seuls des rapports « bruts » entre la taille des territoires et la latitude ont été mis en évidence. Un des plus importants liens qui apparaît est que plus la latitude est haute, plus grands sont les territoires (Tab. 1.3). Cette relation émane probablement du fait que la productivité, et donc la densité de proies sur pied décroissent quand la latitude augmente (Rosenweig-1968). En réalité, cette relation est probablement une extension de la relation entre la dimension du territoire et la biomasse de proies.

Tableau 1.3 : Lien relationnel entre la dimension des territoires et la latitude en Amérique du Nord

Latitude (°N)	Superficie du territoire (km ²)	Sources
46	137	Wydeven-1995
46	199	Potvin-1988
47	625	Messier-1985
48	198	Mech-1973
48	285	Fuller-1989
48	344	Fritts et Mech-1981
49	69	Scott-1982
51	260	Carbyn-1980
56	1.028	Fuller et Keith-1980
60	638	Peterson et Bailey-1984
60	795	Carbyn-1993
61	1.645	Ballard-1987
62	1.478	Hayes-1995
64	1.330	Mech-1998
65	1.868	Ballard-1997
70	1.225	Stephenson-1982
80	2.600	Mech-1988

Forme et limites du territoire

Théoriquement, si les occupants des territoires sont en compétition maximale avec les voisins, des mosaïques territoriales risquent de s'assembler comme les alvéoles hexagonales des rayonnages dans une ruche (Wilson-1975). Ce type de distribution permet un maximum de territoires avec le moins d'espace possible entre eux (Fig. 1.7). Naturellement, les caractéristiques de l'environnement influent sur cette structure de base. Sur l'île Royale par exemple, qui mesure environ 60 km de long sur 9 km de large, les territoires de meutes ont tendance à se situer sur

la longueur mais incluent quasiment toute sa largeur. Ce modèle particulier peut indiquer que les meutes perçoivent l'idée d'une limite facilement défendable et peut-être une certaine notion d'extension de leur territoire.

Sur les territoires continentaux, les caractéristiques topographiques telles que les grands fleuves ou les lacs semblent également être utilisées comme des limites naturelles. Dans la FNS du Minnesota, Mech a pisté une meute de sept à neuf loups sur deux km dans la direction du S.O., le long de la rive du lac gelé Mahnomen, qui, apparemment, formait la limite N.O. du territoire. Les loups se sont approchés treize fois à quelques mètres de la rive opposée mais à chaque fois, ils ont rebroussé chemin au milieu du lac parce qu'ils avaient probablement repéré des marquages olfactifs le long de l'autre rivage (Peters-1975). Sur d'autres territoires, les limites sont adjacentes à des marécages étendus ou à des marais boisés de conifères où les proies ne sont d'ailleurs pas présentes (Fritts et Mech-1981).

Fig. 1.7 : Territoires des meutes tels qu'ils furent délimités au début dans la FNS du Minnesota. Les n° en gras identifient les meutes et les traits autour identifient les limites approximatives des territoires de ces meutes. Les petits chiffres indiquent le nb de pistes observées en dehors de l'étude (Mech-1973).

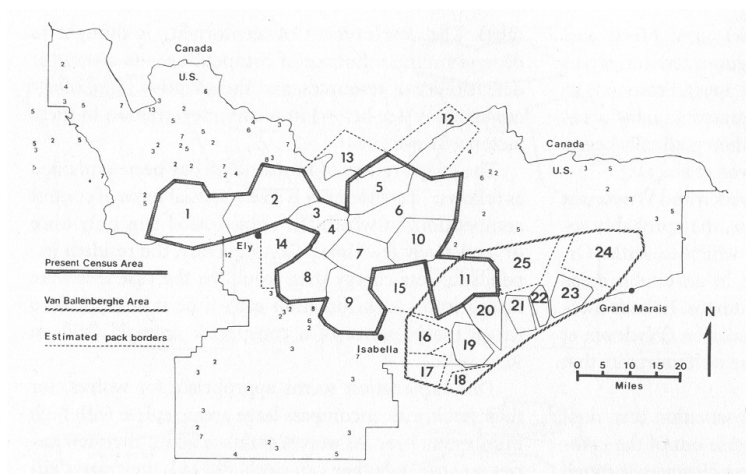
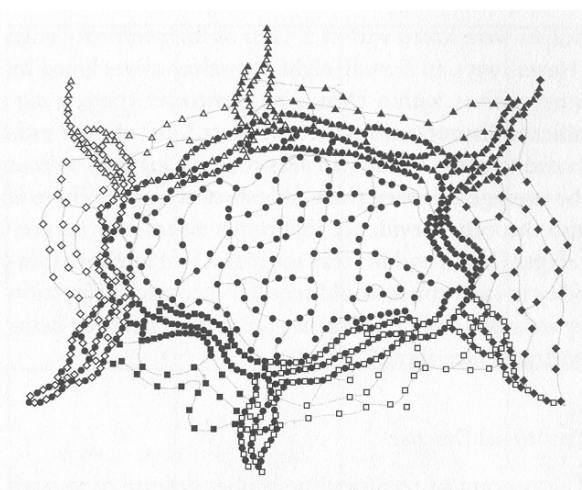


Fig. 1.10 : Modèle de répartition des marquages olfactifs sur le territoire d'une meute et autour de ce territoire de 20 km de côté par 6 meutes voisines. Les itinéraires de déplacements sont simulés mais chaque symbole représente une meute différente. Notez l'intensification des marquages périphériques par l'ensemble des meutes.



Modifications des territoires

A quel point les limites d'un territoire sont-elles inchangées et durables ? est une question intrigante à laquelle il n'est pas facile d'apporter une réponse (Haber-1977). L'un des principaux problèmes concerne la méthodologie des études. La plupart des estimations des limites territoriales du loup sont basées sur l'échantillonnage de ses déplacements contrôlés par radio-pistage. Cependant, étant donné que la plupart du temps, ce suivi est fait par avion et qu'il est coûteux, seule une petite proportion des déplacements d'une meute sont pris en compte.

Supposant par exemple que des loups se déplacent de 20 km par jour et que les données des points de localisation représentent leur localisation tous les 200 m, alors une seule localisation par jour ne représentera que 1% des localisations quotidiennes. La plupart des études par radio-pistage regroupent une ou deux localisations par semaine. Ainsi, les territoires décrits par les biologistes ne seraient que des approximations grossières de la réalité.

Déterminer des limites territoriales précises est impossible avec un radio-pistage standard. Même avec un territoire connu ou simulé, les schémas d'échantillonnages différents donnent des limites grossièrement différentes. On ne peut même pas compter sur le pistage dans la neige en hiver car jamais le temps ne permet de suivre une piste pendant plusieurs mois et donc de parcourir la superficie du territoire supposé. Il n'y a en outre aucune raison de croire qu'un territoire reste constant dans sa forme et ses dimensions sur une grande période. Dans une population saturée, les meutes sont en compétition avec les meutes voisines, défendent leur territoire et tentent généralement des incursions chez le voisin si elles estiment pouvoir le faire en toute sécurité. Dans une population exploitée, une telle turbulence est sans doute accentuée.

Après toutes ces considérations, essayons de dégager quelques idées générales de la dynamique spatiale des meutes, et donc des territoires.

Comme on pouvait s'y attendre, les plus grandes transformations de territoires surviennent au cours d'une période de recolonisation, lorsque la pression des meutes voisines n'existe pas encore. Ainsi, par exemple, la meute « *Magic* » dans le Montana, déplaça son territoire de 50 km vers le sud (Ream-1991) et les loups de « *Soda-Butte* », de la population réintroduite dans le parc Yellowstone, déplacèrent leur territoire dans un sens puis en sens inverse sur un grand espace (Smith, comm. pers.). Dans les deux cas, ces déplacements ont pu être des déplacements saisonniers survenant en automne et ayant sans doute un rapport direct avec la migration des proies. Dans certains autres cas, les modifications apportées aux limites territoriales sont liées à la formation de nouvelles meutes qui commencent à occuper une parcelle disponible dans une mosaïque de territoires déjà implantés. Hayes (1995) pensait que ses données pouvaient démontrer que durant les deux premières années de la reconquête de la population de loups du Yukon, les territoires étaient exclusifs mais après que suffisamment de territoires se furent développés, ceux-ci commencèrent à se chevaucher.

Naturellement, dans les populations saturées, chaque territoire est entouré d'autres si bien que toute modification de l'un concerne directement la meute voisine. Notre impression est que les limites de la plupart des territoires d'une mosaïque sont constamment changeantes mais que le centre reste approximativement le même durant de longues périodes. A ce dynamisme se superposent les interactions directes entre meutes qui peuvent en éliminer certaines ou en créer d'autres en fonction de l'évolution de la population (Meier-1995).

Modifications saisonnières des territoires

Etant donné que les ongulés changent à des degrés divers de zones de nourrissage en fonction des saisons, les loups qui exercent leur prédation sur eux le font également. Quelques modifications dans l'occupation du territoire peuvent ainsi entraîner des changements relativement mineurs tels que ceux qui se font à l'intérieur de petits territoires où la proie principale est le cerf à queue blanche (Van Ballenberghe-1975). Cependant, lorsque par exemple le nombre de cerfs dans la FNS fut en déclin en 1970, et qu'aucun cerf ne restait plus sur le territoire des loups au cours de l'hiver, les meutes se déplacèrent sur environ 50 km à l'extérieur de leurs territoires habituels.

Migration

Dans certaines régions, les loups migrent, suivant en cela les élans qui passent l'été en altitude et migrent en hiver vers les vallées (Carbyn-1974, Ballard-1987). Dans ce cas de figure, il semble malgré tout que les meutes restent territoriales et qu'elles reviennent sur leur territoire au printemps pour la préparation de sites de tanières. Une autre solution peut se présenter lorsque les loups trouvent une proie alternative qu'ils pourront chasser temporairement jusqu'au retour de la proie principale. Les plus grandes migrations sont celles au cours desquelles les loups suivent les troupeaux de caribous, des journées durant, sur des distances pouvant atteindre 550 km (Kyut-1972, Miller-1975, Walton-2001). Au Kazakhstan, les loups suivent ainsi les troupeaux d'antilopes saïga jusqu'à leurs quartiers d'hiver et dans le centre du Canada, ils suivent les troupeaux de bisons vers leurs différents habitats au cours d'une même saison.

On ne sait presque rien sur l'étendue territoriale au cours de ces déplacements ni sur le fait que quelques meutes se concentrent autour des proies en hiver. Dans ces conditions, les habitats des meutes se chevauchent plus souvent

dans certaines zones, les rencontres sont plus fréquentes et les confrontations aussi qui peuvent entraîner un taux de mortalité plus grand que la normale.

Zones territoriales tampons

La plupart des études de terrain sur les loups indiquent un certain nombre de chevauchements de territoires. L'analyse de données sur le niveau spatial et spatio-temporel où se situent ces chevauchements n'a pas encore été faite et compte tenu des difficultés décrites ci-dessus à propos de la radio-téléométrie, une telle analyse ne sera probablement pas faite avant quelque temps.

Cependant, les biologistes ont suffisamment pisté des loups dans la neige pour pouvoir démontrer que des meutes voisines peuvent très bien chevaucher les limites immédiates du territoire durant de plus ou moins courtes périodes (Peters-1975, Peterson et Page-1988). En ce sens, Mech (1977) suggère que la zone de chevauchement pourrait être en fait considérée comme une sorte de zone tampon entre les meutes. En se basant sur le fait que durant une période sévère de déclin du cerf, les loups de la FNS du Minnesota s'attaquèrent d'abord à ceux se situant au cœur du territoire avant de se rabattre sur ceux qui se trouvaient en bordure, Mech en déduisit l'existence d'une zone tampon supposée mesurer entre deux et six km de large. Il pensait que la raison pour laquelle des cerfs survivaient plus longtemps le long des limites du territoire pouvait être la menace que représentait pour les meutes voisines la fréquentation excessive de cette zone pour chasser.

Dans la FNS par exemple, entre 1968 et 1992, 23% des 22 loups tués par d'autres loups (soit 5 loups) le furent le long des limites territoriales, 41% des animaux restant (soit 7 loups) le furent dans le km de la limite et 91% du reste (soit 9 loups) le furent dans la zone des 3 km de la limite. Dans le parc national Denali, en Alaska, 8 des 12 loups tués par d'autres loups sur leur propre territoire (soit 75%) le furent dans la zone des 3 km de la limite territoriale, une zone représentant 29% de la superficie du territoire entier (Mech-1998). L'observation de ces cas sont à l'évidence la preuve de l'existence de la zone tampon, que cette zone peut être le refuge providentiel des proies et que la stabilité territoriale de cette zone exigerait une surveillance et des confrontations interspécifiques violentes (Taylor et Pekings-1991).

Défense du territoire

Le concept de territorialité implique pour les loups la défense d'un espace et cette défense même exigerait théoriquement moins d'énergie à dépenser que celle gagnée en conséquence de cette défense (Wilson-1975). Nous n'avons que peu d'informations sur une éventuelle défense territoriale saisonnière, cependant il a été observé une tendance à l'augmentation durant la période de reproduction. Pour un animal tel que le loup, le problème de la défense de tout un espace de vie est important. Les loups ont résolu ce problème grâce à une combinaison de trois types de comportements : **(1)** marquage olfactif, **(2)** hurlement, **(3)** défense directe. Les deux premiers sont détaillés par Harrington au chapitre III, les trois sont brièvement évoqués ici.

Marquage olfactif

Le marquage par l'odeur utilisé dans l'occupation territoriale comprend toutes les actions d'urinement (debout patte levée, debout pattes fléchies, accroupi), la défécation et le grattage du sol (pattes AV et pattes AR). Les produits de ces marquages sont laissés en moyenne tous les 200 mètres sur le territoire mais particulièrement le long des itinéraires de déplacements réguliers et aux jonctions de pistes. Les fèces peuvent contenir des sécrétions des glandes anales et le grattage peut participer à répandre des sécrétions des glandes interdigitales (Peter et Mech-1975, Asa-1985).

Le marquage est généralement plus intense le long des limites du territoire qu'au cœur de celui-ci (Fig. 1.10), donnant ainsi, pour une durée de deux à trois semaines, une information de la présence d'une meute et la représentation de l'occupation du territoire. Trois aspects au moins du marquage olfactif indiquent que l'une de ses fonctions premières est bien de dissuader les voisins d'une intrusion quelconque. En premier, les meutes territoriales marquent, les animaux non territoriaux ne le font quasiment pas. Deuxièmement, les meutes qui s'introduisent sur un territoire voisin suspendent leur propre marquage jusqu'à ce qu'elles reviennent sur leur territoire. Enfin, les loups paraissent souvent intimidés et dissuadés par le marquage récent d'un territoire voisin (Peterson-1975, Mech-1995).

Le hurlement

Le principal inconvénient du marquage olfactif comme moyen d'information dissuasif est qu'il ne résiste pas à l'usure du temps. Bien qu'il ait différentes fonctions annexes, le hurlement permet à ce niveau de communication d'informer les meutes voisines qu'un territoire est occupé (Joslin-1967). A titre indicatif, le hurlement d'une meute peut probablement être entendu par une autre meute à une dizaine de km en zone boisée (Harrington-1979) et peut-être même à une quinzaine de km en zone découverte telle que la toundra où souffle souvent un vent fort (Stephenson, donnée non publiée).

Des écoutes de meutes se répondant l'une l'autre sur des territoires étendus sont forcément rares mais nous savons pour le moins que les loups répondent assez facilement à des appels humains et sont capables de repérer facilement leur origine, jusqu'à venir y voir de plus près, pour les plus sûrs d'entre eux, quelques minutes après que l'appel a cessé.

Défense directe

Le hurlement et le marquage olfactif doivent minimiser les possibilités, pour des loups voisins, de se rencontrer mais il arrive malgré tout que des meutes se croisent et que des confrontations aboutissent à des affrontements mortels. Puisque les conséquences de ces rencontres sont si sévères et que les systèmes pour les éviter existent, c'est une raison pour croire que les rencontres sont souvent le fait de situations stressantes (recherche de nourriture ou recherche d'un partenaire par exemple) impliquant un peu plus qu'une difficulté passagère mais aussi parfois le fait d'agressions délibérées (renforcement de la territorialité ou extension du territoire). Sur l'île d'Ellesmere, trois des cinq rencontres observées par Mech (1985) et ses associés entre une meute résidente et des loups étrangers impliquaient la compétition pour la nourriture et un des loups étrangers fut tué. Dans le parc national Wood-Buffero, une meute qui tua un bison sur le territoire d'une autre meute vit bientôt deux de ses membres se faire tuer par la meute résidente (Carbyn-1993).

Que les rencontres soient dues à la compétition alimentaire, sexuelle ou à des attaques délibérées, le dénouement final est souvent synonyme de morts, et, comme nous l'avons vu plus haut, de morts à proximité des zones tampons le long des limites territoriales. Ces confrontations sont l'une des causes importantes de la mortalité naturelle chez les loups, aussi, la défense du territoire peut-elle être considérée comme une importante caractéristique de l'écologie spatiale du loup.

RIVALITE ET CONFLITS INTRASPECIFIQUES

D'après Brown (1964), le seul facteur prédominant susceptible d'accroître l'agressivité au sein d'une sélection naturelle serait la compétition. Vue à l'échelle d'une population, la compétition chez les loups est un phénomène omniprésent. La rivalité sociale au niveau des meutes est toujours intense. Cette affirmation peut impliquer que « l'exigence écologique » des loups existe toujours à un niveau latent moindre que le niveau optimal mais, même quand la nourriture est abondante et la population de loups relativement faible (Brown prétendait que ces conditions pouvaient minimiser la défense territoriale), les loups demeurent profondément rivaux.

De telles affirmations caractérisent surtout les populations en voie de recolonisation, mais même dans ces populations, on sait que des attaques fatales peuvent se produire (Fritts-1981, Wydeven-1995). Ainsi, trois meutes réintroduites simultanément dans le parc Yellowstone délimitèrent leur habitat respectif en peu de temps mais ne les firent se chevaucher que pour une infime partie et, bien que la réserve de proies se comptât en milliers d'individus, une agression fatale entre deux meutes relâchées en 1996 fut observée dans les six mois suivants (Phillips et Smith, comm. pers.).

Il est facile de comprendre pourquoi, dans une population de loups en déclin à cause d'une pénurie alimentaire durable, les individus restants sont en forte concurrence. Dans une population en augmentation, la concurrence peut également être forte à cause du nombre croissant de loups. La principale différence entre ces deux situations est que dans la population croissante, les rivaux ont probablement plus de liens de parenté que dans la population décroissante. Peut-être qu'alors, la rivalité avec des voisins proches pourrait être moins forte dans une population en augmentation.

Le seul lien relationnel entre le taux annuel de loups tués par d'autres loups dans la FNS du Minnesota entre 1970 et 1989, et la phase de la population fut que de 1978 à 1985, période où la population de loups était au plus bas, la mortalité intraspécifique l'était aussi (Mech, donnée non publiée). Cette information suggère qu'il peut donc y avoir des périodes où les rivalités sont relativement faibles. Probablement que ces périodes correspondent aux moments où : soit les proies sont en surplus, soit les liens de parenté sont élevés parmi les meutes adjacentes. D'un autre côté, il a été observé dans l'île Royale que même quand la nourriture semblait en surplus, la plus grande meute pistait régulièrement l'autre et lui portait des attaques (Peterson et Page-1988).

Il n'y a donc apparemment pas de limites absolues à la rivalité, même entre des membres ayant des liens de parenté. Ceci est observable dans une meute où la nourriture est réduite à l'extrême : les adultes rivalisent entre eux et avec les jeunes de l'année, les jeunes de l'année avec les louveteaux et les louveteaux avec d'autres louveteaux. Par ailleurs, sur l'île Royale où tous les loups sont étroitement liés en fratries, ceux-ci s'espacent territorialement et peuvent agresser chaque autre membre (Peterson-1988). Cela ne signifie pas nécessairement que les loups voudraient éliminer leur parenté proche dans d'autres circonstances.

L'agressivité du loup pourrait avoir pour cause la concurrence pour la nourriture et la reproduction. On ne sait rien en fait sur la possibilité que des meutes rivalisent pour des opportunités de reproduction. Cependant, les incidents décrits plus haut dans le paragraphe « Usurper la place d'un reproducteur » pourraient être des exemples illustrant cette rivalité. En tout cas, les analyses de loups morts pour cause d'attaques par d'autres loups sur une période de 22 ans dans la FNS (Mech-1994) et sur une autre période de neuf ans dans le parc national Denali (Mech-1998) suggèrent que de tels conflits intraspécifiques représentent principalement la concurrence territoriale qui a pour effet de réduire le nombre de reproducteurs rivaux et d'augmenter les opportunités pour des meutes d'étendre leurs territoires, bien qu'indirectement, elle ait tendance à maintenir d'abord chaque meute dans son territoire.

Cette conclusion est renforcée par quelques éléments de preuves : Ce sont en effet principalement les loups matures qui, détenant les territoires, sont attaqués par d'autres loups. Ensuite, les morts de loups sont concentrées sur quelques mois, avant et après la saison de reproduction, quand les chances sont plus grandes d'interférer sur l'accroissement reproductif annuel d'une meute voisine. Le succès d'une telle interférence pourrait réduire la pression qu'une meute pourrait mettre sur la biomasse de proies d'une autre meute, et donc, sur ses besoins spatiaux. Enfin, certaines morts concernent des individus tués sur les territoires conquis par un groupe voisin. Cette dernière preuve tend à exclure une défense territoriale stricte comme unique motif de conflit intraspécifique, bien que l'explication de la rivalité englobe de toute évidence la défense territoriale naturellement acquise au cours de l'évolution.

SORT DES MEUTES FRACTURÉES

Les meutes fracturées sont des meutes dont les membres clés sont morts pour différentes raisons mais le sort de ces meutes dépend pour beaucoup de la façon dont sont morts ses membres. Le noyau de la meute étant le couple reproducteur, la perte de l'un des deux membres, voire celle de la progéniture, n'empêchera pas que le territoire sera toujours tenu par le (ou les) survivant(s) jusqu'à l'apparition d'un nouveau partenaire. Ce fut le cas dans une population en voie de colonisation dans le Wisconsin où quelques adultes seuls qui avaient perdu leurs partenaires restèrent sur leurs territoires pendant des années avant d'en retrouver un autre (Schultz et Wilson, données non publiées).

Quand le couple reproducteur disparaît, les membres restant de la meute peuvent se disperser et rejoindre un ou des individus solitaires, voire une autre meute, de la même façon que le font des jeunes qui quittent une meute. Dans un cas cependant, des louveteaux qui au cours de leur premier hiver avaient eu leurs parents tués par d'autres loups moururent probablement de faim (Meier-1995). Dans un autre cas, les deux membres du couple reproducteur disparurent et la fille restante s'associa avec un autre individu voisin (Mech-1978). Un troisième cas, plutôt rare, est rapporté par Jimenez (1992) dans le Montana où, les parents ayant disparu au milieu de l'été, une portée de louveteaux fut nourrie par des agents gouvernementaux jusqu'à l'automne puis se dispersa ensuite.

STRUCTURE SPATIALE ET VARIATIONS DES POPULATIONS

Etant donné que la taille d'une population de loups est généralement tributaire de la biomasse de proies disponibles et que cette biomasse peut varier chaque année, les populations de loups varient également en conséquence (Packard et Mech-1980). Des fluctuations modérées peuvent changer la taille des meutes sans pour autant changer la structure de la mosaïque des territoires établis. Cependant, une plus grande augmentation d'une population s'accompagne toujours de tentatives de formation de nouvelles meutes. La plus grande part du dynamisme dans une mosaïque territoriale résulte donc des fluctuations de la population globale.

Changements spatiaux dans une population croissante

Lorsqu'une population de loups est croissante, elle produit plus de louveteaux, ce qui augmente les rivalités pour l'accès à la nourriture. Lorsque ces louveteaux deviennent adultes, ils commencent à rivaliser pour l'obtention d'une place de reproducteur et cette compétition augmente bien entendu le potentiel des choix (côtoiement, dissociation, dispersion, migration) et aussi les tentatives de découpage de nouveaux territoires.

Les stratégies de formation locale de territoires réussissant généralement mieux au cours d'un accroissement de population, on peut conclure que les meutes établies ayant une réserve suffisante de nourriture peuvent accepter plus facilement la réduction de la taille de leurs territoires par les autres compétiteurs. Elles sont en effet moins en compétition que ne le seraient des meutes perturbées par le besoin vital de nourriture. Cette idée semble correspondre à une vue plus « élastique » de la territorialité et donne son sens à une perspective d'évolution : « les meutes disposant de ressources alimentaires suffisantes feront de la place à leur progéniture aussi longtemps que leur propre survie ne sera pas mise en péril ».

Sur la base de deux études de Fritts et Mech (1981) et de Hayes et Harestad (2000), on a pu observer que les changements spatiaux qui surviennent dans une population en voie de reconquête d'un espace sont les suivants : D'abord, les couples constituent de grands territoires et s'y reproduisent, puis, la meute ainsi constituée augmente, la taille relative initiale du territoire diminue et, avec la dispersion, le nombre de territoires augmente. Cette progression dans le changement de la dimension spatiale en fonction de l'importance du groupe ressemble ainsi à celle d'une population de renards faisant face à une augmentation de nourriture, ce que Lindston (1986) avait émis en postulat comme étant la base d'un héritage de territoires par un groupe en voie de développement. Il semble y avoir quelques mérites à cette théorie en l'appliquant à des loups en ce sens que dans la meute, le côtoiement, la dissociation et la possible reproduction multiple pourraient encourager une progéniture à rester plus longtemps sur le territoire, cet attachement favorisant en retour l'héritage des ressources locales pour la progéniture des reproducteurs d'origine.

Changements spatiaux dans une population décroissante

Lorsque les populations de loups décroissent, on pourrait penser que le nombre de territoires investis aurait tendance à diminuer et que chaque territoire de meute pourrait s'agrandir. Bien que peu d'études aient été menées dans cette direction, la biologie du loup tend plutôt à promouvoir la rapide croissance du nombre de territoires lors de leur formation mais semble cependant ne pas agir aussi rapidement sur la décroissance de ce nombre.

Les loups peuvent en effet produire une progéniture dès l'âge de deux ans et dans des conditions favorables, beaucoup de reproducteurs potentiels deviennent disponibles. Cependant, comme les reproducteurs sont productifs sur une période relativement longue de huit à dix ans, les couples sont appelés à tenir leur territoire le plus longtemps possible, y compris en période de déclin des ressources. La disponibilité des ressources étant fortement fonction des conditions climatiques qui sont elles-mêmes variables d'une année à l'autre, la probabilité pour un couple d'avoir à expérimenter le déclin des ressources au cours de sa vie est importante. Mais dans ce cas, si le couple ne quitte pas aussitôt le territoire pour trouver à manger, les mauvaises conditions de santé pourront réduire à néant les possibilités d'élever des portées. Cette diminution écologique de la productivité liée au phénomène de dispersion des plus jeunes permettra aux loups adultes de palier le déclin de nourriture.

Bien que nous n'ayons pas d'informations fiables sur un tel déclin drastique, Mech (1986) a observé une meute dans la FNS du Minnesota passer de dix à deux unités en 2,5 ans et une autre passer de 28 à 18 en quelques mois. Aussi, pour en revenir à la notion première de territorialité, une fois qu'un couple s'est établi, il résiste fortement pour ne pas perdre son territoire. Certains individus et leurs différentes progénitures ont tenus ainsi des territoires sur de longues périodes, par exemple sur l'île d'Ellesmere et dans le Minnesota (Mech-1983, Mech et Hertel-1983).

Ceci ne signifie pas que les limites territoriales restent les mêmes pendant tout ce temps mais seulement que le territoire couvre la même zone générale.

L'histoire particulière de la mosaïque territoriale de l'île Royale illustre une situation de la tendance générale à ce que le nombre de territoires n'est pas directement, ni automatiquement lié à la décroissance d'une population de loups. En 1959, soit dix ans après l'apparition des premiers loups sur l'île, une meute de quinze loups dominait l'ensemble du territoire. Vers 1965, une seconde meute reproductrice, issue de la première, se forma et occupa une partie de l'île. Durant les années suivantes, et même après que le nombre de loups soit passé de 50 à 12 une vingtaine d'années plus tard (Allen-1973, Peterson-1988), l'île continua à être partagée entre deux et quatre territoires.

La seule autre population soumise à une régulation essentiellement naturelle qui ait été étudiée au cours d'un fort déclin du nombre de loups a fait l'objet d'une étude dans la zone centrale de la FNS. Cette population est passée de 87 loups en 1969/70 à 44 en 1974/75, et, au cours de cette période, le nombre de meutes ne se réduisit que de treize à onze, l'une des deux meutes ayant de plus été d'abord attaquée par une autre puis rejointe par la suite par ce même groupe agresseur (Mech-1986).

LIEN DE PARENTE ENTRE MEUTES

Comme il le semble évident au vu des paragraphes précédents, des meutes voisines ont probablement des liens génétiques étroits de parenté. Cette tendance relève du processus de dissociation et de dispersion locale constamment en activité dans une population dynamique en plus des tentatives de la progéniture d'occuper les interstices entre les territoires des meutes établies. Les données de la génétique moléculaire confirment aujourd'hui les données sur le terrain, basées sur les connaissances démographiques des populations (Lehman-1992).

Il est concevable que le phénomène relativement rare de loups capables de vivre avec plus d'une meute puisse être expliqué par des relations génétiquement proches entre certaines meutes (Boyd et al.-1995). C'est peut-être même la cause de ce lien relationnel étroit. Néanmoins, la constante dynamique d'une population provenant d'une forte concurrence, de même que l'immigration d'individus en provenance d'une population éloignée, contribue à assurer un niveau important de brassage génétique.

On pourrait théoriser sur le fait qu'une population en expansion a tendance à être plus étroitement liée qu'une population en récession. Certainement que les loups en meilleure position pour augmenter leur contribution génétique pourraient être ceux qui occupent des territoires où la disponibilité des proies est la plus grande. La tendance du loup à l'exogamie (trouver un partenaire à l'extérieur du groupe) peut alors garantir un apport constant de gènes nouveaux et participer à la dilution des liens de parenté (Kennedy-1991). Le fait que des voisins agressent et éliminent parfois des reproducteurs tend, non seulement à accroître l'hétérogénéité génétique, mais aussi à en accélérer son accroissement (Mech-1977).

DEPLACEMENTS A L'INTERIEUR DES TERRITOIRES

Le déplacement de loups sur un territoire est nécessaire à deux fonctions principales : d'abord pouvoir découvrir les proies potentielles, les chasser et rapporter de la nourriture vers le site des tanières pour les individus n'ayant pas participé à la chasse, puis ensuite, procéder au marquage du territoire occupé. Généralement, les loups suivent dans leurs déplacements des sentiers, des rivages, des bancs de gravier, des voies d'eau gelées en hiver, des lignes de crêtes, des routes ou tout autre type de terrains qu'ils peuvent traverser en essayant toujours de rester sur la piste et les traces de passage d'autres animaux. En hiver surtout, ces passages répétés en un même endroit finissent par creuser une piste damée dans la neige qui permettra plus d'aisance et moins de fatigue lors des très grands déplacements.

Ces déplacements diffèrent cependant selon la saison d'activités des loups. Quand ils occupent le site des tanières durant la période de mise bas et d'éducation des louveteaux, les adultes rayonnent de cet endroit vers d'autres endroits du territoire pour revenir périodiquement nourrir et soigner les louveteaux et la femelle reproductrice. Quand les louveteaux sont suffisamment développés pour se joindre aux adultes, la meute se déplace et devient nomade à l'intérieur de son territoire. Elle utilise alors çà et là des sites de rendez-vous qu'elle occupera pour

quelque temps en compagnie de la progéniture qui continuera de s'intégrer au groupe puis repartira, continuant son déplacement nomade à travers tout le territoire. Dans le centre de l'Italie par exemple, où les loups coexistent plus souvent avec les activités humaines champêtres, ils ont tendance à maintenir leurs sites de rendez-vous tout au long de l'année, rayonnant autour à la tombée de la nuit (Boitani-1986).

Localisation des sites de vie sur le territoire

On pourrait penser que les tanières et les sites de rendez-vous sont généralement situés vers le centre du territoire de la meute et qu'un tel emplacement maximaliserait l'aptitude des adultes à rayonner dans toutes les directions en s'exposant le moins possible aux meutes voisines (Ballard-1983). Cette hypothèse n'est sans doute pas vérifiée dans la FNS du Minnesota (Ciucci et Mech-1992) où les loups font leurs tanières plus ou moins au hasard, en évitant toutefois la périphérie sur une distance d'au moins 1 km. Mais, dans 60% des cas où les loups occupent de très grands territoires, il apparaît que les sites de tanières se localisent plutôt plus près du centre.

Là où les hommes représentent un danger de persécution pour les loups, ceux-ci ont tendance à situer leurs tanières loin du dérangement mais si durant de nombreuses années les sites ne sont pas perturbés, ils pourront s'installer relativement plus près des zones de forte présence dans la mesure toutefois où le site propose les conditions essentielles pour la survie des louveteaux (Thiel-1998). L'emplacement des sites de tanières détermine souvent le choix d'occupation du territoire.

Déplacements durant la période d'éducation des louveteaux

Dès qu'un couple reproducteur a une portée de louveteaux, ceux-ci deviennent le plus grand centre d'intérêt social pour toute la meute (Clark-1971, Haber-1977, Jedrzejewski-2001). La raison en est simple et très complexe à la fois : tout l'investissement reproductif annuel du couple reproducteur est dans cette portée de louveteaux qui requiert des soins réguliers, de la nourriture tous les jours et la présence de la meute en tant que centre social d'éducation surveillée. Aussi, les parents doivent-ils revenir auprès des louveteaux aussi fréquemment que possible, après chaque sortie de chasse par exemple. Les autres membres de la meute sont également attachés à la zone des tanières, non seulement parce qu'ils contribuent à l'éducation et au nourrissage de la portée, mais probablement aussi pour garder leurs liens avec le couple reproducteur leader de la meute.

Il existe cependant deux exceptions à cette généralité : en premier, certains membres de la meute peuvent choisir de la quitter pour une période variable et y revenir plus tard ; deuxièmement, occasionnellement, un important contingent de la meute comprenant parfois le mâle reproducteur peut vivre en nomade tandis que la femelle reproductrice, accompagnée du reste de la meute, nourrit et soigne les petits (Mech-1988).

Les loups peuvent se déplacer jusqu'à plus de 50 km du site des tanières pour trouver de quoi se nourrir et rapporter à manger aux louveteaux. Lorsque ceux-ci sont en mesure de marcher avec les adultes, tous se déplacent d'une concentration de proies à une autre, tentant des opérations de capture lors des contacts proches. Mais après la période de vie sur le site des tanières, il devient difficile aux chercheurs de mener beaucoup d'études pertinentes sur le mode d'utilisation du territoire. Des informations sur une éventuelle différence d'utilisation du territoire entre la période d'éducation des louveteaux et le reste de l'année pourraient montrer que les variations proposées par les chercheurs devraient être considérées avec prudence, ne serait-ce qu'à cause du problème d'échantillonnage évoqué plus haut.

Déplacement des sites de vie

Durant la période qui va de la naissance des louveteaux, au printemps, jusqu'au moment où la meute choisit de partir en errance sur le territoire 5 à 6 mois plus tard, il arrive que la louve reproductrice choisisse de déplacer la portée d'un site de tanière vers un autre. Soit que les louveteaux trop petits sont transportés dans la gueule, soit que, capable de marcher quelque temps, ils suivent la mère, le déménagement peut se faire sur une distance variant de 3 à 8 km (Joslin-1966). Dans un cas qui pourrait être exceptionnel puisqu'il concernait une meute avec un seul louveteau de huit semaines, le déplacement se fit sur près de 30 km (Mech-1969).

Déplacements durant la phase nomade

Généralement, les loups sont nomades environ la moitié de l'année, après que les louveteaux ont grandi et sont assez développés pour se déplacer avec les adultes. Il semble que les premiers déplacements sont les plus

importants (Fritts-1981). Les informations les plus intéressantes à ce niveau proviennent d'observations aériennes de pistes de loups dans la neige (Jordan-1967, Peterson-1977). La plus grande partie de ces observations a été menée sur l'île Royale qui a une configuration longue et étroite. Bien que cette configuration ne puisse avoir que peu d'effets sur des paramètres tels que la fréquence et la distance des déplacements, elle pourrait cependant affecter le taux de fréquence des allers/retours par exemple.

Vitesse de déplacement

Généralement, les loups se déplacent au trot, lent ou rapide selon les circonstances. Leur cage thoracique étroite, les omoplates positionnés plus en oblique que chez le chien, les coudes tournés vers l'intérieur et les pieds légèrement vers l'extérieur leur donnent cette grande amplitude de mouvement qui leur permet une infatigable capacité d'aller très loin et relativement vite (8 à 13 km/h) en économisant un maximum d'énergie. Leur museau allongé et le développement important de la muqueuse nasale leur assurent une oxygénation optimale et un système de refroidissement efficace, même sous des climats chauds. A la détection d'une proie, les loups peuvent se lancer dans une course rapide (50 à 55 km/h) et maintenir cette allure relativement longtemps pour l'épuiser voire la rattraper et l'agresser.

Distance parcourue

C'est une qualité bien connue chez les loups d'être d'infatigables voyageurs. Quelques-unes des affirmations tentant de justifier cette capacité portent leurs auteurs à quelques fantaisies exagérées qui leur font parcourir 200 km en une journée de chasse (Pulliainen-1965). Plus raisonnablement, ce que nous savons d'eux est, qu'en hiver, les loups peuvent parcourir entre 60 et 80 km pendant la nuit (Stenlud-1955, Pimlott-1969). En moyenne, les loups de l'île Royale parcouraient 15 km/jour (Mech-1966). Même sur des territoires de 150 à 300 km² en Pologne, les loups se déplaçaient d'environ 25 km/jour (Okarma-1998) et, en Italie, Ciucci (1997) signale des déplacements moyens de 27 km/jour.

Le type de déplacement usuel en hiver se fait sur une longue distance durant laquelle les loups chassent, tuent une proie, se nourrissent, se déplacent localement dans les environs et se reposent sur des sites identifiés. Puis le cycle se répète. Si l'on prend en compte tous ces éléments d'activités, la moyenne réelle de déplacement passe à environ 2,5 km/h durant lequel 30% du temps est employé à la chasse (Mech-1970).

Si la meute n'a pas de portée à soigner ou si elle l'a perdue, elle peut rester également nomade durant tout l'été mais la moyenne des distances parcourues par jour demeure sensiblement la même tout en restant fonction de la température externe.

Utilisation différentielle des types d'habitat

Sur leur territoire, les loups se déplacent vers des zones où vivent leurs proies potentielles. Chaque espèce proie a cependant un type d'habitat différent selon la saison. Le cerf à queue blanche par exemple vit en été dans les grands espaces variés mais en hiver, il préfère les plaines protégées ou les pentes orientées au Sud. Le mouton de Dall, quant à lui, a tendance à fréquenter plutôt les montagnes escarpées et ne s'aventure dans les plaines que pour accéder à d'autres montagnes. Aussi, les loups se déplacent-ils en fonction des déplacements des proies. Dans les montagnes du Caucase, en Europe de l'Est, un observateur qui pistait des itinéraires de loups dénombra entre cinq et quinze cerfs et plusieurs sangliers par heure d'observation alors qu'il n'en releva que cinq à six le long d'un itinéraire pris au hasard (Kudaktin-1979).

Dans certaines zones d'Europe où les proies de grande taille sont plutôt rares, les loups se retranchent de jour dans des types d'habitats isolés à flanc de montagnes par exemple et s'aventurent de préférence la nuit autour des villages et des dépôts d'ordures (Boitani-1979).

Caractéristiques spatiales des déplacements

Les déplacements hivernaux que nous avons pu retracer sur des cartes montrent au moins trois caractéristiques particulières :

1. Des itinéraires longs et linéaires plutôt que sinueux.

2. Une utilisation répétitive des mêmes itinéraires et une tendance à couvrir le territoire sur de courtes périodes.
3. Une autre tendance à ne pas explorer minutieusement un secteur du territoire mais plutôt à poursuivre le chemin.

Ces trois caractéristiques se vérifient en été lors des déplacements dans la toundra arctique. Mais la nature extensive plutôt qu'intensive des déplacements peut être observée de façon spectaculaire sur l'île Royale où les pistes empruntées suivent généralement les lignes de rivages, les pistes, les crêtes et les chapelets d'îles et de baies le long des espaces découverts (Mech-1998). Un raisonnement humain proposerait de plutôt couper en traversant l'île dans sa largeur mais ce n'est pas le cas des loups. De même dans la FNS du Minnesota, les loups se déplacent le long de chapelets de lacs gelés et des rivières plutôt que de couper par voie de terre (Mech et Frentzel-1971). Si donc les loups se déplacent principalement pour trouver des proies et s'il semble plus facile et plus rapide de les trouver par voie de terre, alors il doit y avoir quelques autres raisons pour qu'ils choisissent de se déplacer linéairement (Mech-1995). Se déplacer beaucoup plutôt que de zigzaguer longtemps sur une petite partie du territoire serait une forme de maintenance territoriale préventive et rajouterait la surprise comme avantage de la chasse (Mech-1998).

Certaines affirmations générales de trappeurs et le bon sens commun supposent que les loups ont tendance à utiliser les mêmes itinéraires de façon répétitive tout au long de leur vie et même après une absence prolongée de loups sur un territoire, on suppose encore que de nouveaux arrivants se serviraient de ces mêmes itinéraires. Nous n'avons cependant aucune information en ce sens.

Utilisation cyclique du territoire

Une évidence émerge du fait que les loups ne reviennent pas aussitôt revisiter des troupeaux spécifiques de proies déjà identifiés avant plusieurs jours suivant la visite précédente. Ce comportement pourrait servir à diminuer la vigilance des proies et donc à augmenter les chances de capture (Mech-1988). En 1994, Weaver tenta de quantifier le temps écoulé entre des visites successives à des troupeaux de proies. Son étude montra qu'une meute ne revisita un troupeau d'élans qu'entre 12 et 16 jours plus tard et un troupeau de moutons bighorn que 36 jours plus tard. En Pologne, quelques meutes de loups ont montré avoir tendance à visiter toutes les zones de leur territoire tous les six jours en moyenne (Jedrzejewski-2001).

DEPLACEMENTS EXTRAORDINAIRES DES MEUTES

On ne connaît que deux cas de déplacements de meutes qui sont des exceptions aux modèles décrits ci-dessus. On sait peu de choses sur ces deux cas sauf leur rareté. Le premier cas dont nous avons une information concerne une meute de dix animaux du centre de l'Alaska qui a été suivie dans la neige depuis les airs. Cette meute évoluait sur une zone d'environ 130 km sur 72 km (Burkholder-1959). Ces loups n'étant pas équipés de radio-colliers, on ne sait donc rien du lieu où ils vivaient avant ou après qu'ils avaient été pistés. On ne pouvait donc pas savoir non plus de façon précise si c'était une meute qui possédait un territoire très grand de plus de 9.300 km² ou si les loups qui la composaient étaient plus ou moins itinérants au cours de l'étude et ne se fixaient qu'à la naissance des louveteaux. Lorsque cette information fut publiée, on ne pouvait pas savoir non plus si ces déplacements sur de si longues distances étaient inhabituels pour des loups n'ayant jamais été équipés de radio-colliers.

Le second cas concerne une meute pistée par télémétrie entre 1988 et 1992 dans le parc Denali, en Alaska. A l'automne 1991, cette meute comptait 23 membres (y compris au moins onze louveteaux) mais ensuite, elle se sépara durant l'hiver 1991/92. En mai 1992, un groupe de onze loups comprenant trois adultes se déplaça sur 250 km vers le Sud-Ouest où ils se fixèrent finalement (Mech-1998). Ils n'avaient pas eu de portée avant de quitter la meute initiale et on ne sait pas très bien s'ils en eurent par la suite.

Une émigration plus brève d'un individu a été observée au Minnesota (Fuller-1989), on en connaît un peu plus sur ce déplacement mais probablement qu'il se fit en réponse à une pénurie alimentaire.

Il est indiscutable, d'après les données ci-dessus, que le loup bénéficie d'une écologie sociale fortement adaptable et suffisamment souple pour faire face aux difficultés dans des conditions de vie extrêmement différentes. Lorsque

la nourriture est rare et les proies de petite taille, les jeunes loups se dispersent en premiers et les meutes s'en trouvent réduites d'autant. Lorsque les proies sont plus grandes que le loup lui-même, les couples reproducteurs auront à leurs côtés deux ou trois des portées précédentes qu'ils emmèneront dans leurs déplacements et les meutes en seront d'autant plus grandes. Les variations de la disponibilité des proies se croisent ainsi avec celles du taux de dispersion. Des dynamiques semblables touchent la structure sociale de la meute avec, à long terme, des fluctuations de proies dans la mosaïque territoriale. De telles fluctuations sociales aident les loups à adapter leur système d'économie dynamique à une nature toujours changeante. Une proie vivante est, elle aussi, soumise aux caprices des perturbations environnementales.

CHAPITRE II : COMPORTEMENT REPRODUCTEUR ET SOCIAL, INTELLIGENCE

J.M. Packard

Un grand loup blanc apparut sur la barre d'un drainage à flanc de prairie, sur l'île d'Ellesmere, dans le haut Arctique. Grâce à mes jumelles, je l'identifiai comme étant le mâle reproducteur dominant « *Left Shoulder* » (Mech-1988). Quelques jours plus tôt, il avait quitté quatre louveteaux jouant dans cet espace de collines, de bruyère ondoyante et de toundra couverte de saules. Mais, plus tard, les louveteaux avaient suivi leur mère, hors de vue, en direction de la tanière. Lorsque le grand mâle revint, il ne retrouva pas les louveteaux.

Levant la tête, il poussa un long hurlement. J'espérais entendre une réponse, un chœur de hurlements aigus mais rien ne se produisit. Regardant dans la direction où il avait quitté les louveteaux, « *Left Shoulder* » descendit la pente et croisa leur piste. Museau au sol, il remonta d'un pas tranquille le drainage mais les louveteaux avaient pris l'autre chemin. Il s'arrêta alors subitement, changea de direction et partit au trot. Gardant le nez au sol sur une trentaine de mètres, il leva ensuite la tête, vira en s'éloignant de la piste et se dirigea directement vers la tanière où il retrouvait souvent sa compagne et deux jeunes pré-adultes qui gardaient également les louveteaux. Il semblait en fait avoir anticipé la trajectoire prévisible des louveteaux en coupant au plus court.

L'intelligence du loup est démontrée lorsqu'un individu anticipe le comportement d'un compagnon social (ou d'une proie) ou est capable de résoudre un problème nouveau qui assurera la survie de la meute qu'il contrôle. Pour répondre au problème : « comment retrouver les louveteaux ? », le grand mâle s'était servi de sa vue, s'était mis à l'écoute d'une possible réponse à son appel puis il s'était servi de son odorat. Il semble qu'il ait ensuite intégré et combiné ces informations sensorielles puis fait le choix d'une anticipation instinctive basée sur ce qu'il avait pu apprendre du comportement des membres de sa famille.

Ce chapitre que nous allons aborder se concentre sur les interactions entre le comportement naturel d'un individu (génotype, inné) et l'apport extérieur (phénotype, acquis). Chaque individu loup hérite de tendances génétiques (l'instinct par exemple, appelé aussi programme neuroendocrinien) qui conduisent à des situations qu'il appréciera à partir de son acquis social et de son environnement physique. Son génotype lui permet de résoudre des problèmes rencontrés au préalable dans l'histoire de l'espèce ; la communication au cours des interactions sociales et environnementales lui permet d'affiner ces réponses en résolvant de nouveaux problèmes en réponse à la nature imprévisible de son environnement (Fentress-1983).

Les loups vivent dans des environnements divers et changeants. La variabilité de cet environnement est probablement une des clés pour comprendre pourquoi et comment les espèces ont vu évoluer leurs comportements avec flexibilité pour résoudre les problèmes de leur survie (Byrne-1995). Non seulement l'environnement physique des loups leur pose des défis permanents dans une complexité dynamique mais leur environnement social fait de même, à la différence qu'il leur apporte en même temps les soutiens nécessaires pour apprendre à trouver les réponses les mieux adaptées.

Ce chapitre examine donc la double interaction de l'animal envers son environnement physique et son environnement social (Fig. 2.1). Y seront également abordées les étapes qui vont du comportement de cour à la reproduction, comment les louveteaux sont produits et soignés au sein de la meute jusqu'à ce qu'ils tentent de créer la leur. Y seront abordées aussi les aspects sociaux concernant des loups vivant en meutes élargies et partageant pacifiquement les ressources disponibles (Fig. 2.2A et 2.2B). Enfin, une attention particulière sera apportée à la façon dont les loups survivent au milieu d'une prévisibilité continuellement fluctuante. Encore sera-t-il nécessaire avant cela : **(1)** de revoir les bases des connaissances sur la vie sociale des loups, **(2)** d'examiner ce que sous-tendent les termes d'environnement physique et social, **(3)** d'expliquer l'approche éthologique du propos.

Fig 2.1 : Schéma conceptuel illustrant comment les interactions se recouvrent partiellement entre caractéristiques individuelles du comportement, environnement social et environnement physique.

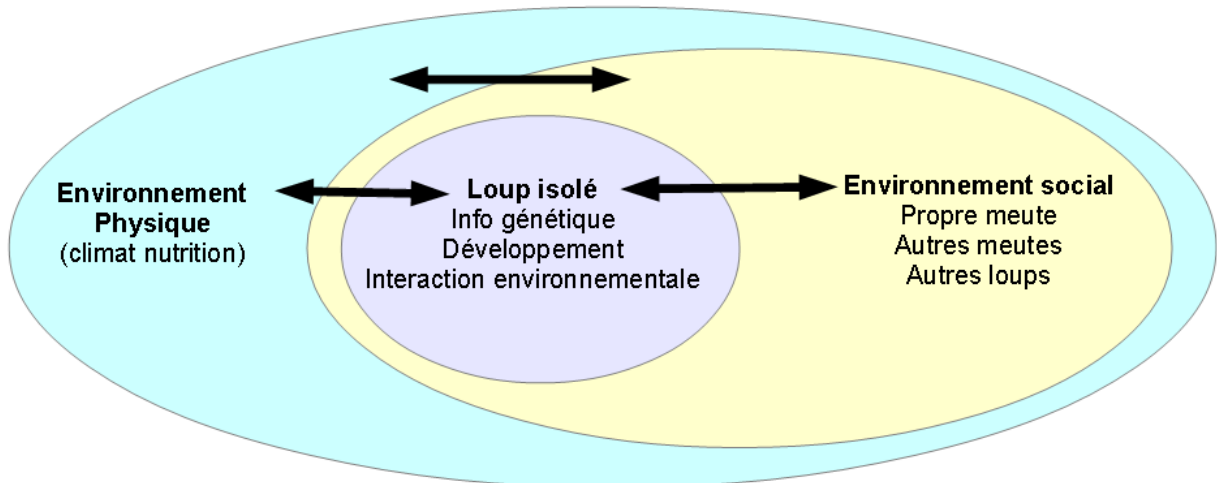
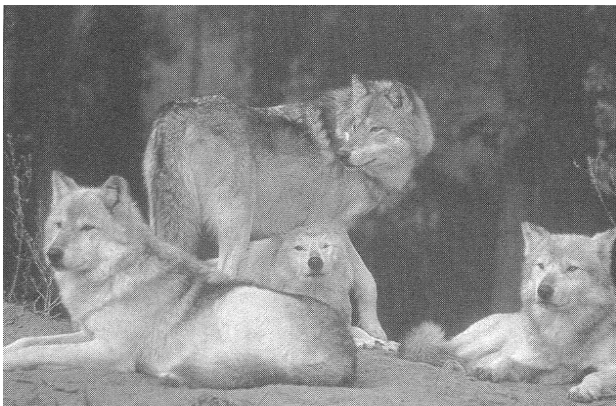
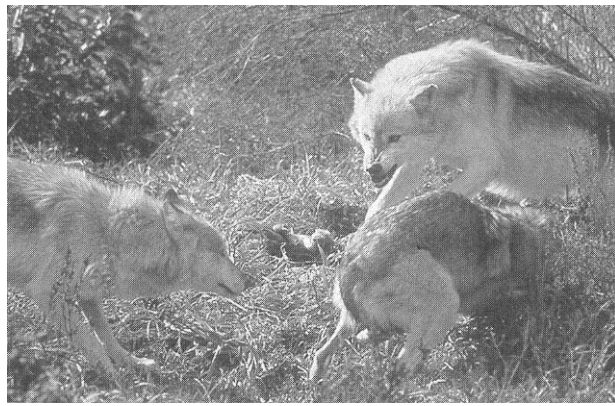


Fig. 2.2.A et 2.2.B : Le comportement dans un groupe familial de loups implique à la fois : **A** : une coexistence pacifique ; **B** : certaines confrontations pour accéder aux ressources alimentaires.

(A)



(B)



LA SOCIALISATION DU LOUP

Les observations menées durant une longue période sur la meute de l'île d'Ellesmere peuvent nous aider à comprendre plusieurs aspects importants de la socialisation du loup (Fig. 2.3). Les meutes de loups sont généralement des groupes familiaux qui occupent des territoires de vie exclusifs et qui sont généralement hostiles aux individus et groupes étrangers malgré de nombreuses exceptions observées dans des cas précis.

La meute suivie sur l'île d'Ellesmere était un groupe familial dont les membres reproducteurs sont restés ensemble plus de dix ans (Mech-1995). En groupe ou isolément, les loups défendaient leurs ressources alimentaires contre les autres loups. Durant plusieurs années, la femelle reproductrice a mis bas des portées de louveteaux dans une sorte de grotte qui lui servait de tanière et qui donnait l'aspect d'un endroit probablement fréquenté depuis peut-être plusieurs siècles (Mech et Packard-1990).

Les membres de la meute et leur statut changèrent au fil des années à cause des disparitions (par mort naturelle ou autre), de la dispersion de certains ou encore des naissances (par exemple, lorsque la femelle dominante

reproductrice (Mom) cessa de mettre bas en 1990, elle se consacra aux soins des louveteaux mis au monde par sa fille (Whitey)).

Dans une population à faible densité comme celle de l'île d'Ellesmere, les loups sont généralement monogames, le couple reproducteur est formé au mieux par deux individus non apparentés, parfois, lorsque la meute dure longtemps, par deux individus issus d'une même portée ou par un père et sa fille, plus rarement par une mère et un de ses fils. Le point de départ habituel d'une meute est cependant lié à la dispersion de deux individus de sexe opposé issus de deux meutes différentes. La chance pour un nouveau couple de réussir à constituer une meute est relativement plus importante dans une population à faible densité où toutes les zones appropriées ne sont pas encore occupées. Occasionnellement pourtant, une nouvelle meute peut être composée d'une autre combinaison de membres mais les groupes sans couple reproducteur persistent rarement au-delà de quelques mois.

Chaque meute s'agrandit lors de la naissance des louveteaux au fil des années, elle se rééquilibre naturellement par les dispersions des jeunes adultes entre 10 et 36 mois. En 1988, la meute d'Ellesmere comprenait le couple dominant reproducteur, une femelle et un mâle de l'année et 4 louveteaux (Packard-1992). Lorsque la fille de la femelle reproductrice remplaça sa mère en 1990, celle-ci demeura néanmoins dans le groupe et, par la suite, aucune progéniture ne resta plus de trois hivers. Comme dans la plupart des meutes, le mâle alpha et les deux jeunes de l'année participèrent activement au nourrissage des louveteaux et de la mère, se reposèrent près d'eux, chassèrent les éventuels intrus et furent extrêmement attentifs aux louveteaux quand la famille se déplaça à partir de la fin de l'été. La structure familiale et sociale de la meute sert de cocon de sécurité et d'apprentissage pour les louveteaux aux prises avec les constantes menaces de l'environnement, cependant, de nombreuses variations sur ce thème ont permis d'observer parfois des femelles seules réussissant à élever des louveteaux (Boyd et Jimenez-1994).

Variations dans la structure de la meute

Dans la vie sauvage, même si le couple reproducteur d'une meute peut conserver son statut jusqu'à huit ans, il est plus généralement observé qu'il ne le conserve qu'entre trois et quatre ans (Mech-1998). Lorsque nous avons commencé à étudier la meute d'Ellesmere, « *Left Shoulder* » n'était pas encore le mâle reproducteur. Nous ne savions même pas en fait s'il était né dans la meute ou s'il l'avait rejointe comme nous avons pu l'observer ailleurs dans des circonstances où un étranger est plus facilement accepté lorsqu'il y manque un élément reproducteur mais sans pour autant que cela soit une condition nécessaire (Meier-1995).

Dans un petit pourcentage de cas, plus d'une femelle peut mettre bas dans une même meute dans une année donnée. Cette reproduction par plus d'une femelle ayant des liens de parentés étroits entre elles a été notée après la perte d'un ou des deux membres reproducteurs d'origine (Packard-1998), mais cette observation n'implique pas qu'une telle situation soit nécessaire pour que l'événement se produise. Dans des populations saturées, il est improbable que deux sœurs restent reproductivement actives dans la même meute plus d'une ou deux années. A contrario, les relations entre une mère et ses filles peuvent être plus tolérantes.

Bien que la meute d'Ellesmere ait été composée de quatre à cinq membres sur une période de dix ans, les individus ont changé au cours des années (Mech-1999). En 1990, Whitey remplaça sa mère en tant que femelle reproductrice, donc à partir de sa seconde année. Dans la nature, les femelles arrivent à leur maturité sexuelle à partir du second hiver au mieux, plus généralement, à partir du 3^{ème} ou 4^{ème} hiver. Cette maturité peut en effet être modulée surtout en fonction des conditions nutritionnelles (Seal-1987). Ainsi les caractéristiques reproductrices varient-elles dans et entre les populations aussi bien qu'au cours de la durée et du mode de vie des individus. Dans la meute d'Ellesmere, le couple mâle alpha/fille de sa compagne a produit des louveteaux au cours de cinq années sur les sept où il a été reproducteur (Mech-1995). Dans le parc national Denali, 15% des 90 meutes/année observées ne réussirent pas à produire de portées de louveteaux (Mech-1998).

Le succès de la reproduction est en général plus faible chez les loups les plus jeunes et chez ceux qui s'accouplent pour la première fois. Cette observation a été également rapportée chez les loups en captivité (Packard-1983). Bien qu'aucune analyse de variation de la réussite de la reproduction dans différentes meutes n'ait été faite, la meute d'Ellesmere pourrait être une illustration des caractéristiques générales, à savoir : le mâle alpha a engendré 17 louveteaux sur 9 ans, la femelle Whitey (fille de la femelle alpha) 9 sur 7 ans. Sur ces 26 louveteaux, 7 (41%) de ceux du mâle alpha et 3 (33%) de la femelle survécurent au moins 14 mois (peut-être plus) ; un au moins survécut au moins huit ans (Mech-1995). Ces informations ne sont que partielles mais il est très difficile d'en collecter beaucoup plus chez des Carnivores vivant en liberté. Cela constitue une difficulté essentielle pour vérifier les hypothèses émises sur les fonctions écologiques et évolutives des variations observées dans la reproduction des

loux. Par conséquent, la suite de ce chapitre va se consacrer principalement à la révision de la documentation sur les mécanismes primaires du comportement du loup avec seulement une brève référence aux hypothèses concernant leur fonction finale et leur évolution.

Fig. 2.3 : Les meutes de loups sont généralement des familles qui évoluent sur des territoires de vie exclusifs et qui sont hostiles à la présence d'individus étrangers d'autres meutes.



Facteurs affectant la vie sociale du loup

Comme le montre la figure 2.1, il est évident que la vie des loups est directement liée aux facteurs sociaux et physiques de leur environnement. « L'environnement social » fait ici référence à la conspécificité par laquelle un loup interagit envers les membres de sa propre meute, envers d'autres meutes ou d'autres loups isolés. « L'environnement physique » fait, quant à lui, référence aux facteurs abiotiques (temps, paysages) (abiotique : d'où la vie est absente) et biotiques (autres que les loups eux-mêmes) (biotique : qui concerne le développement de la vie) de leur environnement (les espèces proies ou les autres animaux).

Pour comprendre toute la variabilité de situations et de comportements chez les loups, il faut d'abord essayer de saisir toute la variabilité de leurs environnements physique et social. Dans une population locale, la plupart des meutes font généralement l'expérience de variations environnementales similaires en référence à une même situation écologique impliquant climat, géographie ou encore la dynamique des populations de proies. Cependant, dans n'importe quelle meute, chaque loup partage une expérience sociale probablement unique et donc différente de celle d'un autre individu d'une meute voisine, en référence à son héritage génétique et aux relations sociales engagées avec les autres individus (Fig. 2.7).

Du nord de la toundra aux montagnes désertiques du sud, l'environnement physique du loup varie de manière importante et la variation permanente de la quantité de proies en fonction des conditions climatiques affecte chaque population. Aussi, les facteurs physiques et sociaux sont-ils distincts et leur imbrication influe sur les individus et leur aptitude reproductive (Fig. 2.1) donc aussi, à plus long terme, sur le mode de vie des populations.

Pour comprendre la vie sociale du loup, nous devons comprendre d'abord comment elle peut varier dans et entre les populations dans différents environnements physiques. Pour une part, la variation à l'intérieur de chaque population résulte des différentes histoires des meutes qui forment chacune une unité reproductrice de cette population (environnement social). Bien qu'il y ait naturellement des liens indirects à cause des conditions nutritionnelles qui peuvent affecter les interactions sociales dans et entre meutes (Packard et Mech-1983), les familles de loups apparaissent et disparaissent pour des raisons qui ne sont pas directement liées aux cycles écologiques.

Dans la mesure où les loups partagent des propensions génétiques pour certains comportements sociaux, les raisons sociales de base qui touchent la dynamique des meutes sont probablement similaires à celles qui touchent les populations. Pour comprendre ce programme neuroendocrinien (inné), nous devons nous intéresser aux similitudes de comportements dans des populations qui diffèrent par les zones où elles vivent (latitude), par leur environnement physique et par les espèces proies chassées. D'un point de vue éthologique, nous devons chercher à comprendre combien de ces similitudes sont le résultat d'une information partagée dans le génome (inné) et combien proviennent d'expériences similaires que tous les loups rencontrent en grandissant au sein de leur famille (acquises par l'environnement social) (Berkoff-1981).

La recherche commence seulement à développer et à vérifier les hypothèses concernant ces similitudes et ces différences parmi les populations. L'un des principaux problèmes a été de savoir à quel degré le comportement observé dans des populations en captivité pouvait différer de celui de populations non captives. Pour des raisons pratiques, beaucoup plus d'études ont été faites sur des loups en captivité que sur le terrain (Tab. 2.1). Certains chercheurs de terrain ont même assimilé certains aspects de ces études à celles du comportement humain dans les camps de réfugiés (Mech-1999). D'autres ont souligné que des facteurs spécifiques peuvent être relativement constants en captivité pour faire ressortir des effets indépendants des variations sociales, physiques et génotypiques. Par exemple, Berkoff (1972) compara le jeu chez des loups, des chiens et des coyotes en maintenant les groupes sociaux et l'environnement physique constants. Mais, puisque dans des populations en liberté les environnements physiques et sociaux fluctuent en même temps d'une manière interactive et incontrôlée, notre compréhension du comportement social du loup progressera plus rapidement quand nous aurons intégré les informations sur les populations libres et en captivité dans la limite de l'apport de chaque perspective.

Perspective éthologique

Un éthogramme est un catalogue des comportements caractéristiques d'une espèce dans une situation donnée. Puisqu'il est rarement possible cependant d'obtenir toutes les informations sur tous les actes comportementaux possibles, de tels catalogues sont forcément incomplets. Celui compilé dans le Tab. 2.2 par différents chercheurs définit quelques traits de base des comportements les plus usités (Tab. 2.2). Il n'en demeure pas moins que beaucoup d'hypothèses qui n'ont pas toujours été systématiquement vérifiées ont été développées pour expliquer ces comportements au travers de disciplines diverses telles que la physiologie, la psychologie, la génétique comportementale, l'écologie, l'éthologie, la sociologie ou encore la gestion de la vie sauvage. Bien que de façon pas toujours cohérente, Haber (1996), par exemple, a décrit les loups comme une espèce «eusociale», un terme réservé par les biologistes pour définir des espèces qui vivent en colonies (les insectes sociaux par exemple) et dans lesquelles certains phénotypes ne peuvent se reproduire à cause du type de nutrition reçu à des étapes spécifiques de leur développement. Ces hypothèses ont tenté de définir les termes et les questions posées par les chercheurs ; elles apportent malgré tout une importante diversité de perspectives intéressantes.

Tableau 2.1 : Variations observées dans la structure de plusieurs meutes de loups en captivité.

Structure	Description	Nb de meutes
Famille nucléaire	Parents et progéniture d'une nouvelle meute créée par des reproducteurs inconnus qui se sont accouplés et ont donné naissance à une portée. La progéniture peut avoir des âges différents.	6
Famille élargie	Les parents plus ou moins frères et sœurs et leur descendance directe	3
Famille instable	Une famille où l'un ou l'autre parent d'origine manque (variation incluant une famille nucléaire, élargie ou d'adoption perturbée).	11
Famille recomposée	Une famille instable qui a accepté l'immigration d'un reproducteur venu de l'extérieur.	1
Famille d'adoption	Une famille qui a accepté l'immigration d'individus non reproducteurs qui ne sont pas nés dans la meute	5
Famille complexe	Un groupe de loups avec une histoire qui n'entre pas dans une des catégories définies ci-dessus (par exemple un groupe de fratrie élevé par l'homme auquel s'ajoute un groupe supplémentaire de louveteaux adoptés élevés par l'homme).	1

De fait, la diversité des perspectives exprimées par les biologistes du loup est liée aux différentes écoles de pensées rencontrées durant leur formation universitaire. Botkin (1990) esquissa en la matière les bases de deux écoles de pensées différentes : la pensée déterministe et la pensée stochastique. D'après la perspective déterministe, les événements dans le monde naturel se déroulent selon des lois prévisibles ou prédéterminées et retournent à l'état de stabilité. Au contraire, dans la perspective stochastique, l'ordre apparaît seulement à un moment spécifique comme étant le reflet d'événements dus au hasard. Bien qu'il existe des points de vue contradictoires, les perspectives

déterministes et stochastiques ne sont pas mutuellement incompatibles. Les questions de base de la recherche peuvent être ainsi reformulées en termes de : « les aspects qui sont relativement immuables (déterminisme) », et « les aspects qui changent (stochastique) ». En intégrant ces deux perspectives, il sera nécessaire de prévoir que les réponses des loups se feront dans un environnement toujours changeant.

Ces points de vue contradictoires sont tous les deux reflétés dans l'approche éthologique de ce chapitre au travers des écrits de Fentress (1982, 83 et 92), de Bekoff (1981 et 82) et d'autres chercheurs dont la tendance oscillera entre l'un et l'autre de ces points de vue. Selon la perspective déterministe, la vie sociale des loups évolue comme une adaptation à leurs habitudes de chasse et de nourriture sur des proies de grande taille (inné) (voir Peterson et Ciucci au chapitre 5). Dans l'autre cas, le modèle stochastique examine les sources de variations entre les individus, groupes et populations en tenant compte de l'hypothèse que les traits comportementaux des mammifères sociaux peuvent ne pas être actuellement adaptatifs (Solomon-1997) ou n'être que des dérivés d'autres traits qui ont été adaptatifs dans l'histoire de l'espèce (acquis) (Packer-1994, Botkin-1990, Creeb et Waser-1997).

Dans ce chapitre, mon approche pour l'examen de la vie sociale du loup sera :

1. d'identifier les mécanismes comportementaux des animaux en captivité et sur le terrain.
2. de placer ces mécanismes dans le contexte d'une information limitée sur les variations observées sur le terrain.
3. de clarifier les hypothèses qui pourraient être vérifiées dans l'avenir.

En résumé, mon intention est d'expliquer la base biologique du comportement social du loup en m'appuyant sur quatre concepts éthologiques de base, deux au niveau premier de l'individu (causalité, ontogénie), deux au niveau ultime de la population (fonction, phylogénie). La causalité traite les aspects relativement statiques des traits comportementaux alors que l'ontogénie traite de la dynamique évolutive du comportement avec l'âge.

COMPORTEMENT DE COUR ET PROCREATION

Le comportement des loups adultes et des jeunes peut être considéré comme un comportement ayant évolué sur des millions d'années. On peut considérer par exemple que le comportement adulte : « prendre soin de » a évolué avec celui des jeunes, des subadultes et de certains adultes de : « solliciter des soins ».

Une perspective déterministe pourrait postuler que les avantages d'un groupe en déplacement formeraient les traits comportementaux juvéniles ou adultes d'une manière bénéfique optimale. Cependant, selon une perspective stochastique, les facteurs affectant la production d'une progéniture (accouplement et prendre soin) peuvent être distincts des facteurs touchant à la survie des jeunes jusqu'à leur maturité sexuelle (Packard-1992). Un modèle cohérent du comportement reproducteur du loup doit expliquer la variabilité aussi bien dans les traits des adultes que des jeunes. J'essaierai de le faire en insistant sur les aspects suivants :

1. Comportements de cour saisonnier.
2. Phases du cycle reproducteur.
3. Comportements sur les sites de tanières et de rendez-vous.
4. Naissance des louveteaux et stades du développement.
5. Soins biparentaux directs donnés aux louveteaux.
6. Apprentissage familial de la chasse.

Comportement de cour saisonnier

Les chiens domestiques mâles peuvent s'accoupler tout au long de l'année. Pourquoi pas les loups alors que les chiens en sont issus ? (voir Waïne et Vila chapitre 8 et Nowak chapitre 9). Dans l'ensemble de l'hémisphère Nord, les louveteaux naissent au printemps comme d'ailleurs la grande majorité des animaux, les herbivores en particulier. Sachant que la gestation dure entre 63 et 65 jours, on observe donc que les loups copulent vers la fin de l'hiver, entre février et mars, que les couples déjà formés se retrouvent et restent ensemble et que d'autres couples peuvent se former ou s'être formés quelque temps auparavant. Si la plus grande partie de nos connaissances en la matière nous vient d'études menées sur des loups en captivité (Tab. 2.2), les chercheurs utilisent ces études pour essayer d'interpréter les comportements reproducteurs de la vie sauvage (Mech-1966, Haber-1968, Peterson-1977, Jenks et Ginsburg-1987, Asa-1995, Servin et Martinez-1997).

Phases du cycle reproducteur

Les pics saisonniers du comportement reproducteur chez le loup sont liés aux cycles hormonaux saisonniers (Seal-1979, Asa-1998). En automne, les taux de testostérone chez les mâles et d'œstrogène chez les femelles commencent en effet à augmenter, préparant ainsi les organes reproducteurs à des phases comportementales et physiologiques prévisibles : proœstrus, œstrus, gestation et soins aux louveteaux. Cependant, la durée de chaque phase et l'amplitude des modifications hormonales dans chaque phase varient chez les individus en relation avec les interactions de facteurs tels que l'âge, l'expérience, la condition physique, l'alimentation, la latitude ou encore l'environnement social de chacun (Packard-1985).

Quelques-unes des phases peuvent être directement interprétées à partir d'observations de terrain. Par exemple, durant les semaines précédant l'œstrus, les individus formant le couple reproducteur resserrent leurs liens et dorment significativement plus proche l'un de l'autre, le mâle suit la femelle, le couple s'engage plus souvent dans un reniflement réciproque, dans des joutes amoureuses, des investigations génitales ou un marquage olfactif fréquent. Par pistage d'individus équipés de radio-collier, Rothman et Mech (1979) ont appris que les couples établis opèrent des marquages plus fréquents que les loups solitaires et que les couples nouvellement formés le font plus fréquemment que les couples établis.

Des observations menées sur des loups en captivité aident à comprendre comment le comportement de cour d'un couple se synchronise quand le mâle et la femelle sont inexpérimentés. Les loups élevés par Eric Zimen en 1981 s'accouplèrent avec succès alors qu'ils n'avaient eu aucune opportunité d'apprendre avec des reproducteurs expérimentés. Le mâle « *Näschen* » trouva un grand intérêt à l'endroit où la femelle « *Finsterau* » avait uriné. « *Näschen* » avait presque toujours son corps au contact de celui de « *Finsterau* ». A la fin de février, pour la première fois, la femelle s'arrêta, bien que très peu de temps, quand le mâle essaya de la monter. Quelques jours plus tard, les choses progressèrent au point qu'elle se présenta d'elle-même à « *Näschen* » de côté, puis en face de lui, la queue en retrait. « *Näschen* » la monta et après de vigoureuses poussées, les deux se lièrent de la façon typique des Canidés. Chaque couple passe par les mêmes séquences de comportements. La durée de chaque phase est déterminée par le taux de folliculine ovarienne qui s'est développé et la maturité de chaque femelle (Packard-1985).

Tableau.2.2 : Ethogramme abrégé du comportement du loup ; modèle conceptuel des états internes associés aux essais comportementaux (voir également Tableau. 3.9)

Catégorie	Code	Modèle typique d'actions
Activité	A1	<u>Inactivité</u> : couché, debout, pas de mouvements
	A2	<u>Activité modérée</u> : marche, interaction, exploration, toilette
	A3	<u>Activité forte</u> : déplacement rapide, trotter, courir
Soin	S1	<u>Sollicitation d'attention</u> : gémissements, coups de langue, rouler sur le dos
	S2	<u>Rituel de sollicitation</u> : ramper, mordiller le museau, soumissions active et passive
	S3	<u>Donner des soins</u> : garde, porter les louveteaux, régurgiter, lécher, surveiller
Fuite/bagarre	F1	<u>Fuite</u> : avertir, regard fixe, posture de retrait, s'éclipser, se réfugier, abandonner
	F2	<u>Défense</u> : aboïement, grognement, poils hérissés, claquement de dents
	F3	<u>Bagarre</u> : pourchasser, faire face, mordre, immobiliser, bondir en avant
Attitude humble	H1	<u>Faible humilité</u> : oreilles dressées, posture haute, queue dressée, gratter le sol
	H2	<u>Humilité neutre</u> : oreilles sur les côtés, agiter la queue, s'accroupir pour uriner
	H3	<u>Fort humilité</u> : oreilles en arrière, posture basse, queue rentrée, tête baissée
Ingestion	I1	<u>Chasse</u> : trot directionnel, poursuite, renifler le sol, creuser
	I2	<u>Manœuvre</u> : saisir, se précipiter, bondir, secouer le cou, tenir
	I3	<u>Consommation</u> : mâcher, avaler, déchirer, boire, lécher
Entretien/maintien	E1	<u>Faible entretien</u> : apathie, tête pendante, regard absent, traîner les pattes
	E2	<u>Entretien normal</u> : se lécher, se gratter, secouer la tête, uriner, déféquer

	E3	<u>Forte maintenance</u> : se lécher de façon répétitive, se blesser, vomir, diarrhée
Proximité	P1	<u>Proximité brève</u> : approche, toucher du nez, s'étendre tout près
	P2	<u>Proximité modérée</u> : hurler en chœur, se rassembler, regarder par dessus l'épaule
	P3	<u>Proximité prolongée</u> : suivre, lutter/jouer, cérémonie de groupe,
Sexuel	Sx1	<u>Lien affectif</u> : suivre, pousser du nez, marche en parallèle
	Sx2	<u>Cour</u> : poser le menton, léger coup de tête, étreindre, caracoler ensemble
	Sx3	<u>Copulation</u> : accompagnement, queue effacée, monter, lien copulatoire

Notes : Modèle A : indicateur d'activité cardio-vasculaire mesuré par la variation des pulsations radiotéléométriques
Modèle S : indique l'état des besoins des jeunes (chaleur, nourriture) définis par la sérotonine (S2) et la prolactine (S3).
Modèle F : indicateur du taux d'adrénaline (F2) et de noradrénaline (F3).
Modèle H : indicateur du continuum de la sérotonine.
Modèle I : indicateur du taux de glucose et des acides gras dans le sang
Modèle E : Indicateur de un ou plusieurs paramètres sanguins au delà du niveau normal.
Modèle P : contrôle de l'activité de sérotonine
Modèle Sx : indicateur du taux d'hormones stéroïdes (œstrogène, testostérone et progestérone)

Le préœstrus

Il commence à se manifester vers la fin de l'automne/début de l'hiver avant l'apparition d'un écoulement sanguin vaginal. Au cours du préœstrus, il n'est pas étrange pour un mâle ou une femelle d'exprimer un intérêt non réciproque vis à vis d'un partenaire potentiel. Par exemple, chez Zimen, la femelle « *Finsterau* » se pressait contre « *Wölfschen* » en gémissant, se roulait sur le dos devant lui, tirait sur sa fourrure... mais plus elle devenait importune, plus il se mettait en retrait.

Une théorie de Packard (1989) avance que le comportement de cour d'une femelle au cours du préœstrus est affecté par les changements hormonaux associés à des niveaux croissants de gonadostimuline et aux variations du taux de folliculine dans le sang. Au cours de cette période, des marquages plus fréquents du mâle ainsi que le début de quelques confrontations entre mâles dès la fin de l'automne peuvent être liés au taux élevé de testostérone antérieurement au préœstrus de la femelle. Pour les mâles adultes, la valeur moyenne du taux de testostérone varie de 105 à 408 ng/ml.

L'œstrus

La phase de l'œstrus commence chez les femelles avec la présence de traces de sang au niveau de la vulve associées à l'évacuation des cellules desquamées perdues au cours de la rapide croissance de la paroi utérine. C'est aussi à partir de ce moment là que les mâles commencent à s'intéresser aux odeurs de l'urine et de la vulve des femelles. Cette exploration olfactive définit la durée du comportement de cour des mâles, elle s'amplifie avec l'approche de la période de réceptivité mais elle intrigue aussi curieusement les mâles des couples nouvellement formés et sexuellement inexpérimentés (Asa-1995). Typiquement, une femelle dans cet état gambadera devant son compagnon, frottera sa joue ou son museau et posera même une patte sur le dos de son partenaire ; elle ira jusqu'à présenter son arrière train tout près de son nez (Schenkel-1947). Ces comportements (Tab. 2.2) correspondent à une sollicitation active ou préreceptive de l'accouplement. Cependant, la fréquence de ces sollicitations varie selon les individus et les plus solliciteuses ne sont pas forcément les plus convaincantes pour les mâles, surtout pour le mâle reproducteur (Zimen-1981).

Lorsque la femelle devient réellement réceptive, deux comportements caractéristiques apparaissent alors : **(1)** en présence du mâle, elle dégage systématiquement sa queue sur le côté pour présenter sa vulve. **(2)** elle se tient debout solidement, écartant même légèrement les pattes arrière pour plus de stabilité quand le mâle fait une tentative de monte. Cette réceptivité semble correspondre à l'élévation du niveau de progestérone après la première phase débutée par l'œstrogène au cours du préœstrus.

Le mâle peut répondre aux stimuli visuel et olfactif de la femelle en lui léchant la vulve puis en la chevauchant. Les mâles inexpérimentés peuvent se tromper et monter la femelle par le devant ou par le côté sans pouvoir bien se situer. Si la femelle n'est pas tout à fait réceptive, elle peut repousser le mâle en l'agressant, en grondant, en s'écartant délibérément ou en se couchant au sol.

Dans une séquence copulatoire réussie, des poussées pelviennes rapides et puissantes se succèdent tandis que les pattes avant du mâle étreignent les flancs de la femelle. Lorsque l'éjaculation du mâle débute, la poussée finale se prolonge un peu et ses pattes arrière décollent légèrement du sol. Pendant la poussée pelvienne, le bulbe caverneux situé à la base du pénis gonfle et verrouille ce dernier dans le vestibule vaginal de la femelle (Fuller-1962). Le mâle descend alors de la femelle et tous les deux se tiennent derrière contre derrière jusqu'au moment de la séparation

provoquée par le désenflement du bulbe caverneux après un temps variable de 10 à 25 minutes (Mech-1970). Le lien peut être plus court si la femelle est excitée et se débat ou si d'autres individus interagissent avec insistance envers le couple lié.

Durant la phase du lien copulatoire, outre le renforcement de l'attachement du couple, la femelle répond à la stimulation du bulbe pénien par des contractions rythmiques du muscle de l'utérus de sorte que le sperme soit envoyé vers le fond de l'utérus et vers les ovaires (Evans-1999). Le nombre de copulations par œstrus varie selon les individus, allant de un à onze avec une moyenne de six pour une durée de l'œstrus dépassant rarement une semaine. En captivité, quelques-uns d'entre eux ont parfois été observés dépassant une quinzaine de jours (Zimen-1981).

La gestation

Après l'accouplement, un niveau élevé du taux de progestérone (10 à 19 ng/ml) est maintenu selon que l'état de gestation est ou non activé (Packard-1980). Etant donné que les ovulations sont spontanées, il n'y a donc pas de polyœstrus chez les Canidés (Asa-1995). On appelle « pseudo prégnante » une femelle qui s'est accouplée mais qui n'entre pas en gestation même si elle peut présenter certaines modifications physiques ou comportementales généralement associées à une gestation réelle. Bien que du lait puisse être tiré de ces femelles, cette sécrétion est probablement non fonctionnelle. Aucune donnée actuellement publiée n'existe qui concernerait une de ces femelles ayant allaité des petits (Moehlman et Hofer-1997), les seuls cas rapportés d'allaitement coopératif chez des loups ont tous concerné des femelles en état de gestation (Packard-1980, Fentress et Ryon-1982).

Compte tenu de la structure sociale de la meute qui ne tend généralement pas à la polygamie active, les mâles sont moins incités que les chiens par exemple à délaisser leur partenaire en état de gestation. Ils n'hésitent pas à prendre en charge les soins de nourrissage de la mère à la tanière puis des louveteaux au moment opportun de l'après mise-bas. Ces soins peuvent être indirects (participation au creusement de la tanière, protection, nourrissage de la femelle) ou directs (défense, nourrissage des louveteaux).

Tanières et lieux de vie : soins indirects

Sans être une condition préalable, l'expérience de la femelle peut influencer le choix de l'emplacement des tanières à creuser sur un site. Au cours de sa première gestation, une femelle élevée par Zimen (1989) creusa plusieurs petits trous en plusieurs endroits de son enclos, de préférence dans un sol sablonneux, sous une souche, le sol étant facile à creuser et la voûte de la tanière étant protégée par les racines étendues d'un vieux pin.

Lorsque la femelle a fait son choix de l'emplacement, parfois relativement longtemps avant la mise-bas, d'autres membres de la meute gardent un contact avec elle mais le degré d'association varie d'une présence insistante au plus complet désintéret (Gardner et Foster-1991). Les dates de mise-bas mentionnées dans plusieurs études de terrain correspondent généralement à celles observées à la même latitude chez des loups en captivité de la même façon que le sont les dates d'accouplement et de préparation des tanières (Servin-1997). De même que les sites de rendez-vous, les sites de tanières sont généralement situés loin des zones périphériques du territoire. Dans la FNS, seulement 11% des 29 tanières étaient localisées à un km des limites du territoire (Ciucci-1992), une zone où 56% des loups attaqués par d'autres loups sont morts (Mech-1994). Une distance entre des sites de tanières de deux meutes voisines a été mesurée à 45 km dans une population du centre-sud d'Alaska (Ballard-1983).

Les caractéristiques des tanières varient selon leur emplacement. Dans la toundra gelée, en dessous du cercle arctique, une meute utilisa des crevasses sur une crête rocheuse, une fente peu profonde et une grotte. En Alaska, beaucoup de tanières sont creusées sur des falaises sablonneuses. Là où l'épais tapis de racines de la végétation est intact, la voûte de la tanière est naturellement consolidée ; cependant, quand la végétation est clairsemée, la voûte peut s'effondrer, aboutissant au creusement d'entrées multiples (Clark-1971).

Les hypothèses concernant les mécanismes primaires associés au comportement des loups pendant la période de préparation des tanières sont les suivantes :

1. Pour les femelles en gestation ou pseudo gestantes, l'élévation du taux de prolactine est associée au fait de creuser la tanière.

2. La femelle reproductrice est souvent le centre d'intérêt de son compagnon et des autres membres de la meute qui sont stimulés pour l'aider.
3. Le creusement de la tanière et la présence de jeunes de l'année et de subalternes sur le site peuvent être la conséquence d'un niveau lent de maturation et du cycle de prolactine chez les loups préreproducteurs des deux sexes.

Les données sont actuellement insuffisantes pour confirmer ces hypothèses mais les observations dont nous disposons tendent à les réfuter en ce qui concerne les effets de la prolactine (Thiel et al.-1997). Dans une perspective déterministe, les hypothèses avancées sur les raisons qui conduisent les membres non reproducteurs d'une meute à prendre indirectement soin des louveteaux (creusement de la tanière) pourraient être (Asa et Valdespino-1998) :

1. La recherche d'une meilleure option pour favoriser la dissémination des gènes qu'ils partagent avec leur famille tant qu'ils ne sont pas eux-mêmes devenus reproducteurs.
2. L'entretien et l'encouragement des liens sociaux dans la meute.
3. L'acquisition de l'expérience en attendant le moment où ils seront eux-mêmes reproducteurs.

Les soins alloparentaux donnés par des individus non reproducteurs au sein de la meute pourraient permettre à la femelle reproductrice de rester continuellement avec les louveteaux quand les proies ne sont pas facilement disponibles à proximité de la tanière.

Les louveteaux restent dans la tanière ou dans ses environs immédiats durant les huit premières semaines mais ils peuvent être déplacés vers un autre site si leur mère le décide pour une raison de sécurité par exemple (Mech-1998). De huit à vingt semaines environ, ils vont vivre dans une zone composée de pistes entrecroisées et de différentes aires de jeux où plusieurs endroits leur permettront également de se réfugier tous ensemble. Ces endroits privilégiés de regroupement familiaux et de vie post-natale des louveteaux sont connus sous le nom de « sites de rendez-vous » ou « lieux de vie » (Harrington et Mech-1978). Le temps passé par les louveteaux à la tanière, le nombre de centre d'activités dans un lieu de vie et le nombre de lieux de vie utilisés au cours de la saison d'été sont très variables et peuvent être liés aux variations annuelles des déplacements des proies (Schackelton-1982).

Sur les lieux de vie, quasiment tous les membres de la meute apportent à leur manière, de façon inégale, des soins indirects aux louveteaux, qui en défendant le territoire, qui en rapportant plus ou moins de la nourriture à la femelle reproductrice, aux autres adultes et aux louveteaux. Les observations ont montré qu'en ce domaine, l'agressivité envers les intrus augmentait chez les mâles, que le sexe, l'âge et le degré d'affiliation des individus influençaient la présence sur un lieu de vie et que les meutes les plus grandes réussissaient mieux à défendre le territoire. Un aboiement prolongé est une réponse défensive aux déplacements imprévus d'un intrus à proximité du site de rendez-vous. Un jour, alors que je venais de changer de place d'observation de la meute de l'île d'Ellesmere, un jeune de l'année aboya ainsi une vingtaine de fois jusqu'à ce que la femelle et ses quatre louveteaux reviennent calmement de la prairie à découvert où ils se trouvaient, vers la tanière, dans une grotte (Mech-1978).

Naissance et développement des louveteaux

La naissance et le développement des louveteaux suivent, à quelques détails près, le même processus que ce qui a pu être observé chez les chiens (Scott-1967), aussi semble-t-il judicieux d'adopter la classification des périodes proposée par Scott et Fuller (1967) aux loups. Ces auteurs reconnaissent quatre périodes essentielles de développement :

- La période néonatale (2 premières semaines).
- La période de transition (troisième semaine).
- La période de socialisation (de la 4^{ième} à la 12^{ième} semaine).
- La période juvénile (de la 13^{ième} semaine à la maturité).

Dans la période de socialisation, Packard (1992) fait référence à une phase de dépendance au lait, à une autre de transition vers la nourriture solide puis à une dernière phase concernant le sevrage, émettant l'hypothèse que ces phases pouvaient être affectées par la disponibilité de nourriture, les conditions d'allaitement ou encore l'exigence des louveteaux (taille de la portée).

Période néonatale

Lorsqu'ils naissent, les louveteaux sont de couleur foncée, ils sont sourds et aveugles. Leurs oreilles tombantes et minuscules et leurs faces foncées accentuent la rondeur de leurs têtes. Dans les heures qui suivent la naissance, ils ont le réflexe de téter en réponse à un objet doux ressemblant à une mamelle qui leur touche les lèvres. Quand la femelle entre dans la tanière et s'étend près d'eux, les petits s'agitent et se précipitent en rampant sur leurs courtes pattes pour atteindre le ventre chaud et remuent la tête jusqu'à ce qu'ils trouvent une mamelle et se mettent à téter en griffant de plaisir le ventre de leur mère. Certains s'assoupissent alors en inclinant la tête puis se réveillent brusquement et recommencent à téter. La femelle leur lèche le ventre dans la partie inguinale pour les amener à uriner et à déféquer puis consomme les produits jusqu'à ce que les petits soient assez grands pour aller éliminer en dehors de la tanière. Après quoi, ils s'endorment tous ensemble, blottis les uns contre les autres, voire les uns sur les autres, en une pile instable d'où chacun peut dégringoler à tout moment.

Durant cette période, les comportements des louveteaux sont à peine un peu plus qu'un éventail de réflexes conditionnés tels que chercher de la chaleur, pousser du nez, téter, dormir, éliminer, gémir lorsqu'ils ont froid ou faim, qu'ils sont seuls ou qu'ils se font mal... Cependant, au fur et à mesure que leurs sens et la coordination motrice se développent, les réflexes se transforment en actions interactives (Scott et Fuller-1965). Par exemple, la position prise lors du léchage maternel pour conduire à uriner évoluera vers la position « couché sur le dos » interprétée par la suite comme le comportement de « soumission passive » destiné à inhiber un comportement agressif d'un adulte envers un subordonné (Schenkel-1967).

Période de transition

Les yeux des louveteaux s'ouvrent vers le 12^{ième}, 13^{ième} jour, sensiblement au moment où ils commencent à coordonner leurs mouvements pour pouvoir se tenir debout et progresser. En premier, ils explorent la tanière puis se déplacent un peu plus loin chaque fois. Trébuchant et titubant, ils progressent vers la lumière, apparaissent au grand jour et se tiennent debout à l'entrée pour regarder le monde extérieur pour la première fois. Il n'est pas rare alors de les voir repartir rapidement vers le fond de la tanière, saisis d'une peur inexplicable.

Progressivement, l'un ou l'autre des plus intrépides sortira explorer un peu plus loin, ils finiront tous par sortir, ils joueront, s'étendront, téteront encore si la mère est tout près, puis se reposeront quelques instants avant de bondir maladroitement dans la ronde pour de nouveau jeux à l'entrée de la tanière. Comme nous l'avons signalé plus haut, les louveteaux nouveau-nés sont relativement sans défense et leurs sens auditif et visuel sont quasiment inexistant comparés à leurs sens olfactif et tactile mais, les connexions neurales s'effectuant rapidement, le système sensoriel en entier ainsi que la coordination motrice se développeront durant les quelques jours de la période de transition (Mc-Léod et Fentress-1997). Au cours des premières sorties de la tanière, les louveteaux apprennent à reconnaître les membres de la meute et les premières interactions avec eux vont avoir d'importantes implications définitives dans le contexte social spécifique d'apprentissage (phénomène d'imprégnation).

Période de socialisation

A partir de la 4^{ième} semaine après leur naissance, les louveteaux commencent à devenir autonomes et explorent de plus en plus leur environnement immédiat (Fuller-1989). Ils commencent à recevoir de plus en plus souvent les soins de la plupart des membres de la meute et ingèrent maintenant de la nourriture solide. Ils passent de plus en plus de temps à l'extérieur de la tanière, en interactions avec les adultes ou entre eux-mêmes. Un jour d'observations sur la meute d'Ellesmere, les cinq louveteaux chahutaient autour de la mère allongée à l'entrée de la tanière lorsque nous avons essayé de nous rapprocher. La louve se mit aussitôt debout et escorta les petits à l'intérieur de la grotte, suivie par une jeune femelle de l'année. Un peu plus tard, alors qu'ils remettaient le nez dehors, ils disparurent d'eux-mêmes rapidement à l'intérieur dès qu'ils nous aperçurent. Plus tard encore, lorsqu'un jeune mâle entra dans la grotte, un louveteau le suivit en se dandinant.

Au début de cette même période, les louveteaux sont assez grands pour téter debout durant quelques minutes lorsque la mère les appelle et se laisse faire relativement peu longtemps dans la continuation du sevrage qui se

terminera vers la 8^{ème} semaine (Packard-1992). Lorsqu'un louveteau s'éloigne hors de la zone de sécurité estimée par la louve, celle-ci le ramène en le portant délicatement par la peau du dos (Tab. 2.2). En déplacement entre deux sites de tanière, les traînants sont également transportés dans la gueule des adultes, plus souvent des femelles subalternes même non allaitantes (Mech-2000). Le comportement de suivi des adultes est rapidement façonné pour réagir dès qu'un déplacement intentionnel se précise pour aller vers un autre site de vie.

Vers l'âge de cinq semaines, les louveteaux sont suffisamment coordonnés pour chercher d'eux-mêmes un abri les protégeant du mauvais temps ou d'un éventuel prédateur. Leur système sensoriel est complètement développé et leur appareil digestif leur permet la digestion de morceaux de viande relativement gros qu'ils avalent bien que leur dentition de lait apparente soit encore un peu faible pour déchiquter la nourriture.

Entre cinq et dix semaines, les louveteaux passent de l'état de dépendance à celui d'individus actifs engagés dans l'apprentissage de leur environnement physique et social (Hawkin-1977, Jensen-1993, Mc-Léod et Fentress-1997). S'il survient une raréfaction de la nourriture, les louveteaux ont encore la possibilité de se nourrir de lait comme alternative, même si leur croissance peut en souffrir au cours de cette période et peut-être s'accroître un peu plus tard. Concernant le sevrage, la durée des périodes d'allaitement des louveteaux de l'île d'Ellesmere diminuait de 1 mn en moyenne jusqu'à la 9^{ème} semaine et les intervalles entre les périodes d'allaitement ont atteint en moyenne dix heures, jusqu'à ce que les louveteaux ne sollicitent pas davantage d'être nourris. Le sevrage n'est jamais apparu être associé à des interactions agonistiques comme cela a été parfois rapporté chez les chiens (Scott-1965). Il nous est apparu au contraire qu'en théorie, le degré conflictuel de la période de sevrage pouvait être lié à l'apport de nourriture en même temps qu'à la taille de la portée (Malm et Jensen-1996).

Durant la période où l'indépendance à l'égard de l'allaitement croit, la réponse des louveteaux est alors de chercher lequel des membres de la meute sera le plus disponible pour les approvisionner. Quand un louveteau repère un de ces membres, il se précipite vers lui dans un mouvement effréné de balancement de l'arrière train et de la queue pour lui donner de rapides et insistants coups de museau et de langue au coin de la gueule (Fig. 2.5). Si l'adulte a l'estomac plein, ce stimulus semble irrésistible à le faire naturellement régurgiter une bonne partie de ce qu'il a lui-même ingurgité. Dans 76% des 115 cas de régurgitation observés, les adultes ont donné de la nourriture à l'endroit où ils ont croisé les louveteaux ; dans 11% des cas, les louveteaux ont poursuivi l'adulte entre 10 et 50 mètres et dans le reste des cas, soit 13%, ils ont mené la poursuite sur près de 800 mètres (Mech et alt.-1999). Vers la fin de la période de sevrage, les louveteaux âgés d'environ deux mois sont suffisamment mobiles et ont assez d'endurance pour suivre les adultes jusqu'aux carcasses tuées à proximité.

Les jours d'abondance, les louveteaux cachaient de la nourriture autour du site de vie, remplissant essentiellement les caches avec des morceaux de viandes qu'ils trouvaient quand les adultes rendaient moins de nourriture. Il semble donc que les habitudes de cache sont dès l'origine fortement stéréotypées (Phillips-1990), laissant supposer une programmation neuroendocrinienne. En découvrant trois caches où de la nourriture avait été déposée, Mech estima qu'en moyenne, 1,25 kg de viande était emmagasiné par cache.

Au cours de la période de socialisation, la durée des périodes d'activité des louveteaux augmente. Ils apprennent les limites de leurs interactions avec d'autres membres du groupe et les séquences de bagarres deviennent plus complexes entre eux. Théoriquement, à cet âge, l'état cardio-vasculaire se développe avec l'activité et les différences individuelles peuvent commencer à apparaître (Folk et alt.-1970). A cette même période, ils se familiarisent également avec les membres de la meute, acquérant ainsi les informations qui influenceront plus tard leur comportement social, particulièrement lors des rencontres avec des individus étrangers plus ou moins hostiles.

Jeux

En se basant sur ses observations de la meute de l'île d'Ellesmere au cours de la saison d'éducation des louveteaux, Mech (1988) insista sur l'importance du jeu dans la socialisation des loups. Il observa très peu d'interactions de dominance en dehors du contexte des disputes pour la nourriture. Il dénombra moins de comportements conflictuels que de comportements cohésifs dont la plupart se terminaient d'ailleurs souvent en séquences de jeux sociaux. Cependant, tous les chercheurs ne sont pas d'accord sur la définition du mot « jeu » chez les loups. Les caractéristiques typiques de jeu comprennent en principe : **(1)** des actions observées également dans d'autres contextes (rôder, bondir, poursuivre, donner des coups de pattes...). **(2)** des signaux de communication (incliner la tête, agiter la queue, grimacer...). **(3)** des mouvements répétés et exagérés indiquant une qualité agréable (approcher, se retirer, bondir, sauter, galoper...). **(4)** l'échange de rôles (le chasseur devient le chassé...) impliquant

une participation mutuelle. La finalité du jeu peut également apparaître lorsque des louveteaux découvrent un nouveau stimulus tel que l'eau (Coscia-1993).

Des études détaillées sur les habitudes de jeux chez les louveteaux ont amené les chercheurs à ne pas seulement définir des règles absolues applicables à toutes les attitudes mais aussi à en interpréter les probabilités relatives. Par exemple, chez un louveteau de quelques semaines, il apparaît à l'humain qu'il est plus facile dans une séquence de jeu de tenter une approche latérale que frontale puisque mécaniquement, il sera plus facile de faire basculer l'autre. Peut-on admettre alors que le louveteau assaillant a aussi développé cette observation et qu'il a appris les conséquences de ses actes ? (Havkin et Fentress-1985). Avec l'expérience se développent des tactiques de contre-attaques efficaces et cette capacité d'apprendre par le jeu peut fournir une base solide d'évolution vers le futur rôle de prédateur qu'aura à tenir plus tard le louveteau. D'autres capacités sont également développées par le jeu telles que l'exercice en relation à la condition physique, le développement musculaire, l'acquisition de techniques de chasse et de capture de proies et la tendance naturelle à se tenir ensemble pour former une unité capable de survivre plus efficacement.

Soins aux louveteaux

Au cours des deux premiers mois après leur naissance, la mère participe directement aux soins des louveteaux en leur procurant la chaleur nécessaire, en choisissant un environnement propre et sec qu'elle maintiendra propre, et en les allaitant. Aidé par les autres adultes de la meute, le père participe quant à lui indirectement aux soins sous forme de défense du site, défense de la tanière, chasse et approvisionnement en nourriture. Aucun adulte, ni le père n'est généralement admis à pénétrer dans la tanière (Fentress-1982). A partir de la 4^{ième} semaine déjà, la mère peut quitter temporairement la tanière pour participer à quelques courtes séquences de chasse ou pour aller se reposer au dehors. Une observation de quelques meutes du Yellowstone a montré une plus grande différence d'assistance aux soins des louveteaux entre le mâle et la femelle durant le premier mois de naissance qu'au second mois : dans 44% des 9 meutes observées, cette différence est tombée à zéro à partir de la 5^{ième} semaine d'âge (Thurston-2002). En clair, la femelle seule s'occupe des louveteaux durant le premier mois, puis le mâle et les autres adultes commencent à s'en occuper également à partir de la 5^{ième} semaine, lorsqu'ils commencent à sortir de la tanière.

Régurgitation

Durant la période des naissances, quand le mâle reproducteur trouve de la nourriture, il revient à la tanière et présente cette nourriture à la mère des petits, soit en la lui portant dans la gueule pour des proies de petite taille, soit en la lui régurgitant (Mech-1999). Lorsque les louveteaux sont à l'extérieur de la tanière, le mâle alpha et les autres régurgitent la nourriture directement aux louveteaux qui viennent les solliciter. La mère peut également essayer de profiter d'une partie de cette nourriture et la délivrer plus tard aux louveteaux. Quand elle se joint à la meute pour chasser, elle rapporte directement la nourriture aux louveteaux.

Dans la meute d'Ellesmere, le ratio de régurgitation par le mâle alpha, comparé à celui de la femelle, varia chaque année et l'effet relatif d'approvisionnement de la femelle n'était pas lié à la taille de la portée (Mech-1999). Concernant la quantité de nourriture nécessaire à approvisionner de la part des adultes, Mech suggéra que la mère pouvait généralement maintenir sa condition nutritionnelle au cours de l'été parce qu'alors, les proies sont abondantes. De plus, elle se déplace peu au cours du mois ou après le mois de la parturition et elle est, pour l'essentiel, nourrie par le mâle et les autres membres de la meute (Fig. 2.6).

Chez les loups, la monogamie ne semble pas être une obligation dans le sens défini par Kleiman (1977), qui suppose que les soins donnés par le père ne sont pas essentiels. Au moins une observation a montré qu'une femelle avait élevé seule ses louveteaux sans aucune aide des autres membres de la meute. D'autres exemples concernent des mères, voire des pères ayant élevé des louveteaux après avoir perdu leur partenaire (Jimenez-1994).

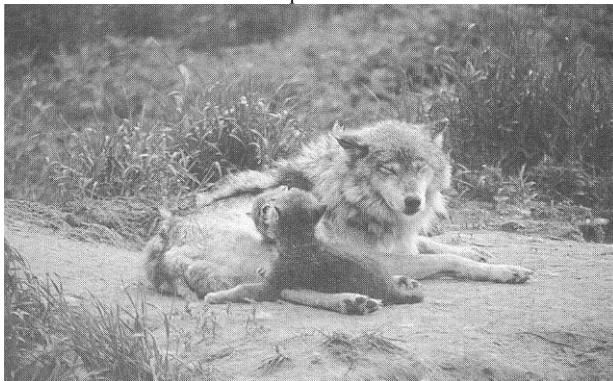
Au cours du second mois, quand les louveteaux commencent à ingérer de la nourriture solide, les soins biparentaux deviennent plus équilibrés. Les deux parents partent parfois ensemble à la chasse mais la femelle continue à les allaiter, à les nourrir, et passe encore la plupart de son temps sur le site de vie. Dans la meute d'Ellesmere, le mâle alpha s'absentait occasionnellement pour parfois plus d'une journée. La régurgitation des adultes se fait généralement en une ou plusieurs fois selon la sollicitation des louveteaux, dans les cinq à trente minutes après leur retour de la chasse, dans la fourchette de 1,5 à 7 kg de quantité, selon la taille de la portée, la grosseur des morceaux de viande ou encore le savoir-faire individuel dans la concurrence alimentaire.

Les louveteaux réussissent à entrer en compétition avec leur mère et leurs frères et sœurs plus âgés pour la viande régurgitée, recevant ainsi 80% de l'ensemble des régurgitations observées sur six périodes dans la meute de l'île d'Ellesmere (Mech-1999). La femelle nourricière a reçu 14% des régurgitations, principalement de la part de son compagnon et principalement au cours des périodes néonatales et de transition. Les autres membres de la meute régurgitaient environ pour moitié pour les louveteaux et eux-mêmes ne recevaient que les 6% restant. Le modèle général du principe de régurgitation semble être le même pour les loups en captivité (Fentress et Ryon-1982).

Fig. 2.5 : Comportement de sollicitation de la régurgitation par un louveteau.
Ce comportement persiste à l'âge adulte mais se ritualise pour apaiser un conflit entre adultes.



Fig. 2.6 : Adultes et subadultes des 2 sexes d'une meute prennent soin des louveteaux et sont très tolérants à leur égard.



Utilisation du lieu de vie

Si la mère reste avec les louveteaux la plupart du temps durant les quatre premières semaines, le temps où ils restent seuls après cette période est variable (Gardner et Foster-1991). Chapman (1977) estima que les louveteaux restaient sans surveillance entre 40 et 73% du temps qu'il a passé à observer chacune des trois meutes du parc national Denali. Dans des conditions de nourriture abondante, les louveteaux étaient laissés seuls 5 à 15% du temps passé à contrôler chacune des deux meutes dans le centre sud de l'Alaska (Gardner et Foster-1991). Il est difficile d'interpréter cette variation entre les observations puisque la présence d'une carcasse près du lieu de vie influençait le mode d'assistance à la tanière (Jedrzejewski et al.-2001).

Dans les rares occasions où Murie (1944) put observer une femelle allaitante quitter le site de la tanière avec les membres de la meute, il dit l'avoir vu courir comme si elle était de bonne humeur, semblant heureuse de faire partie d'une expédition avec les autres. Malgré tout, elle revint plus tôt que les autres sur le site où étaient les louveteaux.

Ecole familiale de chasse

L'intégration des louveteaux parmi les membres de la meute entre la période de sevrage et celle de l'éventuelle dispersion hors du groupe natal est particulièrement importante pour eux dans l'apprentissage des techniques de chasse. En 1988, nous avons suivi sur l'île d'Ellesmere la première sortie des louveteaux alors âgés de trois mois qui accompagnaient les adultes : « le mâle alpha disparut à un moment donné derrière la crête d'une colline. Peu de temps après, on entendit les cris poussés par un lièvre arctique levé et capturé par le chasseur. Nous espérions alors que les louveteaux allaient s'élancer et profiter de cette première leçon de chasse. Au lieu de cela, ils partirent en courant vers l'abri le plus proche. Cependant, lorsque le mâle revint avec le lièvre dans la gueule, les louveteaux se

précipitèrent et il leur posa la carcasse devant eux. Peut-être venaient-ils finalement d'apprendre à associer la viande et le repas aux cris du lièvre ».

La tendance des loups à chasser et à capturer de petits animaux semble être génétiquement programmée puisqu'elle ne nécessite aucun apprentissage particulier, le comportement de poursuite étant inné chez un prédateur (Sullivan-1979), de même que le comportement stéréotypé de la majorité des Canidés de se ramasser et de bondir sur le point précis où ils ont localisé le bruit d'une souris (Fox-1975).

A l'âge de trois mois, les louveteaux sont pleins d'énergie, probablement plus pour suivre les parents à la chasse que pour rester inactifs sur le site de vie. Ils n'hésitent pas à suivre également les déplacements des adultes entre différents sites lorsque des carcasses de proies tuées depuis plusieurs jours subsistent encore à proximité et sont régulièrement visitées par l'un ou l'autre en quête de quelque nourriture. Entre quatre et dix mois, bien que n'ayant pas encore atteint leur taille définitive, les juvéniles suivent régulièrement les groupes de chasse adultes comme à une sorte « d'école terminale » pour apprendre et peaufiner leurs aptitudes naturelles de prédateurs. Entre dix et trente six mois, la plupart des loups se dispersent de leur meute natale en fonction des interactions complexes et subtiles qui vont orienter dans chaque groupe le mode, la raison et le moment de partir, sans que ce soit nécessairement d'ailleurs pour une raison conflictuelle.

COHESION ET CONFLITS AU SEIN DE LA MEUTE

Dans la littérature populaire, les loups sont souvent, et à priori, représentés comme vivant dans une hiérarchie linéaire et rigide de dominance basée sur une sorte d'agressivité naturelle de chaque individu (Fig. 2.7.A). Je suis un peu désarmé pour décrire les relations sociales à ce niveau observées dans des meutes en captivité car j'y ai rarement trouvé cette agressivité dont on parle tant. J'ai plus souvent observé des meutes dans lesquelles les louveteaux jouaient entre eux, souvent rejoint par un ou plusieurs jeunes de l'année, parfois par le mâle alpha. J'ai plus souvent observé des meutes se reposant, les individus se tenant les uns à côté des autres, se touchant, se léchant, se frottant de plaisir dans des échanges exubérants après leur sieste ou trottant ensemble pour explorer une partie de la forêt. De nombreux auteurs ont perçu dans leurs écrits la vie en meute comme une sorte d'équilibre entre les comportements cohésifs et conflictuels ; ils décrivent les comportements de soumissions (active et passive) inhibiteurs de l'agressivité comme la persistance de la sollicitation de soins de la progéniture chez les adultes qui restent dans la meute plus longtemps.

Peut-être l'importance relative de la dominance au sein d'une meute varie-t-elle avec sa composition, la disponibilité de nourriture ou même... le regard de l'observateur..., mais que signifie en réalité comportement cohésif et conflictuel ? Le comportement cohésif est celui qui amène les loups à se rassembler et le comportement conflictuel est celui qui consiste à se tenir à l'écart au lieu de partager avec la famille (Fentress-1987). Dans le tableau 2.2, les actions des catégories « soins, proximité et sexuelles » servent souvent à la fonction cohésive tandis que celles des catégories « fuite/bagarre et attitude humble » sont souvent associées au comportement conflictuel. Cependant, n'importe quelle action peut se situer dans plusieurs contextes ; par exemple, un regard fixe peut agir aussi bien, selon le contexte, envers la cohésion qu'envers le conflit.

Nous avons vu que si les meutes sont très souvent des familles, les liens de base de cette famille favorisent normalement la cohésion. Cependant, dans une perspective déterministe, chaque individu doit également assurer sa propre survie en premier et ne peut alors se mettre totalement au service des parents ou du groupe. Dans ce cas, lors de périodes de pénurie alimentaire, la compétition peut-elle être vue comme un moyen d'assurer la survie de la famille à long terme. De ce point de vue, les aspects suivants de la cohésion sociale et des comportements conflictuels au sein de la meute sont à préciser :

1. Le concept de hiérarchie et de dominance.
2. La variabilité des personnalités et des tempéraments individuels.
3. Les conflits interspécifiques d'accès à la nourriture et à la reproduction.
4. Le statut de leader.
5. Les conflits intraspécifiques.

Hiérarchie et dominance

Une première approche simpliste de la hiérarchie pourrait définir une hiérarchie linéaire directe du genre : le dominant qui s'impose à tous ses partenaires dans tous les secteurs de la vie sociale, c'est le mâle « alpha ». L'individu « bêta » sera, en la circonstance, celui qui s'imposera aux autres mais capitulera devant l'alpha... et ainsi de suite... (Fig. 2/7.A) Ce concept linéaire a été adopté et perpétué par les matériaux pédagogiques concernant la vulgarisation des comportements des loups (Savage-1988, Lawrence-1993, Mc. Intyre-1993) et chacun peut en effet faire la différence entre le loup alpha et un subordonné en notant lequel porte la queue haute au moment de la rencontre. Cependant, dans la plupart des meutes, les dynamiques familiales sont bien plus complexes et la réflexion scientifique sur le concept de dominance s'est quelque peu enrichie depuis quelques années.

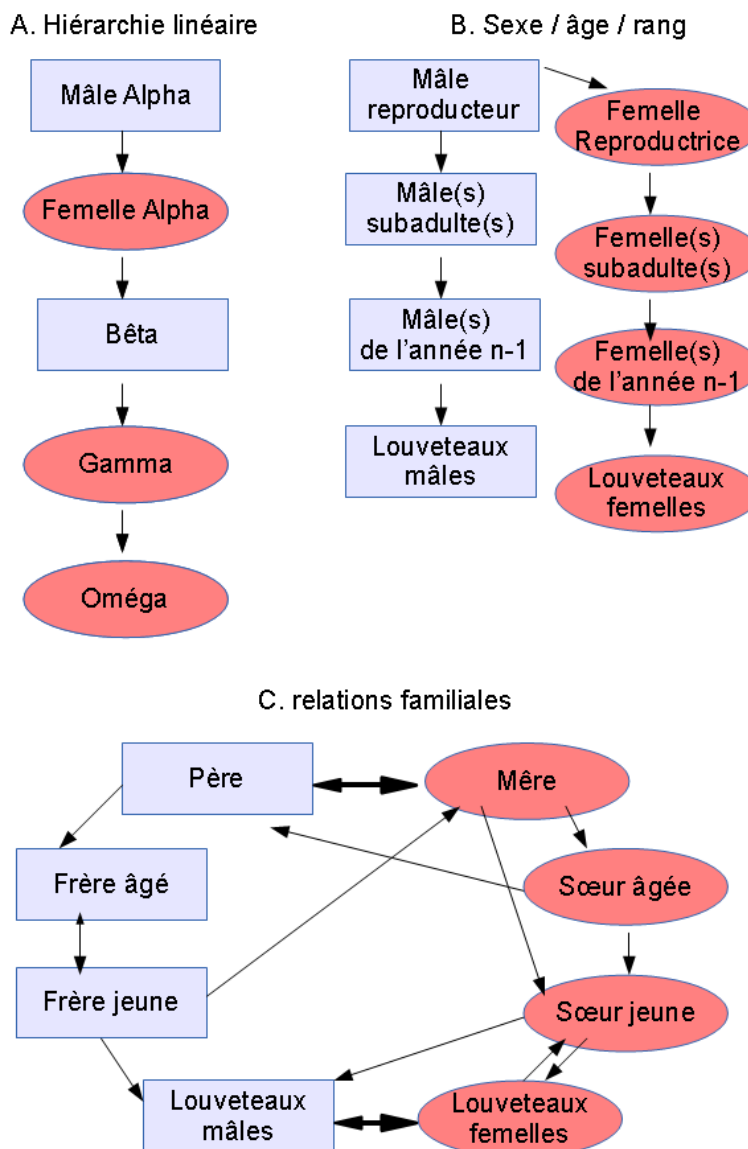
L'ouvrage classique de base a été réalisé en 1947 par R. Schenkel sur une meute de dix loups observée dans un enclos de 200 m². Dans son ouvrage, Schenkel parle en effet de deux ordres hiérarchiques en fonction des sexes, du statut de dominance, du rang social et d'une hiérarchie nettement définie. Dans les années 1960, le professeur Tinbergen, personnalité éminente pour ses études sur le comportement animalier, décrivait un ordre similaire chez les chiens esquimaux du Groenland : « Dans chaque groupe, un chien vit dans une sorte de paix armée. C'est le résultat d'un ordre très strict dans la meute, un chien est dominant et peut intimider tout autre individu d'un simple regard ; le chien suivant évite ce tyran mais de la même façon, il toisera le chien subordonné. Nous pensons que ceci décrit l'organisation fondamentale d'une meute de loups ».

Mech (1970), citant Schenkel, supposait également que les loups démontraient un ordre de dominance linéaire dans chaque sexe (Fig. 2.7.B). Ce modèle conceptuel largement structuré selon l'âge fut renforcé par l'étude de Zimen (1976) sur une meute en captivité qu'il constitua par le regroupement de loups sans lien de parenté provenant d'origine différente (cette information est importante car il ne s'agissait pas d'une famille composée des parents et de la progéniture comme c'est le cas général des meutes). Plus tard, plusieurs chercheurs qui ont observé de plus grandes meutes sur plusieurs années et dans un large éventail de contextes différents ont rejeté l'hypothèse que toutes les meutes pouvaient correspondre au modèle de hiérarchie linéaire initial (Lockwood-1976, Packard-1980, Zimen-1981, Mech-1999). De plus, Mc. Donald (1987) mit en évidence que les différences de tempérament mesurées chez des louveteaux en captivité n'avaient pas de rapport avec la probabilité de reproduction dans une famille nucléaire classique, ce qui n'est pas le cas chez un individu pré-adulte qui peut apparaître (et s'imposer) dans le groupe comme un futur leader, donc qui aura un accès privilégié à la reproduction (obs. pers.).

D'après les études menées sur un vaste échantillonnage de meutes pendant de nombreuses années (Fig. 2.1), j'ai tendance à penser que le comportement alpha se profile comme une disposition interne, cette disposition variant avec l'état de santé ou l'environnement social et physique, de la même façon que les « humeurs » humaines sont influencées à la fois par le tempérament (prédisposition héréditaire innée) et le caractère (les manières apprises). Zimen (1982) exprima une notion similaire en utilisant l'expression : « hiérarchie de dominance graduée selon l'âge » pour illustrer le modèle de confrontations dans les meutes de loups. Selon lui, les juvéniles sont typiquement plus humbles dans les interactions avec les adultes, aussi, les plus âgés intimident-ils plus les plus jeunes. Les compagnons de portée se disputent généralement entre eux au cours de jeux parfois brutaux mais ils sont disciplinés par les adultes. Lorsqu'ils deviennent matures, les confrontations se produisent plus souvent entre individus de même sexe. Ce modèle a ainsi pu être présenté d'abord comme une « hiérarchie linéaire séparée » influencée mais pas absolument déterminée par l'âge dans chaque sexe (Schenkel-1947, Zimen-1982), puis ensuite comme une dominance des mâles sur les femelles dans chaque classe d'âge (Fox-1980, Hoof et Wensing-1987).

Théoriquement, une hiérarchie linéaire est plus probable dans un groupe social quand : **(1)** des individus se rajoutent au groupe un par un ; **(2)** les rajouts se produisent après que chaque relation dominant/subordonné est stabilisée ; **(3)** il y a une différence nette dans l'aptitude à la confrontation entre deux individus (Chase-1974). Par exemple, dans une meute observée par Packard (1980), il y avait une hiérarchie linéaire claire entre la mère et ses deux filles. Cependant, les relations entre elles n'étaient pas renforcées par une confrontation permanente. L'une d'entre elles était la mère et ses filles se soumettaient dès qu'elle commençait à leur mordiller le museau quand l'une ou l'autre venait la solliciter avec insistance à grands coups de langues sur le museau.

Fig. 2.7 : Schéma des trois modèles proposés pour comprendre et expliquer la structure sociale au sein d'une meute de loups : **A** : hiérarchie linéaire mixte ; **B** : hiérarchie linéaire séparée ; **C** : hiérarchie complexe.



Logiquement, les conditions favorisant des relations stables sont probablement de se retrouver en famille nucléaire petite et jeune (Fig. 2.7.C) plutôt qu'en famille grande et âgée (Packard-1989). Bien que la meute classique soit une famille nucléaire ou élargie, les études de terrain indiquent des changements fréquents dans la composition des groupes. Ces études montrent en effet que les populations de loups sont composées de meutes dynamiques qui sont constamment en train de se former ou de se déstructurer, avec un important changement annuel dû à l'arrivée d'une nouvelle progéniture (Fritts et Mech-1981). Entre un et trois ans, la plupart des loups auront quitté leur meute natale et cette dispersion, ajoutée aux différentes causes de mortalité telles que la maladie ou les confrontations avec les meutes voisines ou avec les humains perturbent d'autant par la suite la stabilité de la famille.

Pour comprendre la dynamique des relations sociales dans des meutes naturelles, il est cependant utile de faire la distinction entre les familles selon leur histoire propre (Tab. 2.1), les données démontrant que les familles nucléaires modèles, si elles sont le plus fréquemment observées dans des populations stables, peuvent être plus souvent remplacées par des familles élargies ou recomposées dans des populations dynamiques de reconquête ou en déclin. Souvent alors, les résultats des études initiales se perpétuent dans les ouvrages de vulgarisation en créant des interprétations difficiles à éviter. Par exemple, la généralisation du fait que des mâles alpha permettent à un individu bêta de se reproduire dans des meutes en captivité (Savage-1988), ces meutes se situant cependant dans la catégorie « famille complexe », c'est à dire une fratrie sans parents, une situation rarement réelle dans des populations sauvages (Mech-1998). Sans la présence des parents, frères et sœurs se battent et leur comportement est décrit en termes de compétition pour un rôle social d'alpha ; cependant, il n'est pas objectif de mesurer un rôle

social indépendamment du profil comportemental de l'animal, aussi, cette explication est-elle à la fois mal fondée et anthropomorphique.

Variabilité individuelle des tempéraments

Chez les humains, le profil comportemental individuel est une façon de décrire les différences de tempérament identifiées à la personnalité. L'un des aspects les plus importants de l'étude du comportement social du loup a été de comprendre cette variabilité entre les individus. Zimen (1975) observa par exemple un changement très net de personnalité de deux loups élevés en captivité, à la suite d'une confrontation : « Avant la confrontation, « *Wolfchen* » était confiant et sûr de lui, portant la queue haute, défiant volontiers son frère « *Näschen* ». Après avoir été blessé par son frère lors d'une petite bataille, il porta la queue basse, il ne chercha plus à défier qui que ce soit et évita tout conflit avec « *Näschen* », montrant un profil d'animal intimidé. Son frère au contraire arbora par la suite un profil confiant ».

Dans le débat concernant l'aspect héréditaire de la dominance dans les espèces sociales (Appleby-1993, Barrette-1993, Moore-1993), trois questions de base ont été identifiées : **(1)** quel animal a de l'assurance (tempérament individuel), **(2)** qui a de l'assurance envers qui (relation), **(3)** dans quel contexte se produit le conflit. Dans une perspective stochastique, il ressort comme affirmation qu'il n'y a pas de dominance mais plutôt une prédisposition de chaque individu à intensifier le conflit ou à l'apaiser dans un contexte social spécifique, ce qui est héréditaire (Barrette-1993). D'après cette perspective, ce que nous appelons « une disposition humble » (forte humilité) est associée à une faible probabilité d'intensification du conflit, contrairement à « une disposition d'assurance » (faible humilité) associée à une forte probabilité d'intensification du conflit. Il ne faut cependant pas négliger le fait que chaque individu d'une meute dispose d'un potentiel d'auto assurance et que ce potentiel se concrétise lorsqu'il devient lui-même reproducteur (Schenkel-1947, Zimen-1981).

Avant les études de Zimen (1975), certains chercheurs avaient émis l'hypothèse qu'il pouvait exister, dans chaque portée, des louveteaux nés « alpha », en d'autres termes, que la variabilité physiologique observable dans une portée laissait prévoir des différences de tempérament lorsque les louveteaux deviendraient adultes (Folk-1970, Andrews-1973). Selon ce modèle déterministe, il peut exister un polymorphisme des tempéraments à l'intérieur d'une portée si bien que quelques individus pourraient avoir une prédisposition à devenir dominant alors que d'autres coopéreraient dans les soins à donner à la progéniture (Rabb-1967, Woolpy-1968, Woolpy et Eckstrand-1979). Cette hypothèse a cependant été remise en cause et rejetée tout autant pour les loups en captivité que pour les loups sauvages (Lockwood-1976, Schotté et Ginsburg-1987, Jenks et Ginsburg-1987, Mech-1999).

Pourquoi n'existe-t-il pas d'après ces auteurs un individu alpha toujours destiné à agir en tant qu'alpha ? Dans la perspective stochastique, les tempéraments individuels peuvent changer grâce (ou à cause de) à l'expérience sociale de chacun (interactions dans la meute), selon l'âge et selon l'état de « l'humeur » (activité neuroendocrinienne). Selon les modèles soulignés au Tab. 2.2, j'émettrais l'hypothèse suivante qu'un taux élevé de sérotonine est associé au type d'actions interprétées comme profil confiant (posture droite, queue dressée, oreilles en avant) et qu'un taux de sérotonine bas est associé au profil intimidé (posture basse, queue basse, oreilles en arrière). L'association de la fonction de communication de ces postures avec la sérotonine via le système neural est cependant encore à vérifier. Cependant encore, le système neuroendocrinien qui affecte l'humeur et la motivation interagissent de façon complexe (Cloninger-1986) et lorsque le taux de sérotonine est bas, le système endocrinien de l'adrénaline sera probablement activé. Les comportements conflictuels apparaissent ainsi plus probablement quand les circuits liés à la noradrénaline sont activés et les comportements de fuite quand ces mêmes circuits liés à l'adrénaline sont activés. Un test en accord avec cette théorie a montré que l'agressivité d'un chien diminuait avec un traitement de fluoxétine, produit qui inhibe la décomposition de la sérotonine (Dodman et al.-1996).

La question de savoir quels sont les loups qui se battent dans une famille peut être formulée d'une façon différente par cette constatation : « le loup qui est probablement le plus souvent en opposition à l'autorité est celui qui évite le plus souvent cet état ». Les changements de caractère qui se produisent avec l'âge et l'expérience laissent supposer que les caractéristiques décrites comme « tempérament » sont fonction de l'état interne instable d'un individu. Le profil comportemental peut être prévisible tant que l'état interne est relativement stable ; cependant, des fluctuations se produisent quand les conditions externes, ou l'état interne, changent. Dans sa critique des ouvrages consacrés à la dominance et au stress, Gadbois (2002) a clarifié la distinction qu'il convenait de faire dans le domaine de la personnalité, entre tempérament et caractère : le tempérament apparaît ainsi comme concernant les aspects de la personnalité qui changent peu et qui sont héréditaires alors que le caractère concerne les aspects de la personnalité qui changent avec la maturité des individus qui apprennent à maîtriser les situations de stress.

Plusieurs recherches ont essayé d'utiliser des techniques statistiques multivariées pour déterminer les bases de la variabilité de la personnalité chez des loups en captivité (Packard-1980, Van Hoff-1987, Derix-1994). Bien que ces approches aient montré des différences évidentes au sujet des résultats, tous les chercheurs sont d'accord sur la conclusion tout aussi évidente que les comportements cohésifs et conflictuels doivent être pris en compte dans la description de la variabilité de la personnalité des individus. A ce jour, chaque groupe de recherche a utilisé différents termes pour définir les types d'actions chez les loups. Cette diversité est sans doute appropriée étant donné les différentes questions étudiées, cependant, cette diversité limite aussi notre aptitude à comparer le tempérament des individus et son caractère héréditaire, d'autant que les indicateurs comportementaux du stress social sont encore sujets de débats sur les comportements cohésifs et conflictuels (Fentress-1987, Haber-1996). Ainsi, Schenkel (1967) indiquait que des observateurs inexpérimentés avaient tendance à interpréter un « coup de dents sur le museau » comme une agression stressante pour les individus qui le reçoivent. Son analyse personnelle attribue plutôt à l'action une fonction cohésive puisque d'une part, la morsure semble toujours légère et que d'autre part, les individus l'ayant subie ne se sauvent ni ne s'éloignent. Il semble bien qu'un tel comportement juvénile persiste d'ailleurs jusqu'à l'âge adulte et qu'il continue à être sollicité, entraînant une même réponse de morsure ou de placage au sol de manière à définir une fonction d'apaisement plutôt que conflictuelle.

En se basant sur ses propres observations, Mech (1999) semble en accord avec cette interprétation de Schenkel que ce comportement est un rapport sans stress et qu'il intervient dans le contexte des relations cohésives à l'intérieur du groupe social de la meute. Ainsi, l'environnement social au sein d'une meute peut-il persister comme un éventail prévisible des liens relationnels entre les individus. Seuls deux facteurs peuvent éventuellement en affecter la stabilité : **(1)** la compétition alimentaire et **(2)** la compétition sexuelle. Pour mieux comprendre la finalité des comportements cohésifs ou conflictuels, il est utile d'analyser séparément chacun des contextes où peuvent surgir des conflits.

Conflits intraspécifiques dans les meutes

Est-ce que dans une meute les loups subordonnés sont en état de stress ? Même si un état d'agressivité ou de stress montrent un taux élevé d'hormones lié à cet état dans des meutes en captivité, les chercheurs commencent seulement à explorer cette question dans les populations sauvages (Mc Léod-1991, Creel-2002). Il est clair cependant que tous les individus d'une meute n'ont pas les mêmes chances d'accès ni à la nourriture, ni à la procréation.

ACCÈS À LA NOURRITURE

Mech (1988) observa la meute d'Ellesmere en train de se nourrir sur une carcasse de bœuf musqué fraîchement tué. Les jeunes s'approchaient du mâle alpha avec des mouvements fortement amplifiés de soumission, en arrondissant le corps de façon spectaculaire, les oreilles tirées vers l'arrière, et en donnant des coups de pattes en avant pour solliciter l'approche. Bien que la carcasse puisse largement fournir de quoi manger pour tous, le couple alpha intimidait trop les autres pour qu'ils s'approchent. Il limita ainsi l'accès à la carcasse jusqu'à ce qu'il soit lui-même rassasié et ait encore arraché un gros morceau que chacun des deux compagnons alla manger tranquillement un peu plus loin.

A l'exception de la façon d'approcher lentement la carcasse, j'ai de mon côté observé un comportement semblable dans une meute en captivité (meute nucléaire) se nourrissant sur une carcasse de cerf (Fig. 2.2). Deux jeunes femelles se sont approchées du mâle alpha en s'accroupissant mais celui-ci les a clouées au sol en leur mordant le museau de façon appuyée et en grondant. Les deux femelles se tinrent alors à l'écart jusqu'à ce que le mâle ait fini de manger et quitte la carcasse. Certes, le comportement du mâle dominant marquait une tendance à l'agressivité mais le comportement des deux femelles marquait quant à lui une approche cohésive d'apaisement du conflit qui, après avoir débuté, est entré dans une phase de probable désescalade due à la gestuelle d'apaisement des femelles.

Dans une autre meute (non nucléaire), j'ai observé deux jeunes loups âgés de six mois environ approchant une carcasse de cerf sur laquelle mangeait le mâle dominant. Lorsque ce dernier se mit à gronder après les deux jeunes, ceux-ci se couchèrent et regardèrent d'un autre côté. Pas longtemps intimidés cependant, ils se glissèrent peu à peu vers la carcasse sans que le mâle ne dise plus rien et commencèrent même à grignoter du bout des dents quelques petits morceaux de viande. Contrairement à la meute précédente, l'ordre de nourrissage dans celle-ci était lié aux

interactions de conflit et non d'apaisement (Packard-1980). Apparemment, les jeunes n'avaient pas encore appris à utiliser la gestuelle ritualisée d'apaisement mais leur petite taille ne véhiculait pas de réelle menace envers l'adulte.

Les éléments de cohésion ou de conflit peuvent donc être associés avec les interactions se déroulant autour d'une carcasse suffisamment grande pour être partagée par tous les membres d'une meute. Les individus portés à être moins intimidés (les plus jeunes par exemple) auront probablement accès à la nourriture avant les autres. Les individus les plus susceptibles d'être intimidés par un comportement plus agressif du couple reproducteur sont les frères et sœurs plus âgés dans des conditions d'appauvrissement alimentaire où il y aura plus de situations de conflit. Dès l'âge de deux mois, les louveteaux de l'île d'Ellesmere avaient appris les comportements complexes pour obtenir (ou défendre) des morceaux de carcasse d'un lièvre arctique convoités par d'autres (Packard-1992). Plusieurs chercheurs ont noté également qu'un loup en possession de nourriture est plus disposé à déclencher un conflit qu'un autre qui observe ou approche, même si ce dernier est plus grand ou plus dominant que lui dans d'autres contextes de la vie sociale (Zimen-1981, Mech-1999).

Dans une perspective déterministe, les parents défendent leurs droits à monopoliser la nourriture dans le but de continuer à produire des louveteaux envers lesquels les progénitures précédentes auront un comportement de soins (Harrington et Mech-1983). Cependant, on ne sait pas si cette participation est une aide ou une entrave pour les individus reproducteurs (Ballard, Ayres et Gardner-1991). En effet, les avantages et les inconvénients immédiats varient probablement avec la dynamique loups/proies de chaque population (Harrington et Mech-1998).

La perspective stochastique avance quant à elle l'idée que si l'environnement physique est contraignant, les stratégies concernant le partage de la nourriture, une forte variation de l'âge de maturité et une faible probabilité de dispersion sont vraisemblablement amenées à se fixer dans les populations mammifères (Honeycutt-1992, Lacey-1997). En ce sens, les loups montrent généralement un taux élevé de variation du degré de maturité sexuelle et, en outre, le partage de la nourriture semble être conditionné en fonction des interactions complexes entre la disponibilité des proies, les conditions sociales et le niveau de maturité. Quant à la dispersion, elle reflète finalement la dynamique de compétition pour l'accès à la nourriture : quand cette dernière se fait rare, les reproducteurs peuvent égoïstement maintenir leur propre condition nutritionnelle aux dépens des autres membres de la meute ; la compétition s'accroîtra alors jusqu'à ce que les individus les plus stressés prennent leur distance et commencent à quitter la meute pour éviter la sous-alimentation (Mech et al.-1998).

Accès aux accouplements

Tant que la progéniture reste avec les parents, il n'y a pas de problème de rivalité sexuelle aussi longtemps qu'elle est immature. Cette même rivalité sexuelle peut cependant se produire lorsque des individus restent dans la meute après l'âge de leur maturité reproductrice. Dans la plupart des meutes, la dispersion soulage cette compétition. L'accouplement exclusif du couple dominant dans une meute comprenant plusieurs individus mâtures des deux sexes est apparemment la conséquence d'un équilibre fragile entre le choix asymétrique d'un partenaire et la rivalité entre les individus de même sexe (Packard-1983, Schotté et Ginsburg-1987).

Dans les familles nucléaires, la relation monogame dure probablement aussi longtemps que : **(1)** la progéniture n'est pas mûre ; **(2)** les reproducteurs sont plus attirés l'un vers l'autre que vers les autres ; **(3)** le comportement de cour entre frères et sœurs est interrompu. Si ces conditions ne sont pas rencontrées, une reproduction multiple peut se produire même s'il faut admettre que dans la vie sauvage, la proportion de meutes monogames est élevée (Harrington-1982). Un exemple de ce type de reproduction a été observé dans la meute Ouest de l'île Royale où un seul couple fut reproducteur jusqu'à la disparition du mâle en 1971 (Peterson-1977). La femelle reproductrice accepta un nouveau partenaire de sa famille mais une seconde femelle réussit un accouplement marginal. En 1972, une autre femelle subordonnée copula avec le nouveau leader. Cette femelle fut par deux fois chassée par la femelle dominante mais réussit néanmoins à réintégrer la meute à chaque fois. Quelques rares cas de relations polygames ont également été observés dans quelques meutes mais cela s'est produit plus souvent lorsque l'un des deux partenaires du couple reproducteur en place disparaissait et qu'un nouveau reproducteur entrait dans la meute alors plus ou moins déstabilisée (Rothman et Mech-1979).

En effet, il apparaît à l'observation que lorsqu'un reproducteur (ou une reproductrice) accepte un partenaire étranger, le nouveau compagnon interrompt moins souvent les autres tentatives marginales de rapprochement au sein du groupe et est probablement plus attiré par les membres plus jeunes de la meute. C'est aussi le cas général dans des meutes en captivité lorsqu'elles commencent à se déstructurer pour des raisons diverses liées par exemple au non-contrôle du nombre d'individus, à la durée de vie des loups bien plus longue qu'à l'état sauvage ou encore

au refus du survivant de changer de partenaire. Dans de telles meutes où plusieurs femelles sont mûres et où aucune dispersion n'existe, la reproduction multiple se produit dans plus d'un tiers des cas même si les portées multiples engendrées ne sont élevées avec succès que dans 13% des cas observés, les pertes étant dues à des probables infanticides accidentels ou non (Packard-1980, Altman-1987, Mc Léod-1990). A noter également qu'occasionnellement, une relation cohésive entre deux mâles ou deux femelles adultes peut perdurer même si l'individu le moins dominant semble être le plus actif à la reproduction avec un autre partenaire. Il est cependant très difficile, à la seule observation, d'évaluer la réelle paternité de la progéniture (Murie-1944, Habber-1977).

Évitement de l'inceste

L'inceste n'est semble-t-il pas commun chez les loups lorsque ceux-ci peuvent choisir des partenaires autres que ceux avec lesquels ils ont des liens directs de parenté (Schmith-1997). Packard (1980) émet l'hypothèse qu'il est improbable que des parents proches dans des populations naturelles puissent former des couples qui dureraient plus d'une, voire deux saisons. Cette hypothèse est d'ailleurs confirmée par des études génétiques. Dans le parc national Denali et dans la FNS du Minnesota, les reproducteurs sont davantage génétiquement éloignés que ne le sont les meutes voisines (Schmith-1997), ce qui n'est pas le cas des loups de l'île Royale qui, faute d'un choix différent, se reproduisent avec leur proche parenté (Wayne-1991). Mais en général, une dispersion importante aurait plutôt tendance à réduire la probabilité de croisements consanguins (Boyd et Pletscher-1999).

On ne peut même pas affirmer que dans une meute de loups, les confrontations liées au contexte des accouplements puisse servir une fonction analogue à ce que pourrait être une « manipulation parentale » dans l'espèce. Il n'y a actuellement aucune preuve que des loups adultes non reproducteurs dans une meute sont physiologiquement refoulés. Dans les meutes en captivité que j'ai étudiées, les adultes non reproducteurs montraient tous des cycles hormonaux typiques d'individus physiologiquement en état de se reproduire. Bien que les indicateurs urinaires de stress puissent varier en fonction de l'état d'agressivité (ou de subordination), ils n'apparaissent pas être en corrélation avec le statut reproductif (Gadbois-2002).

Dans les meutes sauvages, la plupart des adultes non reproducteurs sont essentiellement dans un état transitoire non reproductif (Mech et alt.-1998). Ils peuvent occasionnellement accéder à une position de reproducteur dans la meute natale lorsque celle-ci se déstabilise par la perte d'un membre influent ; ils peuvent aussi se disperser et recréer une nouvelle famille ou être admis dans une autre famille. De même, les reproducteurs trop âgés qui ont perdu leur partenaire peuvent continuer à être associé à la meute dans un rôle non reproductif. La probabilité de transition entre ces rôles sociaux dépendra non seulement de l'histoire personnelle de chaque individu mais également de la situation environnementale générale.

Statut de dominance

Mech (1970) a défini le comportement de leader comme étant le comportement d'un loup qui manifestement contrôle et oriente le comportement de plusieurs autres. La première meute que nous avons observée sur l'île Royale comprenait un leader dynamique qui menait constamment le groupe, guidait l'ensemble des activités et assurait en premier la défense du territoire. Cependant, les subalternes de la meute pouvaient à l'occasion contester les choix du leader et l'amener, grâce à leur détermination (ou à leur non-action), à changer d'orientation. Par ses propres observations, Zimen (1981) confirma que la structure d'une meute de loups pouvait atteindre le stade très élaboré d'une « démocratie qualifiée ».

Observant des meutes en captivité, Fox (1980) affirme qu'il existe à la tête d'une meute « un mâle qui, non seulement domine les autres mâles, mais qui est également leader de toute la meute. Il prend les initiatives et les autres, même plus âgés, lui répondent avec soumission et affection comme le font des petits envers leurs parents ». L'allégeance au leader aiderait ainsi à préserver l'unité de la meute. Néanmoins, comme l'écrit Zimen (1981), « aucun membre ne décide seul des activités ni n'exerce seul le pouvoir de diriger toutes les activités vitales pour la cohésion de la meute ». L'autocratie ne semble donc pas exister dans les meutes de loups.

Aussi, le mâle reproducteur est-il alors le leader d'une meute ou non ? Mech (2000) a insisté sur le concept de « contrôle autocratique » à sens unique par les deux parents, en accord avec la perspective déterministe. En considérant la perspective stochastique, j'aimerais insister à mon tour sur la probabilité que les parents puissent avoir une influence prépondérante sur la progéniture mais que celle-ci puisse influencer le choix des parents. Les meutes de loups sont si diverses que les 2 modèles ont le mérite d'exister, dépendant seulement de la façon dont le terme « contrôle » est défini par les chercheurs et des liens relationnels au sein de la meute.

Des questions similaires sur le statut de leader ont été soulevées par les chercheurs sur les primates et Rowell (1974) a suggéré de tester les hypothèses suivantes qui peuvent aider à la compréhension : **(1)** un individu est-il l'objet de l'attention des autres à chaque changement d'activité ? **(2)** un individu est-il constamment en tête au cours des déplacements ? **(3)** un individu défend-il le groupe ? **(4)** les actions des autres sont-elles surveillées par un individu ?

Examinons les deux hypothèses où le loup mâle reproducteur est le « centre d'attention » des autres et « marche en tête du groupe durant les déplacements ». La notion selon laquelle le mâle reproducteur est le centre d'attention de la meute peut se retrouver dans la description de l'expression des comportements faite par Schenkel (1947) sur deux meutes en captivité au zoo de Zurich. Il confirme ainsi le rôle de leader du mâle qui est le centre d'attention des autres membres mais ne peut nous renseigner sur l'autorité exercée par celui-ci lors des déplacements. Sur un thème similaire, Murie (1944) a égayé son compte rendu sur une meute du parc Denali en décrivant un certain mâle « Seigneur et maître du groupe » dont la définition n'est pas bien claire mais, dans la description des interactions dans la meute, Murie a donné l'impression que le « centre d'attention » se déplaçait entre plusieurs individus au fur et à mesure qu'ils quittaient ou revenaient à la tanière. Selon Lockwood (1979), L'hypothèse du « centre d'attention » n'a pas été systématiquement observée chez les loups en captivité ni dans les meutes sauvages mais ses recherches personnelles n'ont pas non plus expliqué les variations dans la structure sociale des meutes qu'il a observées. D'autres études seront donc les bienvenues concernant cette hypothèse du « centre d'attention »...

Quant à concevoir que le mâle alpha se tienne plus probablement devant les autres lors des déplacements de la meute, Mech (2000) pense que c'est généralement le cas sauf peut-être durant la période du comportement de cour, lorsque la femelle peut être suivie par son compagnon. Les quelques observations de loups subordonnés marchant en tête ont souvent montré des individus indécis sur la direction à prendre et attendant une indication du couple alpha (Mech-1966, Peterson-1977). La femelle reproductrice de la meute d'Ellesmere a suivi le mâle alpha dans 76% des 29 fois où ils ont quitté la tanière ensemble et dans 67% des 70 observations où les loups étaient prêts à partir (Mech-2000). En 1993, alors qu'il n'y avait pas de louveteaux dans la meute et que trois jeunes sollicitaient plus souvent le mâle que la femelle, celle-ci se mit à suivre le leader de façon significative. Apparemment, le mâle alpha était un bon guide pour localiser les proies sur le terrain.

L'autorité du couple leader au cours des déplacements fut étudiée sur trois meutes du Yellowstone, en hiver, entre 1997 et 1999 (Peterson-2002). En mars, deux meutes sur trois étaient régulièrement menées par le mâle alpha devant sa compagne. En novembre et décembre, la conduite des trois meutes s'équilibrait entre le mâle et la femelle alpha. Par comparaison aux membres subordonnés, les reproducteurs ont été la plupart du temps en avant des groupes en déplacement dans deux des trois meutes suivies. Pour la 3^{ème}, les données ont été collectées au cours d'une période de transition sociale pour le statut des femelles reproductrices.

Dans une meute nucléaire, le leader va le plus souvent directement, et avec assurance, vers un objectif précis. On peut cependant imaginer des variations diverses sur ce thème où une meute aurait adopté un leader étranger venant d'immigrer et donc moins familier que le reste de la meute des activités et des déplacements des proies sur le territoire. La meute pourrait alors continuer de suivre plus souvent la femelle alpha reproductrice, plus expérimentée. De même, si les déplacements d'un frère ou d'un fils plus expérimenté aident à mieux localiser la nourriture que ceux d'un père plus âgé, on peut prévoir que le groupe aura plutôt tendance à suivre celui-ci (Peterson et al.-2002).

Conflits entre meutes

En 1977, Peterson observa d'avion une meute se déplaçant sur son territoire de l'île Royale. Lorsqu'elle aborda un endroit apparemment marqué par des odeurs fraîchement déposées, le couple alpha reproducteur investiga les odeurs en premier puis les autres les vérifièrent à leur tour. Après un long moment d'investigation, la femelle alpha changea de direction et conduisit la meute à l'extérieur de la limite territoriale marquée probablement par la meute voisine. Le domaine d'action de cette meute voisine couvrait à l'époque presque tout le territoire de l'île jusqu'à ce que deux changements surviennent : **(1)** le mâle reproducteur d'origine mourut ; **(2)** la proie principale de la meute (l'original) commençait à être plus souvent localisée à la limite Ouest de l'île (Peterson-1977). Un couple s'était alors séparé de la grande meute et occupait une zone à l'Est où il pouvait subsister grâce à la présence de castors et produire des louveteaux.

La réaction des leaders de cette meute Est de l'île Royale à l'égard du marquage de la meute Ouest aux limites de leur espace vital était prévisible étant donné que les rencontres directes au cours de plusieurs dépassements

territoriaux se sont vite aggravées, se terminant par des poursuites, des blessures et des morts touchant tout autant des reproducteurs que des individus immatures des deux sexes (Mech-1993).

FLEXIBILITE COMPORTEMENTALE

En plus de la grande variété des facteurs sociaux décrits dans le chapitre précédent et que les loups doivent apprendre à maîtriser, ils doivent également s'adapter à un large éventail de facteurs physiques. Cette flexibilité de comportement est illustrée dans des études sur les divers types d'activités des loups et sur la résolution intelligente des problèmes.

Modèles d'activités

Comment un chien sait-il qu'il est environ 15h30 chaque jour et pourquoi aboie-t-il pour obtenir son écuelle de nourriture s'il n'est pas nourri comme d'habitude vers 16 h ? L'aptitude des loups à apprendre de manière prévisible la corrélation qu'il y a entre l'activité des proies, la température ambiante et l'intensité de la lumière par exemple n'est pas surprenante. De plus, quand les signaux de prévisions changent avec la saison, ils s'y adaptent facilement. Il faut environ une semaine à mon chien pour s'adapter au changement d'heure entre horaire d'été et horaire d'hiver ! De la même façon, le type d'activités des loups peut varier pour s'adapter aux changements prévisibles de température et d'activité des proies (Oosenbrug et Carbyn-1982), de la probabilité de rencontres humaines (Boitani-1986), de la présence de carcasses (Harrington-1982) ou de la saison reproductrice (Vila-1995).

Est-ce que les loups ont un rythme circadien inné ? Sur l'île d'Ellesmere, Mech et Merryll (1998) ont découvert que les départs de la tanière se produisaient à des moments prévisibles (entre 22 h et 04 h). Ils ont émis l'idée que ces heures de départ correspondaient à un rythme interne car les signaux externes tels que le point du jour ou la tombée de la nuit n'existent pas en été à la latitude 80°N. Cependant, ils n'ont pas été capables de tester les hypothèses alternatives liées à plusieurs covariances telles que l'intensité de la lumière, la température ou encore la disponibilité de la nourriture et les activités humaines. D'autres études ont également montré la variabilité des pics d'activités selon différentes latitudes :

Dans le N.O. de l'Alaska, l'activité de 23 loups contrôlés par radio-téléométrie était liée, en toutes saisons, à la température (Fancy et Ballard-1995). En été, les pics d'activités étaient plus importants à 6 h et à 22 h et plus importants le matin que l'après-midi et, en hiver, le taux journalier d'activités était plus faible qu'en été. Dans la FNS, les jours d'hiver, les loups étaient plus inactifs (65% du temps) qu'en déplacement (28% du temps) alors qu'en été, le taux d'activités le plus faible était observé à la mi-journée, lorsque la chaleur était à son maximum ; encore est-il difficile de déterminer si de tels changements saisonniers étaient réellement dus à la chaleur plutôt qu'à l'activité des proies (Mech-1982, Oosenburg et Carbyn-1982).

En Espagne, durant la saison chaude, deux femelles étaient plus actives au cours de la journée, quand les louveteaux étaient encore et bien que leur activité fut relativement faible (15% environ du temps). Quand ils eurent quelques mois de plus, les femelles, comme leurs partenaires, s'activaient plus la nuit. En hiver, l'activité de ces femelles a augmenté jusqu'à 24% du temps et se répartissait régulièrement en 12% durant la journée, 18% au crépuscule, 35% la nuit et 32% à l'aube (Theuerkauf-2003).

Les comportements de cour et la saison de reproduction peuvent également influencer les types d'activités et il n'est pas anormal d'avoir observé dans quelques meutes en captivité des interactions fréquentes durant la fin de l'hiver (Zimen-1981). Les loups développent donc des types d'activités prévisibles qui varient au cours des saisons selon les lieux et selon les individus mais les données sur les facteurs externes tels que température, intensité lumineuse ou activité des proies sont encore trop rares pour permettre de départager leurs effets. Nous pouvons toutefois penser que la variabilité des types d'activités pourrait être due à une fonction complexe **(1)** des cycles internes quotidiens, **(2)** des changements saisonniers provoqués par des stimuli externes, **(3)** des variations de l'état interne des individus, **(4)** des anticipations des actions des compagnons de meute.

Apprentissage et Intelligence

Les loups sont-ils intelligents ? A quel niveau le sont-ils ? Comment apprennent-ils les réponses appropriées aux changements de leur environnement physique ? Jusqu'à quel point l'environnement social de la meute aide-t-il les plus jeunes à maîtriser l'anticipation des variations de leur environnement ?

Si l'intelligence est l'aptitude à mettre en pratique les connaissances acquises par l'expérience pour résoudre de nouveaux problèmes, alors les loups sont intelligents ! Par exemple, un loup en captivité apprit à ouvrir la porte d'une cage en tirant sur la corde d'une poulie que ses soigneurs avaient utilisée (Fox-1971). Selon une perspective humaine, ce nouveau problème consistait pour le loup à comprendre comment ouvrir la porte alors que ce défi n'avait évidemment jamais été rencontré dans l'histoire de l'espèce. En observant les soigneurs, l'animal pourrait avoir appris à associer la corde à l'ouverture de la porte. Saisir la corde et la tirer pourrait être considéré comme un comportement intelligent puisque la porte s'ouvrait effectivement. Cependant, les loups saisissent et tirent aussi, naturellement, la queue ou les oreilles d'un congénère ou d'une proie ou encore une branchette d'arbuste pour jouer. Jusqu'à quel point la perspicacité de l'animal a-t-elle été impliquée dans cette action et jusqu'à quel point fut-elle motivée par des actions réflexes typiques des membres de l'espèce ? L'apprentissage est-il moins intelligent s'il est guidé par des rapports programmés de stimuli/réponses qui ont été façonnés au fil des problèmes résolus dans l'histoire des générations passées ?

Une approche standard d'évaluation de l'intelligence consiste à comparer les capacités du loup à celles du chien. Frank (1987) a observé que quatre jeunes loups réussissaient mieux à résoudre des problèmes que quatre jeunes chiens élevés de la même manière auprès d'une louve. Cependant, les loups répondaient à la contrainte d'une laisse d'une manière émotionnelle qui semblait interférer avec l'exécution des actions de résolution. Le test était-il alors correct ? Ou bien, le signal déclenché par la contrainte de la laisse était-il une réponse émotionnelle neuralemment programmée et est-ce que ce programme existait parce que les ancêtres des loups avaient dû lutter contre des contraintes (se défaire des ours ou d'autres prédateurs) et qu'ils ont probablement mieux survécus que ceux qui ne réussissaient pas ?

En se posant ces questions sur les interactions des systèmes émotionnels et d'apprentissage au cours de l'évolution des Canidés, Hiestand (1989) a testé l'orientation spatiale chez 9 loups élevés en captivité et 40 chiens type berger allemand en utilisant un parcours préétabli de cordes suspendues à tirer dans un ordre déterminé où les animaux étaient récompensés en cas de réussite (caresses, compliments) ou punis en cas d'échec (indifférence, dispute). Les 2 loups adultes n'eurent aucune difficulté pour résoudre le problème avec 3 cordes ; les 7 jeunes apprirent vite à résoudre le problème avec 2 cordes mais eurent plus de difficultés avec 3. Les chiens réussirent très différemment les uns des autres : 12% (soit 4,8 chiens) apprirent à réaliser l'exercice avec 3 cordes, 35% (soit 14 chiens) celui avec 2 cordes et 13% (soit 5,2 chiens) rien.

Dans la zone de test, les loups agissaient différemment des chiens. Spontanément, ils s'orientaient vers les objets physiques de leur environnement (Hiestand-1989) et mettaient en lambeaux beaucoup plus de cordes que les chiens. Ils se comportaient comme s'ils disposaient à la fois d'une programmation neuroendocrinienne qui les attirait dans une situation où ils apprenaient à réagir et de l'attention des compagnons sociaux qui façonnaient leur comportement de manière efficace pour atteindre le but immédiat.

Les affirmations sur le fait que les chiens sont plus habiles que les loups à comprendre les gestes humains doivent être évaluées d'une manière critique même si les tests effectués par Hare (2002) consistant à faire réagir les animaux à des gestes les invitant à choisir un bol de nourriture semblent les confirmer. En effet, il faut en l'occurrence tenir compte du fait que d'abord, les chiens vivaient en permanence avec les testeurs alors que les loups n'avaient que des contacts épisodiques, que nous ne disposons d'aucun détail pour savoir si les expériences étaient identiques pour les deux sous-espèces, que l'âge moyen des loups (6 ans) était plus élevé que celui des chiens (3 ans) pour répondre à des tests de développement de la connaissance, et enfin que pour un si petit échantillonnage, on a pu commettre l'erreur d'avoir sans précaution choisi des chiens intelligents et des loups qui l'étaient moins (ou l'inverse).

Pour revenir aux loups sauvages, on peut se poser la question de savoir quels sont les indicateurs d'apprentissage et d'intelligence qui permettent de confirmer cette approche. Peters (1978) suggère que les loups apprennent à évoluer dans des paysages familiers en formant des associations apprises, comparables à une carte cognitive. Cependant, les loups n'étant pas les seuls à avoir cette aptitude (Hauser-2000), il reste à démontrer si l'usage de cartes cognitives fait la distinction entre l'intelligence du loup et celle de tout autre mammifère. La diversité des aptitudes à la chasse

dans une grande variété d'écosystèmes pourrait être considérée comme un indicateur fiable de résolution d'un problème. La capacité d'orientation spatiale et les aptitudes d'adaptation instantanée à différentes situations de chasse se développent dans l'environnement social du loup qu'est la meute et lui offrent un créneau d'opportunités pour apprendre son environnement physique dans lequel il est né.

Le contexte social de la meute a, de diverses manières, un effet évident sur l'apprentissage des louveteaux, particulièrement dans les séquences de jeux. Un louveteau apprend vite à couper la trajectoire d'un compagnon qui se sauve pour le rattraper ; il reproduira ce comportement vital à l'âge adulte quand il s'agira de capturer une proie qui court généralement plus vite que lui. Une autre question souvent soulevée au cours des études sur le comportement intelligent est celle de savoir à quel point les individus sont capables de modifier leurs propres actions en fonction des actions des autres membres de la meute (Mc. Leod-1987). Par exemple, dans une meute en captivité, des loups adultes cachaient moins souvent de la nourriture lorsqu'un autre individu était présent, cette attitude concordant d'ailleurs avec les probabilités basées sur un modèle de communication trompeuse (Townsend-1996). Cependant, durant l'étude, 71% des caches étaient récupérées par des loups autres que ceux qui avaient caché et 43% de ces récupérations se produisaient en présence de celui qui avait caché sans qu'il y ait de représailles. Toutes les questions restent donc posées quant à savoir la cause et la finalité de ce comportement. Plus d'études seront nécessaires à ce sujet.

L'aptitude des loups à résoudre de nouveaux problèmes semble souvent faire appel à la fois à l'instinct et à l'expérience. Le mâle alpha de la meute de l'île d'Ellesmere fut un jour confronté à un nouveau problème lorsqu'un bœuf musqué s'était égaré à proximité de la tanière de la meute située au pied d'une falaise. D'abord, la femelle alpha se précipita vers l'intrus qui fit face puis, peu à peu, s'en désintéressa et se positionna hors de vue, les louveteaux étant à une centaine de mètres plus loin, hors de la sécurité de la tanière. Dans un premier temps, le mâle alpha qui arrivait ramassa une carcasse de lièvre abandonnée et la porta aux louveteaux, attirant ainsi leur attention pour un bref instant. Les louveteaux se désintéressèrent cependant de la carcasse desséchée et recommencèrent à vagabonder. Le mâle trotta alors directement au travers d'un cours d'eau vers un promontoire sablonneux, déterra une cache vieille d'au moins huit jours et la rapporta aux louveteaux, les tenant ainsi de nouveau éloignés de la tanière. Aucun autre loup ne se trouvant à proximité, le bœuf musqué se détendit et s'éloigna de la tanière. Le problème était résolu mais jusqu'à quel point l'action du mâle alpha a-t-elle été une analyse perspicace de la situation suivie d'un choix volontaire pour résoudre le problème ?

Dans une perspective déterministe, les loups sont nécessairement perspicaces dans le but de coopérer lors de la capture de proies et de la défense du groupe contre des dangers potentiels (Fox-1975, Haber-1980). Cependant, « dans quelle mesure le groupe coopère-t-il réellement dans une séquence de chasse avec des fonctions particulières dévolues à chacun » est encore à étudier avec réalisme (Schmidt-1997, Mech et Boitani-1970, Packer et Ruttan-1988). Dans la perspective stochastique, l'aptitude des loups à résoudre des problèmes dans un large éventail de circonstances particulières peut être expliquée par un processus basique développé pour avoir permis à chaque individu :

1. D'apprendre de simples règles innées de décision qui régissent des situations d'apprentissage général rencontrées dans l'histoire de l'espèce.
2. De connaître les conséquences prévisibles de ses actions (conditionnement opérant).
3. D'associer divers éventails de signaux (odorat, goût, sons) à des situations spécifiques prévisibles (apprentissage en association).
4. De développer des seuils émotionnels associés au contexte social d'apprentissage et d'apporter une réponse adaptée à chaque situation nouvelle (état affectif).

Jusqu'à quel point le comportement d'intelligence chez les loups reflète-t-il la connaissance emmagasinée dans le génome (part de l'inné) et à quel point l'expérience individuelle (part de l'acquis) aboutit-elle à une nouvelle connaissance intelligente est, là aussi, encore à étudier avec sérieux et esprit scientifique réel.

CHAPITRE III : LA COMMUNICATION CHEZ LES LOUPS

Fred Harrington

Cheryl Asa

Je surplombe le lac Rookie dans la FNS du Minnesota. Nous sommes le 21 février 1974, le temps est froid, clair et calme. D'une falaise surplombant le lac, je me mets à hurler plusieurs fois. Tout d'abord, un seul loup répond à cet appel, dans la direction du nord-est. Quelques secondes plus tard, le hurlement de plusieurs loups me parvient de l'ouest. Lorsque vingt minutes plus tard je recommence l'appel, c'est encore la meute qui répond. Le loup isolé avait-il rejoint le groupe ou se tenait-il silencieux et tranquille ?

Dix minutes plus tard, j'obtenais de nouveau une réponse du loup isolé qui s'était rapproché mais rien ne vint du côté de la meute. Le hurlement du loup isolé était mélodieux et magnifiquement modulé. L'approche d'un véhicule m'obligea à interrompre cette séance mais, le jour suivant, le chauffeur du même véhicule me parla d'un grand loup adulte descendant vers la route. Je résolus donc d'explorer les traces laissées à proximité. Tout d'abord, il semblait que le loup isolé n'avait rien eu à faire avec la meute, puis il avait dû grimper une crête et s'arrêter en haut, laissant des fèces et des traces d'urine près de deux endroits de neige tassée où il avait dû se reposer avant de descendre vers la route. L'approche qui l'avait conduit vers moi signifiait-elle qu'il avait voulu vérifier qui j'étais ? Et pourquoi la meute avait-elle cessé de hurler après ses deux premières réponses ? Les animaux avaient-ils analysé la répétition de mes hurlements comme anachronique et donc sans importance pour eux ?

Les notes de Harrington ci-dessus démontrent les difficultés inhérentes à l'étude de la communication chez les loups, les interactions vocales correspondant sans doute à ce que nous imaginons des effets de cette communication : un individu émetteur émet un signal particulier, dans un contexte particulier, qui a un effet immédiat sur un ou des autres partenaires (individus récepteurs) qui perçoivent le signal. Il est évident que la communication se produit mais quel est le sens réel du message transmis par le hurlement du loup isolé ? Quel est alors le sens du message laissé par ses fèces et son urine déposées sur le terrain ? Est-ce le résultat involontaire de sa crainte ou de sa méfiance ou bien une « carte de visite » laissée pour annoncer sa présence, son sexe et son état reproducteur par exemple ? Ces signaux sont-ils déjà de la communication s'ils sont involontaires ? A quel moment les comportements (ou les processus physiologiques qui les accompagnent ou les motivent) deviennent-ils communication ?

Philips et Austard (1990) proposent l'idée qu'il y a communication quand un animal transfère une information à un auditoire approprié par l'utilisation de signaux. Les signaux sont donc des comportements et des caractéristiques qui ont évolué pour constituer un code de l'information à transmettre. L'information elle-même est incluse dans un processus qui rend l'événement suivant prévisible dans une certaine limite (Schmith-1990). Le grondement (signal) transmet par exemple un niveau d'agressivité (information) et rend le comportement consécutif (probabilité d'attaque) davantage prévisible. Les signaux et les informations transmis forment donc la base de la communication chez les animaux ; en avoir une connaissance approfondie implique une connaissance fondamentale de ces signaux et des informations qu'ils transmettent.

En partageant l'information, un individu émettant un signal influence les attentes de l'individu récepteur sur la suite des événements. Par exemple, un loup qui gronde avertit un congénère de s'attendre à être douloureusement agressé s'il poursuit son action. Cependant, un autre partenaire pourrait avoir une toute autre interprétation du résultat probable. Ces différentes interprétations ont pour support le fait que trois différentes sources d'informations soient disponibles pour le destinataire (Philips et Austard-1990) :

1. Le message est contenu dans l'information en tant que conséquence directe de la sélection naturelle (les grondements ont évolué pour transmettre des intentions agressives).
2. La continuité de l'émission est une information supplémentaire présente dans le signal, non pas en tant que conséquence de la sélection naturelle mais comme un effet annexe d'un processus sans rapport (la tonalité du grondement chez un individu pourrait l'identifier comme étant par exemple un louveteau).
3. Le contexte dans lequel se produisent les signaux fournit le dernier élément d'information nécessaire pour que le receveur considère ses options (par exemple : bien que je sois plus grand que le louveteau en train de gronder, je sais que son proche parent couché près de lui en ce moment peut m'attaquer si je lui dérobe sa nourriture).

La communication chez les loups implique donc le processus d'une variété d'informations provenant de nombreuses sources pendant que les individus façonnent leur attente autour des futures actions de leurs congénères. Dans chaque répertoire d'espèces, chaque signal est généralement reconnaissable comme une entité séparée mais malgré leur variabilité, il est possible de définir les limites d'un signal par rapport à un autre. Les signaux sont donc variables entre les individus mais dans certaines limites et avec pour conséquence que chaque signal peut transmettre un type d'information qualitativement différent. Dans un signal, des codes de modification de la forme peuvent transformer un message de manière spécifique et permettre à un individu de transmettre par exemple non seulement « quoi » mais aussi « combien ». Deux signaux ou plus peuvent être combinés ou séquencés pour permettre une possible modification et enfin, les signaux de deux (ou plus) individus peuvent être entremêlés en une interaction formalisée dans laquelle le comportement d'un seul signifie être en relation avec le comportement des autres. Toutes ces caractéristiques servent finalement à rendre plus subtile et variée la communication chez les loups.

LA COMMUNICATION DANS LE CONTEXTE DE LA SOCIABILITE

Dans ce chapitre, nous traiterons à la fois des signaux utilisés par les loups et de l'information que ces signaux transmettent. Nous devons toutefois garder en mémoire que les loups communiquent dans une variété de contextes qui vont de la compétition à la coopération. Notre définition de la communication implique pour le moins que l'émetteur du signal ait tiré avantage de l'évolution de ce signal. Les meutes de loups partagent généralement une généalogie commune et un intérêt commun, aussi supposons-nous que, dans les activités de profit général telles que la chasse et l'éducation des louveteaux, les signaux veulent optimiser les aptitudes des individus émetteurs et receveurs. Dans un contexte de coopération, les signaux apparaissent clairs et sans ambiguïté mais dans celui de la compétition au sein de la meute pour la nourriture, ou pour l'acquisition d'un statut social privilégié, il semble que l'évolution des signaux a plutôt favorisé l'individu émetteur que le receveur alors que dans le domaine intraspécifique, les interactions devraient favoriser la séparation de l'intérêt personnel, la plupart des meutes voisines étant généralement hostiles les unes envers les autres.

ACTION INTEGRATIVE DE LA COMMUNICATION

Au sens physiologique du terme, l'intégration est la coordination des activités de plusieurs organes en vue d'un fonctionnement harmonieux réalisé par divers centre nerveux. Si l'on admet que la communication implique la transmission et la réception de signaux simultanés émanant de plusieurs systèmes sensoriels en même temps, donc que la plupart des signaux sont composés d'éléments provenant de deux, (ou plus) modes d'expressions, il sera plus simple dans notre étude de les dissocier arbitrairement par systèmes sensoriels correspondants. Cet aspect multimode de la communication fournit en effet des signaux à la fois accentués et secondaires mais le caractère secondaire est parfois d'une importance particulière dans la mesure où le relatif caractère marquant de n'importe quelle modalité peut varier beaucoup quand les conditions environnementales changent. Durant la journée par exemple, les loups peuvent prêter plus étroitement attention à des signaux visuels et la nuit à des signaux vocaux.

Très peu d'études existent cependant sur l'intégration en ce qui concerne la communication. Si la pratique usuelle nous conduit à l'évaluation de chaque système sensoriel considéré isolément, il sera néanmoins utile, dans chaque cas, d'essayer d'envisager les interactions possibles. En considérant par exemple le cas d'un loup isolé localisant et reniflant une marque d'urine, nous observerons que, dans la majorité des cas, il rebrousse chemin. La même

observation vue d'avion par un profane pourrait être interprétée comme une réaction physique du loup à la simple vue de la marque d'urine.

LA COMMUNICATION VOCALE

De tous les canaux de communications dont disposent les loups, les canaux vocaux et auditifs sont les mieux connus du public profane et les mieux étudiés par les scientifiques. La plus grande partie des comportements sociaux du loup, de la manifestation amicale à la menace la plus violente, sont toujours accompagnés d'une vocalisation venant en complément (parfois accessoire) d'autres canaux parfois plus marquants. Les signaux vocaux présentent certains avantages par rapport à d'autres modes puisqu'ils touchent instantanément un auditoire, de jour ou de nuit, et qu'ils n'ont pas besoin de l'attention initiale d'un éventuel receveur pour être efficaces. Ils sont par contre fortement dépendants des conditions atmosphériques et environnementales dès que la distance entre émetteur et receveur augmente.

Développement de la communication vocale

Dès leur plus jeune âge, et déjà dans la tanière, les louveteaux émettent des signaux à courte portée sous une forme relativement marquante. Ils gémissent et poussent de petits cris (ou de plus grands) lorsqu'ils se tortillent en rampant pour accéder aux mamelles de leur mère. Les premières études sur le développement vocal sont anecdotiques mais Coscia (1989) a décrit un développement vocal chez les louveteaux, de la naissance jusqu'à l'âge de six mois. En échantillonnant systématiquement cent heures d'enregistrements à l'intérieur des tanières, elle a décrit à la fois la structure et le contexte de six signaux (Tab. 3.1). Dès l'âge de trois semaines, les louveteaux commencent à reproduire tous les sons des adultes identifiés par Schassburger (1993) même si certains ne sont encore qu'occasionnels et mal formés.

Tableau 3.1 : Propriétés acoustiques des vocalisations néonatales des louveteaux

Vocalisation	Forme spectrale	Modulation	Fréquence (Hz)	Age d'apparition
Gémissement	harmonique fort	apériodique	200--2.500	1 ^{ère} semaine
Jappement	harmonique bruyant	---	500--2.600	rare
Aboiement long	harmonique bruyant	---	200--800	rare
Gronnement	bruyant	---	50--4.000	4 semaines
Aboiement bref	bruyant	---	50--11.000	4 semaines
Hurllement	harmonique	lent...périodique	200--1.300	rare

Premiers signaux vocaux néonataux

Au cours du premier mois et plus rarement après cinq à six semaines, les louveteaux poussent des gémissements et de petits cris (Coscia-1995). Ces sons sont brefs (< ½ seconde) et relativement aigus. Les petits cris que les adultes semblent d'ailleurs ignorer sont généralement plus aigus, plus puissants mais ne sont associés à aucun comportement particulier. Lorsqu'ils se déplacent en rampant, les louveteaux couinent comme de doux appels de détresse que leur mère apaise en s'occupant d'eux à grands coups de langue, ce qui déclenche encore plus de couinements. Les louveteaux gémissent aussi lorsqu'ils têtent leur mère et même en s'endormant.

Un peu plus tard, les louveteaux se mettent à pousser quelques jappements, un son également bref et fort, en fréquence modulée. La structure de ce son est semblable à celle de l'aboiement qui apparaîtra un peu plus tard mais elle est plus modulée et plus aiguë (Cohen et Fox-1976). Cependant, Coscia (1995) pense pouvoir réfuter cette

hypothèse du jappement précurseur de l'aboïement qu'elle affirme avoir déjà enregistré dès le premier jour de vie des louveteaux.

Signaux vocaux adultes

Communs chez les louveteaux, le couinement diminue lorsque ces derniers grandissent mais ne semble réservé qu'aux louveteaux (Coscia-1991). Cependant, contredisant cette affirmation, Schassburger (1978, 1987, 1993) a décrit le couinement comme une vocalisation adulte.

Les louveteaux aboient rarement avant la 3^{ème} semaine de vie et le plus souvent en l'absence de leur mère ou en réponse à un déplacement d'adulte autour de l'entrée de la tanière (Coscia-1995) le 15^{ème} jour mais vers la 4^{ème} semaine, ce son devient le son le plus commun du répertoire des louveteaux (Coscia-1991). Il est émis plus communément au cours des interactions avec les compagnons de portée, avec la mère ou encore en réponse à un hurlement à l'extérieur de la tanière.

Les louveteaux hurlent rarement au cours des premières semaines mais dès qu'ils sortent de la tanière, vers l'âge de cinq semaines, ils se joignent à la plupart des hurlements quotidiens des adultes. Comparés aux autres sons harmoniques des louveteaux, les hurlements ont des tons beaucoup plus graves. Schassburger (1987) et Frommolt (1988) pensent que le hurlement pourrait se développer à partir des petits cris néonataux qui poussent les louveteaux et qui ressemblent à des hurlements.

Séquences mixtes de vocalisations

De tous les sons des louveteaux enregistrés par Coscia (1995), 15% se produisaient par séquences de deux ou trois en même temps. Ceci était particulièrement vrai des gémissements et des petits cris. Durant ces séquences, les types de sons n'étaient pas distribués par hasard, laissant supposer que ces vocalisations mêlées représentaient des degrés croissants d'excitation ou de détresse chez les individus. De plus, Schassburger (1993) et Coscia (1995) ont enregistré une variété de sons mixtes et combinés qui pourraient refléter la complexité ou les changements rapides de l'état émotionnel des louveteaux.

Répertoire vocal néonatal

Le répertoire néonatal des nouveau-nés ouvre la voie à un répertoire adulte structuré peu de temps après qu'ils peuvent voir, entendre et se déplacer. Les trois sons les plus communs des nouveau-nés (gémissements, petits cris, couinements) sont émis de façon répétitive au début puis déclinent et disparaissent peu à peu ou continuent éventuellement dans des séquences et des rôles limités. Cependant, avant qu'ils puissent entendre, on trouve déjà des pics de sons qui laissent supposer qu'ils s'adressent directement à la mère afin qu'elle puisse de son côté, recevoir une série graduée d'information lui permettant de gérer continuellement le statut de la portée. Le déclin de ces premiers sons peut indiquer que les louveteaux abandonnent peu à peu le besoin d'un signal de détresse et qu'ils commencent à pouvoir supporter quelques situations déplaisantes qui auraient même pu être menaçantes pour eux quelque temps plus tôt.

La recherche de Coscia (1995) suggère que chaque vocalisation néonatale, puis adulte par la suite, se développe de façon indépendante, chacune étant distincte de sa première apparition. Que certains sons adultes (grondements, aboïements) soient émis dans un contexte commun relativement tôt dans la vie des individus laisse supposer que le moteur programmant les sons est présent avant même d'en avoir besoin, de la même façon que les sons humains dans le babillage des enfants.

La gamme de sons émis par les louveteaux fournit une base à partir de laquelle le répertoire vocal adulte émerge relativement tôt dans la vie. De une à trois semaines, avant le développement du comportement social dirigé, les signaux émis servent principalement à indiquer une situation de détresse. Après la 4^{ème} semaine, ces signaux vocaux commencent à assumer leurs rôles de la même manière que dans l'âge adulte. Le changement entre les gémissements du nouveau-né et le jappement en est un exemple typique. Gémir est certes efficace dans la tanière où l'angoisse est causée par le bruit des pas de la mère mais plusieurs semaines plus tard, alors que les louveteaux deviennent de plus en plus mobiles, ces gémissements sont moins efficaces pour signaler une angoisse causée maintenant, non plus par un bruit mais par la séparation.

Quand ils émergent de la tanière, on peut supposer que les louveteaux sont en possession de l'ensemble du panel des expressions vocales qui permettront la communication ; il leur faudra cependant encore environ six mois, voire

plus, pour trouver leur voix (la fréquence fondamentale des hurlements d'environ 1.100 Hz à l'âge de quatre semaines s'abaisse à 35 Hz à l'âge de sept mois (Harrington-1978)). Jusqu'à ce moment, les sons les plus élevés de toutes ces vocalisations fournissent aux autres individus les informations révélant leur âge et leur statut.

Répertoire vocal adulte

Schassburger (1978, 1987, 1993) a donné une description détaillée du répertoire vocal adulte qui comprend les mêmes six vocalisations répertoriées chez les louveteaux (Tab. 3.1) auxquelles on peut rajouter le grognement. Il a étudié et regroupé chez des loups en captivité plusieurs séries sonores représentatives pour analyser ensuite le contexte d'émission et définir la fonction de chaque son. Pour simplifier le travail, il a suffi à Schassburger de diviser l'ensemble du répertoire vocal en sons harmoniques et en sons bruyants, ces groupes séparant les sons utilisés dans des contextes amicaux et de soumission (sons harmoniques) des sons utilisés dans des contextes d'agressivité et de dominance (sons bruyants). Cette séparation est d'ailleurs en parallèle avec la division de Cohen et Fox (1976) entre les appels de séduction et de repoussement et en accord avec les règles de la « motivation structurelle » (MS) de Morton (1977).

L'étude de ces règles suggèrent que la motivation cachée derrière une vocalisation influence sa structure physique. Les sons transmettant une motivation non agressive auraient des tons plus élevés et plus purs que des sons motivés par l'agression. Cette différence reflète la relation physique entre la taille du corps et, à la fois, l'aptitude compétitive et la capacité vocale. De petits individus (les jeunes) sont en effet non menaçants et possèdent de petites cordes vocales alors que c'est l'inverse pour les individus plus grands. De petites cordes vocales sous tension produisent des sons plus élevés et plus purs que des grandes cordes vocales détendues qui produisent des sons plus bas et plus grossiers. Les mammifères possèdent en général des systèmes vocaux gradués dans lesquels les types spécifiques d'appels varient fortement. Ces variations peuvent provenir de différences individuelles liées au sexe, à l'âge à l'humeur aussi bien qu'au contexte immédiat, elles sont en tout cas prévisibles.

Signaux vocaux à courte portée

Bien que l'on puisse faire une exception pour le hurlement, la plupart des vocalisations utilisées par les loups dans la communication sont à courte portée entre compagnons de meute, là où les informations visuelles, tactiles et olfactives sont également disponibles. L'un des avantages du signal vocal est son important degré de variabilité à l'intérieur de chaque type de son et permet aux animaux de transmettre des différences subtiles de leur humeur. Un loup peut donc utiliser tout l'éventail de ses capacités vocales, chaque signal pouvant utiliser quant à lui une part seulement de son rendement possible.

Les sons harmoniques (gémissement, couinement et jappement)

Les loups gémissent et couinent dans des contextes généralement amicaux ou de soumission. A chacun de ces sons existent deux variantes identifiées comme forme pleine avec une fréquence basse et une forme aiguë avec une fréquence plus haute (Schassburger-1993). Si certains décortiqueurs de sons suggèrent que la fréquence élevée d'un son provient de l'importance du 5^{ème} ou 6^{ème} harmonique (3.000-3.800 Hz) d'un appel à basse fréquence (500-700 Hz), les sonomètres indiquent que les composantes élevées ou basses ne sont pas harmoniquement liées, aussi doivent-elles être formées par des mécanismes indépendants, peut-être vocalement (basse fréquence) et nasalement (haute fréquence) (Nikol'skii et Frommolt-1989) ou par un sifflement laryngé semblable à celui utilisé par les rongeurs pour émettre des ultrasons (Roberts-1975). La composante basse apparaît souvent à la fin d'un son ou d'une série de sons plutôt qu'au début et laisse supposer que les changements dans la tension des cordes vocales ont un effet sur la teneur relative des deux composantes.

Alternativement, puisque nous avons vu que la forme aiguë de la vocalisation peut porter un message moins menaçant, elle peut être utilisée pour optimiser l'attrait quand un adulte par exemple approche un louveteau ou, plus rarement, un individu socialement subordonné. Le gémissement est souvent une vocalisation de groupe telle que celle utilisée au cours d'un comportement d'apaisement. Dans une situation de soumission impliquant un contact physique, la vocalisation évolue vers le jappement. A long terme, les loups montrent des différences individuelles de l'expression de la vocalisation, différences liées plus généralement à l'âge et au sexe (Goldman-1993), c'est une preuve circonstancielle que les jeunes peuvent reconnaître les appels de tel ou tel individu, en particulier ceux de leur mère (Goldman-1995).

Sons bruyants (grondement, grognement, aboiement long ou bref)

Les loups grondent ou grognent dans une grande variété de contextes comprenant la revendication de la dominance, les interactions de menaces ou les avertissements de défense (Schenkel-1947, Fox-1971, Schassburger-1993). Dans ses études sur les loups en captivité, Schassburger (1993) a noté que le grondement constituait 1/3 de l'ensemble des vocalisations utilisées. L'aboiement bref est, comme son nom l'indique, un son bref et sourd émis principalement dans un contexte d'avertissement de défense comme cela peut être le cas lorsque des humains (chez les loups en captivité) ou d'autres prédateurs (chez les loups sauvages) s'approchent des lieux de vie abritant des louveteaux. Les louveteaux ainsi avertis répondent en se couchant dans les broussailles avoisinantes ou en revenant rapidement à la tanière alors que les adultes répondent en devenant plus attentifs et plus vigilants face à la menace. Dans ces situations, les loups maintiennent une distance de sécurité mais ne fuient pas, laissant supposer cependant un comportement ambivalent entre une possible confrontation ou la fuite. L'aboiement long est utilisé dans le même genre de situation mais est émis plus bruyamment et plus longuement (aboiements liés et non saccadés), contenant une part de menace en même temps que d'avertissement pour peut-être attirer l'attention visuelle vers l'émetteur de la vocalisation.

Signaux vocaux à longue portée

Ces vocalisations ont sans doute évolué sous d'importantes contraintes imposées par l'environnement dans lequel le son se déplace. Les caractéristiques du milieu telles que les turbulences, la température, l'humidité, un autre bruit ou encore les conditions climatiques affectent en effet la fidélité et la portée du signal. Les caractéristiques topographiques du terrain dispersent et atténuent quant à elles les sons même si elles n'influent pas sur leur fréquence. Il a été observé également que les causes de la perte d'un signal affectent plus les sons les plus aigus à l'avantage des sons plus bas. En conséquence, la règle général de la propagation d'un son pour en optimiser la distance en en minimisant la déformation ou la perte voudrait que soient utilisés les sons de basse fréquence et harmoniquement plus purs. Le hurlement des loups semble correspondre à ces deux critères d'efficacité en tant que message à longue portée. Bien que Harrington et Mech (1978) estiment la portée d'un tel son à une dizaine de km en habitat boisé, et qu'Henshaw et Stephenson (1974) en portent le record à 16 km dans la toundra, Joslin (1967) avait en son temps proposé plus raisonnablement une portée habituelle moins longue avec toutefois la probable estimation que ce qui est gagné en portée est peut-être perdu en subtilité et en variété de l'information transmise.

Les hurlements sont des sons harmoniques ayant une fréquence fondamentale moyenne comprise entre 150 et 780 Hz (Theberge et Falls-1967) les fréquences les plus basses étant émises typiquement au début et à la fin d'un hurlement. Bien que les hurlements recouvrent une douzaine d'harmoniques (sons accessoires), il y a relativement peu d'énergie dans celles les plus élevées, aussi s'atténuent-elles rapidement avec la distance (Marler-1977).

Hurlement en solo

La durée du hurlement d'un loup adulte peut durer plusieurs minutes par séquences dont la durée ne dépasse généralement pas trois à dix secondes en moyenne (Theberge-1967). En captivité, le hurlement d'un individu en solo est relativement plus fréquent au cours de la saison de reproduction et le matin et le soir plutôt qu'en milieu de journée.

La structure et la forme du hurlement varient selon les individus et le contexte social du moment (état d'excitation, d'agressivité à l'approche d'un intrus...) en modulant les caractéristiques de la fréquence et le contenu harmonique. L'information est donc disponible aux autres individus pour en reconnaître un parmi eux bien que nous ne sachions pas le comment de la chose ni la distance optimale où la distorsion des sons ne permet plus l'identification (Tooze-1987).

Hurlement en chœur

Le hurlement en chœur démarre généralement par un son relativement peu modulé d'un individu qui est aussitôt suivi par d'autres qui vont entraîner la montée en puissance et élever les fréquences individuelles en les modulant au fur et à mesure que le chœur se poursuit et s'accélère (Joslin-1966). Mc.Carley (1978) décrit la fin d'un chœur comme se terminant souvent par une série d'aboiements modulés chevauchant les derniers hurlements qui s'éteignent peu à peu. Il a ainsi été mis en évidence que dans la totalité d'un chœur, 56% de la vocalisation était des hurlements, 36% des jappements, 7% des aboiements longs et 1% des grondements.

Schassburger (1987) distingue deux formes de hurlements en chœur : un hurlement harmonieux caractérisé par une modulation relativement faible des sons et un hurlement discordant avec une distribution d'harmoniques plus aléatoire et une débauche d'énergie qui semble exploser en cris violents. Ces derniers sont plus souvent associés aux chœurs de ralliements auxquels participent les louveteaux alors que les chœurs spontanés émis sans accompagnements d'activités du groupe sont les plus harmonieux. De notre expérience, il ressort que la proximité de compagnons de meute favorise le hurlement discordant alors que la séparation de quelques dizaines de mètres rend le chœur plus harmonieux. Cela suggère que la structure du chœur puisse refléter le degré d'excitation physiologique ou comportementale expérimenté par les animaux selon qu'ils sont plus ou moins éloignés les uns des autres (Schassburger-1987, Lehner-1982).

Fonction du hurlement

Une variété de fonctions a été proposée pour définir le hurlement des loups (rassemblement, liens sociaux, occupation de l'espace, signal aux partenaires, plaisir d'être ensemble...). Si les preuves de ces fonctions sont à rechercher tout autant dans de simples hypothèses que par l'expérimentation, il est cependant évident que le hurlement des loups a des fonctions réelles au sein d'une meute et entre les meutes.

De nombreux chercheurs ont remarqué que des loups séparés de leurs partenaires hurlent volontiers (Murie-1944, Fentress-1967, Zimen-1981, Tooze-1987...). Des récits anecdotiques de loups sauvages séparés se rencontrant après des hurlements ou hurlant lorsqu'ils reviennent sur les sites de rendez-vous ne laissent que peu de doutes sur le fait que ces hurlements aident à coordonner les déplacements entre partenaires de meutes. La probabilité de reconnaissance entre individus permettant de plus de faire la distinction entre partenaires et individus étrangers (Theberge-1967, Tooze-1990).

La preuve d'une fonction concernant la force (ou le renforcement) des liens sociaux est, quant à elle, plus équivoque (voir Packard chapitre IV) et s'avère plus être proposée pour des raisons intuitives : les hurlements sont en effet des événements fortement « contagieux » chez les loups mais les individus qui sont marginalisés à un moment de la vie de la meute ne semblent pas enclin à participer au chœur, ou s'y essaient mais sans trop s'approcher d'une éventuelle cérémonie de groupe (Zimen-1981). D'autre part, on observe souvent entre les partenaires de la meute un engagement à une variété d'activités avant (nous venons d'en parler), pendant et après un chœur, ce qui pourrait être interprété par certains observateurs comme un renforcement des liens sociaux entre les loups. Il est cependant difficile de traduire ces observations en preuves objectives qui démontreraient l'affirmation initiale d'un rôle sur les liens sociaux (Voigt-1973, Joslin-1982) ! A l'inverse, peut-on prétendre avoir la capacité de mesurer objectivement un lien social ? Si l'hypothèse reste donc à vérifier dans un détail particulier, il n'en demeure pas moins que n'importe quelle forme de sollicitation ou d'excitation de loups se mettant à hurler en chœur peut garantir que ceux-ci hurlent quand le hurlement est approprié pour réaliser des fonctions sociales importantes telles que, par exemple, le rassemblement ou le partage de l'espace.

Le rôle du hurlement dans le partage de l'espace a d'ailleurs été exploré en détail (Joslin-1987, Theberge et Falls-1967, Harrington et Mech-1983). En général, les réponses des meutes correspondent effectivement à des situations d'espacement : les meutes qui répondent restent généralement où elles sont ; les meutes qui ne répondent pas hésitent ou battent parfois en retraite. Celles qui restent sur place sont souvent à proximité d'une proie fraîchement tuée ou sont souvent accompagnées par des louveteaux relativement petits, les ressources alimentaires étant cruciales pour la survie. De plus, les facteurs qui offrent le plus de chance à une meute lors d'une confrontation (taille de la meute) augmentent la probabilité d'une réponse. Les observations de meutes en évitant une autre après des interactions vocales soutiennent la thèse d'un rôle dans la séparation territoriale (Pimlott-1969, Harrington-1975). Encore est-il nécessaire dans ce cas de ne pas mal interpréter le concept de territoire et de son occupation par une meute en affirmant la propriété. Il semble en effet qu'il y ait peu de rapport entre la réponse à un hurlement et les limites territoriales (Harrington et Mech-1983). De plus, certaines meutes de la toundra sont nomades la plus grande partie de l'année et n'occupent donc pas un territoire en tant que tel (Stephenson-1982). Aussi est-il plus approprié de considérer le hurlement entre meutes comme « un mécanisme d'évitement » plutôt que comme un « mécanisme territorial ».

Mech (1970) avait émis l'idée qu'une meute pouvait évaluer la taille d'une autre rien qu'au travers d'un hurlement en chœur mais Harrington (1989) considéra que cela était improbable sur les plans théorique et empirique. Les meutes sont généralement concurrentes et leur taille varie d'une année à l'autre, voire de jour en jour. Elles n'ont donc aucune connaissance antérieure de la taille de la meute voisine et nous pourrions alors attendre d'elles qu'elles tirent plus souvent avantage de ce manque d'informations. Un hurlement en chœur ne peut donner aucune

information sur la taille d'une meute et, en outre, les humains surestiment souvent la taille des meutes hurlant à une certaine distance, probablement à cause de l'écho et des interférences météorologiques (Harrington-1989).

Les loups en captivité, non intégrés dans des meutes, hurlent souvent spontanément au cours de la saison de reproduction (Zimen-1981). Harrington et Mech (1979) trouvèrent cependant que des loups sauvages isolés ne répondent jamais à un hurlement en solo simulé bien que parfois, ils s'en soient approchés très près. Cette observation suggère que des loups isolés utilisent le hurlement pour localiser des partenaires potentiels avec le relatif danger que la vocalisation provoque soit une réponse soit une approche silencieuse.

Variabilité des signaux vocaux

La manière dont les loups manifestent un changement de leur état d'excitation peut varier dans l'expression des types de sons émis mais en général, elle est exprimée par des modifications dans le ton, la puissance, la durée, la fréquence ou encore l'amplitude d'un son en particulier. Par exemple, lors du grondement, la baisse du ton, une augmentation de sa durée et de sa puissance peut représenter une augmentation de la disposition agressive. L'introduction d'un autre type de son (aboievements brefs par exemple) peut se produire à des seuils spécifiques de la même manière qu'une allure spécifique supérieure peut en remplacer la précédente dans la gamme de vitesse de déplacement pour une intervention (Golubitsky-1992). L'enchaînement geignements/gémissements/jappements plus ou moins long et plus ou moins modulé représente par exemple les différentes étapes d'un axe peine/peur/détresse au fur et à mesure que l'inquiétude augmente.

Pour les vocalisations à courte portée, le bruit émis est moins important, aussi toute la gamme de fréquences et de durées permises par l'appareil vocal du loup peut-elle être exploitée. Avec l'augmentation de la distance, les interférences atténuent sensiblement les sons les plus élevés, reléguant l'appel à longue distance aux sons les plus bas. Le hurlement agit donc comme un moyen de communication par lequel des messages variables peuvent être envoyés mais avec une ambiguïté plus grande et moins de subtilité, une sorte de compromis en fait entre la portée du message et le contenu de l'information. Ainsi, la structure harmonique longue et basse du hurlement est-elle bien adaptée pour une communication à longue distance. La plus grande portée effective se réalise en maintenant une fréquence minimum d'au moins une seconde avant de changer de ton mais la gamme de fréquences du hurlement (150 à 780 Hz) ne coïncide ni avec la meilleure fréquence, ni ne correspond à une «fenêtre» de fréquence pour une portée optimale (Morton-1975). Cette «fenêtre» est la résultante, pour une grande part, de l'effet de sol sur l'émission des sons qui sont ensuite perçus à moins d'un mètre au dessus du sol (Marten et Marler-1977). Pour des appels émis à plus d'un mètre au dessus du sol, cette «fenêtre» disparaît et plus bas est le son, plus la portée est allongée. Les loups hurlent à ce seuil de hauteur, aussi, tout moyen d'éviter l'effet de sol (se tenir debout plutôt que couché, pointer le museau vers le haut) aident à maximaliser la portée des sons.

Quand un loup pousse un gémissement ou un grondement, il n'y a généralement pas de doute sur le but recherché. Mais quand un loup hurle, il ne sait pas ce qu'un congénère peut être en train d'entendre. Cette incertitude a probablement influencé la forme du hurlement : par exemple, la somme d'informations rendues disponibles pourrait être limitée entre individus de différentes meutes en principe hostiles et donc pourrait aussi limiter d'éventuelles confrontations dues à cette incertitude du message transmis, confrontations qui se produisent plus souvent lors de contacts visuels qui ôtent une grande partie de l'incertitude. La relative rareté des confrontations suivant une interaction de hurlement suppose donc que l'incertitude rend les loups plus prudents.

Les écoutes faites lors de hurlements en solo ont montré qu'un loup peut limiter la portée de sa vocalisation pour peut-être éviter d'alerter des individus étrangers. De même, plusieurs autres études ont montré que des meutes interagissant avec des loups étrangers pouvaient modifier leur hurlement à leur avantage en baissant par exemple de tonalité (menace plus marquée) quand ils s'approchent d'eux (Harrington-1987) ou si ceux-ci continuent de répondre. Dans un autre cas, le hurlement de deux louveteaux qui appelaient depuis un site de rendez-vous devint plus fort lorsqu'un compagnon de meute répondit, comme si, l'incertitude étant levée, ils hésitaient moins. Ces écoutes pourraient suggérer qu'au cours de moments d'incertitude, les loups puissent utiliser un hurlement qui limiterait la somme d'informations rendues disponibles fortuitement.

Le système auditif

Une communication efficace par le son nécessite un système auditif capable, à la fois, de recevoir et de décoder les signaux émis. On ne connaît malheureusement que peu de choses sur le système auditif des animaux en général et du loup en particulier. Les chiens sur lesquels plusieurs études ont porté semblent avoir des capacités auditives

identiques à celles du loup et relativement ordinaires comparées à d'autres animaux (Tab. 3.4) (Masterton-1969). Leur sensibilité à des basses fréquences (< 1.000 Hz) est généralement semblable à celle des chats et des humains (Heffner-1983) mais devient très performante à des hautes et très hautes fréquences, bien plus que l'humain et un peu moins que le chat (Tab. 3.4). La capacité d'audition des hautes fréquences ne varie pas avec la taille de l'animal, ce qui démontre une caractéristique particulière de l'espèce (Heffner-1983). Peterson (1969) a montré que la limite supérieure d'audition des fréquences chez le chien pouvait atteindre 60 kHz, 80 kHz chez le coyote voire près de 100 kHz chez le chat, ce qui laisse supposer des différences systématiques parmi les espèces même relativement proches.

Si apparemment le pavillon auriculaire (oreille externe) semble pouvoir jouer un rôle dans la réception des sons, deux études au moins n'ont pas démontré d'effets systématiques du type de pavillon (droit, partiellement droit ou tombant) sur la sensibilité auditive (Peterson-1966, Heffner-1983). La mobilité du pavillon dans la localisation pourrait cependant suggérer qu'il sert de filtre/récepteur directionnel du bruit, permettant à un animal d'amplifier un signal faible sans bouger la tête. Cependant, les chèvres et les chevaux par exemple ont très peu de capacité à localiser un son malgré la mobilité de leurs pavillons auditifs. Dans ses études, Heffner (1992) suggère que la principale fonction de la localisation du son est d'orienter le champ de la meilleure vision (la fovéa) vers la source du son. Ainsi, les espèces telles que l'homme ayant une petite fovéa ont-elles besoin d'une haute acuité spatiale tandis que celles ayant un large champ de la meilleure vision (large fovéa), telles les ongulés, peuvent se satisfaire d'une acuité spatiale plus restreinte.

Tableau 3.4 : Caractéristiques des systèmes auditifs de différents mammifères

Espèce	Gamme auditive (Hz)	Gamme de meilleure sensibilité	Meilleure fréquence
Chien*	67 – 45.000	500 – 32.000 (a) 200 – 15.000 (b)	3.000 (c) 8.000 (d)
Chat	48 – 85.000	250 – 45.000	8.000
Humains	20 – 18.000	400 – 12.000	1.000
Ongulés (porc, bovin, moutons)	+ 42.000	---	10.000

* : le système auditif du loup est supposé être semblable à celui du chien

(a) selon Heffner (1983) (b) selon Peterson (1969) (c) selon Masterton (1969) (d) selon Heffner (1983)

Les modestes capacités des Canidés à localiser les sons sont cependant suffisantes pour orienter leur meilleur champ de vision vers la source du son. Ils ont de plus la capacité supérieure de déceler un changement dans la tonalité d'un son pour une comparaison immédiate, plus que pour une comparaison à retardement. A la fréquence de 1.000 Hz, un chien discerne un changement de fréquence de 8 à 10 Hz (1%). Cela est toutefois moins performant que le seuil de capacité de l'homme que l'on peut situer à 3 Hz (0,3%) (Sinnot et Brown-1993).

A la naissance, chiots et louveteaux sont sourds parce qu'évidemment, leurs canaux auditifs sont obturés (Strain-1991). Dès qu'ils sont dégagés, vers l'âge de 12 à 14 jours, L'audition progresse rapidement et atteint sa sensibilité adulte (35 dB) vers le 20^{ième} jour et le cortex auditif atteint sa complexité adulte vers l'âge de quatre à cinq semaines (Breazile-1978). Les chiots répondent au plus tôt (13 à 16 jours) à des fréquences comprises entre 250 et 750 Hz, plus tard (15 à 25 jours) aux fréquences entre 1.000 et 4.000 Hz et enfin, en dernier, (20 à 30 jours) à 8.000 Hz, la plus haute fréquence testée (Foss et Flottorp-1974). A quatre semaines, des chiots beagle ont été sensibles aux tonalités montant jusqu'à 50 kHz alors que les adultes ne l'étaient que jusqu'à 25 kHz (Peterson-1966).

LA COMMUNICATION OLFACTIVE

Importance de l'odorat dans la communication

L'odorat est sans doute le sens le plus fin des sens du loup. Contrairement aux humains, le loup est fortement dépendant de son environnement olfactif pour obtenir des informations sur le monde extérieur. L'habitude et la nécessité pour le loup de vouloir explorer son environnement avec son nez ont été en partie mises en évidence dans une série d'observations faites sur des loups souffrant d'anosmie (ayant perdu le sens de l'odorat) (Asa et al. 1986). En dépit de leur incapacité, ils ont continué durant des années à renifler les objets de leur environnement comme s'ils cherchaient une information.

A tous égards, les signaux acoustiques et olfactifs jouent des rôles complémentaires dans la communication des loups. A courte portée et particulièrement la nuit, ces deux types de signaux fournissent des informations claires : les signaux vocaux indiquant l'état immédiat de l'humeur d'un individu et probablement les actions à venir dans les quelques secondes qui vont suivre ; les odeurs fournissant une « vitrine » plus large et plus subtile de l'histoire de l'animal, son statut et ses perspectives d'avenir dans un laps de temps déterminé. Ainsi, alors que l'urine d'une femelle peut indiquer à un mâle si elle est physiologiquement réceptive, son code vocal l'informerait peut-être que ce n'est pas tout à fait le moment. Sur la durée, le temps différentiel entre les signaux acoustiques et olfactifs est amplifié : Le hurlement permet aux loups de connaître la localisation des autres, leur identité et leur humeur dans le temps réel alors que le marquage par l'odeur donne la même information, voire plus, à archiver pour une durée de plusieurs jours, voire plusieurs semaines.

Sources des signaux

Comparativement aux sons ou aux manifestations visuelles, les signaux olfactifs sont beaucoup plus difficiles à discerner pour les humains, essentiellement parce que leur système olfactif est peu développé. Bien que certaines formes de la communication olfactive soient accompagnées de comportements manifestes (patte levée pour uriner, grattage du sol...), on en définit beaucoup d'autres que parce que les loups manifestent un intérêt certain envers elles et qu'ils ont la capacité, apparente pour les humains, d'en tirer un maximum de messages.

Les glandes de la peau

Les sécrétions des glandes de la peau fonctionnent pour l'entretien de la peau et du poil et dans la communication chimico/olfactive. Il existe trois types de ces glandes sécrétrices : les glandes sébacées, les glandes sudoripares apocrines (dans les zones poilues de la peau) et les glandes sudoripares écrines.

Les glandes sébacées se situent dans les follicules des poils (Sokolov-1982) et produisent, sous le contrôle des hormones androgènes et œstrogènes, une substance grasse et cireuse (le sébum) d'une odeur particulière à l'espèce servant à l'entretien de la fourrure et de la peau (Albone-1984). Chez le chien, des glandes sébacées associées aux follicules pileux se trouvent sur la partie dorsale du cou, le dos lui-même et sur la queue. D'autres se situent à la jonction de la peau et de la muqueuse des lèvres, de la vulve et des paupières (Lovell-1979).

Les glandes sudoripares apocrines ont été détectées au microscope sur la peau des chiens, aussi est-il possible que les loups possèdent les mêmes. Elles sont nombreuses sur la face, les lèvres, le dos et à la base des orteils. Ces glandes sont typiquement associées aux follicules des poils et ne s'activent qu'à la puberté.

Quant aux glandes écrines, elles fonctionnent pour rafraîchir l'animal. Elles ne sont pas associées aux follicules des poils mais sécrètent un liquide salé. Elles sont seulement localisées sous la plante des pieds (Nielsen-1953). Leur sécrétion est dépendante de l'exercice physique ou de la chaleur ambiante. Même si les sécrétions sont inodores, la microflore de la peau agit sur elles pour produire des composés odorants. Les différences individuelles de la microflore, du régime alimentaire et la variabilité des taux hormonaux contrôlant les sécrétions des glandes sudoripares pourraient être à l'origine d'une forme « d'empreinte odorante chimique » (Halpin-1980) qui permettrait aux individus de se reconnaître et de s'identifier distinctement (Brown et Johnson-1983).

Les glandes des pieds

Les glandes apocrines sont présentes dans les tissus des pattes sous forme de petites poches situées à la base des orteils, au contraire des glandes écrines qui sont nombreuses sous la plante des pieds. Le grattage du sol qui suit parfois le marquage urinaire ou par défécation peut poser ainsi une marque olfactive supplémentaire en même temps qu'il laisse des marques visuelles évidentes susceptibles d'attirer l'attention sur le dépôt.

Les glandes dorsales et caudales

Au niveau du cou et des épaules, les loups ont des poils de protection relativement longs qui se dressent dans une séquence d'excitation. Cette crinière transmet bien sûr un signal visuel évident mais à la base des follicules de ces poils se trouvent des glandes sébacées et sudoripares (Lowell-1979). Lorsque les poils ne sont pas en érection, la peau tend à se plisser et à créer un microclimat favorisant l'action bactérienne sur les sécrétions. Au cours de l'érection des poils, la peau se tend, favorise la montée du contenu des glandes et permet alors la dispersion des matières volatiles accumulées (Albone-1984). Certes, cette émission d'odeur a été très peu étudiée mais on peut penser qu'elle joue un rôle important dans la communication olfactive.

Un groupe de glandes sébacées et sudoripares composent la grosse glande subcaudale que l'on trouve sur la partie supérieure de la queue à environ 1/3 de sa base chez les Canidés (Hildebrand-1952). La zone de cette glande se remarque par des poils de protection généralement noirs et l'absence de sous-poils de bourre. Même si les loups n'explorent habituellement pas cette zone sur un autre loup, Ewer (1968) soutient que leur sécrétion est frottée sur la voûte des entrées de tanières et suggère que la substance produite puisse contenir des informations sur l'identité individuelle de chacun.

Les sécrétions auriculaires

La signification olfactive des sécrétions sébacées des oreilles n'est pas très claire. Dans une étude menée sur des chiens (Dumbar-1977), les mâles montraient peu d'intérêt pour les échantillonnages de cérumen mais ils « étudiaient » les oreilles des femelles 22 fois plus fréquemment que celles des mâles. Ces résultats supposent que des sécrétions complexes autres que celle du cérumen existent et que l'information qu'elles peuvent contenir est en lien avec le sexe des individus.

Les glandes anales

La paire de glandes anales juste à l'intérieur de l'anus sont des invaginations de la peau qui contiennent à la fois des glandes sudoripares et sébacées (Montagna et Parks-1948). Elles sont entourées d'une couche musculaire qui est sous contrôle volontaire. Les composants des sécrétions produites varient selon les saisons et diffèrent entre mâles et femelles, apportant sans aucun doute des informations supplémentaires sur le sexe et l'état reproducteur des individus, mais encore sur l'identité des individus lors des rencontres occasionnelles. La position relativement commune où deux individus se tiennent tête-bêche suppose un intérêt pour les odeurs anales émises. L'animal dominant porte sa queue levée, haut sur le corps, et l'animal subordonné la porte abaissée et proche du corps, couvrant la zone anale. Il est cependant possible que les odeurs impliquées dans ce comportement soient générées par les glandes circumanales sébacées associées aux follicules des poils entourant l'anus (Parks-1950). Cette hypothèse est suggérée par les observations qui montrent que des femelles explorent rarement la zone anale d'un autre loup sauf durant la période de reproduction.

On a longtemps pensé que les sécrétions anales étaient passivement déposées sur les fèces au cours de la défécation. Or, une étude a montré un surprenant petit pourcentage de fèces contenant ces sécrétions. Il semble cependant que les mâles adultes, particulièrement les reproducteurs, déposent plus fréquemment des sécrétions lorsqu'ils défèquent que les femelles ou les jeunes, indiquant ainsi une fonction de marquage de l'action.

Une autre fonction de la sécrétion des glandes anales a été décrite chez les loups ainsi que chez les chiens chez qui le contenu odorant est expulsé lors d'un stress grave (Donavan-1969). L'odeur des sécrétions répandues semble plus forte que celle émise lors des dépôts de fèces ; c'est peut-être qu'elles sont en plus grandes quantités ou que les éléments les plus âcres sont plus volatiles, l'odeur disparaissant toutefois relativement rapidement en une quinzaine de minutes environ. Le message d'une émission des glandes anales peut donc être différent de celui provenant des fèces.

Les glandes du prépuce

Les glandes du prépuce qui bordent l'ouverture de l'étui pénien sont probablement une source d'odeurs sexuelles. La production des sécrétions est stimulée par les androgènes et inhibée par les œstrogènes et leur composition peut être modifiée par l'activité bactérienne car elles adhèrent aux poils de l'extrémité de l'étui pénien (Ling et Ruby-1978). Parfois, durant la période de reproduction, les femelles renflent et lèchent la zone du prépuce du mâle mais on a observé aussi des mâles se tenant debout au-dessus d'un autre individu et leur présentant cette même zone prépuccienne à explorer. De la part d'un mâle dominant, ce comportement pourrait signifier son statut hormonal et renforcer sa position sociale vis à vis des autres mais également servir dans le marquage lors des urinements puisque les sécrétions sont alors incorporées à la miction (Huggins-1946).

Chez les femelles en œstrus, les glandes associées au clitoris produisent des sécrétions qui contribuent à l'attrance des mâles vers la zone périnéale. Même si les sécrétions du prépuce sont plus apparentes chez les loups mâles adultes, Les glandes du prépuce (mâle) et vaginales (femelles) sont également actives chez les louveteaux en sécrétant un fluide que lèche la mère des petits pour stimuler l'action d'urinement et de défécation.

Les glandes vaginales

Le vagin de la louve et son utérus sécrètent également des substances qui jouent un rôle dans la communication durant la période de la reproduction. Sous la stimulation de l'œstrogène au cours du proœstrus puis de l'œstrus, un peu de sang s'écoule de l'utérus vers le vagin où il est incorporé aux sécrétions vaginales. Cet écoulement sanguin du proœstrus dure en moyenne six semaines (Asa-1986). Il communique l'état reproductif de la femelle et est évidemment attractif pour les mâles en provoquant chez eux une forte excitation sexuelle et des tentatives de monte insistantes. Durant cette période, l'intérêt des mâles pour l'urine des femelles est influencé par ces sécrétions vaginales qui y sont incorporées et qui leur permet de définir rapidement l'état de réceptivité optimale de la femelle.

Les glandes salivaires

La salive contient sans doute des informations sur le sexe et l'état reproductif (Booth-1972, Doty et alt.-1973) et les mâles reproducteurs lèchent plus fréquemment le museau des femelles que les autres. Cette salive contient de fortes concentrations d'hormones ; (progestérone (Luisi-1981), testostérone (Baxendale-1982) et cortisone (Walker-1978) et on pense que le rituel « léchage du museau » pourrait ne pas seulement transmettre une information olfactive mais également transférer de petites quantités d'hormones au partenaire.

Le toilettage social transférant de la salive accomplit probablement un marquage olfactif du partenaire, à plus forte raison entre la mère et ses louveteaux lors des séquences de stimulation des besoins naturels. A l'inverse, la salive abandonnée par les louveteaux sur les mamelles de la louve marque les tétons d'une sorte d'empreinte distinctive peut-être utile en tant que fidélisation à une mamelle.

Les Fèces

Les loups peuvent utiliser les fèces avec ou sans présence de sécrétions des glandes anales pour le marquage territorial (Peters-1975). On trouve communément ces fèces le long des pistes et des chemins empruntés par les meutes sur leur territoire, particulièrement aux croisements de pistes (Vila et alt.-1994) et déposées sur des objets marquants. Le choix des emplacements est intentionnel et le dépôt se fait parfois dans une sorte d'équilibre instable pour lever l'arrière train au-dessus d'une souche.

L'urine

Même si les sécrétions glandulaires et les fèces offrent d'importantes modalités sur l'échange d'informations, la méthode la plus connue et la mieux étudiée de la communication olfactive est le marquage par l'urine. De fait, le marquage olfactif est synonyme du marquage par l'urine et même si de nombreuses revues ont débattu sur cette fonction de marquage, la plupart sont d'accord pour affirmer que l'occupation de l'espace en est sa principale raison d'être.

Kleiman (1966) soutient l'hypothèse que le marquage par l'odeur pourrait être une réponse à un environnement peu familier et menaçant. Selon cette théorie, l'animal créerait une familiarité et se rassurerait en répandant sa propre odeur sur un site. L'action d'uriner provoquée par l'inquiétude peut avoir aussi provoqué les conditions initiales pour l'évolution du système « occupation de l'espace/marquage olfactif » ainsi qu'un important facteur initial stimulant la production du marquage.

Le marquage est généralement plus fréquent dans les zones d'intrusion où les odeurs étrangères sont présentes mais tout autant, les loups peuvent éviter les zones où sont marquées fortement des odeurs de loups étrangers (Peters et Mech-1975). Qu'il soit fait par inquiétude ou pour repousser une éventuelle incursion étrangère, le marquage peut diminuer le risque de rencontres agressives et réduire le coût énergétique de ce genre de rencontres en permettant aux individus d'évaluer la situation (Goslin-1982).

Au sein d'un groupe, la posture prise lors du marquage par l'urine transmet éventuellement un message sur la position hiérarchique des opérants. Pour un chien par exemple, la vision d'un mâle en train de lever la patte entraîne l'action d'uriner (Bekoff-1979). Plus généralement, la fonction « lever la patte » a pour but de placer la source d'odeur de façon telle qu'elle optimise les possibilités de sa détection par les autres loups. Si, comme le suggère Lorentz (1954), la hauteur du marquage peut refléter la stature du marqueur, ceci pourrait expliquer la situation comique qui, pour certains chiens, consiste à vouloir arroser le plus haut possible et qui, déséquilibrés, risquent de culbuter.

Cette posture patte levée sous contrôle de la testostérone est moins commune chez les femelles dominantes que chez les mâles, ces derniers urinant plus communément comme les autres, pattes fléchies (Asa-1990). Mais dans l'observation d'un marquage patte levée, la posture diffère sensiblement de celle du mâle, une patte arrière étant légèrement soulevée vers l'avant et l'autre quelque peu fléchie, ce qui ramène finalement le niveau du marquage au sol.

Les louveteaux commencent à uriner spontanément vers l'âge de trois semaines et à l'âge adulte, les individus mâles subordonnés urinent en position fléchie et les femelles en position accroupie. La posture du mâle dominant est quant à elle sans équivoque, corps bien tendu sur trois pattes et la 4^{ième} franchement levée à l'horizontale. La seule possible exception de ce privilège de posture peut survenir au moment de la compétition sexuelle où quelques esquisses de levage de patte apparaissent chez quelques subordonnés. Chez les chiens, tous les mâles lèvent la patte, ce qui suggère que tous se considèrent dominants, une altération comportementale par rapport aux loups.

La testostérone est nécessaire mais non suffisante pour permettre aux loups mâles d'uriner « patte levée ». C'est son interaction avec le statut social de l'animal qui est nécessaire à l'activation du comportement. Il est toutefois intéressant de constater que l'exposition à la testostérone n'est nécessaire que pendant le développement fœtal, chiens et loups, même s'ils sont castrés à l'état de chiots et louveteaux, montrent quand même la position « patte levée » au moment de la puberté. La testostérone est donc nécessaire à l'organisation du comportement mais non à son activation.

La force de la nécessité du marquage par l'urine est illustrée par le fait que pour les mâles, la position prise peut n'être même pas associée à l'écoulement de l'urine. Ils peuvent ainsi continuer de lever la patte même si leur vessie est vide. La moyenne de marquage des mâles est liée aux changements saisonniers du taux de testostérone. Il semble d'ailleurs que chez les femelles, ce soit également le taux de testostérone qui influence le comportement de marquage plutôt que celui d'œstrogène (Asa-1990). Non seulement le taux de marquage des loups dominants mâles et femelles augmente au cours de la saison de reproduction mais leurs marquages respectifs se recouvrent mutuellement (Peters-1975). Ces marquages doubles semblent être liés, d'une certaine façon, à la formation et au maintien des liens sociaux du couple reproducteur, leur fréquence étant plus élevée chez les couples nouvellement formés (Rothman et Mech-1979). Lorsque le recouvrement d'un marquage femelle est fait par le mâle dominant, les autres loups montrent moins d'intérêt pour l'urine de la femelle en chaleur. Cependant, cet effet ne peut être attribué à la dilution car l'addition expérimentale de la même quantité d'eau ne produit pas le même effet. Cette découverte suppose donc que le surmarquage par le mâle diminue d'une part les chances d'un autre mâle d'identifier une louve en œstrus et que, d'autre part, il annonce un couple déjà formé et une mise en garde contre une éventuelle intrusion territoriale (Rothman-1979).

Une caractéristique particulière de l'état physiologique reproducteur d'une femelle associée au marquage par l'urine est la période relativement longue du préœstrus (en moyenne cinq à six semaines). Le préœstrus est

précédé d'une augmentation transitoire des taux de testostérone et d'œstrogène. Les sécrétions vaginales passées dans l'urine, doublées d'une fréquence accrue du besoin d'uriner, rendent la femelle plus attractive et stimulent le double marquage. C'est probablement un moment important pour la femelle de lui permettre d'évaluer si le mâle lui convient comme partenaire et de cimenter alors leur engagement ou non.

L'importance de l'odeur dans le comportement de cour des mâles a été démontrée au cours d'une expérience qui tendait à supprimer le sens de l'odorat chez les individus sélectionnés (Asa-1986). Au cours de trois saisons de reproduction, aucun des mâles anosmiques et sexuellement inexpérimentés n'a reniflé ni léché l'urine ou les sécrétions vaginales de leurs partenaires femelles, ni même n'a répondu aux sollicitations des femelles pour l'accouplement. Un autre mâle également anosmique mais sexuellement expérimenté se comporta de la même façon la première année mais ensuite, il copula normalement sans toutefois montrer un quelconque intérêt pour l'urine de sa partenaire. Les mâles ont donc besoin d'informations olfactives pour stimuler leur comportement sexuel, cependant, après une première expérience, l'importance en semble réduite et les signaux visuels peuvent suffire.

L'effet de l'anosmie sur une femelle fut par contre bien différent. Elle copula normalement malgré un évident manque d'expérience sexuelle et son comportement maternel ne sembla pas affecté.

Les loups se servent également du marquage par l'urine comme faisant partie du système « d'inventaire alimentaire ». Ils peuvent en effet garder une trace de l'emplacement des caches de nourriture par celles déjà marquées qu'ils ont vidées, rendant ainsi plus efficace l'utilisation de leur temps de recherche (Harrington-1981). Il est à noter cependant qu'ils ne marquent pas leurs caches systématiquement après qu'ils les ont vidées.

Frottage corporel au sol

La tendance des loups à se rouler sur des substances dégageant généralement une odeur âcre est difficile à expliquer (Reiger-1979). Ce comportement implique de se rouler sur la substance en commençant par la joue, le cou, l'épaule puis enfin le dos dans un mouvement tournant caractéristique.

Des tests pratiqués sur des loups en captivité ont défini une liste (non exhaustive) de produits stimulants, aussi bien naturels qu'artificiels, mais n'ont pas permis de démontrer de façon concluante la fonction de ce comportement (Goodman-1978, Ryos-1986). Les hypothèses avancées pourraient être les suivantes : **(1)** la familiarisation à une nouvelle odeur, **(2)** une forte attirance pour une odeur particulière, **(3)** une forte répulsion pour une certaine odeur, **(4)** la dissimulation de sa propre odeur par une odeur plus âcre, **(5)** le besoin de se rendre soi-même plus attirant. Chez les chiens sauvages d'Afrique (lycaons), les femelles se roulent dans l'urine déposée par les mâles de la meute qu'elles essayent de rejoindre. Peut-être veulent-elles s'enduire d'une odeur qui serait familière à la meute, augmentant ainsi leurs chances d'être acceptées.

Valeur des messages

Comme nous venons de le développer, les sécrétions glandulaires et les produits excrétoires peuvent véhiculer un large éventail d'informations. Nos propres limites olfactives nous empêchent sans nul doute d'apprécier à sa juste valeur ce domaine privilégié de ce sens performant qu'est l'odorat des Canidés. Identifier l'espèce, le sexe, l'identité de l'individu, son âge, son rang social ou encore son statut sexuel nous échappera toujours, incapables que nous sommes de capter le moindre message dans ce système d'odeurs véhiculées par les phéromones et qui, selon le cas, ont un rôle déclencheur ou avertisseur chez l'individu récepteur (Wilson et Bossert-1963, Bronson-1968).

Une caractéristique de ces signaux olfactifs est que ce sont quasiment toujours des signaux clairs et précis à décoder. La plupart sont le résultat d'un processus physiologique et bactériologique dont l'animal a peu ou pas le contrôle. Un mâle soumis à un stress social excrétera un taux élevé de corticostéroïdes dans son urine qu'un autre individu aura à investiguer. Une femelle en recherche d'un partenaire pourra par conséquent le trouver peu intéressant en se basant simplement sur l'investigation de son urine. Cependant, si un loup ne peut pas modifier la teneur du message, il peut en limiter la distribution. Des observations menées à la fois sur des loups sauvages et en captivité indiquent que des individus subordonnés urinent moins fréquemment et dans des endroits probablement moins fréquentés par d'autres loups. Les loups dominants ont, quant à eux, tendance à marquer plus souvent et plus largement.

La messagerie olfactive a donc une action directe sur la physiologie des individus. Vandenberg (1988) a mis en évidence cet aspect chez les rongeurs et a montré que les phéromones élémentaires émises durant le processus reproducteur pouvaient accélérer ou retarder la puberté, déclencher, synchroniser ou interrompre l'œstrus. D'autres auteurs ont suggéré alors (Hradecky-1985) que ces phénomènes pouvaient également être activés chez les loups mais aucune preuve tangible n'en a été rapportée à ce jour. L'échec de la reproduction chez les loups subordonnés peut être plus raisonnablement expliqué par la répression sociale au sein de la meute (Packard et al.-1983, 1985) et par l'évitement de l'inceste (Smith-1997). Mais, par ailleurs, les paramètres reproducteurs comprenant entre autres les effets de l'hormone gonadotrope aussi bien chez les mâles (développement testiculaire et production du sperme) que chez les femelles (ovulation) n'étant pas affectés par le statut social immédiat, des femelles subalternes peuvent occasionnellement concevoir, donner naissance et prendre soin des jeunes (Asa-1986). Cette presque indépendance de la physiologie reproductrice vis à vis de l'influence directe du statut social des individus peut donner aux louves la capacité de répondre rapidement à d'éventuels changements dans l'opportunité reproductrice qui peuvent avoir lieu au cours de la saison de reproduction (mort brutale, allaitement de remplacement...).

Il n'y a pas là non plus de preuve formelle que les changements physiologiques des systèmes reproducteurs survenant saisonnièrement sont liés à la communication phéromonale. Que ces changements surviennent de façon prévisible au même moment chez des femelles fort éloignées les une des autres témoigne d'un signal autre, probablement environnemental (la durée du jour par exemple). Cependant, des observations anecdotiques sur des colonies de chiens suggèrent peut-être une remise en cause : En effet, bien que les chiennes n'aient pas de saison de reproduction bien définie, elles ont souvent, dans une vie en colonie, des périodes d'œstrus synchrones. Les chiens appartenant à des personnes travaillant dans notre centre ont commencé un cycle en synchronisation avec les louves (Asa-non publiées). Ces observations suggèrent donc que des femelles Canidés vivant dans un groupe puissent avoir des périodes d'œstrus synchrones conduites aussi bien par un signal environnemental que par une influence phéromonale réciproque.

Transmission du signal

Un avantage majeur d'une partie de la communication olfactive est que les messages peuvent être détectés longtemps après avoir été laissés, y compris l'information de la période écoulée après le dépôt puisque l'intensité de l'odeur décroît avec le temps et que les composants s'évaporent à des degrés divers. Des traces d'urine ou de fèces peuvent être laissées pour une détection plus tardive alors qu'une information par la salive ou les glandes de la peau est directe entre l'émetteur et le récepteur reniflant à la source de l'émission. Les sécrétions prépucciales, vaginales ou des glandes anales peuvent servir, selon le contexte, en étant soit laissées soit reniflées directement.

Le taux d'évaporation des molécules volatiles que l'on trouve dans une odeur est affecté par de nombreux facteurs comprenant entre autres le poids moléculaire (PM) des composants qui détermine les produits les plus volatiles, donc les mieux captés selon qu'il est plus petit mais en sachant toutefois qu'une molécule plus lourde stimule plus efficacement le système olfactif (Dethier-1954). Un équilibre doit donc apparaître dans la variation de la masse moléculaire des composants phéromonaux que Wilson et Bosset (1969) situent entre 80 et 300. Il est intéressant de savoir que la masse moléculaire des composants stéroïdiens gonaux tels que l'estradiol, la progestérone et la testostérone est d'environ 250. Ceci suggère que les molécules hormonales des sécrétions glandulaires citées ci-dessus puissent déjà servir et fonctionner comme des phéromones dans leur libération dans l'atmosphère.

Ces mêmes messages olfactifs transmis par les molécules volatiles sont également affectés de façon critique dans leur taux de transfert à cause des facteurs environnementaux. Une augmentation de température, un courant d'air ou un taux d'humidité relatif peuvent conduire à augmenter le taux d'évaporation ; une surface poreuse de dépôt ou la présence de lipides (graisses) dans les glandes peuvent le diminuer (Régnier-1977). Un dépôt d'urine sur une surface verticale peut à la fois améliorer sa détection et prolonger l'efficacité du message en protégeant le produit de la dilution due à la pluie ou à la rosée.

Réception du signal

Il est évident que la grande diversité des sources d'informations olfactives peut fournir aux loups non seulement des informations courantes sur leurs partenaires de meute mais également une connaissance historique des déplacements de partenaires potentiels ou d'étrangers dans un passé relativement récent. Il est tout autant évident que les loups passent une grande partie de leur temps à explorer des odeurs et il semble qu'ils utilisent les informations qu'elles contiennent pour décider de leur futur comportement (Peters et Mech-1975). La capacité des

loux à utiliser les odeurs avec une telle sophistication apparente nécessite à la fois un système récepteur sensible et un centre neural complexe.

Le système olfactif

A l'intérieur du nez du loup (et du chien), la surface portant les récepteurs olfactifs est considérablement augmentée par une succession de plis soutenus par une fine structure osseuse (Hare-1975). Cette caractéristique particulière abrite l'estimation de quelque 280 millions de récepteurs olfactifs, beaucoup plus donc que le nombre de récepteurs visuels de la rétine (Wieland-1938, cité par Moulton-1967). Les fibres nerveuses des récepteurs se prolongent vers le bulbe olfactif du cerveau.

L'importance relative de l'olfaction chez le chien, comparée à celle de différentes espèces, peut être indirectement estimée à partir de la proportion de l'épithélium nasal consacrée à l'odorat par opposition à la respiration. Parmi plusieurs espèces communes, c'est le chat qui a proportionnellement le plus de surface de muqueuse disponible consacrée à l'olfaction. Le système principal décrit ci-dessus n'est que l'un des trois systèmes que possède le loup. Les deux autres qui sont des systèmes secondaires et trigéminés sont moins connus et leur rôle pas clairement défini. L'un d'eux qui reçoit les signaux en provenance de l'organe de Jacobson (ou organe vomérien) est censé modérer la réponse sexuelle chez certaines espèces (Wysocki-1979). Cet organe est certes bien développé chez le chien (Adams et Wiekamp-1984), mais on n'en connaît pas bien sa fonction. Beaucoup de mammifères ont le comportement souvent observé de retrousser la lèvre supérieure, attitude typique censée aider à transférer les molécules volatiles de l'urine ou des sécrétions glandulaires dans l'organe vomérien. Si les Canidés ne présentent pas cette disposition, ils pressent néanmoins, après avoir été en contact avec l'urine ou une autre sécrétion, la langue contre le palais, juste derrière les dents de devant (Asa-1986), à l'emplacement des canaux naso-palatins qui s'ouvrent dans la cavité nasale.

Les liaisons provenant de l'organe vomérien via le système accessoire olfactif atteignent les zones du cerveau associées au comportement sexuel et à la stimulation des hormones gonadotropes. La transection chirurgicale qui bloque à la fois les systèmes olfactifs principal et secondaire interfère avec l'aptitude du comportement de cour (Asa-1986). Cependant, la suppression des seuls organes voméro-nasaux n'affecte pas le comportement sexuel. Ces résultats suggèrent que le système olfactif principal (mais pas les systèmes secondaires) soit important dans la réponse sexuelle des loups mâles, particulièrement chez ceux qui n'ont pas encore appris à se servir d'autres signaux.

Le frottement sur une odeur au sol semble également concerner le système olfactif principal plutôt que les deux secondaires. Ainsi, après la suppression de l'organe vomérien (organe secondaire), les loups expérimentés continuaient à réagir à l'odeur de poisson par une roulade typique alors que les individus dont le système principal avait été bloqué ne réagissaient pas (Asa-non publiée). Le second système trigéminé est, quant à lui, sans doute impliqué dans la réaction aux substances chimiques nocives et empêche l'organisme d'inhaler des produits potentiellement dangereux en faisant appel à des réflexes de protection (Allen-1937).

Sensibilité olfactive

Pour avoir une petite idée de la sensibilité olfactive du nez d'un loup, il est utile de se renvoyer à l'information sur le chien et de supposer que le loup est au moins aussi performant que lui. Tous les deux ont une capacité de la perception des odeurs extraordinairement plus importante que le meilleur des nez humains (Neuhaus-1953, Moulton-1976, Marshall-1981). Cette capacité peut être expliquée en notant que bien que la même proportion (1 à 2%) des molécules qui entrent dans le nez atteignent les récepteurs dans chaque espèce : **(1)** le chien dispose d'une zone de récepteurs plus importante 50 fois plus grande ; **(2)** le chien a proportionnellement un nombre de récepteurs/cm² plus important ; **(3)** le chien a proportionnellement des récepteurs nettement plus actifs ; **(4)** les bulbes olfactifs du chien sont beaucoup plus grands ; **(5)** le chien fait nettement mieux la différence entre des odeurs et identifie des mélanges très complexes de composants ; **(6)** le chien (et le loup plus encore) ont une confiance absolue en leur flair, c'est leur outil de travail sans cesse mis à contribution pour leur propre survie.

Rôle de l'odorat dans le pistage et la chasse

Les capacités de sensibilité et de discrimination du système olfactif des Canidés sont démontrées non seulement par leur rôle important dans la communication sociale mais aussi lors de leur utilisation pour la chasse. La plupart de nos informations en ce domaine nous viennent du chien une fois de plus et de nombreuses observations nous donnent une idée des mécanismes impliqués.

Le signal capté par un chien de piste comprend l'odeur déposée sur le substrat ou dans l'air ainsi que l'odeur naturelle provenant de l'animal poursuivi. Ces odeurs sont les cellules desquamées de la peau, parfois en état de décomposition bactérienne et qui tombent constamment d'animaux vivants (Marples-1969). Chiens et loups sur la piste d'une telle odeur la suivent plus ou moins directement mais plus communément, ils la reniflent au sol en zigzaguant pour, semble-t-il, leur permettre d'évaluer constamment le degré d'intensité de l'odeur, la concentration étant plus forte au centre de la piste. Ainsi, dans 43 des 51 séquences de chasse observées par Mech (1966) concernant une meute de loups de l'île Royale, celle-ci détecta les élans directement par l'odeur. Généralement, les loups détectaient les élans dans une zone de 300 mètres sous le vent et, en une occasion, ils repérèrent une femelle accompagnée de ses deux veaux éloignés d'environ 2,5 km.

Un certain consensus populaire explique l'odorat comme ayant une importance primordiale pour la chasse. On devrait cependant remarquer qu'aucune recherche expérimentale n'a comparé les sens dont se servent les loups pour chasser. La recherche faite par contre sur des renards roux en captivité (Osterholm-1964) et des coyotes (Wells-1978) a permis de découvrir que la vision était le sens le plus important, suivie de l'audition et de l'odorat, selon les circonstances. Si donc l'odorat est prédominant chez le loup, son importance reflète probablement la faible densité et la grande dispersion de ses proies ongulées dans des habitats boisés mais, selon les mêmes circonstances que pour le renard ou le coyote, la vision est sans doute plus utilisée dans les plaines à découvert et les habitats de toundra.

LA COMMUNICATION VISUELLE

Importance de la vision dans la communication

Notre connaissance de ce système de communication a généralement été acquise grâce à une observation rigoureuse des signaux visuels qui accompagnent les bruits et les odeurs dans un échange d'informations. D'une certaine façon, la communication visuelle a été la plus difficile à décrire objectivement. Les signaux vocaux sont discrets et se produisent dans des séquences temporelles ; on peut donc les capter et les mesurer aisément. Les signaux olfactifs ont été, quant à eux, réduits au niveau de leur apparence visuelle (marquage, comportements) mais nous en savons très peu sur la composition chimique de ces signaux. Les signaux visuels vont et viennent d'une façon moins évidente et pourraient impliquer des mouvements de tout le corps. Par conséquent, nous devons compter sur notre capacité à détecter autrement les modèles de ces stimuli complexes, ce qui nous permettrait une bonne approche de ces modèles de base.

Les analyses de la communication visuelle chez le loup ont suivi de quelques dizaines d'années l'ouvrage de Darwin (1972) qui proposait un principe d'antithèse maintenant l'idée que lorsqu'un animal exprime des états émotionnels opposés, les éléments de signaux utilisés pour exprimer ces états sont également opposés. Selon Darwin donc, le comportement expressif serait défini le long des deux axes de la peur et de l'agressivité, chaque axe indiquant le niveau d'excitation émotionnelle ressentie par l'animal concerné.

Eléments de la communication visuelle et principe d'antithèse

Schenkel (1947) fut le premier à décrire la communication visuelle chez les loups. Il nota que les traits ou éléments de la face (oreilles, yeux, lèvres, dents, nez et front), du corps (postures, poils) et de la queue (formes, mouvements) étaient d'importantes composantes des signaux visuels et qu'ils étaient de surcroît renforcés par la répartition des différentes colorations de la fourrure sur les parties essentielles du corps (Schenkel-1947, Fox-1969, Cohen-1977). La variation de chacun de ces éléments est supposée exprimer la variation dans les motivations sous-jacentes tout au long d'un continuum allant de l'agressivité/confiance à la soumission/anxiété (Tab. 3.7).

Tableau 3.7 : Caractéristiques expressives des particularités visuelles utilisés au cours des interactions sociales chez les loups (Schenkel-1947 et Fox-1970).

Particularités	Expression agressive	Expression craintive
Yeux	regard direct grand ouverts	regard indirect et détourné de fermés à petite fente
Oreilles	dressées ou légèrement en AR	couchées ou écartées
Lèvres	contraction horizontale	rétraction horizontale
Gueule	entrouverte	fermée
Dents	canines apparentes	canines couvertes
Langue	rétractée	sortie (intention de léchage)
Nez	froncé	lisse
Front	contracté	lisse
Tête	portée haute	basse
Cou	arqué	étiré
Poils	hérissés	non hérissés
Corps	tendu	tassé, voire accroupi
Queue	portée haute et frémissante	rentrée sous le ventre

Les individus agressifs sont caractérisés par une posture de confiance, le corps haut, renforcée par les poils de la crinière dressés et une piloérection le long du dos et sur la queue. Les pattes sont raides et les mouvements lents et délibérés (Schenkel-1947). L'exhibition des dents, l'intensité du regard et la position des oreilles sont les autres éléments visuels accompagnateurs. La prédisposition à attaquer est marquée. A l'opposé, la posture indiquant la soumission et la crainte marque la préparation à la défensive ou à la fuite. Les individus portent alors le corps bas, ils ont le poil lisse, les oreilles et la queue basses et le regard fuyant. Schenkel (1947) définit la queue comme étant l'élément visuel « le plus dynamique » (Fig. 3.1). Elle peut augmenter la taille apparente d'un individu et lui donner un avantage dans l'éventualité d'une confrontation. En outre, dresser la queue expose la région anale et un individu timide choisira toujours de la protéger. Remuer la queue indique un signal amical et un loup subordonné peut encourager ce signal en bougeant aussi son arrière-train. Par contre, un mouvement lent et raidi de la queue ou du bout de la queue indique un état d'excitation agressive qui peut annoncer une attaque (Schenkel-1947).

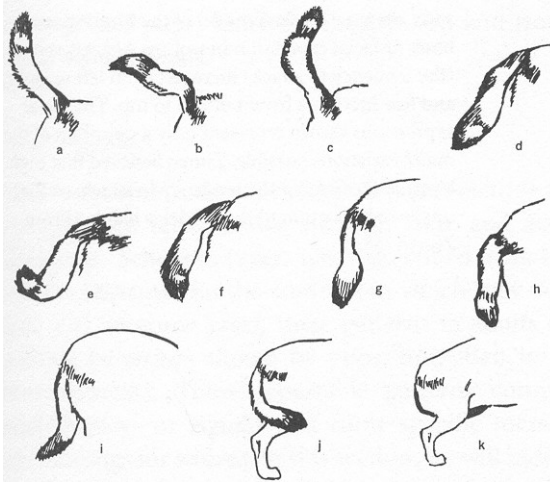


Fig. 3.1 : Modèles basiques de la position de la queue dans les interactions sociales des loups selon Schenkel (1947).

a,b,c : revendication, menace autoritaire ou d'intimidation

d,f,g : position normale, pas de tension

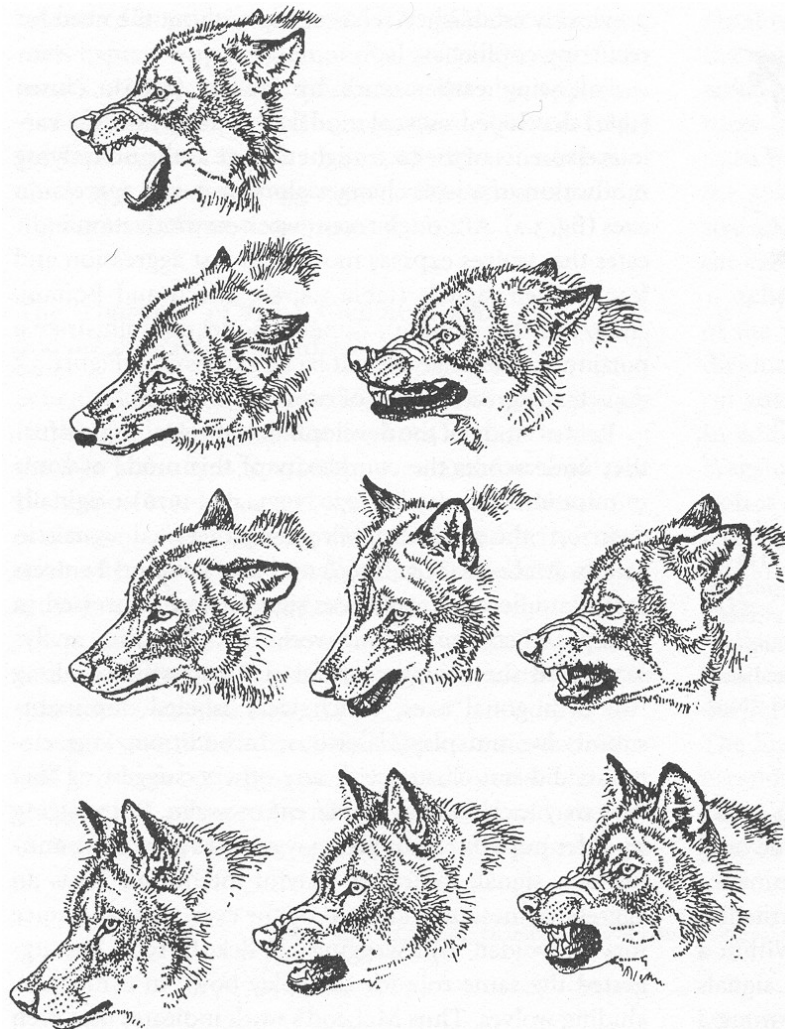
e : menace incertaine

h : humeur dépressive

i : soumission active

j, k : fort état craintif, inhibition

Fig. 3.2 : Modèles de bases des expressions faciales dans les interactions sociales des loups (Zimen-1981). L'agressivité augmente de gauche à droite alors que crainte augmente de bas en haut.



Récemment, Van Hooff et Wensing (1987) firent la distinction entre trois attitudes posturales utilisées par les loups au cours d'interactions sociales : haute, neutre et basse. Les postures hautes et basses sont basées sur des expressions opposées de la tête, des oreilles, de la queue et des pattes suivant les descriptions ci-dessus. Sur les 21 mesures de comportements observées, les postures hautes et basses faisaient partie du petit nombre de postures qui révélaient clairement le lien relationnel entre les partenaires de meute. Cette cohérence entre l'attitude du corps et la relation sociale indique que les signaux de dominance et de soumission transmettent honnêtement l'information à tout moment. Dans une meute, être capable de « lire » les signaux d'un partenaire profite sans aucune ambiguïté

aux deux individus et confirme une relation préalablement établie sans avoir recours à un conflit. En complément des premiers travaux de Lorentz (1966), Zimen (1981) développa un modèle visuel pour indiquer comment les divers éléments de la face pouvaient varier selon la motivation sous-jacente des changements liés aux expressions mêlées de la peur et de l'agressivité. Le modèle de Zimen illustre une partie de l'éventail des expressions faciales disponibles (Fig. 3.2).

De récentes études sur le développement des signaux visuels soulignent la complexité de ce mode de communication. Mc Léod (1987) a étudié la manière dont ces signaux étaient exprimés chez des louveteaux âgés de deux à douze semaines : Par exemple, remuer la queue pour les louveteaux les plus âgés peut être un signal d'une métacommunication (méta = succession) indiquant une intention de jeu. Un message agressif témoigné par le regard, les oreilles et la voix peut donc être « caché » derrière une queue qui remue. Plus généralement, Mc Léod montre que même chez les plus jeunes loups, une augmentation de l'agressivité ou de la peur pouvait se cacher derrière des signaux corporels et visuels.

Signaux visuels

Des combinaisons constantes d'éléments visuels se répètent dans des modèles reconnaissables servant à la communication. Schenkel (1967) décrit quelques-uns de ces éléments et les contextes dans lesquels ils se produisent (Tab. 3.9). Dans certains cas, ces modèles peuvent ressembler à des comportements témoignés par des louveteaux mais souvent dans des contextes différents de ceux des adultes. Dans ce paragraphe, nous indiquerons comment les études récentes ont donné suite au travail de pionnier de Schenkel.

La soumission

Les études de Schenkel (1947, 1967) décrivent deux signaux essentiellement visuels qui se produisent dans le contexte de soumission : la soumission active et la soumission passive (Tab. 3.9). Dans la soumission active, le subordonné s'approche d'un dominant dans une posture basse, légèrement affaissé sur ses pattes, les oreilles tirées en arrière et la queue basse, plus ou moins entre les pattes arrière, fouettant l'air rapidement de son extrémité ou entièrement, en remuant également son arrière-train. Il tend son museau en avant pour essayer de toucher le museau de l'autre. Cet acte est pratiqué en « salutation » dans une cérémonie de groupe ou individuellement entre un leader et un subordonné lorsque le dominant de la meute devient le centre d'intérêt de ces coups de museaux, des tentatives de léchage ou de mordillement amicaux par les autres membres de la meute.

La soumission passive est souvent la réaction subordonnée à l'approche et à l'investigation olfactive d'un dominant. L'animal subordonné se couche sur le flan ou sur le dos, la queue incurvée entre les pattes, les oreilles à plat et tirées en arrière. Si le dominant renifle la région ano-génitale de l'autre, celui-ci peut lever une patte arrière plus haut et exposer davantage la zone. Bien que décrits en tant que comportements différents, il apparaît exister de nombreuses variations dans le comportement de soumission des loups, représentant de subtiles expressions de l'humeur entre les deux actes. Van Hoff et Wensing (1987) ont étudié récemment la dominance et la soumission dans une meute en captivité en établissant pas moins de 21 variables de comportements parmi lesquelles les deux modes décrit ci-dessus. Les postures corporelles, la retraite, la soumission active (3 à 10% des actes observés) et la soumission passive (1 à 2% des actes observés) ont été les indicateurs les plus fiables du devenir de la relation entre deux loups.

Chez les adultes, les soumissions active et passive semblent être issue de deux comportements de louveteaux très communs que sont la sollicitation de nourriture et la réponse des louveteaux en bas âge au léchage inguinal de la mère pour stimuler leurs besoins d'uriner et de déféquer (Schenkel-1967). Cette forme de relation illustre au mieux comment des modèles moteurs utilisés dans un contexte très tôt dans la vie peuvent acquérir une nouvelle signification dans un comportement devenu rituel à une période plus tardive.

Tableau 3.9 : Modèles des comportements utilisés par les loups dans les interactions sociales (Schenkel-1947, 1967).

Comportements	Contexte social
<u>Interactions peu intenses de dom/soum</u>	
Soumission active	Posture du corps basse, voire accroupie. Intention de léchage dirigée vers le museau. La queue est basse et battante latéralement.
Présentation anale	La queue dressée d'un dominant expose volontairement la région anale.
Retrait anal	La queue ramenée sous le ventre d'un subordonné cache la région anale à l'exploration d'un dominant.
Fixité du regard	Le dominant regarde fixement un rival.
Soumission passive	Position du corps couchée sur le dos, ventre exposé à l'investigation olfactive du dominant.
Pattes sur le dos	Le dominant pose une, voire les deux pattes sur le dos du subordonné en grondant. Il peut menacer un 3 ^{ème} individu de l'autre côté.
<u>Interactions intenses de dom/soum, rituel de bagarre</u>	
Menace d'embuscade	Position couchée du dominant qui s'apprête à bondir sur le rival.
Menace de morsure	Le regard est fixe, les dents découvertes, le nez froncé, les oreilles dressées, la crinière hérissée et le corps tendu
Claquement de dents défensif	Parfois accompagné d'un aboiement par un loup sous la menace d'une attaque.
<u>Interactions sociales amicales</u>	
Cérémonie de groupe	Tous les loups sont regroupés, se touchent mutuellement du museau, se frottent les uns aux autres en geignant. Précède souvent un hurlement de groupe.
Invitation au jeu	Les pattes AV sont basses et en avant, l'arrière train est levé, la queue est dressée et s'agite, les traits de la face sont détendus.
<u>Durant les comportements de cour</u>	
Présentation anale	La femelle sexuellement réceptive lève la queue à l'approche du mâle la courtisant.
Poussée nez/museau	Contact fréquent tête-à-tête entre les partenaires. Tête sur le dos, reniflement dans la fourrure, léchage réciproque du museau.
Pattes sur le dos	La femelle pose ses antérieurs sur le dos du mâle qui laisse faire. D'autres mâles peuvent rejeter cette approche en s'esquivant.

Les conflits

Les confrontations sont parties intégrantes de la vie des loups. Si, au sein de la meute, les conflits graves sont plutôt rares, l'hostilité entre meutes dans la vie sauvage représente parfois une large majorité des causes de mort naturelle des loups adultes. Dans la nature, l'acte de soumission active ou passive n'inhibe généralement pas l'agressivité entre membres de meutes différentes comme elle le fait entre congénères d'une même meute. Qu'une confrontation conduite à une attaque, à des blessures ou à la mort ne dépend que de peu de choses. Dans un cas, un loup isolé se comporta avec soumission après avoir rencontré une meute mais il fut néanmoins pourchassé, attaqué et tué (Marhenke-1971). Dans un autre cas, un loup isolé réussit à échapper à un premier agresseur avant que les autres membres de la meute ne soient arrivés (Mech-1993). Dans les deux cas, les signes extérieurs d'agressivité n'ont pas été évidents, ceci suppose que la richesse de l'information disponible en signaux visuels peut ne pas être totalement exprimée lors de rencontres entre loups étrangers.

Eu égard à la somme de temps que les animaux passent ensemble, il en va différemment au sein d'une meute où les conflits sont plus restreints, et cela même si parfois peut survenir une mort accidentelle ou des blessures sérieuses (Mech-1999). La plupart des confrontations sont plutôt résolues rapidement par le choix souvent judicieux de les éviter ou de les modérer par des signaux visuels et vocaux. Si un loup s'approche trop près de l'espace personnel d'un autre, il peut ne rien se passer d'autre qu'un avertissement vocal et visuel gradué au niveau de l'infraction commise en regard de l'activité de celui qui proteste (grondement et retroussement léger des babines). Dans le cas où le conflit se prolongerait ou s'aggraverait, les signaux d'un certain nombre de modalités se combinent pour ne laisser aucun doute sur l'état d'esprit de l'un et de l'autre, chacun pouvant mesurer son avantage mais également le risque encouru dans le rituel de confrontation qui se met en place.

Schenkel (1967) et Lorentz (1966) ont décrit quelques-unes de ces interactions agressives ritualisées et Moran et Golani (1983) ont poussé jusqu'à dénombrer une trentaine de ces interactions qui pouvaient correspondre aux descriptions de combats ritualisés entre partenaires de meutes notées par Schenkel (1967) en même temps qu'ils ont en mesuré trois variables constantes : **(1)** la distance relative entre les individus, **(2)** l'orientation respective de chaque protagoniste par rapport à l'autre **(3)** le point d'opposition le plus proche. Au cours de ces interactions, chaque individu joue un rôle différent, l'un harcelant continuellement l'autre dès que la distance d'un demi-corps les sépare et l'autre qui essaye d'esquiver en s'échappant mais en protégeant ses flancs et son arrière-train. A la distance de moins d'un demi-corps, le rituel implique alors une sorte de danse de « *tourner autour* » où les animaux semblent pivoter autour d'un axe virtuel, l'individu supplanté courbant son corps pour maintenir sa tête tournée vers l'autre. Enfin, quand les animaux sont en contact physique tête bêche, se produit souvent une « *poussée de la hanche* » de l'un sur l'autre qui cherche à déséquilibrer le congénère. Si l'intensité du conflit monte en puissance, des signaux vocaux apparaissent en même temps que l'individu harcelé essaye prioritairement de se protéger les flancs et l'arrière en pivotant par petits bonds saccadés. Ce genre d'interactions cessent généralement si, au pire, un coup de dents est donné à l'arrière-train de l'individu supplanté qui va couiner fortement ou après une parade défensive de ce dernier dirigée vers la tête de l'agresseur et accompagnée par un aboiement bref de révolte.

Le système visuel

Pour utiliser les informations souvent subtiles rendues disponibles grâce aux signaux visuels aussi bien que pour permettre une perception rapide d'une proie et une action rapide et efficace sur la fuite de cette dernière, les loups ont besoin d'un système visuel qui combine acuité raisonnablement performante et capacité d'opérer même sous faible intensité lumineuse, période où les prédateurs sont plus généralement actifs. Par conséquent, le système visuel des loups diffère notablement de celui de l'homme par exemple, reflétant probablement les adaptations de l'un et de l'autre à des types d'environnement différents.

Généralités particulières

Les loups (et les chiens), comme une grande majorité d'animaux nyctalopes, ont des yeux adaptés à la vision nocturne et diurne (Walls-1942, Andreyev-1985). Leur champ de vision est toutefois moins étendu que chez le chat. Cette capacité de la perception des objets par faible luminosité a pour origine une particularité de l'œil, le tapetum lucidum, qui se compose de plaquettes argentées et de cellules pigmentées ayant la propriété de migrer les unes par rapport aux autres et de renvoyer la lumière au travers de la couche rétinienne de bâtonnets et de cônes. L'augmentation de la sensibilité à la lumière qui s'ensuit s'accompagne cependant d'une certaine perte de l'acuité visuelle due à la dispersion.

Les études faites sur l'œil du chien ont montré que les cellules pigmentées étaient approximativement triangulaires et que la base du triangle se situait le long de l'axe horizontal de la rétine. Les études menées sur le champ visuel dans son ensemble ont suggéré à Hughes (1977) que le champ binoculaire des prédateurs pourrait participer aux activités visuellement contrôlées impliquant l'utilisation de l'environnement (par exemple : l'utilisation des pattes antérieures dans la capture des proies). Chez les chiens, la mise au point focale de l'œil a été décrite comme relativement faible (Hughes-1977) ; ils ne peuvent par exemple pas faire une mise au point correcte sur des objets situés à moins de trente centimètres (Schmidt-1981).

La rétine

Les Canidés et les humains possèdent tous les deux, dans la rétine, des cellules nerveuses de la vision (cônes et bâtonnets) mais les différences dans la distribution et dans la densité de ces photorécepteurs donnent aux chiens et aux loups une vision fondamentalement différente de celle des humains. Les bâtonnets sont fortement sensibles à la lumière mais ne permettent pas une bonne résolution spatiale ni un discernement de la couleur. Les cônes ont par contre relativement besoin d'une plus forte intensité lumineuse pour fonctionner mais permettent une acuité plus aiguë et un certain degré de vision des couleurs.

La vision humaine est dominée par la fovéa, une sorte de dépression au point focal de la rétine, qui est composée de cellules en cônes mais dénuée de bâtonnets (Hughes-1977). La fovéa est le point médian du centre de la rétine où la vision est la plus nette ; les bâtonnets se situant en plus grande densité à environ 20° du centre de la rétine. Chez les Canidés, il a été observé qu'il n'y avait pas de fovéa bien défini comme chez l'humain mais qu'il existait une zone centrale importante où la densité de cônes et de bâtonnets était plus élevée (Peichl-1989). Au-delà de cette zone centrale, la densité de cônes diminue progressivement alors que celle des bâtonnets ne change pratiquement pas. La différence essentielle entre la vision humaine et celle des Canidés réside ainsi dans le fait que chez les chiens la densité de bâtonnets est 3 à 4 fois supérieure et se répartit sur l'ensemble de la rétine tandis que chez les humains, on note une plus forte densité de cônes dans et autour de la fovéa mais une absence totale de bâtonnets.

Peichl (1989) découvrit également des cellules ganglionnaires courant le long de l'axe horizontal de la rétine chez les loups qu'il avait examinés, cellules dont la présence était variable parmi les 40 chiens examinés dont seulement 18 possédaient ce type de cellules. La présence de ces cellules en plus grand nombre chez les loups suggèrent une vision plus aiguë que chez le chien.

Acuité visuelle

L'acuité visuelle spatiale des Canidés a été peu étudiée mais le fait que les loups et les chats possèdent des nombres semblables de cellules ganglionnaires laisse supposer que tous les deux ont la même (Martin-1991). Par rapport aux humains, tous les deux semblent également posséder une plus grande sensibilité aux mouvements proches ou lointains ainsi qu'une sensibilité plus grande aux dégradés de gris (Pavlov-1927). Dans le système cônes et bâtonnets des uns et des autres, les loups et les chats semblent avoir une meilleure résolution que les humains, ce qui signifie une plus grande rapidité pour appréhender le monde visuel et un usage plus subtil de l'information visuelle.

Vision des couleurs

Tous les Canidés étudiés à ce jour présentent deux systèmes de cônes, l'un plus sensible à la gamme des bleus (longueur d'ondes de 429 nanomètres (1 nm = 1 milliardième de mètre ou 0,001 micron) et l'autre à la gamme des verts (longueur d'ondes de 555 nm) (Jacobs-1993). Ils distinguent donc mieux la couleur sur l'un ou l'autre côté des 480 nm (bleu/vert) de la longueur d'ondes pour laquelle les deux systèmes sont également sensibles. Le discernement de la couleur se détériore rapidement ensuite vers le bleu et le rouge.

Les affirmations selon lesquelles les chiens (Rosengreen-1969) et les loups (Asa-1995) pourraient discerner le rouge et le jaune ont encore besoin d'être évaluées par des contrôles appropriés ; en théorie le rouge apparaîtrait comme une ombre floue de vert.

Même si le système de bâtonnets chez les chiens et les hommes semble avoir apparemment la même sensibilité à l'intensité lumineuse, le système de cônes chez le chien est seulement d'1/30^{ième} aussi sensible que chez l'homme

(Liverani-1979). La vision de la couleur chez le chien offre donc une image grossière avec peu de nuances et semble se limiter à un éclairage plus brillant.

Le système visuel des loups semble plus approprié que celui de l'homme pour faire usage des nuances de leurs signaux visuels. Quoique les loups manquent de la netteté et de la meilleure résolution que possèdent l'œil humain, ils ont la capacité d'adapter leur système visuel à l'obscurité. Même s'il ne dispose pas d'une vision performante des couleurs, ils peuvent néanmoins discerner de nuit les traits de leurs partenaires de meutes, en particulier les dessins plus clairs de la face, ce qui pourrait faciliter la communication visuelle de nuit et jouer un rôle important dans la coordination des attaques de proies sans qu'ils aient, par exemple, à quitter la proie du regard.

Communication tactile

Importance du toucher

La communication tactile n'a certes pas été beaucoup étudiée chez les loups mais on peut supposer pour le moins que le toucher transmet sans nul doute d'importantes informations (Zimen-1981). Les louveteaux nouveau-nés sont sourds et aveugles mais déjà capables de téter et de se blottir contre le corps chaud de leur mère. Le fait de se blottir entre eux quand la mère est absente démontre également leur orientation tactile (Coscia-1995). Les activités socialement orientées telles que le léchage pour activer les fonctions naturelles ou le jeu impliquent des contacts corporels fréquents ; la sollicitation de nourriture nécessite le léchage ; les actes de soumission également ainsi que d'autres contacts directs et, à l'âge adulte, le contact corporel se poursuit dans les cérémonies de groupe qui précèdent par exemple un hurlement (Zimen-1981). Zimen (1978) observa qu'à raison de six fois par heure et par loup, des contacts corporels existaient dans une meute en captivité sous forme de léchages, touchers du museau, le nez dans la fourrure de l'autre ou le léchage de blessures légères.

L'activité agonistique comporte également de nombreux contacts corporels allant de la simple poussée flanc à flanc à la morsure sur le museau d'un individu au sol (Schenkel-1967). Havkin et Fentress (1985) ont analysé le processus des chutes dues à des interactions agonistiques entre adultes qui comportent souvent des tentatives d'un individu pour faire tomber un rival au sol et les efforts faits par ce dernier pour l'éviter. La position la plus offensive au cours d'un jeu de bagarre (ou même d'une dispute réelle) est celle où l'assaillant se positionne perpendiculairement à l'autre. Dans cette position, il peut atteindre par morsure n'importe quel endroit de son opposant tandis que ce dernier doit se contorsionner et se tourner sans cesse pour un même objectif de morsure, ce qui rend une chute plus probable sur une simple poussée. Un loup sur la défensive peut essayer de s'assurer cette position de stabilité quand il est menacé de près par un adversaire.

Rôle de la communication tactile

Deux rôles possibles de ce type de communication peuvent être avancés. D'abord, les liens sociaux peuvent être renforcés par la diminution du stress. Les études menées tant sur les hommes que sur leur chien de compagnie ont montré que le contact tactile ralentissait le rythme cardiaque et diminuait la pression sanguine chez l'un et chez l'autre (Lynch-1974, Baun-1983). Les comportements entraînant des contacts entre adultes tendent à entraîner très tôt des connexions comportementales sensorielles. Lorsque des loups bénéficient d'un type particulier de stimulations dans un contexte spécifique, ils se sentent rassurés. Deuxièmement, le contact dans un comportement agressif joue probablement un rôle dans l'évaluation du rival quant à son statut, sa force et son adresse. Cependant, la force et l'aptitude au combat variant dans le temps avec l'âge et la condition physique, la stratégie pour garder un statut social acquis pourrait être l'évitement de l'évaluation.

Développement des réponses tactiles

Fox (1971) comparait la tête d'un louveteau nouveau-né à « *une sonde sensorielle thermotactile* ». Il la bouge en effet de gauche à droite dans un mouvement semi-circulaire jusqu'à ce qu'il entre en contact avec un objet. Si l'objet est doux et chaud, le louveteau se déplacera vers le stimulus, cette réponse se renforçant au cours des deux premières semaines. Jusqu'à l'âge de deux semaines, les mouvements initiaux du nouveau-né se limitent à ramper car il ne peut encore supporter son propre poids (Breazile-1978). Lorsque la mère stimule sa zone anale en le léchant sur le ventre, le louveteau urine et défèque en réponse à cette sorte primaire de toilette par léchage qui est lui-même déclenché par le stimulus olfactif/gustatif émis par les glandes prépucciales ou vaginales des petits (Fox-

1964). Cet important enchaînement opère dans le même temps que le répertoire néonatal des gémissements des louveteaux, suggérant qu'il peut y avoir également une composante vocale à la situation.

Communication gustative

Le rôle du goût dans la communication chez les loups n'a jamais été exploré. Les investigations sur le goût pouvant être confondues avec l'influence de l'odorat, il est en fait difficile d'évaluer la signification d'une réponse liée seulement au goût en tant que modalité sensorielle. Cependant, les chiens, et donc probablement les loups, disposent sans doute de récepteurs pour au moins les principales catégories que sont le salé, l'amer, l'acide et le sucré (Appelberg-1958) ; les loups pouvant consommer effectivement des baies dont le goût leur convient particulièrement et les chiens ne refusant pas de grignoter biscuits et fruits sucrés...

Le goût semble être impliqué dans la transmission d'informations phéromonales contenues dans l'urine et les sécrétions glandulaires des femelles en œstrus. Les mâles reniflent et lèchent avec empressement ces types de sécrétions, les femelles lèchent également les sécrétions prépucciales des mâles et des louveteaux et, adultes et louveteaux se lèchent mutuellement le museau. Dans tous ces cas, il est peut-être important que ces substances aient bon goût pour perpétuer le comportement. Le toilettage méthodique des louveteaux par leur mère laisse supposer que leur fourrure peut contenir une substance agréable au goût que n'ont pas les individus plus âgés. De la même façon, le liquide amniotique au moment de la mise-bas stimule l'activité de toilettage et la consommation du placenta (Dunbar-1981). Enfin, la pratique de consommation des fèces des nouveau-nés par la mère va en s'atténuant dans le temps, reflétant ainsi les éventuels changements de valeurs des stimuli par le passage progressif d'une alimentation lactée à une alimentation carnée.

Entreprise inachevée

Depuis que R. Schenkel (1947) a lancé l'étude sur la communication chez les loups il y a un demi-siècle, nous avons fait quelques progrès dans le fait de comprendre comment et par quels moyens un loup se signale à un autre. Nous avons cependant encore beaucoup à apprendre. Ces deux derniers paragraphes nous ont montré clairement que nous ne savions pas grand chose sur les signaux et les informations que transmet un loup par le goût et le toucher. Par exemple, la pression exercée au cours d'une poussée de la hanche pourrait-elle être un message important sur une fin de réception d'une information ?, ou encore : quel est la valeur d'une morsure sur le nez d'un individu lorsque ce comportement peut être infligé aussi bien dans un contexte relativement détendu ou dans une confrontation plus sérieuse entre un subordonné et un dominant ?

Dans une petite meute en captivité du Minnesota, un mâle subordonné venait régulièrement nous lécher la main que nous posions sur le grillage de la clôture mais son frère, dominant de la meute, prenait brièvement la main dans sa gueule et la relâchait lorsque nous commençons à ressentir une douleur. Connaissait-il tout simplement sa propre force ou transmettait-il un message par la pression de ses mâchoires ?

Même les sens les mieux étudiés posent d'ailleurs de nombreuses questions pour nos recherches. Selon les recherches de Schassburger (1993) à propos des vocalisations à courte portée, il semble évident que la communication vocale est basée sur l'utilisation dynamique et progressive de moins d'une douzaine de types de sons. Or, selon les lois de « motivation structurelle » de Morton (1977), ces signaux peuvent être intuitivement compréhensibles par l'homme. Mais est-ce que ces signaux vocaux sont catégoriques ?, et, s'il en est ainsi, est-ce que les frontières entre les différents types de sons ont une fonction d'émission ou de réception ?. D'un point de vue social, dans quelle proportion l'incapacité d'un loup à vocaliser sans être entendu par hasard par un auditoire inattentif influence-t-elle la façon de hurler ?

Même avec la communication olfactive, nous ne pouvons jamais être certains de comprendre totalement comment un monde d'odeurs est perçu par des loups ! Nous avons certes fait quelques progrès pour décrire et comprendre, dans une perspective essentiellement fonctionnelle, l'utilisation du marquage urinaire, mais, malheureusement, nous sommes encore loin de savoir comment ce cocktail de molécules qui stimulent le bulbe olfactif permet une interprétation corrélant le sexe, l'âge, le statut social la santé ou encore la condition de reproduction d'un individu ni comment il agit dans la durée après son dépôt !

Finalement, la filière visuelle offre des défis beaucoup plus nombreux et semble plus facile d'accès pour les études. Gardons-nous cependant de trop de vanité malgré la complexité du système découvert par Schenkel (1947, 1967) et malgré les études de Mc Léod (1996) sur le début du décryptage des signaux. Suivons en cela les conseils de

Moran (1987) d'être plus attentifs au point de vue relationnel qu'à celui de la pure biologie d'un système que nous connaissons mieux parce que nous le possédons en plus perfectionné... peut-être...

Communication et comportements

Nous avons essayé de présenter ici une image minutieuse des signaux et de l'information impliqués dans la communication chez les loups sans cependant creuser profondément dans les détails de la structure sociale dans laquelle ces signaux sont utilisés. Avant de terminer, nous voulons revenir d'une manière plus générale sur le sujet de la sociabilité des loups. Les loups sont des animaux sociaux par excellence. De sa naissance jusqu'à peut-être sa première, voire sa seconde année de vie, le loup est généralement en compagnie de partenaires de meute. Il peut y avoir certes quelques périodes où il sera seul mais ces périodes seront courtes. Pour cette raison, nous pouvons supposer que la communication présente plusieurs traits importants. D'abord, les signaux de cette communication pourraient avoir une histoire ontogénique prévisible. Les louveteaux, comme les petits des humains, ont besoin de posséder un répertoire initial de signaux qui garantissent que l'on va répondre à leurs besoins critiques. Rapidement par la suite, ce répertoire pourrait révéler une importante souplesse, au fur et à mesure que les louveteaux réagissent et s'adaptent à leurs compagnons de portée, puis de meute. Les simples messages initiaux transmis commencent à acquérir alors des informations supplémentaires au fur et à mesure que les louveteaux apprennent à identifier l'identité des partenaires et leur personnalité propre. Enfin, l'information contextuelle devient de plus en plus un facteur de sécurité à mesure que les louveteaux se familiarisent avec les diverses situations. Nous pouvons donc nous attendre à observer une sophistication accrue de l'utilisation des signaux pour une évolution modérée des différences individuelles dues aux différentes histoires ontogéniques.

Ensuite, étant donné la somme de temps que les loups passent ensemble depuis leur naissance jusqu'à une possible dispersion, une ou plusieurs années plus tard, nous pouvons supposer qu'ils développent une grande sensibilité aux signaux qu'ils apprennent pour mieux prévoir les réponses et les actions de leurs congénères. Cependant, même si les signaux deviennent de plus en plus subtils, certains individus se dispersant plus tôt passeront encore une grande partie de leur temps à contrôler leurs réponses aux hurlements des autres ou aux marquages urinaires en même temps qu'ils continueront à apprendre à minimiser tout signe involontaire envers les meutes voisines susceptibles de le mettre en danger. Mais, alors qu'un individu isolé tentera d'éviter les meutes en place, il sera à la recherche de signaux en vue d'un territoire de reproduction et d'un partenaire potentiel. S'il réussit à trouver les deux, il sera dans une période d'incertitude plus ou moins longue durant le temps de connaître, comprendre et prévoir les réponses de son partenaire. Avec le temps, il pourra rétablir dans toute sa subtilité la même compréhension sensible qu'il avait commencé à acquérir en tant que louveteau dans sa meute d'origine.

CHAPITRE IV : LE LOUP EN TANT QUE CARNIVORE

Rolf Peterson et Paolo Ciucci

Au travers du livre « Un homme parmi les loups » de F. Mowat (1963), des millions de personnes ont eu l'impression que les loups mangeaient très souvent des souris et rarement des caribous. L'auteur de l'ouvrage admit plus tard avoir inventé une grande partie de l'histoire initialement annoncée comme étant véridique pour gagner la sympathie du public envers les loups (Goddard-1996). En la matière, le procédé fut sans doute une réussite mais le malentendu perdure encore aujourd'hui.

Les loups sont des prédateurs souples et opportunistes mais ils comptent généralement sur les ongulés de grande taille qu'ils n'ont d'ailleurs pas toujours besoin de tuer pour se nourrir. Peterson dit avoir récupéré des fèces de loups pleines d'asticots après qu'ils aient consommé des carcasses avariées d'élan, abandonnées alors qu'elles étaient desséchées depuis des mois. Peut-être que l'affirmation la plus rationnelle que l'on puisse donner sur l'alimentation des loups est qu'elle est variable et généralement difficile d'accès.

Alors que les loups sont populairement considérés comme des carnivores accomplis, ils appartiennent à une famille de Canidés qui se sont adaptés à un ensemble impressionnant de ressources alimentaires. Au travers de l'histoire de leur évolution, ils ont été modélés en tant que prédateurs de proies de grande taille et, en tant que tels, ils chassent effectivement des proies dont le poids peut être vingt fois supérieur au leur. Rien ne les empêche cependant de capturer un lièvre de un kg, ni de manger sur une charogne, ni même de se nourrir, faute de mieux, des déchets alimentaires humains sur une décharge publique.

Dans ce chapitre, nous allons aborder les questions relatives aux lieux où les loups trouvent leur nourriture et l'usage qu'ils en font. Sur le terrain, nous avons appris les caractéristiques de l'alimentation du loup grâce au pistage aérien et au sol, grâce aussi à l'analyse des fèces récoltées sur son territoire. Nous décrirons ensuite l'anatomie digestive du loup et nous récapitulerons les différences géographiques du régime alimentaire entre l'Eurasie et l'Amérique du Nord. Nous débattons enfin de l'écologie alimentaire du loup

LA NOURRITURE DES LOUPS

La connaissance du régime alimentaire des loups est d'un grand intérêt parce que ce qu'ils mangent est au cœur du conflit qui les oppose aux hommes. Les données sur les habitudes alimentaires des loups se sont accumulées depuis les premières études réalisées par Murie (1944) dans le parc national du Mt Mc Kinley (aujourd'hui parc national Denali) en Alaska. Avant le pistage aérien, la seule technique utilisée était les analyses des contenus stomacaux et des fèces. Plus récemment, avec la diminution des opérations de contrôle des populations de loups en Amérique du Nord, nous disposons plus rarement des estomacs mais nous avons par contre beaucoup plus d'études de terrain pouvant fournir des analyses directes des proies tuées et un contrôle plus efficace par le repérage aérien.

Recensement direct des proies

Les déplacements des loups, et donc un certain nombre de proies tuées lors de leurs chasses, peuvent être étudiés en hiver en suivant les traces soit par avion soit au sol. Cependant, si des loups peuvent être pistés par avion par temps clair et sans le vent qui tend à recouvrir trop rapidement les traces, il n'en va pas de même par temps couvert et venteux. Heureusement, la radio-téléométrie a fortement contribué à faire progresser cette approche et à améliorer les résultats en permettant de pister les animaux même quand on ne les voit plus (Burkholder-1959, Mech et Frentzel-1971, Fuller et Keith-1980, Ballard-1987, Kunkel-1999), le problème principal demeurant de pouvoir garder la piste pour ne rater aucune proie tuée.

En théorie, les loups équipés de radio-colliers peuvent être localisés fréquemment et les proies abattues recensées régulièrement (deux proies tuées retrouvées sur quatorze jours supposent un taux de une proie tuée par sept jours). Cependant, même si les meutes sont localisées quotidiennement, les proies tuées sont parfois manquées quand l'opérateur ne sait pas quelle piste les loups ont prise (de nuit par exemple) et souvent manquées quand elles sont de taille moyenne ou petite. Au cours de cinq années d'études sur la prédation des loups du Minnesota, Fuller (1989) les trouva sur les lieux de prédation 96 fois en dehors des 840 localisations (soit 11,4%). Indépendamment de la taille, aucune meute ne restait sur un lieu de prédation d'un cerf plus de douze heures en moyenne, aussi, à raison d'un survol par jour, la proportion de survols quand les loups étaient retrouvés sur un lieu de prédation sous-estimait-elle, de l'avis de Fuller, le taux de prédation d'au moins 50%. Fuller rectifia ainsi les données en multipliant le taux de prédation par deux et considéra ce taux comme une estimation minimum.

Avec les proies de grande taille telles que les orignaux, le problème est différent et on peut quasiment retrouver un maximum de carcasses si les meutes sont localisées une ou deux fois par jour, particulièrement juste après le levé du soleil, quand les loups sont censés être au repos près de la proie tuée non encore entièrement consommée (Peterson-donnée non publiée). En localisant les meutes une fois par jour, Fuller et Keith (1980) pensaient retrouver toutes les carcasses de proies, cependant, si les proies étaient de taille moyenne et abondantes, il y avait risque que cela soit insuffisant. Dans le N.O. de l'Alaska, une meute de huit loups tua par exemple et mangea un caribou d'un an et abandonna le site en trois heures (Ballard-1997). Seul alors le pistage au sol peut compléter les indications du survol aérien et corriger les estimations arbitraires pour des proies dont les loups laissent des restes après consommation.

Études indirectes du régime alimentaire

Suivant l'initiative de Murie (1944), les analyses des fèces ont été utilisées partout dans le monde pour définir au mieux le régime alimentaire du loup. Des échantillonnages importants sont possibles en toutes saisons et cette méthode ne perturbe même pas les loups. Cependant, on ne peut pas toujours faire la différence entre fèces de loups et fèces de chiens (Ciucci-1996) ou fèces de coyotes (Fritts-1979), et leur contenu peut varier selon la digestibilité, le volume et la fréquence des repas (Johnson-1980).

Des problèmes surgissent également dans l'identification des contenus (Frentzel-1974, Reynolds-1991), les items macroscopiques de nourriture retrouvés (poils, os, plumes, graines...) étant identifiés seulement par leur comparaison à un recueil de référence (Teerink-1991). Mais l'importance des proies dans le régime alimentaire peut être calculée de façon différente soit par mesure directe des restes non digérés dans les fèces soit en convertissant les données de fréquence des proies en estimation de la biomasse ingérée basée sur des données expérimentales (Weaver-1993).

Pour déterminer le taux de proies tuées par les loups tout au long d'une année, Jedrzejewski (2002) compléta les études de terrain par des analyses détaillées de fèces sur la proportion de masse amorphe provenant de la viande et des tissus gras. Plus de substance amorphe correspondait à un intervalle plus court entre deux proies fraîchement tuées. Dans cette étude, plus de 41% des proies tuées ont été inventoriées seulement à partir de fèces et représentaient des proies de petite taille. Certains autres aspects du régime alimentaire des loups peuvent également être déterminés grâce aux analyses des différents isotopes. En effet, les proies telles que les caribous ou les cerfs à queue blanche qui consomment des mousses et des lichens peuvent ingérer à leur insu des taux de carbone et de nitrogène produit naturellement que l'on peut avantageusement utiliser dans la recherche. L'abondance relative d'isotopes de carbone ^{12}C et ^{13}C est particulièrement utile pour faire la différence entre des sources de nourriture terrestres ou marines (Boutton-1988). Appliquée aux loups, la technique pourrait ainsi être utilisée pour établir si les loups des régions côtières se nourrissent de la vie marine telle que le saumon ou des carcasses de phoques.

Habitudes alimentaires du loup

L'adaptabilité du loup est parfaitement illustrée par son régime alimentaire fortement variable dans le monde entier. Un loup du Yukon est plus susceptible de se nourrir d'élans qu'un loup de l'Europe du sud capable quant à lui de survivre grâce aux déchets de la consommation humaine et aux animaux domestiques qu'il peut ravir faute de surveillance. Le loup est un opportuniste doté d'une stupéfiante capacité à localiser sa nourriture. Un dégel temporaire au milieu de l'hiver permettrait d'en trouver un ayant abandonné son habitude de coureur pour venir monter la garde près d'un trou dans la glace à l'affût d'un castor (Thurber-1995). On pourrait tout aussi bien en découvrir un, ou plusieurs autres, venus fouiller sur une plage une carcasse de phoque rejetée par la mer, ou chasser ailleurs des proies déplacées à cause d'un feu de broussailles. Les loups survivent grâce à leur attention portée sur

de tels détails, même si généralement on ne les passe plus au crible de l'information qui accompagne les rapports scientifiques de terrain sur leur régime alimentaire. Il est néanmoins clair que celui-ci est au moins aussi vaste que son territoire de répartition.

Par la simple énumération des études réalisées sur le régime alimentaire des loups, on peut déjà avoir une idée de la variabilité de ce régime dans l'hémisphère Nord tout autant que des différences entre chaque zone continentale de sa répartition. Naturellement, les localisations géographiques de ces études n'ont pas été systématiquement établies, aussi les proies qui prédominent dans les zones d'études fréquentes sont-elles souvent surreprésentées et inversement. Le cerf à queue blanche prédomine par exemple dans le Centre-ouest des USA, là où la recherche a été conduite depuis des dizaines d'années, aussi est-il probablement trop représenté dans les études nord-américaines. Autre exemple dans les écosystèmes eurasiens colonisés par l'homme et où le bétail semble être devenu la proie la plus commune avant le cerf, le sanglier ou quelques autres ongulés très répandus. Alors que la majorité des loups vivent dans les régions septentrionales où c'est l'élan qui est la proie la plus commune (Bibikov-1985), ces régions sont indéniablement sous-représentées dans les études.

De nombreux aspects du mode de sélection des proies par les loups pourraient être compris en termes de taille de proies et on pourrait penser que les loups préfèrent chasser les petites proies qui se sauvent plutôt que celles bien plus grandes telles les élans, les bisons, voire les sangliers, qui ont un comportement défensif certain. Cependant, comme le montrent Mech et Peterson dans le chapitre suivant, toute tentative rigoureuse pour déterminer la préférence des loups est chargée de problèmes méthodologiques importants. La flexibilité et l'opportunité dominent le comportement investigateur des loups car ils peuvent prospérer avec toutes proies assez grandes, assez abondantes et relativement faciles à capturer. Et, en plus de la taille, la relative abondance des espèces proies, leur vulnérabilité, leur comportement défensif et les conditions environnementales toujours changeantes influencent tous, à des degrés divers mais toujours importants, le fait que des espèces proies soient plus importantes dans une zone donnée et pour une période donnée (Mech-1998). Là où plusieurs espèces proies disponibles varient en densité et en vulnérabilité dans le temps et dans l'espace, les conséquences de la sélection peuvent devenir complexes, variables également et sujettes à des variations imprévisibles.

Eurasie

La plus grande partie de l'habitat naturel du loup et de ses proies potentielles a été fragmentée, altérée, voire détruite par les activités humaines et de nombreuses autres espèces ont été éliminées de l'ensemble de ses territoires originaux. Historiquement, la diversité des proies a décliné de cinq à six espèces à deux ou trois seulement (Okarma-1995). Dans les régions les plus perturbées, les loups ont été obligés de rabattre leur prédation de survie sur des animaux domestiques, voire de chercher pitance sur des décharges publiques. La variabilité de l'abondance relative des proies, leur vulnérabilité et l'accessibilité aux animaux domestiques produisent un régime alimentaire complexe (surtout pour les loups eurasiens) et témoignent pour le moins de la flexibilité du prédateur et de son comportement opportuniste.

En Eurasie, les ongulés sauvages ayant une importance vitale pour les loups sont principalement l'élan, le cerf, le renne, le mouflon, le chamois, le sanglier, l'antilope saïga, le bouquetin, la chèvre des montagnes ou encore le chevreuil. Dans la zone boréale de la taïga, l'élan et le renne prédominent mais le chevreuil et l'antilope sont plus importants dans les zones agricoles. Dans les forêts tempérées, le sanglier peut être abondant et offrir une proie relativement chassée comme il l'a été observé dans la zone des Apennins du centre de l'Italie où la récente recolonisation des loups semble correspondre à une importante expansion de la population de sangliers qui constitue entre 12 et 52% du leur régime alimentaire (Ciucci-1998). Plus au Nord, le chevreuil et le sanglier sont les proies les plus fréquentes, suivies du cerf, du daim et du mouflon localement disponibles (Mattioli-1995). Dans le Sud-est de la France, les loups d'Italie recolonisant la zone ont orienté rapidement leur prédation d'abord sur le mouflon puis sur le chamois, le sanglier et le cerf (Pouille-1997). Dans la forêt primitive de Bialowieza, en Pologne, la prédation du loup porte principalement sur le cerf et le chevreuil mais semble ignorer le bison (Okarma-1995). Dans la zone du Nord de l'Espagne (Mts Cantabriques) la plus peuplée de loups, la prédation porte généralement sur le chevreuil, le cerf et le sanglier. En Inde et en Chine où les loups se nourrissent fréquemment des déchets de la consommation humaine, ils prospèrent dans quelques zones restreintes grâce aux ongulés sauvages tels que l'antilope cervicapre qui constitue par exemple 88% de la biomasse proie consommée. Après avoir examiné une trentaine d'études européennes sur le régime alimentaire des loups en Eurasie, Okarma (1995) en a conclu que le cerf était une proie généralement chassée dans presque toutes les régions.

Avant la restauration des populations d'ongulés sauvages dans un nombre important de territoire entre 1980 et 1990, les loups exerçaient en remplacement une pression de chasse plus forte sur le bétail. Ils continuent de le faire encore aujourd'hui quand les proies se raréfient et surtout quand les mesures de prévention d'attaques sont inexistantes et que les troupeaux deviennent ainsi facilement accessibles. Dans le Nord de la Finlande par exemple, les troupeaux de rennes semi-domestiques sont importants et le moindre relâchement dans la surveillance des troupeaux est profitable au loup (Pulliainen-1993). A basse altitude, dans les zones peu boisées de l'ancienne URSS, les porcs et les moutons font souvent les frais de la non protection (Bibikov-1985) de la même façon qu'en Espagne (Galice et Asturies), le régime des loups est plus souvent composé de chèvres, de moutons et de chiens que d'ongulés sauvages (Llaneza-1996). Au Portugal et en France, de la même façon encore, le taux de prédation sur le bétail est rapidement majoré dès que la prévention des attaques fait défaut au profit des loups toujours très opportunistes et à l'affût du moindre relâchement (Boitani-1996).

Là où l'on trouve à la fois des ongulés sauvages et domestiques sur les mêmes territoires, l'écologie alimentaire des loups semble être orientée par la disponibilité relative des proies sauvages plutôt que par une nourriture liée aux activités humaines. Dans le S.E. de la Pologne (Mts Bieszczady), les loups tuent peu d'ongulés domestiques au cours de la saison de pâturage, cependant, en automne et en hiver, ils se nourrissent plus fréquemment des carcasses de bétail utilisées justement comme appâts pour la chasse aux loups (Smietana-1993) !. En Grèce, les loups subsistent principalement grâce au bétail laissé en liberté car les proies sauvages sont plutôt rares (Adamokopoulos-1993). Il existe ainsi souvent des différences saisonnières dans la dépendance des loups aux proies domestiques selon l'influence du climat (sévérité de l'hiver) et certains facteurs démographiques (production de nouveau-nés), selon aussi la vulnérabilité des ongulés sauvages et l'accessibilité au bétail déterminé quant à lui par les pratiques agricoles.

Dans le Nord de la Suède et en Sibérie, les loups se nourrissent d'élan et de rennes sauvages en hiver mais se tournent volontiers, en été et en automne, vers les rennes domestiques

qui sont alors parqués en troupeaux (Isakson-1982). En Bulgarie, les proies domestiques prennent le pas dans le régime alimentaire du loup en été mais se raréfient en hiver quand la prédation se réoriente vers les ongulés sauvages (Ivanov-1988). Ce type de prédation saisonnière a été observé dans plusieurs autres régions d'Europe où la prédation sur le bétail augmente généralement au cours de la saison de pâturage puis est redirigée vers les ongulés sauvages le reste de l'année. On observe toutefois que là où les populations de proies sauvages ont été restaurées, la prédation sur les animaux domestiques pouvait être réduite. En Pologne par exemple, les pertes de bétail dues aux loups étaient plus basses en 1990 qu'en 1950, après une augmentation de quatre à cinq fois de la population de cerfs (Okarma-1993). De même en Roumanie, la proportion de loups dont les estomacs contenaient des restes de proies domestiques est passée de 76% dans la période 1954/1967 à 22% en 1991 alors que la proportion de restes de proies sauvages passait de 25 à 78%. A ce propos, il convient toutefois de signaler que durant la période de croissance des jeunes, le pâturage du bétail avait été interdit dans de nombreuses zones forestières (Ionescu-1993).

Comme ailleurs dans le monde, les loups ajoutent à leur régime alimentaire des proies de plus petite taille telles que le lièvre ou le castor, là où elles sont disponibles, comme en Suède et en Ukraine. Plus commun, le lièvre fait partie de la nourriture du loup dans 22 des 31 études réalisées en Eurasie. Dans la taïga nordique et certaines régions de la toundra, là où la disponibilité d'ongulés peut atteindre des niveaux relativement bas, le lièvre arctique est devenu localement un apport important de nourriture (Okarma-1995).

Si enfin on peut encore rappeler qu'occasionnellement les loups peuvent se satisfaire de la recherche de détrit de la consommation humaine sur quelques décharges publiques d'Israël en ingurgitant pêle-mêle du plastique, du papier ou encore des coquilles d'œufs (Shalom-com. pers.), quelques chercheurs italiens ont pu surprendre quelques loups se promenant dans les vignobles du centre, en train de vendanger les grappes les plus mûres et, plus au sud, en train de récolter pommes, poires et prunes (Castroviejo-1975). Plus sérieusement, des herbes rigoureusement sélectionnées peuvent être ingurgitées en guise de vitamines mais peut-être aussi en tant que purgatif ou vomitif pour débarrasser le système digestif de quelques parasites encombrants (Mech, Kelly-1991).

Amérique du Nord

Se nourrissant dans des circonstances isolées de quelques détrit de la consommation humaine ou de proies domestiques, les loups d'Amérique du Nord ont généralement pu subsister grâce aux proies sauvages rencontrées

dans les espaces exempts d'une trop forte densité humaine. Même le bison, pratiquement éliminé par dizaines de millions de l'ensemble du territoire Nord américain lors de la déferlante conquête de l'Ouest, est aujourd'hui affiché au menu des loups dans le N.O. canadien (Carbyn-1993) et dans le parc Yellowstone où il y a survécu in extrémis (Smith-2000). En hiver, le régime alimentaire des loups est dominé par les ongulés de grande taille et les jeunes d'une même classe d'âge sont souvent tués mais étant donné leur faible biomasse consommable, ils y contribuent proportionnellement moins que les adultes (Mech et Peterson-1991).

Dans les régions de l'Est canadien, le régime alimentaire du loup est principalement soutenu par la présence de l'orignal et du cerf à queue blanche alors que dans les provinces de l'Ouest existent des écosystèmes à proies multiples regroupant quatre à six espèces différentes (orignal, caribou, cerf wapiti, cerf mulot, cerf à queue blanche et chèvre des montagnes). Au nord des vastes forêts de feuillus, les loups vivent surtout de la migration des caribous et plus au nord, dans les îles arctiques, le bœuf musqué et le lièvre sont devenus en la circonstance les deux proies principales des rares loups qui occupent ces territoires plutôt inhospitaliers (Miller-1995). En Alaska, les études basées sur le pistage radiotéléométrique des loups ont montré que l'orignal et le caribou étaient les deux proies principales du prédateur (Ballard-1997) avec quelques prises occasionnellement locales sur le mouton de Dall (Murie-1944) et le cerf à queue blanche (Klein-1995).

Pour revenir quelques instants au bison, Van Ballenberghe (1975) avait noté que près de 200.000 loups avaient pu bénéficier de la présence de plus de 60 millions de bisons dans les plaines d'Amérique du Nord, faisant de ce site le seul où une telle concentration de proies et de prédateurs avait pu cohabiter avant la fin du 19^{ème} siècle, avant l'arrivée massive des colons européens. Nous pouvons aujourd'hui entrevoir seulement quelque chose de similaire quand les loups accompagnent la migration de plusieurs dizaines de milliers de caribous dans les Barrenlands du Nord canadien. Si les populations de bisons ont été décimées avec autant d'ardeur, les loups ont payé cher également leur présence puisqu'ils ont dû subir une éradication au moins aussi « ardente » par les « efforts de contrôles » privés et gouvernementaux menés à leur rencontre. (Goldman-1944).

Même si les orignaux fournissent une importante biomasse par animal tué, ils nécessitent des chasses plus longues que les caribous ou les cerfs et plus dangereuses aussi car ils font souvent face aux prédateurs et se défendent avec agressivité (Weaver-1994). Bien que de taille relativement grande, les cerfs sont moins dangereux pour le loup et sont, de plus, souvent gênés dans leurs déplacements en hiver en neige profonde à cause de leurs pattes plus petites que celles des orignaux et de moins grande portée au sol. Vivant cependant en groupes, ils ont un relatif avantage par rapport aux proies solitaires comme l'orignal grâce à la multiplication des possibilités de surveillance et à moins de probabilité individuelle de capture.

Les études réalisées dans des systèmes de proies multiples ont révélé une multitude de facteurs susceptibles d'influencer le type de proie tuée. En examinant 525 proies tuées par les loups dans le parc Dénali, Mech (1998) découvrit que ceux-ci tuaient approximativement à pourcentage égal des orignaux et des caribous (respectivement 47% et 42%) et un plus petit nombre de moutons de Dall (11%) bien que le parc contienne deux fois plus de caribous (entre 3 et 4.000) que d'orignaux et de moutons (environ 2.000 pour chaque espèce). Les loups semblaient se concentrer sur l'espèce en plus mauvaise condition (ou produisant le plus de nouveau-nés), aussi le mode de sélection devait-il varier selon les années et les saisons. Dale et al. (1995) étudièrent le mode de prédation du loup sur les trois mêmes espèces dans le parc national de Gates, en Alaska. Les moutons de Dall et les orignaux y étaient localement abondants (respectivement 5/10 km² et 1,2/10km²) alors que la densité de caribous variait entre 0,6 et 25/10 km². Les loups tuaient ainsi plus de caribous qui comptaient pour 90% des 177 carcasses retrouvées. Quand les caribous migraient et que leur densité chutait, les loups ne suivaient généralement pas la migration mais exerçaient plutôt leur prédation sur les deux autres espèces (Ballard-1997).

En été, les loups ont un régime alimentaire plus orienté vers des jeunes ongulés, des lièvres et des castors. Les veaux et les faons représentent parfois plus de 75% de la biomasse consommée (Fuller-1989). Sur l'île Royale, Peterson (1977) découvrit que les restes d'orignaux adultes analysés dans les fèces de loups étaient représentés six fois moins fréquemment que pour les veaux et que 11% de la biomasse consommée était représentée par les castors. Une observation similaire a été faite dans le N.E. du Minnesota où les loups semblaient chasser beaucoup moins de cerfs adultes que de faons durant la période estivale, le pourcentage d'adultes passant de 90% du régime alimentaire d'hiver à 68% en été (Nelson-1986, Fuller-1989). Même type d'observations également sur l'île d'Ellesmere où les loups arctiques consomment beaucoup de lièvres en été (Mech-1988).

LES ADAPTATIONS A LA PREDATION

Les moyens de défense utilisés par les proies, et sans doute d'autres facteurs actuellement encore inconnus, constituent une partie de l'état de tension qui règne généralement entre proies et prédateurs ; une autre partie de cet état réside probablement dans la totale aptitude des loups à localiser et tuer une proie pour se nourrir. Au fil du temps, l'évolution conjointe proie/prédateur semble avoir conduit à une sorte de « course aux armements » évolutionniste que Darwin lui-même ne nierait pas dans l'exemple suivant : « Un loup exerce sa prédation sur divers animaux en s'en procurant quelques-uns par la ruse, quelques-uns par la force ou quelques-uns encore par sa capacité à courir vite et longtemps. Supposons qu'une diminution de densité de certaines proies oblige le loup à poursuivre un animal courant vite également ; le loup le plus rapide aura les meilleures chances de réussite et survivra au titre de la sélection naturelle qui aura joué son rôle. »

Cette base théorique de l'évolution entre le loup et la proie explique l'existence perpétuée de proies aptes à se défendre face à des loups qui survivent en les chassant. Dans des conditions normales de nourriture et de climat, les aptitudes d'une espèce proie à survivre égalent celles de l'espèce prédatrice à survivre également. Dans des conditions inhabituelles favorables aux proies, leur nombre augmente malgré les prédateurs. Dans des conditions inhabituelles défavorables aux proies, les loups entretiennent, voire aggravent, leur déclin. Nous allons examiner dans ce chapitre les aptitudes des loups à « triompher » d'assez de proies pour survivre et se reproduire. En ce sens, les loups sont bien adaptés à leur vie de prédateur, physiquement, mentalement et comportementalement. Leur système digestif, leur aptitude à se déplacer, leurs sens, leur agressivité, leur rapidité, leur endurance et leur intelligence sont autant d'avantages pour leur existence.

Système digestif

On a coutume de dire que le loup se nourrit grâce à ses pattes ; il possède heureusement d'autres structures plus directement impliquées dans la capture d'animaux proies et dans leur consommation.

Le crâne et les dents

Les techniques de chasse des loups se reflètent tout entière dans la forme générale de son crâne et la composition de sa denture en particulier. Alors que les Félidés sont équipés de griffes rétractiles et tuent leurs proies par une prise profonde généralement au cou, les Canidés tuent les leurs par de nombreuses morsures relativement moins profondes mais suffisamment multiples parce que données opportunément par plusieurs assaillants. Leurs griffes non rétractiles et émoussées ne servent pas durant l'attaque si ce n'est pour parfaire la stabilité et l'assise. Tuer une proie et la consommer implique que le prédateur possède plusieurs types de dents ayant des fonctions différentes. Les muscles et la peau sont déchirés par des actions de cisaillement et de pression de dents pointues et tranchantes mais pour casser les os, des dents fortes en forme de cônes sont plus adaptées (Van Valkenburgh-1996). Sans aller jusqu'à l'extrême spécialisation des hyènes dont certaines prémolaires peuvent broyer des os, ni des Félidés qui ne consomment que la viande et non les os, la gueule du loup possède les caractéristiques particulières des Carnivores pour une consommation plus généraliste d'aliments.

Chez le loup, l'articulation temporo-mandibulaire (mâchoire du bas) se raccordant aux os temporaux est maintenue à l'arrière dans les deux cavités glénoïdes du crâne pour prévenir la dislocation de l'articulation lorsque la mandibule est sévèrement sollicitée au cours de la capture de la proie (Fig. 4.2). Elle ne possède pas cependant la même spécialisation que chez les mustélidés par exemple qui permet le verrouillage de la mâchoire pendant la fermeture autour d'une proie active. Les mâchoires du loup sont fermées par plusieurs muscles massifs (dont le principal est le muscle temporal) qui agissent séquentiellement pour un meilleur avantage mécanique (Fig. 4.3). Une charge mécanique asymétrique dans le crâne peut être grave lorsque par exemple dans une morsure, une canine rencontre soudain une résistance sur un os. Une telle torsion peut conduire à une fracture en vrille mais elle est en principe amortie par le contrefort de l'os le long des lignes diagonales qui traversent le crâne. Les études de Covey et Greaves (1994) ont montré que, chez le loup, le crâne était aussi long que possible par rapport à sa largeur pour permettre une ouverture relativement grande, mais aussi pour résister au mieux, parmi les autres configurations des mâchoires d'autres Carnivores (Félidés, Ursidés, Mustélidés), à cette torsion mentionnée ci-dessus.

Canines et incisives

Les incisives et les canines sont les principaux instruments dont dispose le loup pour maîtriser une proie. Les canines sont conçues pour se planter et saisir, les incisives participent pour partie à cette tâche. Dans la confrontation avec une proie, ces dents sont indiscutablement soumises à un énorme effort. Le poids du loup ajouté à la force générée par les mouvements du prédateur et de la proie doivent être supportés par ces seuls points d'attache antérieurs et par leur point d'ancrage osseux dans la mâchoire. Une certaine évaluation de l'ampleur de ces forces peut être faite en observant un loup accroché au museau d'un élan qui secoue sa tête dans tous les sens pour se libérer de la prise (Mech-1966). Peterson a observé deux loups accrochés aux pattes postérieures d'un élan qui étaient traînés sur plusieurs dizaines de mètres sans lâcher prise.

L'action des canines dans les chairs provoque des lacérations profondes des hématomes et des hémorragies externes qui affaiblissent rapidement la proie. Cette façon d'agir contraste ainsi avec celle des Félidés qui immobilisent la proie en plantant ces mêmes canines dans le cou. Cette différence s'explique d'abord par le poids spécifique des deux types de Carnivores mais aussi par la configuration des canines elles-mêmes dont la section circulaire elliptique chez le loup suppose une adaptation aux tensions appliquées principalement dans l'axe longitudinal, quand le prédateur est entraîné par la proie en train de courir (Fig. 4.4) alors que la section circulaire chez les Félidés n'implique aucune direction privilégiée des contraintes. Néanmoins, 50% des observations de dents cassées relevées parmi neuf espèces de Carnivores différentes étaient des canines (Van Valkenburgh-1988) et Haugen (1987) notait que les canines cassées étaient communes chez les loups d'Alaska qui se nourrissaient d'originaux mais plus rares lorsque des proies plus petites étaient prédominantes.

Les incisives jouent un rôle également important pour capturer une proie et la maîtriser. Leur disposition parabolique en avant des canines semble être due à l'évolution primitive des Carnivores mais peut aussi expliquer une nécessité pour ces dents d'être sélectives dans un régime alimentaire diversifié. Ainsi, parmi les ongulés, une disposition parabolique des incisives est caractéristique d'animaux qui broutent tandis que des animaux qui broutent de manière moins sélective ont tendance à avoir des incisives disposées linéairement (Van Valkenburgh (1996). La disposition des incisives chez le loup lui permet donc de les utiliser indépendamment des canines pour pincer, tenir et traîner une proie, pour déchirer les tissus ou pour ingérer d'autres nourritures telles que les baies ou quelques micro-mammifères.

Prémolaires et molaires

Alors qu'incisives et canines constituent chez le loup l'appareil pour capturer la proie, les dents post-canines sont principalement utilisées pour la consommation de la carcasse. Une preuve essentielle d'adaptation des dents de Carnivores est celle des deux dents carnassières (4^{ème} prémolaire du haut et 1^{ère} molaire du bas) de chaque côté des mâchoires utilisées pour déchirer la peau, réduire les tendons les plus durs et briser les os. Ces dents sont relativement grandes chez les Canidés qui, comme le loup, se nourrissent d'ongulés de grande taille. Chacune de ces dents a des bords tranchants séparés par une encoche en forme de V. Lorsque la mâchoire se ferme, les bords tranchants supérieur et inférieur agissent comme une cisaille entre les encoches. D'autre part, chaque bord tranchant est auto-affûtant sur son vis à vis, ce qui n'empêche pas que l'usure apparaisse au fur et à mesure de l'usage (Luke-1984).

Chaque paire de carnassières a des usages multiples, la partie AR des inférieures par exemple est conçue comme une surface destinée à broyer et s'adapte en cela aux 1^{ères} molaires supérieures, plus petites. Chez les hyènes, les mâchoires, plus courtes, ont perdu les molaires post-carnassières et le broyage des os s'effectue par des prémolaires élargies en forme de cônes, antérieures aux carnassières (Van Valkenburgh-1986).

Fig. 4.2 : Détails de l'articulation temporo-mandibulaire d'un Mustélidé (à D) et d'un loup (à G). Le système préglénoïde (1) et post-glénoïde (2) chez le loup est plus petit que chez les Mustélidés (3) et (4).

Fig. 4.3 : Orientation des fibres musculaires temporales (T1 et T2) et masséters (M1 et M2) témoignant du système d'attache qui offre plus de puissance mécanique aux mâchoires.

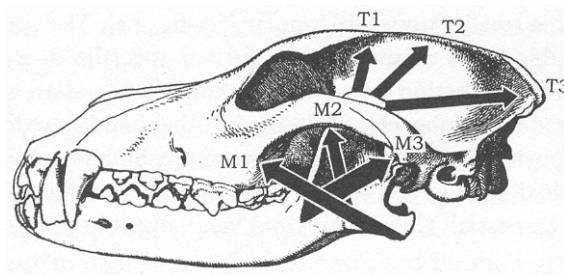
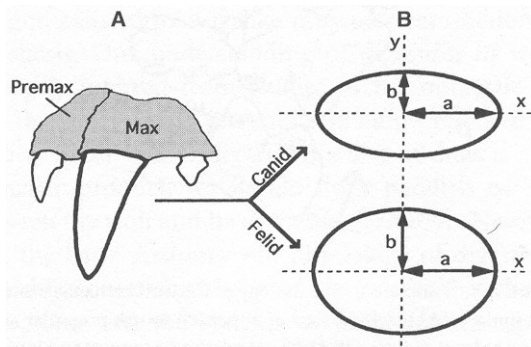


Fig. 4.4 : Coupe transversale d'un croc de Canidé et de Félidé. On note une section ovale chez le Canidé qui aide la dent à résister aux tractions AV/AR et une section plus circulaire chez le Félidé.



Besoins nutritionnels

Les loups n'ont certainement pas à souffrir de déficits nutritionnels en consommant une proie dans sa totalité mais ils ont cependant davantage besoin des tissus musculaires et trouvent les éléments essentiels de leur régime en consommant les différents organes vitaux et les os des proies. La composition d'un corps de loup peut déjà donner une importante indication du régime alimentaire nécessaire à sa forme physique. Les chiens nous fournissent en ce domaine une approximation raisonnable de la moyenne des composants. Chez le chien adulte, la composition est la suivante : eau : 56% ; graisse : 23% ; protéines : 16% ; minéraux : 3,5% ; Carbonates hydratés : 1,5%. Le squelette est réparti entre ces éléments, principalement en protéines, en graisse (os à moelle) et minéraux ; il constitue en moyenne 12% du poids du corps.

Besoins en eau

Dans les latitudes nordiques, les loups boivent peu, surtout en hiver, mais néanmoins, leur masse liquide demeure d'environ 73%. Dans une étude d'une cinquantaine de jours sur les loups de l'île Royale entre janvier et février, Peterson (données non publiées) n'a observé que deux fois les loups en train de boire et à chaque fois, c'était après un effort soutenu durant une chasse à l'orignal. L'eau est le solvant universel de l'ensemble des réactions chimiques, elle est aussi le principal constituant du sang, nécessaire pour la régulation thermique, pour la digestion et l'élimination des toxines (Blaza-1982). Sous des latitudes plus basses, les loups ont besoin de boire plus souvent. Ceux qui vivent en limites des déserts ne semblent pas très bien adaptés à emmagasiner l'eau comme le font certains autres mammifères mais ils trouvent en partie de quoi apaiser leur besoin dans la nourriture des proies dont l'eau constitue de 55 à 75% de la masse corporelle.

L'eau produite par la digestion est également en quantité substantielle ; ainsi, 100 g de graisse rend environ 107 g d'eau et l'oxydation de 100 g de protéines environ 40 g. Les fèces relativement sèches (29% d'eau) s'expliquent par la rétention d'eau dans l'intestin.

Chez les femelles nourricières susceptibles de produire environ 1,5 litre de lait par jour, la nécessité de la lactation implique un besoin nettement plus grand de boire par rapport aux autres individus (deux à trois fois plus au moins) et pourrait limiter les sites de tanières à des endroits pourvus en points d'eau (Mech-1970).

Ingestion et digestion

Comme les autres Carnivores, le loup a un intestin relativement court qui s'explique par la grande digestibilité de son régime alimentaire. Dès qu'une proie est tuée, la salivation s'accélère par la vue et l'odeur de la nourriture (réflexe pavlovien), la présence de cette nourriture dans la bouche rehausse d'autant la salivation et stimule les papilles gustatives qui, elles-mêmes, vont stimuler la production des composants essentiels actifs (acides aminés entre autres) (Bradshaw-1992).

La salive produite par les glandes salivaires parotides, mandibulaires et sublinguales (Fig. 4.6) est une sécrétion légèrement acide contenant un mucus lubrifiant qui facilite la déglutition. Contrairement à la peau et aux os qui ont besoin d'être mâchés avec plus d'énergie, les tissus composants les parties musculaires de la proie sont avalées rapidement, presque sans être mâchées. La nourriture passe ainsi dans un court œsophage et arrive dans l'estomac qui sert de lieu de digestion et de régulateur du flux vers le petit intestin (Fig. 4.7). La muqueuse de l'estomac (l'épithélium) sécrète alors plus de mucus qui va servir à protéger la paroi des enzymes digestifs et des différentes protéases telles que la pepsine. Ces sécrétions de l'estomac sont libérées sous contrôle nerveux et hormonal en conséquence de la présence de nourriture dans l'estomac. Le petit intestin possède une surface interne constituée d'une myriade de villosités qui donne au système une très importante surface de contact où se complète la digestion par les sécrétions de la vésicule biliaire et du pancréas (bile et lipases, amylases, sels de bicarbonate...) également sous contrôle hormonal. Les produits protéinés sont enfin absorbés par le courant sanguin tandis que dérivés gras entrent dans le système lymphatique.

Même si les nouveau-nés peuvent absorber certaines protéines intactes telles que les anticorps maternels du colostrum, la majorité des autres protéines est absorbée via les acides aminés dérivés. L'eau est absorbée plus passivement via l'osmose dans le petit intestin tout comme le sont les principales vitamines (A, D, E, K) à la fois solubles dans l'eau et dans les graisses. La portion finale de l'intestin, le gros intestin, assure encore une partie de l'absorption de l'eau et reçoit la décomposition des bactéries et des résidus fibreux non digérés qui s'emmagent dans le rectum pour être finalement évacués dans les fèces.

Fig. 4.6 : Glandes salivaires chez le loup

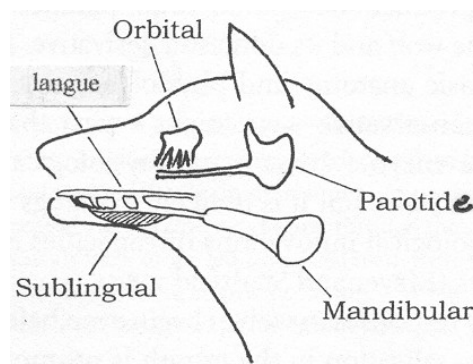
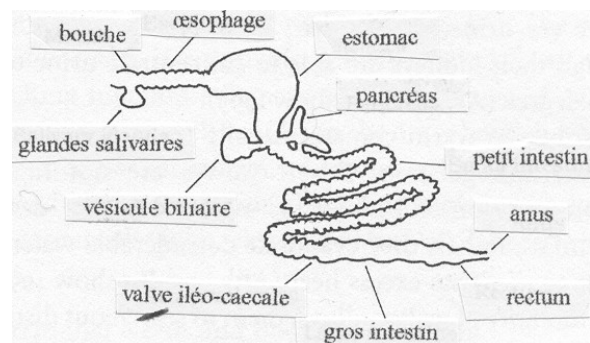
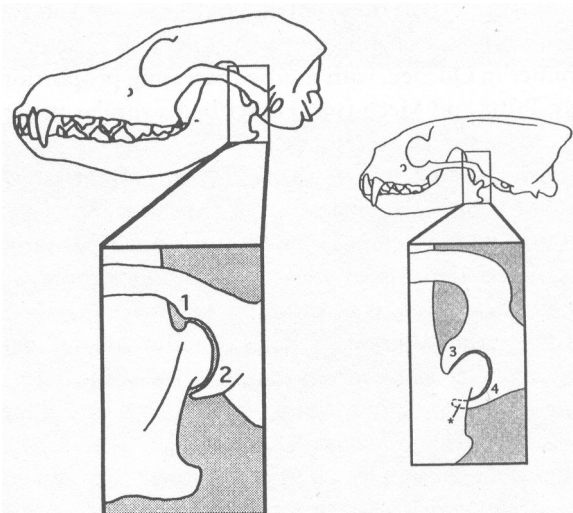


Fig. 4.7 : Anatomie digestive chez le loup



Les caches de nourriture

Quand les loups sont rassasiés, qu'il reste beaucoup à consommer de la proie et qu'ils ne choisissent pas de se reposer à proximité de la carcasse puis de revenir manger jusqu'à ce qu'il n'en reste plus, ils peuvent cacher de la nourriture. Les caches peuvent contenir aussi bien un veau de caribou de quelques kg recouvert de neige que plusieurs gros morceaux de viande régurgités dans un trou au sol rebouché par des mouvements répétitifs du nez pour ramener la terre (Adams, Dale et Mech-1995). Mech (1970) fit remarquer qu'en hiver, les loups n'avaient pas beaucoup de raison de cacher de la nourriture alors qu'une meute pourrait nettoyer complètement une carcasse mais sur l'île d'Ellesmere où le sol est gelé neuf à dix mois de l'année, il observa un loup en train de manger un lièvre arctique probablement enterré depuis environ un an (!!). En été par contre, lorsque les loups chassent seuls ou en petits groupes, cacher de la nourriture semble être un comportement important qui participe à préserver l'excès d'une grande proie et à réduire les risques de pertes au profit des charognards (Mech-1970). Cacher la nourriture aide ainsi à atténuer les irrégularités de l'approvisionnement car si les proies sont difficiles à trouver ou à attaquer, un loup peut subsister en attendant des jours meilleurs.

Sur l'île d'Ellesmere encore, Mech et Adams (1999) observèrent une louve qui, après s'être nourrie une première fois sur une carcasse, fit plusieurs voyages vers une cache probablement située à plus de cinq km de l'emplacement où avait été tué la proie. Dans deux caches distinctes, les quantités de viande déposées correspondaient à 650 et 660 g de nourriture (Mech-1999). Une autre fois, un mâle reproducteur de la meute fut observé en train de régurgiter cinq fois en moins de deux heures, approvisionnant les louveteaux et sa partenaire puis creusant ensuite une cache de 30 cm de profondeur dans laquelle il déposa 2,5 kg de morceaux de bœuf musqué et un petit morceau de lièvre. Magoun (1976) trouva dans une étude que seule une cache sur les 28 creusées en été dans la Réserve Nationale Arctique de la vie sauvage se trouvait à moins de 45 m de l'endroit où avait été tuée la proie. Les loups semblent délibérément mettre le maximum de distance entre un tel endroit et l'emplacement des caches. Néanmoins, les caches sont régulièrement pillées par l'un ou l'autre des autres prédateurs qui peuvent évoluer sur le territoire des loups et qui ont un odorat tout aussi performant.

Jeûne et stockage des graisses dans le corps

Le corps d'un loup peut emmagasiner un surplus de nourriture sous forme de graisse qui contient plus de deux fois plus d'énergie calorique que les protéines ou les hydrates de carbone (Randall-1997). Potentiellement, 15% au moins du poids du corps est composé de graisses. Sur l'ensemble des composants du corps, les graisses et l'eau sont en quantités inversement proportionnelles et constituent ensemble plus de 80% de la masse corporelle. Comme beaucoup de Carnivores, les loups sont souvent limités en nourriture et sont donc, aussi souvent, à la limite inférieure du seuil de teneur en graisses. Cela se voit dans l'appauvrissement de la matière grasseuse de leur moelle qui est la dernière réserve en graisse du corps, la dernière source d'énergie sollicitée avant que le catabolisme soit à son tour sollicité pour soutenir la vie (Del Giudice-1985). Sur les 42 loups capturés au cours d'un hiver en Ontario, 17% avaient un déficit important de graisse dans la moelle osseuse et 12% commençaient à en être appauvris à moins de 70% (Lejeune-1993).

Les loups possèdent cependant une remarquable aptitude à survivre pendant de longues périodes de faible consommation. La période où ils jeûnent plus souvent n'est pas bien définie car les contrôles sont inévitablement fragmentaires. Peterson (1993) observa des loups isolés sur l'île Royale et vivant communément plusieurs semaines en hiver sans avoir tué un seul orignal. Ils exploitaient cependant plus fréquemment d'anciennes carcasses et pouvaient par exemple passer de plus longues périodes sur un seul site pour chasser plus de lièvres ou plus de castors.

En l'absence de nourriture, les loups perdent quotidiennement du poids. Des loups en captivité, privés de nourriture pendant dix jours perdirent en moyenne 400 g par jour (Kreeger-1997). 54% du poids perdu consistait en eau et 28% en graisses. Sur la base de ces chiffres, un loup de 50 kg ayant 15% de réserves graisseuses (soit 7,5 kg) pourrait théoriquement jeûner environ 65 jours avant d'avoir perdu toute sa masse graisseuse. Cela n'est bien sûr pas transposable en l'état à la réalité car d'autres facteurs tels que la perte en eau et des dérèglements hormonaux entrent alors en jeu qui fragilisent rapidement l'animal. Les loups en captivité cités ci-dessus et privés de nourriture durant dix jours retrouvèrent leur poids normal au bout de deux jours de nourriture à volonté. Naturellement, des loups sauvages, même privés de nourriture, passent beaucoup plus de temps à se déplacer et à chasser et dépensent bien plus d'énergie. Ils mettront donc plus de temps pour récupérer leur poids normal.

Aussi longtemps que subsiste une quantité d'eau (non évaluable), le risque semble minimisé, mais la perte de la masse corporelle globale dans une proportion d'environ 1/3 met rapidement la survie de l'animal en danger. Quatre loups de l'île Royale, morts probablement de faim, avaient perdu de 19 à 33% de leur poids initial (Tab. 4.1). Mech (1984) rapporta le cas d'une femelle au Minnesota ne pesant plus que 18,5 kg, soit 27% de moins que l'évaluation faite sur une femelle en captivité et qui, bien nourrie, récupéra, après neuf jours, un poids proche de son poids initial et fut relâchée dans la vie sauvage. Le chien et le loup possèdent naturellement la capacité de modifier leur métabolisme pour s'adapter à un régime faible en protéines (Meyer-1980). Dans ce cas, les enzymes cataboliques déclinent principalement dans le foie de sorte qu'une plus faible proportion d'acides aminés est métabolisée. L'animal conserve ainsi des nitrogènes venant des protéines et survit malgré une absorption faible de ces dernières.

Tableau 4.1 : Importance de la perte de poids pour les loups de l'île Royale probablement morts de faim

Loup	Age (années)	Poids vivant et Date de capture	Poids mort et date de la mort	Estimation de la perte
Mâle 2224	11	36 kg (mai 1988)	29 kg (jan 91)	24%
mâle 2518	9	31 kg (août 1990)	25 kg (jan 94)	19%
femelle 2542	8	//// *	22 kg (fév 94)	29%*
mâle 1565	10	//// *	26 kg (juin 80)	33%*

* : évaluation du poids d'une femelle à 31 kg et d'un mâle à 39 kg d'après le poids moyen des loups de l'île Royale entre 1988 et 1994.

Le loup, adapté à un régime frugal peut rapidement retrouver le poids qu'il a perdu durant une période de jeûne. Le record stupéfiant d'un colley cité par Howe (1912) démontre cette capacité. Après 45 jours de jeûne, le chien mourant récupéra complètement après avoir été nourri. On lui fit alors de subir un second jeûne de 117 jours au cours duquel 63% de son poids initial de 26,3 kg fut perdu (Howe-1912 cité par Kleiber-1961).

Comportement de chasse

Alors que nous venons de voir que le loup pouvait s'accommoder d'une certaine rareté de nourriture, il convient de noter tout de même qu'il est également bien équipé pour la minimiser au mieux. Voyageur performant doté d'une ouïe très fine, d'un odorat super développé et d'une vue parfaitement adaptée à percevoir le moindre mouvement même à longue distance, il peut localiser une proie sur un vaste territoire même lorsque celle-ci est rare ou peu vulnérable (Mech-1998). Sur l'île Royale, en hiver, les loups se déplaçaient sur des distances moyennes de 45 km entre deux attaques. Potentiellement en danger lors de chaque attaque sur une proie de grande taille, le loup doit être assez prudent à l'approche mais suffisamment intrépide et courageux pour oser attaquer. Nul doute que l'expérience acquise et l'apprentissage sont indispensables dans cette phase cruciale.

Doté d'une vitesse de pointe relativement moyenne de 55 à 60 km/h, le loup peut maintenir cette course sur plusieurs kilomètres même si ce n'est pas nécessairement à cette vitesse maximum. Renonçant souvent à une trop longue poursuite lorsque les proies sont multiples au sein d'un troupeau, le loup a cependant la capacité et la détermination nécessaire pour maintenir une chasse très longue. Mech et Korb (1978) observèrent un loup pister et chasser un cerf sur près de 21 km. La détermination et le courage des loups sont évidents lors d'une attaque sur une grande proie telle que l'orignal, le bison ou le bœuf musqué. Quelques documentaires filmés montrent comment les loups peuvent être tenaces et maintenir une attaque de ce type malgré les dangers encourus des coups de cornes et des coups de sabots distribués lorsque la proie se défend avec énergie (Mech-1966, Peterson-1977, Carbyn-1993...).

Ces observations de loups tantôt renonçant aux attaques, tantôt les menant à terme, laissent supposer qu'ils peuvent raisonnablement estimer la vulnérabilité d'une proie dans des situations différentes. L'apprentissage, l'expérience et les habitudes de chasse acquises dans la répétition des séquences tout au long de leur vie leur apprennent rapidement à percevoir les difficultés circonstancielles et participent à affûter leur habileté à chasser et à tuer pour vivre. La concentration de leurs chasses printanières sur les jeunes et les veaux de l'année est une preuve supplémentaire de leur capacité d'apprentissage. Les loups apprennent également à situer les endroits où trouver ces proies plus vulnérables. Sur l'île Royale, en 1984, Peterson observa un chef de meute conduire celle-ci en traversant en diagonale une partie de l'île sur 20 km au moins sur la piste d'un élan blessé quelque temps auparavant.

Localisation d'une proie

Pour localiser des proies qu'il pourra chasser, le loup dépend bien entendu de l'acuité de ses sens et de son aptitude à se déplacer sur de longues distances. Aussi, en hiver, les loups passent-ils en général de 28 à 50% de leur temps à se déplacer (Kelsall-1957, Mech-1992). Sur l'île Royale, l'itinéraire complet d'une meute de 15 loups suivi sur une carte entre le 4 février et le 7 mars 1960 (Mech-1966) représenta 445 km. Durant cette période, ils tuèrent 11 orignaux avec un taux de succès de seulement 7,8%. Ceci suppose donc dans l'absolu qu'ils rencontraient et testaient en moyenne un orignal tous les 3 km. Lorsque les proies sont plus rares, les loups doivent se déplacer plus loin et donc plus longtemps pour trouver leur nourriture, comptant aussi sur le hasard pour en rencontrer une. En fonction des circonstances de terrain, les loups se déplacent soit en marchant les uns derrière les autres à intervalles irréguliers, soit en se dispersant en éventail pour augmenter le taux de rencontres opportunes de proies relativement plus petites évoluant dans un couvert plus dense (Kunkel et Pletscher-2001).

Approche d'une proie

Dès que les loups localisent une proie, ils vont essayer de s'en approcher, sans toutefois trop se cacher, avant que celle-ci ne détecte leur présence et s'enfuit. L'excitation semble monter dans le groupe au fur et à mesure de l'approche, les queues s'agitent, les muscles se tendent et les regards se fixent intensément. Ils semblent ainsi prêts à bondir à tout instant mais les moins excités continueront de maîtriser au mieux leur impatience alors que certains autres partiront directement à l'assaut. Avec des proies qui se mettent rapidement en mouvement et à courir dès l'approche du prédateur, les loups peuvent courir avec eux le long ou derrière le troupeau, cherchant apparemment à identifier un animal plus vulnérable.

Contact avec la proie

Lorsque la proie est découverte, trois cas peuvent se présenter : **1)** la proie n'a rien vu et reste sur place ; **2)** elle fait face ; **3)** elle prend la fuite. Ce sont souvent les proies de grande taille qui restent sur place. Pour une toute autre raison, les lièvres peuvent avoir ce même comportement en se tenant immobiles dès qu'ils ont repéré le prédateur. Selon Murie (1944), la méthode des loups chassant les moutons de Dall consiste à se précipiter sur eux et à les renverser avant qu'ils ne s'échappent sur des promontoires isolés où ils seront, même si leur retraite semble coupée, rapidement inaccessibles. Les proies de grande taille qui souvent font face après avoir repéré les loups représentent un dilemme. Avec de tels animaux, les loups s'approchent avec précaution, jouant de l'esquive et de la provocation menaçante, testant et évaluant leur capacité de résistance et essayant de trouver la faille du système défensif. Les loups peuvent alors maintenir le harcèlement durant de longues heures (Carbyn (1993) a noté jusqu'à six jours pour une observation sur une rencontre loups/bisons) ou abandonner assez vite s'ils n'ont pas réussi à mettre le troupeau (ou l'animal) en mouvement, situation dans laquelle ils sont plus à l'aise pour repérer le plus vulnérable, épuiser un individu, et lui porter de sérieux coups de dents qui le blesseront et l'affaibliront de plus en plus.

L'assaut final

La nature exacte de l'assaut dépend finalement de l'espèce chassée et des circonstances particulières de chaque instant de l'attaque, chaque animal ayant une phénoménale capacité d'adaptation quasi instantanée aux circonstances présentes et aux comportements de ses congénères. Avec de petites proies telles le lièvre, le chevreuil ou les veaux, les loups essayeront de s'en emparer aussi vite que possible sans autres confrontations difficiles. Avec les orignaux, les bœufs musqués, les élans ou les bisons, ils essayeront de sélectionner la proie la moins résistante. Dans un exemple remarquable cité par Gray (1987), « un loup s'approcha par derrière d'un groupe de bœufs musqués couchés face au vent, il poussa du nez la croupe d'un taureau qui, surpris, se leva rapidement et se retourna pour faire face. Comme le loup insistait, il gratta le sol d'une patte et chargea l'intrus. Celui-ci esquiva, fit quelques bonds en arrière puis s'éloigna en baillant... ».

Quand les bisons essayent de protéger leurs petits au centre du troupeau et font face comme un rempart infranchissable, les loups essayent quant à eux de disloquer ce groupe en jouant de la provocation pour faire sortir un individu moins serein du groupe et créer ainsi une brèche dans laquelle un autre loup peut entrer et paniquer un peu plus l'ensemble, le but étant de mettre le troupeau en mouvement en y semant la panique.

Sauf l'exception citée plus haut d'un pistage d'une vingtaine de km, la poursuite derrière un animal fuyant ne dure généralement pas longtemps, les loups réussissant à terrasser l'animal qui s'épuise à fuir ou alors renonçant pour,

dans le cas d'un troupeau, tester un autre individu qui s'isolera dans sa fuite et qui tentera de revenir vers le troupeau initial.

Chasse en solo, en couple ou en meute

Même s'il semble logique que l'une des principales adaptations du loup à la chasse soit sa nature sociale, certaines observations semblent contredire cette notion. Des loups seuls ont été effectivement vus être capables de tuer parfois une grande proie comme l'orignal (Young-1944, Thurber-1993), le bison (Dragon cité par Carbyn-1993) ou un bœuf musqué (Gray-1970). Il semblerait pourtant qu'un couple de loups adultes pourrait être plus efficace puisqu'il est supposé pouvoir manœuvrer plus efficacement. Avec plus de loups encore, la tâche serait même logiquement plus facile. Cependant, les meutes plus grandes comprennent plus de jeunes moins expérimentés qui participent à l'attaque. D'un autre côté, lorsque les reproducteurs d'une meute sont très âgés, les éléments mûres de celle-ci peuvent suppléer à ce handicap.

Dans tous les cas, les meutes tuent moins de biomasse de nourriture par loup que ne le font des couples et, dans cette relation biomasse proie/loups, ces derniers sont les plus efficaces (voir Mech et Boitani chapitre 1 et Mech et Peterson chapitre 5).

Stratégie de coopération

Même s'il est difficile de donner une estimation relativement correcte de l'intelligence des animaux, les loups font probablement partie des espèces les plus intelligentes. Nous pouvons donc nous attendre à ce que ceux-ci soient capables de développer des stratégies de chasse en coopération. Par coopération, nous ne voulons pas simplement dire : « une poursuite en groupe dans laquelle la meute est tout entière tendue en ligne derrière la proie » mais plutôt : « conduire une chasse d'une manière telle que la proie soit capturée plus efficacement par un concours de circonstances créées pour partie par les capacités des individus prédateurs à agir intelligemment en fonction de l'environnement, des réactions des proies et du comportement des autres membres du groupe ». Des exemples de telles stratégies pourraient qualifier une poursuite vers une embuscade ou le détournement d'une fuite par une course-relais. L'utilisation du travail en équipe, de la course-relais ou de l'embuscade par les loups a été confirmée (Young et Goldman-1944, Kelsall-1968, Pimlott-1968, Haber-1977).

D'un autre côté, plusieurs chercheurs qui ont observé des loups chassant des moutons de Dall et des caribous (Murie-1944), des orignaux (Mech-1966, Peterson-1977), des cerfs (Frentzel-1971), des bisons (Carbyn-1987), et des bœufs musqués (Gray-1970, Mech-1988) ont rarement mentionné la pratique de telles stratégies de coopération, à l'exception de la mention de Mech (1995) qui dit avoir observé un couple de loups se positionnant le long de crêtes rocheuses et tendant une embuscade à des lièvres arctiques que les jeunes de l'année poursuivaient.

Les observations de chasse étant majoritairement faites par un avion qui tourne au-dessus d'une zone relativement grande, une stratégie précise ou une coordination apparente d'un ordre élevé pourraient n'être finalement que le résultat d'une interprétation faite par l'observateur sur des déplacements apparemment organisés des prédateurs. L'avis de 19 biologistes ayant observé de nombreuses rencontres loups/proies ne révèle aucune unanimité particulière dans leur conviction sur l'éventuelle utilisation de l'embuscade ou de la course relais durant une séquence de chasse (Tab. 4.2). La plupart pense que les loups pratiquent cependant une certaine forme de stratégie de coopération mais plus souvent basée sur leur capacité d'anticipation et d'adaptation.

ÉCOLOGIE DE L'ALIMENTATION

Il existe un surprenant ordre établi dans la frénésie naturelle des loups à tuer et à consommer des proies. Lorsqu'ils tuent un animal de grande taille, il y a généralement plus de nourriture disponible que ce que la meute peut consommer au cours de la consommation initiale. Certaines parties de la proie, notamment celles contenant des substances nutritives essentielles, sont mangées en priorité. Ainsi, l'ordre dans lequel sont consommés les différents organes et les différentes parties nous révèle-t-il les contraintes écologiques et nutritionnelles auxquelles doivent faire face les loups.

Tableau 4.2 : Opinions et observations de biologistes des loups sur la capacité de ceux-ci à utiliser des stratégies de chasse en coopération

Questions	Réponses			
	Oui	Non	Peut-être	Espèce
1) Croyez-vous que les loups régulent ou emploient délibérément une stratégie au cours de laquelle 1 ou plusieurs loups chassent les proies pour 1 ou plusieurs autres loups attendant en embuscade ?	8	10	1	
2) Si vous avez répondu oui à la question précédente, avez-vous observé une de ces chasses et si oui, sur quels types de proies ?	7	4	1	Caribou, cheval, cerf Élan lièvre
3) Croyez-vous que les loups utilisent délibérément et régulièrement une technique de course relais pour poursuivre une proie impliquant la poursuite de l'un d'entre eux puis son repos alors qu'un autre prend le relais ?	4	14	0	
4) Si vous avez répondu oui à la question précédente, avez-vous observé une telle technique et si oui, sur quels types de proies ?	3	1	0	Caribou, élan
5) Croyez-vous que les loups utilisent toute autre forme de stratégie de chasse en coopération ?	15	0	2	

Note : Les personnes ayant répondu étaient : Ballard, Boyd, Burch, Carbyn, Dale, Fuller, Hayes, Heard, Mc Nulty, Mc Ney, Mech, Meier, Messier, Miller, Nelson, Peterson, Smith, Stephenson, Van Ballenberg.

Exemples d'alimentation

Les petites proies pesant jusqu'à une vingtaine de kg (castor, faon ou veau) peuvent être mangées entièrement en quelques instants, particulièrement lorsque plusieurs loups sont présents. Dans ce cas, les chercheurs peuvent ne rien retrouver des restes de la proie si ce n'est quelques touffes de poils (Pimlott-1969). Les proies plus grandes comme les orignaux nous révèlent beaucoup de la manière systématique dont les loups nourrissent sur la carcasse. Manger aussi vite que possible est une priorité chez les loups mais il y a des limites physiques à la consommation et une perte sèche du volume consommable due à la présence incontournable des charognards qui viendront enlever une partie non négligeable de la carcasse pendant, mais plus sûrement après le premier repas.

Dans une étude faite sur la consommation des charognards sur les proies potentielles du loup, Promberger (données non publiées) estime que la moyenne de consommation par unité de loups sur une carcasse enregistre une perte progressive de nourriture de 40% entre le premier et le deuxième jour, quand les loups reviennent sur la carcasse. Il faut cependant relativiser l'impact des charognards car les carcasses de grandes proies sont en partie protégées du pillage quand elles sont encore recouvertes de la peau et parce que la plupart des charognards actifs en hiver sont, à l'exception du glouton et de l'ours, de petites taille et sont donc moins aptes à réduire une carcasse gelée. Si cinq renards roux ne réussissent en trois heures qu'à enlever quelques petites parties de l'arrière train d'un veau d'original partiellement gelé (Peterson-1987), il peut arriver que des loups eux-mêmes soient mis en difficultés par des carcasses trop gelées. Sur l'île Royale durant l'hiver 1993/1994, un couple de vieux loups aux dents usées est sans doute mort de faim pour n'avoir pas pu manger sur des carcasses gelées par une température constante de moins 20° sur plus de cinq semaines (Peterson-1995).

C'est le privilège du mâle dominant d'une meute de se nourrir en premier sur une proie et, d'après la majorité des observations menées sur l'île Royale en hiver, c'est effectivement cet individu en particulier qui ouvre la carcasse de la proie fraîchement abattue. L'ordre dans lequel des loups se nourrissent est au cœur de la dynamique des comportements au sein d'une meute et influence probablement la dispersion des individus qui elle-même détermine pour partie la taille de la meute (Mech-1970). Cet ordre d'approche de la proie reflète également la compétition alimentaire qui peut exister dans une meute où les individus ayant un statut social inférieur doivent attendre leur tour, particulièrement frustrant en l'occurrence, quand la proie tuée est de petite taille. Magoun (1976) observa que le temps d'un nourrissage ininterrompu était de 14 mn en été et qu'environ 80% des divers temps de nourrissage n'excédaient pas 30 mn. Cependant, sur l'île d'Ellesmere, Mech et Adams (1999) observèrent une louve se nourrissant pendant 65 mn d'affilée sur une carcasse de bœuf musqué.

Généralement, les loups déchirent la cavité abdominale du corps de la proie pour accéder rapidement aux organes internes tels que le foie, le cœur, les poumons, les reins et la rate. La végétation absorbée par les herbivores n'offrant aucun intérêt pour les Carnivores, les intestins et l'estomac sont consommés et leur contenu éparpillé. Cette généralité semble toutefois contredite par les observations de Magoun (1976) sur deux loups consommant une carcasse de caribou. Dans le premier ¼ d'heure, une épaule, un peu de peau, la hanche, quelques côtes, un rein

et un morceau du petit intestin furent consommés. Ils entreprirent alors tous les deux un déplacement de vingt mn pour remplir une cache et, au cours des deux heures qui suivirent, ils mangèrent la viande de l'épine dorsale, de la cage thoracique, d'une hanche, des pattes et déplacèrent les poumons. Dans les deux heures suivantes, la chair des côtes et d'une patte fut consommée puis la carcasse fut abandonnée durant quatre heures. Ils revinrent ensuite se nourrir pendant trois heures sur les côtes, l'arrière train et la membrane du mésentère. Dix heures plus tard, ils consommèrent une partie du cœur et les poumons puis cachèrent le reste et entreprirent un autre déplacement.

Les loups se nourrissent sur une proie fraîchement tuée jusqu'à ce que leurs estomacs soient bien remplis. Peterson nota le poids de sept kilogrammes pour la quantité de nourriture absorbée par un loup d'Alaska et un estomac de loup du Minnesota fut pesé à dix kilogrammes par Mech (com. pers.). Ces poids typiques d'estomacs de loups peuvent représenter jusqu'à 25% du poids corporel. En hiver, les loups ayant l'estomac bien rempli s'éloignent de la carcasse sur une centaine de mètres pour trouver un lieu confortable et dormir en position couchée sur le flanc au moins cinq heures, ce repos participant à la digestion (Mech-1970). On observe souvent alors les individus subordonnés venir se nourrir sur la carcasse ou en arracher quelques grosses pièces puis se réfugier à l'écart pour manger en paix alors que les leaders se reposent. Magoun (1976) a noté qu'en Alaska, la plus grande partie du nourrissage des loups se concentrait entre 6 et 12 h du matin et le temps de repos entre 12 et 18 h. Ainsi, en hiver surtout, une meute relativement petite peut rester plusieurs jours sur le site où une proie d'importance a été tuée et la consommer entièrement.

Il est en effet nécessaire pour les loups de consommer toutes les parties de la carcasse afin d'emmagasiner les éléments utiles à leur développement et à leur survie. Ils trouveront principalement vitamines et minéraux dans le foie, calcium, phosphore et graisses dans les os et la moelle osseuse. Capables de synthétiser certaines vitamines comme la vitamine C, certains individus temporairement en difficultés peuvent survivre en se nourrissant durant certaines périodes d'os dont la teneur en protéines et en graisse avoisine les 15 à 20% (Mc Cay-1949). Les abats et autres viscères tels que le cœur, les poumons et les reins sont une source tout aussi importante d'apport nutritionnel même si certains d'entre eux peuvent être infestés et parasités (ecchinococcus pour le foie) mais dont l'effet n'est pas nécessairement danger mortel pour le prédateur. Les tissus du cerveau contenant la plus grande quantité d'acides gras polyinsaturés, le crâne des proies sont inévitablement ouverts lorsque les loups sont capables de le faire. Les acides gras essentiels sont trouvés dans les tissus de la paroi stomacale interne, les intestins, le museau, le foie et le cœur qui en contiennent en proportion plus importante que les tissus musculaires (de 4 à 7% contre 1%) (Rivers et Frank-1980).

Nourriture et digestion

Si, en matière de digestion, on établit une comparaison entre les chiens domestiques et les loups, ces derniers sont probablement à classer comme mangeurs disfonctionnels. Les repas irréguliers et abondants ingérés rapidement conduisent généralement à des fèces liquides. Le passage rapide du bol alimentaire dans l'appareil digestif est en effet associé au déséquilibre osmotique, à la stimulation des sécrétions, à la motilité des intestins et à l'absorption d'eau, c'est à dire à tout ce qui conduit à l'augmentation d'eau dans les fèces (Blaza-1982). Si l'on en juge par la consommation courante des fèces de loups par les corbeaux près des lieux où sont tuées des proies, les fèces liquides et noires révèlent plutôt une faible efficacité digestive chez les loups après un important repas. Cette inefficacité est censée être le résultat d'une ingestion de grandes quantités de protéines dont la décomposition produit des acides organiques et ammoniacés qui peuvent diminuer les effets des enzymes dans la paroi intestinale et conduire à une réduction de l'absorption d'eau (Meyer-1980).

Les produits digestes passent dans l'appareil digestif plus lentement que les composants indigestes. Une expérience en ce sens menée sur des chiens a montré que lorsqu'on avait augmenté de 0 à 8% la proportion de fibres crues dans leur régime alimentaire, le temps de passage du bol alimentaire passait de 60 à 35 heures, principalement à cause de la plus grande vitesse de passage dans le gros intestin (Meyer-1980). Les loups peuvent essayer de mélanger leur nourriture à des composants indigestes tels que les poils. Peterson les a vus enlever de pleines bouchées de poils d'original juste après l'avoir tué mais avant de se précipiter sur des tissus plus tendres.

Cependant, un taux de passage plus rapide permettrait aux loups de vider plus rapidement l'intestin et de se nourrir à nouveau, minimisant ainsi les pertes laissées aux charognards (Peterson-1986, voir Ballard-chapitre 10). Toutefois, aucune étude sur les loups sauvages ne documente actuellement le temps de passage des aliments dans l'intestin. Les observations menées sur l'île Royale ont seulement montré que la plupart des proies étaient tuées de nuit et que le matin, les loups étaient en train de dormir après le premier repas. Généralement, ils se lèvent et se nourrissent de nouveau avant la fin du jour. Ainsi, le temps de passage pourrait-il être évalué à une douzaine

d'heures (Peterson-obs. perso). Chez des loups en captivité, le temps minimum pour la production de fèces après le nourrissage était de huit heures (Floyd-1978) et tous les produits indigestes d'un repas donné étaient complètement évacués en 48 heures (Kreeger-1997).

La peau et les os sont en général les derniers composants à être consommés sur une carcasse. L'importance donnée à la consommation des os et de la peau est un indicateur grossier de la vulnérabilité de la proie (Pimlott-1969, Mech et Frenzel-1971). Si la carcasse d'un orignal adulte est abandonnée avec le squelette désarticulé, les os des pattes mâchonnés aux extrémités et toute la peau des pattes consommée depuis les parties du haut jusqu'aux sabots, alors la vulnérabilité de l'animal était-elle relativement basse (quoique normale). A l'inverse, si le squelette est encore articulé et que la peau reste sur le crâne, sur la moitié inférieure des pattes et le dessous de la carcasse, c'est que les loups ont trouvé là sans grande difficulté une proie vulnérable.

Naturellement, la taille de la meute influence le degré d'utilisation d'une proie. Les grandes meutes de plus de dix loups se nourrissant sur un orignal laissent plus de peau intacte sauf sur la partie inférieure des pattes.

Le régime alimentaire des loups, à l'exception de poils et des os, est fortement digeste. Les graisses le sont en premier (97%) devant les protéines (93%). Au fur et à mesure que l'absorption de nourriture augmente, la digestibilité décroît de quelques points. Cela se vérifie également chez les chiens pour lesquels une digestibilité de 93% avec un régime alimentaire s'élevant à 2,6 % de leur poids descend à 90% lorsque le régime monte à 5,2% de leur poids.

Besoins alimentaires

Les 3 critères importants pour convertir le taux de proies tuées en taux de consommation sont les suivants : **(1)** : la quantité de nourriture fournie par les différents types de carcasses ; **(2)** : la quantité de nourriture perdue au profit des charognards ; **(3)** : la quantité de nourriture cachée et destinée à être mangée plus tard. En pesant le contenu du rumen prélevé sur une carcasse d'orignal (sa plus grande composante immangeable) et en évaluant le poids de la peau et du squelette qui sont ou non consommés, Peterson (1977) estima qu'environ 75% de la proie est normalement mangé par les loups (ou les autres charognards). En se basant sur le poids moyen d'un élan (400 kg pour un mâle et 350 kg pour une femelle) et en pesant les restes de sept orignaux récupérés après que les loups avaient abandonné les carcasses depuis plus de 24h, Promberger (données non publiées) évalua à 35% la part de chaque proie non consommée en précisant qu'il serait nécessaire de prendre également en compte la perte de sang de la proie et l'évaporation de l'eau, soit environ 8% de la masse totale. Jedrzejewski enfin (2002) estima, dans ses recherches, à 65% la part consommée sur les proies dont la masse corporelle excède 65 kg. Si l'on admet toutefois que l'on ne retrouve pas souvent une grande quantité de sang autour de la proie morte, la plus grande variation pourrait alors être due au degré de consommation des os et de la peau qui constituent ensemble environ 25% de la masse corporelle.

L'importance de la quantité de nourriture déplacée vers des caches et qui pourrait modifier les estimations de la consommation réelle n'est quasiment pas connue. Comme il l'a été indiqué ci-dessus, les loups cachent parfois de grandes quantités de nourriture prélevée sur des proies fraîchement tuées. Dans de tels cas, les estimations de consommation pourraient être grossièrement exagérées.

Taux métabolique basal (TMB)

Nous pouvons évaluer les besoins nutritionnels chez les loups à partir d'une équation liant les besoins énergétiques à la masse corporelle. Le taux métabolique basal (TMB) exprimé en Kcal/jour mesuré pour un animal à jeun et au repos est ainsi lié à la masse corporelle (W) par l'équation :

$$\text{TMB} = 70W^{0,75}$$

Pour un loup pesant 35 kg, le TMB sera donc estimé à 1.007 Kcal/jour ou 175,4Kj/heure (1Kcal = 4,18Kj joules). En évaluant l'apport moyen d'énergie à 7,7 Kj/gramme de nourriture (Glowacinski et Profus-1997), un besoin du TMB de 1.007 Kcal/j correspond à 0,550 kg de proie/j. Cependant, un loup, même au repos, ne peut se maintenir par un régime alimentaire équivalent au TMB puisqu'une certaine énergie est perdue au cours de l'ingestion, de la digestion et de l'assimilation ; une autre partie se perd dans l'urine et dans les fèces (non-digestibilité) ; une troisième partie enfin est utilisée pour produire de la chaleur. Le besoin alimentaire doit donc être majoré à 0,650

kg proie/jour pour le même TMB de 1.007 Kcal/j. Une consommation de nourriture pouvant fournir 3 à 6 fois le TMB étant nécessaire pour un mammifère sauvage en constante activité (Weiner-1989), on peut donc estimer le besoin énergétique final pour un loup de 35 kg à environ 5 TMB, soit 3,25 Kg de proie/loup/jour.

Notre estimation du besoin minimum quotidien d'énergie de 3,25 kg/loup/jour est plus élevée que la plupart des premières estimations basées sur la consommation nécessaire relevée sur des loups en captivité et dans la vie sauvage. Toutefois, au vue des travaux de Mech (1966) et plus tard de Mech et Frentzel (1971) dont les données s'échelonnaient entre 2,5 et 6,3 kg/loup/jour, il apparaît que notre estimation soutient favorablement la comparaison avec la constatation que « lorsque la disponibilité de nourriture pour une meute descend en dessous d'une valeur de 3,2 kg/loup/jour, la productivité et la survie commencent à décliner dans le groupe » (Mech-1977).

Taux de consommation

Avec l'aide de la radio-télémetrie, la consommation de nourriture chez les loups a été souvent évaluée grâce aux efforts faits pour retrouver et noter les différentes proies tuées par des meutes de taille connue. Sur 18 études menées en Amérique du Nord par Hayes (1995), l'estimation moyenne a été évaluée à 5,4 kg/loup/jour, c'est à dire quasiment identique à celle notée dans l'Est de la Pologne (5,6 kg/loup/jour) par Jedrzejewski (2002). Cependant, la proportion de perte sur une carcasse au profit des charognards ou celle de la partie de carcasse qui est enfouie dans les caches par les loups doit être soustraite des estimations citées ci-dessus. La perte au profit des charognards dépend essentiellement de la taille de la meute, les plus grandes ayant en principe moins de perte que les plus petites par le fait que ces dernières prennent plus de temps pour venir à bout de la carcasse et laissent ainsi plus d'opportunités aux charognards de soustraire quelques morceaux (Promberger-donnée non publiée) cependant qu'au départ, l'estimation de disponibilité de nourriture est plus élevée (mais pas nécessairement consommée).

Les estimations de cette disponibilité de nourriture pour les plus petites meutes sont confirmées par 158 études de meutes en hiver où l'on a observé qu'en général, la disponibilité de nourriture par loup était plus faible lorsque la meute était plus grande. Même si l'on admet qu'un seul couple reproducteur peut efficacement gérer à court terme le surplus de nourriture pour leur progéniture (rapport à la tanière ou caches), il faut aussi admettre que pour une même proie abattue par une grande ou une petite meute, la petite (voire un couple), disposera théoriquement de plus de nourriture par individu mais que la non consommation du surplus profitera plus aux charognards (Schmidt et Mech-1997). Grâce à ces études, on peut estimer qu'un loup pourrait perdre 2/3 d'une proie (type orignal) au seul profit des charognards, qu'un couple pourrait en perdre la moitié alors qu'une meute de dix loups n'en perdrait environ que 10% (Fig. 4.10).

Surplus de nourriture au profit des charognards

Le surplus de nourriture se produit quand les proies sont abondantes et vulnérables, une association plutôt rare qui peut se produire temporairement dans le cas de mise-bas des herbivores sur une période courte ou quand ceux-ci sont immobilisés par une neige épaisse durant un hiver rude. Les proies tuées et relativement peu consommées sont alors une aubaine pour beaucoup d'autres espèces. Les relations loups/charognards sont anciennes et bien installées dans l'échelle du temps de l'évolution. Elles ont aussi des influences réciproques sur les comportements et sur l'écologie de chaque espèce. Stahler (2002) a confirmé une relation intime entre les loups et les corbeaux dans le parc Yellowstone, ces derniers repérant rapidement les proies tuées par les loups, mais ceux-ci se servant du vol d'approche des corbeaux pour localiser un endroit de possible de nourrissage.

Promberger (données non publiées) apporte des informations sur ce type d'interaction au Yukon et dans les Territoires du N.O. au Canada. Sur les seize espèces de charognards connues, douze étaient présentes le lendemain du jour où une proie avait été abattue. Si les ours prédominent en été en tant que charognards, ce sont les corbeaux et les geais gris qui prennent le relais en hiver. Alors qu'un couple territorial de corbeaux n'avertira pas de la présence d'une carcasse, les autres qui la découvrent lancent leurs appels qui attirent plus de corbeaux encore qui peuvent agresser le couple local (Heinrich-1989). Plus de 135 corbeaux ont été vus sur la carcasse d'un cerf tué par les loups dans le parc Yellowstone et ils enlevèrent jusqu'à 35 kg en une journée sur la carcasse fraîche d'un orignal dans le Yukon (Stalher-2002) (Fig. 4.9). Peterson (1977) note encore la présence de dix renards sur une carcasse d'orignal dans l'île Royale et Mech (com. pers.) celle de six coyotes sur un cerf dans le parc Yellowstone. Enfin, notons également que le terme de charognard ne s'applique pas qu'à des prédateurs vertébrés ; Sikes (1995) observe qu'au moins 400 espèces de coléoptères et autres insectes peuvent être plus ou moins recenser sur une carcasse à certains moments.

Fig. 4.9 : Nb de corbeaux et estimation du déplacement de biomasse provenant d'une carcasse d'original.

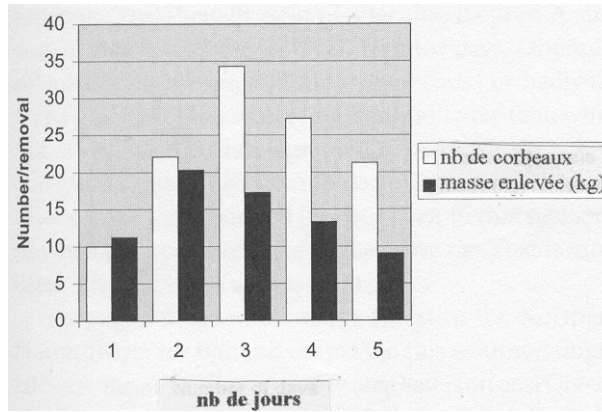
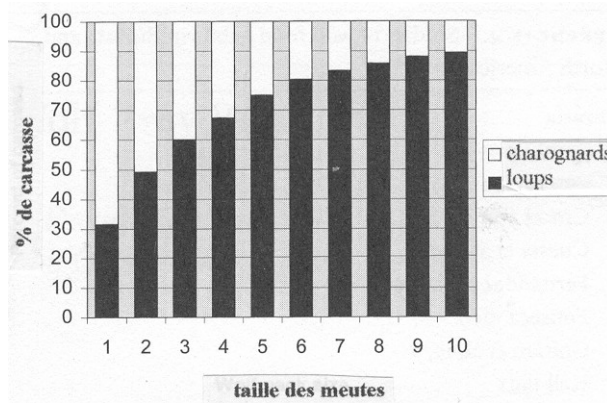


Fig. 4.10 : Proportion de perte de nourriture en rapport avec la taille de la meute.



NECESSITE DE POURSUIVRE LA RECHERCHE

Alors que nous comprenons relativement bien les éléments concernant la consommation de nourriture hivernale des loups grâce à la plus grande facilité de pistage, nous savons encore bien peu de choses sur ce qui se passe en été. Est-ce que la perte de poids des loups en été, mesurée par Peterson et Bailey (1984), reflète la diminution de disponibilité de nourriture précisément à un moment où la demande de la croissance des louveteaux est à son maximum ? Où est-elle principalement la conséquence d'un cycle interne saisonnier ?

La physiologie du jeûne est en général mal comprise chez les loups, l'espèce étant bien adaptée à une existence alternée de festin et de famine. La recherche a besoin de mener encore des études sur les qualités énergétiques des proies afin de mieux documenter certaines hypothèses. La perte de nourriture au profit des charognards a également besoin d'être mieux étudiée dans l'éventail des différents types de proies et de la distribution du loup. De même, les modèles de biomasse pour la conversion des occurrences trouvées dans les fèces devraient être étendus à l'étude de davantage de types de proies.

CHAPITRE V : LES RELATIONS LOUPS/PROIES

David. Mech et Rolf. Peterson

En observant d'un petit avion une meute de quinze loups encerclant un orignal (alces alces) sur l'île Royale couverte de neige, je n'avais pas imaginé que cette rencontre pourrait symboliser toutes les observations que je ferais durant quarante ans par la suite pour étudier les interactions entre les loups et leurs proies (Mech). Ma façon habituelle de procéder pour observer les loups à la chasse consistait à demander à mon pilote de survoler la scène en décrivant des cercles de plus en plus grands pour éviter de déranger les animaux. Cette fois, il n'y eut pas d'attaque décisive, l'orignal tint les loups à distance pendant environ cinq minutes et la meute abandonna la tentative.

A partir de cette observation, puis de toutes les autres qui ont suivi sur d'autres loups chassant indifféremment des orignaux, des caribous, des bisons, des bœufs musqués, des cerfs et mêmes des lièvres, nous en sommes arrivés à considérer le loup comme un chasseur très perspicace, un prédateur qui peut en fait rapidement évaluer le compromis coût/profit d'une attaque sur une proie. Si l'attaque réussit, il peut avoir à manger pour plusieurs jours ; en cas d'erreur d'appréciation, il peut recevoir une mauvaise blessure et être handicapé à vie, voire être lui-même tué. Les loups tuent donc généralement, mais pas systématiquement, des proies qui sont apparemment en difficultés physiques et qui offrent de ce fait le moins de résistance aux attaques. L'orignal cité ci-dessus n'entraînait pas dans cette catégorie si bien que les loups le réalisèrent rapidement et renoncèrent à la poursuite de l'attaque, ce qui est souvent le cas d'ailleurs.

Sur tous les territoires de sa présence, le loup trouve sa subsistance parmi les proies ongulées. Normalement, ces populations comprennent une partie de population garantie en bonne santé et une partie plus vulnérable comprenant des individus moins performants tels les nouveau-nés, les malades, les plus âgés ou les blessés. Grâce à la reproduction et à la survie des plus vigoureux, ces populations d'ongulés s'entretiennent elles-mêmes et les loups coexistent avec elles en tentant d'exploiter les individus les moins valides. Cela implique aussi que certaines chasses puissent échouer et que les loups doivent donc se déplacer beaucoup. Il leur faut également s'adapter à une existence alternée de festin et de manque de nourriture.

Quand les conditions environnementales changent, la relation loups/proies change également : les conditions favorables aux proies entravent le bien être des loups dans une certaine mesure, les conditions défavorables le favorisant un peu plus. Etant donné leur potentiel reproductif, leur mode de vie et leur capacité de dispersion, les loups peuvent s'adapter facilement aux variations de la biomasse/proie vulnérable. Le résultat en est que, dans la moyenne des conditions d'existence des proies, les populations de loups survivent généralement durant de longues périodes à un niveau modéré. Elles restent pendant ce temps dépendantes des surplus de proies plus vulnérables et des individus qui se dispersent pour coloniser de nouveaux territoires (Mech-1998).

LES PROIES ET LEURS MOYENS DE DEFENSE

La dépendance des loups vis à vis des ongulés implique que tous les territoires d'origine de ce prédateur ont été et sont encore occupés par des ongulés, ce qui est effectivement le cas. Bien que les espèces herbivores varient considérablement et peuvent occuper des habitats particuliers, de nombreux représentants de cet important groupe de mammifères à sabots vivent presque partout sur le domaine du loup, des antilocapres (*antilopa americana*) des prairies aux chèvres des montagnes. Et leur principal prédateur est le loup.

Cependant, chacune de ces espèces d'ongulés sauvages est remarquablement bien adaptée à survivre face à la prédation. La plupart possède plusieurs caractéristiques de défense, certains n'en ont qu'une seule (Tab. 5.1), mais en aucun cas un loup peut simplement s'approcher et tuer un ongulé de plus de quelques jours, en bonne santé. Tous sont fortement vigilants et ont une vue performante, tous sont sensibles à l'odeur et au bruit, même si le degré

de vigilance peut être affecté par des facteurs écologiques et environnementaux tels que la taille du troupeau, la gestation ou le couvert. C'est en fait le degré de cette vigilance qui leur permettra aussi bien de se nourrir de façon ininterrompue, de décamber rapidement ou de se défendre contre la menace des prédateurs. Tous ceux pour qui le principal moyen de défense est soit la fuite, soit un terrain propice pour se réfugier en sécurité peuvent faire la différence.

Tableau 5.1 : Caractéristiques et comportements anti-prédateurs des espèces proies.

Traits physiques		Utilisation de l'environnement	
Taille	orignal, bison, bœuf musqué		
Armes		<i>Migration</i>	Caribous, cervidés, orignaux
<i>Bois/cornes.</i>	ongulés mâles certaines femelles	<i>Nomadisme</i>	Antilopes, bisons, caribous
<i>Sabots</i>	tous les ongulés	<i>Dispersion</i>	Caribous, cervidés, orignaux
<i>homochromie</i>	la plupart des jeunes ongulés nouveau-nés	<i>Fuite vers l'eau</i>	Cerfs, orignaux, castors
<i>vitesse/agilité</i>	antilope, lièvres, bouquetins, chamois	<i>refuge escarpement</i>	Moutons, chèvres
<i>absence d'odeur</i>	tous les faons nouveau-nés	<i>Lignes de rivage</i>	caribous
		<i>Terrier/abris</i>	lièvres, sangliers
Comportements		Facteurs pouvant affecter la vigilance des proies.	
<i>Naissances</i>			
<i>Synchronisées</i>	la plupart des ongulés faons nouveau-nés		Leur petite taille
<i>Camouflage</i>	jeunes ongulés (caribous, orignaux, chèvres, etc.)		La taille du troupeau
<i>Suivre les adultes</i>	tous les ongulés cerfs, bisons, caribous, bœufs musqués		La localisation dans le troupeau
<i>Agressivité.</i>			Le statut maternel
<i>Regroupement</i>	toutes les espèces cervidés, moutons cervidés, moutons, orignaux bœufs musqués		Le couvert
<i>Vigilance</i>			Le niveau du risque de prédation
<i>Vocalisations</i>			
<i>Signaux visuels</i>			

Peterson (donnée non publiée) estima la vitesse de course d'un lièvre arctique à 60 km/h ; Le cerf à queue blanche peut courir à 56 km/h et franchir des obstacles de 2,40 m de haut (Sauer-1984). Presque toujours vulnérables et sans défense sur sol plat et herbeux, la chèvre des montagnes ou le bouquetin savent, comme nul autre, se mettre rapidement hors de portée sur un escarpement rocheux et, pris en chasse, un cerf est capable de suffisamment d'endurance pour fuir sur plus de 20 km (Korb-1978). A l'autre extrémité de la gamme de tailles, les proies telles que les orignaux, les bisons, les bœufs musqués voire les sangliers adultes, comptent plus sur leur puissance et leur tempérament agressif pour résister à une attaque. Ils choisissent souvent de faire face et cornes, bois, dents tranchantes ou sabots coupants, s'ils ne font pas toujours des dégâts mortels, au moins tiennent-ils les prédateurs à distance par la dissuasion (Nelson-1994).

Les ongulés de grande taille sont particulièrement agressifs dans la défense de leur progéniture, y compris face à l'homme (Peterson-1977). Les femelles originales resteront très déterminées pour défendre leurs petits et distribueront de nombreux coups de pattes sans s'éloigner de leurs veaux. L'une d'entre elles a été observée défendant ses deux veaux morts âgés de dix mois durant huit jours (Mech-1998). Chez les bovidés (bisons et ovibos), la ligne défensive où tous se serrent côte à côte en protection des plus faibles est un phénomène connu, y compris des loups dont la seule tactique consistera à justement défaire ce bloc inaccessible en essayant de le mettre en mouvement, situation dans laquelle les plus faibles deviennent alors vulnérables (Carbyn-1988, Mech-1987).

L'eau comme moyen de défense

L'une des tactiques défensives à laquelle ont recours certaines proies est de courir, quand cela est possible, vers un étang ou un lac pour s'y réfugier (Mech-1970). Cette solution peut offrir plusieurs avantages et semble, de plus, embarrasser les prédateurs. Les plus grandes peuvent se tenir debout et rester en eau profonde là où les loups ne

peuvent aller qu'en nageant et où, naturellement, ils auront moins d'assise pour une attaque. Des loups ont cependant déjà été observés se jetant à l'eau et mettant en fuite (voire attaquant) un cerf vers la terre ferme, là où des congénères peuvent arriver en force (Nelson-1984). En construisant des barrages, le castor s'entoure lui aussi d'eau et sa hutte est suffisamment haute pour lui fournir un abri sûr... sauf lorsqu'il se risque à sortir (et il faut bien qu'il le fasse) sur la rive ou sur la glace en hiver. De plus, la tendance des loups à fréquenter souvent les endroits où, de toute évidence, les castors s'activent à un moment ou à un autre, laisse supposer une stratégie intelligente de chasse de la part des loups les plus expérimentés.

La sécurité par le nombre

Une autre caractéristique défensive de beaucoup d'espèces proies, qu'elles soient de grande ou de petite taille, est de vivre en troupeaux (Nelson-1981, Messier-1988). C'est le cas des cerfs, des caribous, des antilopes saïga, des bœufs musqués, des bisons ou encore des mouflons. Les avantages anti-prédateurs de ce mode de vie grégaire sont connus (William-1966) : **(1)** : un potentiel sensoriel accru dans la vigilance (Dimond-1974), **(2)** : une dilution du risque de capture (Nelson et Mech-1981), **(3)** : une plus grande capacité de défense physique, **(4)** : une plus grande confusion pour le prédateur, **(5)** : un ratio prédateurs/proies réduit (Brock-1960), et enfin **(6)** : un ratio vigilance/incursion accru (Hoogland-1979).

Se retrouver en troupeau est si bénéfique que certaines espèces parcourent de grandes distances pour se regrouper au cours de l'hiver, saison la plus difficile pour elles. Les cerfs à queue blanche qui, en été, vivent en solitaire, peuvent migrer sur 40 km ou plus pour être en troupeaux sur un territoire hivernal (Nelson et Mech-1981). Même si parfois la vie en petits groupes réduit le taux de rencontres avec les prédateurs, les cerfs Wapiti rejoignent des troupeaux de 15.000 unités. La dimension des troupeaux d'ovibos augmente d'environ 70% en hiver. Les orignaux ont tendance à se rassembler en plus grands groupes s'ils sont loin d'une couverture boisée.

Déplacements

La migration elle-même, parallèlement au fait que les animaux évoluent en troupeaux, a tendance à diminuer la prédation du loup en conduisant, d'une part, les ongulés vers des zones plus favorables et éloignées des loups, d'autre part, en augmentant le temps de recherche des prédateurs (Serp-1991). Le fait que la migration soit une adaptation générale pour favoriser la survie se vérifie par la tendance des biches de cerfs Wapiti ayant des veaux, à migrer la plus loin possible pour éviter en hiver la neige épaisse dans la partie Nord du Yellowstone (Schaeffer-2000), ceci, que ce soit avant ou après la réintroduction du loup en 1995. Carbyn (1997) confirme le déplacement d'un troupeau de bisons d'environ 90 individus sur au moins 80 km dans les 24 heures qui suivirent la prédation d'un de leurs veaux. Une même observation a été faite par Mech (non publiée) sur un troupeau de bœufs musqués qui avait quitté une zone où étaient intervenus des loups.

Dispersion

Les caribous, ainsi que d'autres ongulés (Pletscher-2000), semblent profiter de leur tendance à se disperser à l'intérieur de leurs propres populations pour contrecarrer la prédation des loups (Ivlev-1961) comme le font les cerfs de la forêt nationale supérieure au Minnesota (Nelson et Mech-1981). Un avantage similaire est obtenu par l'éloignement des femelles caribous qui ont tendance à vèler sur des crêtes escarpées, dans des terrains marécageux couverts d'épicéas ou d'autres endroits éloignés des itinéraires de déplacements des loups tels que les bords de rivières, des sites de tanières ou d'autres sites de sources potentielles de nourriture. Un exemple plus spectaculaire encore est celui de la migration printanière de ces mêmes caribous qui se déplacent sur des centaines de km vers le nord et vèlent, en la circonstance, sur des territoires où le nombre de loups est minimal (Bergerud et Page-1987). Si le déplacement vers de telles zones améliorent les chances de survie des nouveau-nés au moment où ils sont le plus vulnérables, cela pourrait faire la différence entre le fait que l'animal vive une vie complète ou non.

Zones tampons des territoires

Un type particulier d'éloignement du danger concerne les zones territoriales en limites des territoires adjacents des meutes de loups. Une observation de la prédation dans la forêt nationale supérieure du Minnesota a montré que les loups avaient d'abord chassé régulièrement les cerfs au cœur de leur territoire avant de diriger ensuite leur prospection vers les limites territoriales. D'après cette observation, Mech (1977) proposa l'idée d'une zone tampon, sorte de « no man's land » de deux à six km de large, qui borde un territoire lorsqu'il est contigu à un autre. Il pensait que la raison pour laquelle des cerfs semblaient survivre plus longtemps le long de ces limites pouvait être

que les meutes voisines se sentent plus en insécurité dans ces zones et donc qu'elles y passent moins de temps, minimisant ainsi la pression de chasse. Fritts (1981) et Hebert (1982) confirmèrent ce point de vue par leurs observations dans le N.O. du Minnesota et sur l'île de Vancouver, certains théoriciens ayant même décrit de telles zones riches en proies entre les limites territoriales des tribus indiennes en conflit (Hickerson-1970, Martin-1999). Carbyn (1983) quant à lui ne trouva aucune utilisation disproportionnée de ces zones par les cerfs aux limites du parc national Riding Mountain.

Concordance des naissances

Une autre stratégie anti-prédateur parmi les espèces proies, et qui participe à favoriser la survie des jeunes, est la tendance de certaines d'entre elles à synchroniser les naissances sur un territoire (Wilson-1975). Ce phénomène tend ainsi à faire « exploser » un très grand nombre d'individus vulnérables que les prédateurs ne peuvent pas tous capturer. Une plus grande quantité d'entre eux peuvent ainsi rapidement grandir et devenir moins vulnérables pendant que certains autres seront sacrifiés. Par exemple, environ 85% des veaux de caribous du parc Dénali en Alaska naissent sur une période de deux semaines (Adams et Dale-1998). De même les cerfs à queue blanche et les lièvres arctiques qui naissent sur une courte période (Kunkel-1994). Il semble raisonnable de penser que cette stratégie aide à minimiser la prédation du loup sur l'espèce concernée.

CHASSES AVEC OU SANS SUCCES

De nombreuses stratégies anti-prédateurs tentent de garantir que la plupart des chasses effectuées par les loups se soldent par un échec (Mech-1970). De plus, le succès réel d'une chasse varie en fonction d'un grand nombre de circonstances telles que la saison, le moment de la journée, le climat, l'espèce chassée, l'expérience du prédateur, l'âge de la proie et sa vulnérabilité ou encore l'histoire passée et immédiatement présente de celle-ci. En outre, viennent s'ajouter d'autres facteurs plus subtils tels que l'odeur et le comportement de l'un et l'autre des protagonistes et le tempérament plus ou moins belliqueux de l'un et de l'autre qui peuvent conduire au succès ou à l'échec pour l'un des deux.

Des estimations du succès de chasse ont été tentées principalement en hiver, lorsque les proies sont généralement plus vulnérables. Etablir un tableau complet et précis des succès est cependant difficile dans la mesure où la définition même de « succès » prête à confusion : par exemple, si les loups tuent un cerf dans un troupeau en une seule attaque ou s'ils essaient d'en attraper trois autres en même temps, le taux de succès sera-t-il de 100% ou de 25% ? Le tableau 5.3 donne un aperçu de quelques estimations pouvant varier entre 10 et 50% quand elles sont basées sur le nombre de chasses menées par les loups et entre 1 et 56% si on se base sur le nombre de proies attaquées (Tab. 5.3).

Un facteur qui pourrait déterminer la variabilité du taux de réussite à la chasse est la motivation des loups basée sur le temps écoulé depuis la dernière capture. Cependant, les loups montrent parfois un certain intérêt pour attaquer une proie dans les instants après qu'ils aient quitté la carcasse précédente (Mech-1966). L'observation minutieuse d'un tel intérêt devrait toutefois montrer que la détermination ne se situe pas nécessairement au même niveau que lorsque la faim les tenaille depuis plusieurs jours.

Conditions météorologiques

Les loups ayant tendance à attaquer des proies vulnérables et la vulnérabilité de celles-ci étant affectée pour partie par les conditions météorologiques, le temps qu'il fait est donc un facteur important dans la relation prédatrice loups/proies, la neige semblant être le facteur le plus significatif par son épaisseur, sa densité, sa durée ou encore par son aspect plus ou moins dur quand le gèle fait son apparition. Dans presque tous les cas, la neige entrave les mouvements des ongulés, tant dans la recherche de nourriture que dans la fuite. Plus elle est épaisse, plus il est difficile à un animal de courir, la pression exercée au sol par chaque patte, en liaison avec la dureté et la profondeur de la couche neigeuse étant des facteurs déterminants pour la suite des événements. Théoriquement, la pression au sol exercée par un cerf étant de 211 g/cm² (Mech-1969), celle d'un élan entre 450 et 1.100 g/cm² (Kelsall-1969), et celle d'un loup d'environ 105 g/cm² (Foromozov-1946), l'avantage semble être donné au loup avec ses doigts plus écartés par rapport aux sabots des ongulés qui percent la couche neigeuse.

Les conditions d'enneigement et de climat changeant quotidiennement, voire heure par heure, les prédateurs aussi bien que les proies sont très sensibles à ces variations qui influent à leur avantage ou désavantage. Dans le Michigan, au cours d'un pistage quotidien sur une période de 3 mois, Huntzinger (com. pers.) observa 3 cas d'une meute tuant des cerfs pendant la nuit. Dans deux cas, les proies ont été tuées lors d'un blizzard violent et dans le 3^{ème} cas, les loups tirèrent avantage d'une croûte neigeuse durcie qui les supportait mieux que les proies.

Tableau 5.3 : Taux de réussite des loups à la chasse basé sur le nombre de chasses (impliquant la rencontre de groupes de proies) et sur le nombre de proies individuelles.

Espèce	localisation	nombre		nb tuées	% succès basé sur	
		chasses	individuelles		chasses	individuelles
En hiver						
orignal	île Royale	---	77	6—7*	---	8—9*
orignal	//	---	38	1	---	3
orignal	Penins. de Kenai	---	38	2	---	5
orignal	P. Denali	---	389	23	---	6°
orignal	//	37	53	7—14*	19—38	13—26*
cerf	Ontario	---	35	16	---	46°°
cerf	Minnesota	---	60	12	---	20
caribou	P. Denali	---	16	9	---	56°
caribou	//	26	303	4**	15	1
mouton de Dall	//	---	100	24	---	24°
mouton de Dall	//	18	186	6	33	3
bison	Alberta	31	---	3	10	---
cerf Wapiti	Yellowstone	102	1532	21	21	1
En été						
bison	Alberta	86	---	28	33	---
caribou	P. Denali	110	1934	54	49	3°
mouton de Dall	//	14	108	4	29	4°

* le plus grand chiffre comprend les animaux blessés probablement morts plus tard.

** comprend 2 veaux nouveau-nés.

° résultats estimés comme minimum parce qu'il comprennent les proies supposées testées par les loups.

°° résultat probablement préjugé vers le haut parce que basé sur le pistage au sol où la probabilité d'interprétation de proies tuées est plus grande que pour les échecs.

En plus de l'effet critique de la gêne constituée par la neige dans la fuite, son épaisseur et sa dureté ont un effet plus durable encore sur l'accès à la nourriture. Pendant les hivers rigoureux, les ongulés sont souvent affamés et l'association d'une alimentation réduite avec les mauvaises conditions de fuite devant les prédateurs peut devenir providence pour les loups (Pimlott-1969, Mech et Karns-1977, Peterson-1977). Ces mêmes conditions rigoureuses portent aussi en elles des effets qui peuvent prendre des formes intergénérationnelles et affecter le développement fœtal et la viabilité des embryons sur une, voire deux générations (Mc. Roberts-1991). Les effets cumulatifs des conditions d'enneigement opèrent au cours d'une succession d'hivers rigoureux en ne permettant pas aux ongulés de remplir leurs meilleures conditions nutritionnelles au cours de périodes sans neige trop réduites.

Bien que les effets des conditions d'enneigement sur la relation proies/prédateurs soient les plus étudiés et les mieux connus, d'autres conditions extrêmes agissent de la même façon sur cette relation. Par exemple, un temps sec et très chaud au cours du printemps peut conduire à une forte infestation par les tiques l'hiver suivant et augmenter le taux de mortalité des orignaux ou les rendre plus vulnérables par affaiblissement physique (Del Giudice et Seal-1991).

Certains chercheurs pensent que les effets climatiques contrôlent finalement l'ensemble du système relationnel proies/prédateurs en mettant en évidence que des hivers rigoureux réduisent la survie des proies et leur productivité et tend à augmenter alors le nombre de loups, et que la situation inverse d'hivers plus doux agit en sens contraire (Mech et Karn-1977, Post-1999). Mc Laren et Peterson (1994) soulignent cependant que cette interprétation ascendante des facteurs moteurs peut sembler en contradiction avec une interprétation inverse mais que les écosystèmes sont complexes et dynamiques et sont faits de multiples chaînes alimentaires pouvant comprendre à la fois l'une et l'autre des influences.

Rôle de la tradition

Des loups élevés en captivité, sans aucune expérience, peuvent chasser et tuer des proies sauvages et survivre quand ils sont relâchés dans la nature (Klein-1995), de même que des chiens et des chats peuvent chasser et tuer des proies instinctivement. Les loups du Mexique (*C.L.baileyi*) élevés en captivité et réintroduits en Arizona au printemps 1998 commencèrent à tuer des cerfs dans les trois semaines suivant leur relâcher (Parsons-com.pers.). Les loups déplacés du Canada dans le parc Yellowstone commencèrent à tuer également des cerfs quelques jours après leur relâcher ainsi que des bisons dans un délai de 21 jours, bien qu'il n'y ait aucune tradition de chasse par les loups dans la région (Smith-2000). Néanmoins, il semble raisonnable de penser que des loups sauvages élevés naturellement bénéficient d'une connaissance parfaite des proies sur leur territoire et qu'ils développent des comportements et des modes de recherche qui augmentent fortement leur efficacité à la chasse. Dans de telles conditions (par exemple dans le cas des loups du Yellowstone qui ne venaient pas de captivité et qui pratiquaient naturellement la chasse sur des proies déjà connues), un tel avantage peut n'être pas crucial mais peut-être qu'avec des proies moins vulnérables et dans un environnement inconnu, le résultat ne serait-il pas aussi probant.

Cette supposition s'entend avec l'affirmation que les habitudes prises pourraient être importantes pour les loups et que les meutes sont des groupes constitués qui conservent de longues traditions d'itinéraires et d'habitudes de chasse (Haber-1996). Cependant, comme l'indiquent Wayne et Vilà (voir chap. 8), les loups se reproduisent plus souvent à l'extérieur de la meute et le taux de renouvellement des individus est élevé. Aussi, le degré extrême de dépendance à la tradition semble-t-il déjà moins notable. En outre, le fait que des loups se dispersant colonisent facilement de nouveaux territoires sur lesquels ils vont prospérer et qu'une population récupèrent rapidement son niveau, même après un contrôle drastique de la part des humains, démontrent que les habitudes sont loin d'être capitales pour leur survie. Les variations constantes de la vulnérabilité des proies peut obliger les loups à être suffisamment adaptés et adaptables pour gérer les conditions du moment plutôt que de compter sur des comportements répétitifs et mal venus (Mech et Meier-1995).

Cette vue d'ensemble des relations proies/prédateurs ne s'applique pas nécessairement aux interactions des loups avec les animaux domestiques. La domestication a créé des animaux souvent sans défense et la façon dont les humains maîtrisent la garde des troupeaux dans de grands espaces clôturés ou non les rend plus vulnérables. La prédation des loups sur les animaux domestiques n'est donc pas en accord avec les généralités ci-dessus basées sur les interactions avec des proies sauvages.

CARACTERISTIQUES DE LA PREDATION

Préférence pour certaines espèces

Généralement, les loups mangent toute nourriture disponible, y compris des charognes et des déchets ménagers sur les décharges publiques (Voir Ciucci et Peterson-chap.4). Il n'y a probablement pas d'espèces proies potentielles que les loups n'ont jamais tenté de chasser et aucune n'est foncièrement inaccessible. La question de la préférence pour certaines espèces peut donc se résumer à deux questions : d'abord, est-ce-que les loups (isolés ou en meutes) préfèrent exercer leur prédation sur certaines espèces si le choix leur est offert sur un même territoire ?, ensuite, avec quelle rapidité des loups habitués à exercer leur prédation sur certaines espèces apprennent-ils à l'exercer sur d'autres et dans quelles circonstances le changement se fait-il ?

Plusieurs observations génèrent ces questions : Cowan (1947) avait noté que, dans les Rocheuses du Canada, les loups avaient tendance à délaisser les moutons et les chèvres des montagnes pour les cerfs et les orignaux ; Carbyn (1983) trouva que dans le parc national Riding Mountain, les loups chassaient les cerfs disproportionnellement par rapport aux orignaux ; Fritts et Mech (1981) notèrent que plusieurs meutes de loups vivant à proximité de fermes d'élevage continuaient à exercer leur prédation sur les proies sauvages et n'attaquaient aucun animal domestique ; Potvin (1988) nota que même lorsque les cerfs étaient rares, les loups se concentraient sur eux en hiver malgré la présence d'orignaux ; Dale (1995) nota enfin que les loups exerçaient principalement leur prédation sur les caribous même si les orignaux étaient en abondance.

En spéculant sur ce sujet, Mech (1970) écrivait : « Nul doute que dans chaque zone locale, les loups deviennent très expérimentés à chasser les proies pour lesquelles ils se spécialisent mais il est également possible que ces mêmes animaux pourraient s'avérer momentanément incapables de chasser des espèces qu'ils n'ont jamais vues ». Ces observations ne constituent pas en fait une preuve absolue d'une préférence particulière pour un type de proie parce

qu'aucune étude n'a encore comparé la vulnérabilité de plusieurs espèces sur un même territoire donné, et donc écarte de fait la possibilité que la préférence ne soit pas autre chose qu'une vulnérabilité différentielle et temporaire.

Huggard (1993) et Weaver (1994) ont illustré quelques-unes des complexités impliquées dans l'analyse des types de sélection de proies en enregistrant les localisations de cerfs et d'élans aussi bien que les types de déplacements et les taux de réussite à la chasse. Si les cerfs disséminés sur le territoire ne pouvaient être localisés par les loups, il devenait avantageux pour les loups d'aller vers les localisations prévisibles d'élans même si ceux-ci étaient moins nombreux. Alors que des éléments réels d'apprentissage, de tradition et de préférence peuvent être impliqués dans la préférence apparente, l'explication la plus probable de ce modèle comporte une combinaison d'efficacité de capture et de rentabilité liée au risque mais qui nous ramène finalement à la vulnérabilité des proies. En d'autres termes, nous croyons que quand des loups circulent sur un territoire, rencontrent et testent des proies potentielles dans des conditions environnementales changeantes, ils enregistrent des informations sur leur vulnérabilité relative, y compris leur découverte. A force d'essais et d'erreurs, ils finiront par capturer n'importe quelle proie. Donc, lorsque les conditions de la vulnérabilité des proies potentielles du loup changent pour toutes sortes de raisons, environnementales ou autres, les proies chassées changent en espèce, en âge, en sexe et en condition. Cela explique la variabilité saisonnière, annuelle, voire périodique, si apparente dans toute étude d'ensemble de la prédation du loup sur un territoire donné (Mech-1998). Si dans le parc national du Glacier les loups tuaient disproportionnellement plus d'orignaux dans une zone fréquentée par plus de cerfs, c'est parce que les orignaux étaient, durant cette période, plus vulnérables que les cerfs pour une raison qui a échappé aux observateurs !

Considérant que n'importe quelle classe de proies est généralement vulnérable à un moment donné, cela implique seulement qu'un décalage dans le temps soit inévitable à cause de la durée nécessaire aux loups pour rassembler les informations sur les conditions du changement. Dale (1995) a noté qu'il fallait une semaine au moins aux loups pour exploiter la spectaculaire explosion des naissances de veaux de caribous à chaque printemps.

Plusieurs analyses viennent d'être proposées pour essayer d'expliquer pourquoi les loups semblent se spécialiser pour tuer beaucoup d'une certaine espèce de proies alors que d'autres sont disponibles. De telles études devront à l'avenir savoir évaluer que des proportions égales de chaque autre espèce sont également vulnérables à un moment donné (moment qui peut être concomitant à celui envisagé). Nous doutons par conséquent qu'une explication plus détaillée puisse paraître en ce sens sur des loups exerçant leur prédation sur n'importe quelle espèce proie qui soit relativement vulnérable pour pouvoir être capturée efficacement, avec le moindre risque, à un moment donné et dans des conditions environnementales que les prédateurs seuls savent évaluer au mieux de leur expérience.

Vulnérabilité des proies et sélection

Comme nous venons d'en débattre ci-dessus, les loups ont tendance à s'attaquer aux proies les moins valides. L'évidence de cette affirmation est pertinente (Tab. 5.4) mais le principal aspect de cette évidence est maintenant de se demander s'il peut arriver, et quand, que des loups réussissent à capturer des proies en parfaite santé ? Etant donné qu'il est à peu près impossible de rassembler assez de preuves pour démontrer a priori qu'un animal proie est en parfaite santé, cette question peut rester encore longtemps sans réponse. « Comment en effet déterminer par exemple les capacités sensorielles, l'état mental ou l'ardeur à se défendre d'un animal pour en tirer des conclusions pertinentes ? (Mech-1970) ». L'analyse ne peut alors porter que sur les restes d'une carcasse abattue et, à l'évidence, les observations montrent régulièrement que les loups ont tendance à tuer les proies les plus handicapées, et ce, quel que soit le handicap.

Une exception possible à cette tendance concerne les veaux ou les faons dont certains peuvent être ,certes handicapés ou plus fragiles mais, les restes de ce type de proies étant souvent indisponibles parce que totalement consommés, faut-il admettre qu'ils sont vulnérables simplement parce qu'ils sont très jeunes ? La réponse varie par espèce, par année, par population et surtout en fonction des circonstances du moment. Les veaux de caribous du parc Denali nés après des hivers moyens ou doux étaient par exemple rarement tués après qu'ils avaient plus d'un mois d'âge : n'étaient-ils déjà plus vulnérables ? (Adams et Dale-1995). Les jeunes cerfs et les jeunes orignaux sont plus souvent tués au cours de leur 1^{ère} année : sont-ils plus vulnérables ? Nous croyons finalement que les loups tuent probablement certaines jeunes proies en bonne santé justement parce qu'elles sont jeunes mais la proportion de tels animaux dans le total de captures des jeunes varie probablement très fort.

Deux autres conditions possibles qui pourraient faire d'animaux en bonne santé des individus vulnérables pourraient comprendre l'apparition soudaine d'une forte croûte durcie sur une neige déjà épaisse survenant après

une tempête de pluie sur un sol gelé (Allen-1974), mais aussi des handicaps de santé peu visibles sur un animal vivant, infesté par exemple de kystes pulmonaires ou sujet à un amoindrissement de sa moelle osseuse (Meier-1995).

D'un point de vue strictement logique, les loups ne pourraient pas tuer toutes les proies qu'ils rencontrent sans finir par en appauvrir dangereusement leur nombre pour leur propre survie. La grande variété des caractéristiques anti-prédateurs que les proies ont développées (Tab. 5.1) empêche cette conséquence contre nature et les loups doivent donc dépenser beaucoup d'énergie pour survivre chaque jour. Cependant, les changements de l'environnement et l'histoire naturelle des proies du loup génèrent constamment des individus déficients, le vieillissement, les accidents, les diverses pathologies, les naissances et la compétition alimentaire le garantissent. Chaque tentative de capture d'une proie est donc pour les loups un test sélectif pour définir d'abord sa capacité et ses moyens de défense ; de nombreuses observations visuelles ou filmées montrent souvent des loups fouillant du regard un troupeau en courant à vitesse réduite et cherchant à repérer un individu moins vigilant ou moins rapide (Landis-1998)... On pourrait presque entendre Charles Darwin s'écrier : « oui, oui ».

Tableau 5.4 : Caractéristiques des proies qui peuvent déterminer leur vulnérabilité à la prédation.

Caractéristiques	Remarques
Espèces	Certaines espèces peuvent être préférées à d'autres dans des systèmes multiproies mais aucune preuve définitive n'existe réellement.
Sexe	Les mâles sont plus souvent tués en période de rut.
Age	La prédation des loups porte plus souvent sur les individus plus âgés, les veaux et les faons.
Condition alimentaire	Les individus mal nourris sont plus souvent repérés à cause de leur faiblesse et de leur mauvaise constitution physique.
Poids/maladies	Même remarque que ci-dessus.
Parasitage	Kystes pulmonaires et tiques d'hiver prédisposent les proies à la prédation
Blessures/handicapes	La capture est facilitée sur ces animaux
Parenté	Des parents ou des grands-parents mal nourris produisent une progéniture plus faible et donc plus vulnérable.
Agressivité	Les loups renoncent plus souvent à attaquer des animaux agressifs et belliqueux.
Age parental	La progéniture de parents plus expérimentés apprend à mieux se protéger

Taux de proies tuées

Le taux de proies tuées par les loups sur un territoire donné a été de nombreuses fois évalué et, comme on s'y attendait, il est variable puisqu'il est directement influencé par la taille de la proie et par celle de la meute. Il est donc apparu utile aux chercheurs de l'exprimer en biomasse/proie par loup et par jour. Le Tab. 5.5 nous montre ainsi un éventail relativement large de 0,5 à 24,8 kg/loup/jour qui permet une généralisation raisonnable disant que les loups tuent suffisamment de proies pour se maintenir en vie (Tab. 5.5).

A combien s'élève cette quantité ? D'après les études menées sur des chiens et des loups en captivité, Mech (1970) conclut que le besoin quotidien pour un animal actif serait d'environ 1,4 kg/loup/jour. En admettant logiquement qu'environ 7 kg du contenu stomacal d'une proie, ajoutés aux os du crâne et à quelques autres sont immangeables pour les loups, cette quantité pourrait être de l'ordre de 45 kg par 27 jours, soit 13 cerfs par an. Ces chiffres pourraient représenter le minimum nécessaire pour se maintenir en vie car ils sont basés sur des loups en captivité qui sont beaucoup moins actifs que les loups sauvages. Cependant, les loups sauvages mangeront bien plus que ce besoin minimum que Peterson et Ciucci (chap. 4) portent à plus de trois kg/loup/jour. De nombreux chiffres rapportés reflètent d'ailleurs cette estimation.

Il y a cependant une différence intéressante entre le taux de proies tuées par des loups exerçant leur prédation sur des cerfs et ce même taux lorsque la prédation est exercée sur de plus grandes espèces. Généralement, ce dernier taux représente environ 4 fois celui exercé sur des cerfs : 24,8 kg/loup/jour contre 6,8 kg/loup/jour (voir Tab. 5.5) (Schmidt et Mech-1997). Bien qu'il soit vrai que les loups exerçant leur prédation sur les orignaux et les caribous pèsent 40% de plus que ceux chassant les cerfs cette différence n'explique pas la différence des taux de proies tuées. Aussi, que faut-il prendre en compte ? Il est concevable que le taux de prédation exercé sur les cerfs est en réalité plus élevé que les chiffres cités peut-être parce qu'une meute « nettoie » un cerf en peu de temps et l'abandonne, si bien que la carcasse devient introuvable pour les chercheurs. Cependant, même le pistage au sol rapporte des taux de proies tuées plus bas pour les cerfs que pour les orignaux ou les caribous. Il est alors possible que la recherche plus importante de nourriture (Promberger-1992) ou l'enfouissement autour des proies plus grandes (Mech et Adams-1999) soient plus importants que ce qu'on pense et expliquent cette différence... La question est encore sans réponse...

Variations saisonnières du taux de proies tuées

Bien que moins étudiée, la question de la variation saisonnière du taux de proies tuées en fonction des conditions environnementales tout au long de l'année se pose raisonnablement. Une grande majorité des études réalisées sur le sujet a été faite en hiver et nous ne disposons par conséquent que de rares données pour l'été. De plus, presque toutes ces études ont été faites dans la partie Nord du territoire des loups, là où la lumière du jour décline rapidement jusqu'à la fin de l'hiver. C'est également la période où les conditions nutritionnelles des ongulés sont les plus dures et où ces animaux sont le plus vulnérables. Il n'y a donc aucun doute sur le fait que les chiffres publiés représentent le niveau maximum.

Trois études menées respectivement par Mech (1977), Fritts (1981) et Smith (données non publiées) ont établi des comparaisons mensuelles du taux de prédation et ont montré que, comme on s'y attendait, le taux de proies tuées atteignait son pic en février et mars. Une 4^{ième} étude de Dale (1995) montrait des taux plus élevés en mars qu'en novembre mais elle indiquait que les différences n'étaient pas statistiquement significatives dans la mesure où le travail de recherche ne concernait que des observations sur une meute dans un secteur donné et ne portait pas sur des échantillonnages diversifiés.

Nombre de proies tuées

Le manque de données sur les proies tuées durant la période non hivernale par les loups ne permet pas de déterminer avec précision le nombre de proies réellement tuées chaque année. Au mieux, des estimations pourraient être faites par projection d'après les données hivernales mais en plus d'être presque toutes des surestimations, elles auraient besoin d'être évaluées sur une échelle qui devrait prendre en compte les faons et les veaux qui grandissent dans les troupeaux ainsi que les proies complémentaires telles que castors, lièvres et autres petits mammifères qui constituent une plus grande partie du régime alimentaire des loups en été. Néanmoins, en admettant pour plausible à 20% la part constituée par les proies complémentaires citées ci-dessus, une large estimation des cerfs tués par loup et par an pourrait s'échelonner entre 15 et 18 individus (Kolenowski-1972). Pour les orignaux de l'île Royale, entre 3 et 4 adultes et 5 veaux (Mech-1966) et pour les caribous (et quelques orignaux) du Centre-sud de l'Alaska environ 7,5. Pour les troupeaux de caribous du Nord Canada, Ballard fixait en 1997 son estimation à 16 animaux tués par loup et par an.

Surplus alimentaire

Quant les proies sont abondantes et plus vulnérables, les loups (et d'autres Carnivores également) ont parfois tendance à ne pas consommer entièrement la carcasse abattue (Carbyn-1983). La quantité de chaque carcasse que les loups mangent pourrait dépendre en partie de la facilité avec laquelle les proies sont tuées sur le moment mais des observations menées sur de longues périodes ont montré que le phénomène était plutôt rare même quand la prédation s'exerçait sur des animaux domestiques dépourvus de défenses naturelles (Pimlott-1969, Mech et Frentzel-1971, Miller-1985). Tous les cas de surplus alimentaire rapportés ne sont en fait survenus que dans les quelques semaines de la fin de l'hiver, en de très rares cas (Mech, deux fois en 30 ans d'études, Peterson, trois fois sur 40 hivers d'observations) et quand la neige était exceptionnellement abondante.

Tableau 5.5 : Taux de prédation hivernal relevé par différents auteurs

Proie	Taille de la meute	Nombre tués	Kg/loup/jour	Référence
Cerf à queue blanche	3	1	4,5	Stenlud-1955
Cerf à queue blanche	5	1	0,6	Mech-1971
Cerf à queue blanche	8	1	3,7	Kolenoski-1972
Cerf à queue blanche	2—9	4	1,6—3,6	Mech-1977
Cerf à queue blanche	2—7	20	0,5—6,8	Fritts-1981
Cerf à queue blanche	1—10	---*	2**	Fuller-1989
Orignal	15—16	36	4,4—6	Mech-1966
Orignal	4	1	1,8	Mech-1977
Orignal	6—11	6	4,1—12	Fuller et Keith-1980
Orignal	2—9	8	3,5—19,9	Ballard-1987
Orignal	2—17	5	5,5—14,6	Peterson-1984
Orignal	4—11	5	8,7—24,8	Dale-1994
Orignal	2—20	40	7,9**	Hayes-2000
Caribou	2—20	20	2,5**	Hayes-2000
Caribou	4—8	3	5,7—10,2	Ballard-1987
Caribou	2—15	13	8,6—24,8	Dale-1994
Mouton de Dall	6—13	3	8,7—17,9	Dale-1994
Bison	7—13	8	3,5—7,4	Carbyn-1993
Cerf-Wapiti	2--14	106	2,3—22	Mech-2001

* pas de données

** moyenne

Tuer plus que nécessaire n'est pour les loups qu'une opportunité temporaire qui implique une très grande vulnérabilité des proies qui entraîne elle-même l'occasion de tuer plus souvent pour tirer avantage d'une situation inhabituelle. Une carcasse partiellement consommée peut devenir surplus alimentaire dans la mesure où les prédateurs ne reviendront pas manger parce que le repas suivant pourra être assuré par une proie nouvelle facile à capturer (vulnérabilité et abondance). Si entre temps les charognards n'ont pas non plus terminés la carcasse et que celle-ci a impliqué plus d'effort pour l'abattre, les loups peuvent y revenir, comme ils le font en général lorsque la proie abattue est de grande taille. Dans le parc Denali, en Alaska, une meute tua plusieurs caribous en deux ou trois jours de février 1991 et, naturellement, ils ne purent tout consommer. Le 12 février, 30 à 95% de chaque carcasse avait cependant été consommés ou cachés (Mech-1998) et le 16 avril, la meute est encore revenue pour manger sur plusieurs de celles qui subsistaient.

Vulnérabilité saisonnière des proies

Etant donné l'extrême variabilité des conditions environnementales, celle de la taille des proies sur une année ou encore l'histoire individuelle de chacune d'elle, le type de proies accessibles aux loups varie tout autant et tout au long de l'année. Ceci est particulièrement vrai quand on prend en compte la nécessité pour les loups que les proies soient accessibles parce qu'elles sont vulnérables. Un exemple de la variation saisonnière de la vulnérabilité à des âges différents selon la classe de sexes nous vient du cerf à queue blanche dans le N.E. du Minnesota (Nelson et Mech-1986). **(1)** : les faons sont plus vulnérables en tant que classe d'âge dans les premières semaines de leur vie. **(2)** : En automne, les mâles adultes, plus occupés à la compétition sexuelle qu'à manger et à être vigilants deviennent vulnérables. **(3)** : Au printemps, quand les femelles gravides atteignent le seuil critique de leur condition, elles deviennent vulnérables à leur tour. Ce modèle de base varie bien entendu selon les espèces, selon les régions et selon les années. Dans les systèmes multiproies de certaines régions telles le parc Denali, les âges différents et le sexe de plusieurs espèces d'ongulés constituent donc des proportions différentes du régime alimentaire du loup au cours des différentes saisons.

INFLUENCE DES LOUPS SUR LE NOMBRE DE PROIES

Est-ce-que, sur un territoire donné, les loups contrôlent la densité de proies ou bien est-ce-que la prédation est plus simplement un facteur de mortalité principal ou compensatoire ? Probablement qu'aucune de ces deux questions n'a plus divisé la recherche sur le loup ou engendré plus de désaccords chez les biologistes de terrain durant des dizaines d'années. Comment les loups introduits sur l'île Coronation, une petite île au S.E. de l'Alaska, ont-ils pu quasiment vider presque tout le territoire de sa population de cerfs à queue blanche (Klein-1995) ? Comment les loups de l'île Royale, dans le Michigan, coexistent-ils depuis plus de 50 ans maintenant avec la plus forte densité d'originaux au monde (Peterson-1998) ?

Depuis l'étude menée par Mech (1960/1970) sur l'île Royale, une profusion d'autres études sont apparues sur le sujet, et bien des efforts ont été faits pour placer la prédation du loup dans le contexte d'une théorie écologique générale. Au fur et à mesure que la complexité et les caractéristiques propres aux écosystèmes réels du monde sont devenus évidents, il a également été clair que les platitudes exprimées sur le fait que les loups pouvaient ou non contrôler les populations d'ongulés tendaient à être trop simplistes (Mech-1970).

Dans certaines circonstances, les loups peuvent spectaculairement réduire, voire localement éliminer, certaines espèces proies (Mech et Karn-1977) ; dans d'autres cas, la prédation du loup peut compenser un autre facteur de mortalité qui prendrait le dessus en l'absence du prédateur (Ballard-1987). D'importants déterminants de la relation loups/proies comprennent, entre autres, le fait que des espèces multiples de proies et de prédateurs (y compris et en particulier l'homme) sont influents dans le système. Citons parmi eux : les densités relatives de proies et de prédateurs, les réponses biologiques et écologiques d'une espèce aux variations de densité de l'autre, les variations environnementales et climatiques ou encore les diverses pathologies chez l'une ou l'autre espèce... Tous ces facteurs affectent directement ou indirectement les taux de croissance et de mortalité des proies et des prédateurs, donc le nombre de proies et de prédateurs, donc le nombre de proies tuées par les prédateurs.

Pour débattre du sujet, il est d'abord nécessaire de faire la distinction entre les nombreux termes utilisés pour décrire les effets de la prédation. Ainsi, la présumée « régulation » de populations de proies par les prédateurs pourrait être interprétée d'au moins six manières différentes selon les divers auteurs. Plusieurs revues récentes ont utilisé les définitions proposées par Sinclair (1989) qui proposa que les facteurs de « limitation » comprennent tous les facteurs de mortalité qui opèrent dans une population de proies et que les facteurs de « régulation » soient ceux qui agissent de concert pour maintenir les populations en équilibre ou dans un éventail habituel. Alors que toutes les populations sont limitées, toutes ne sont pas régulées par les prédateurs. De même, tous les facteurs de régulation sont des facteurs de limitation alors que tous les facteurs de limitation ne sont pas des facteurs de régulation.

Interactions prédateurs/proies : la théorie

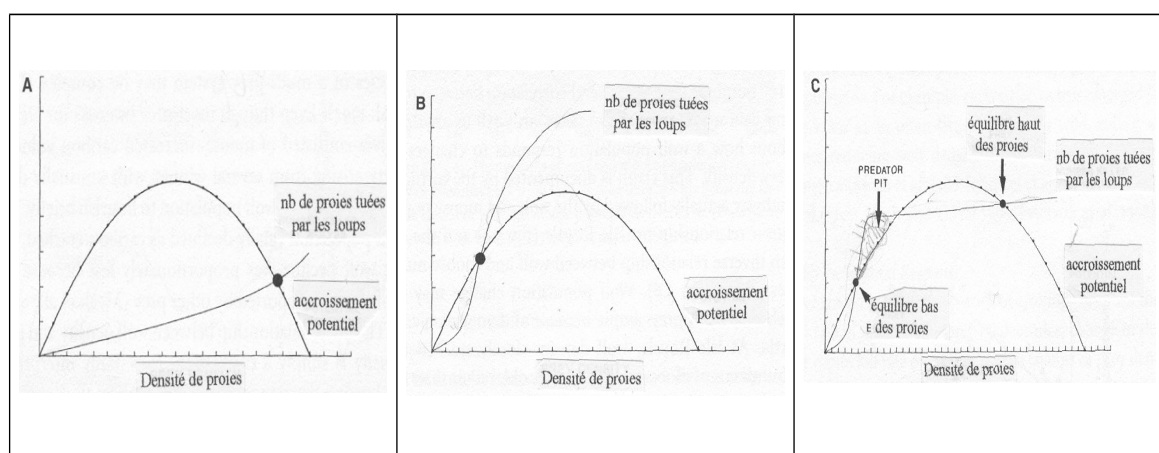
Deux perspectives sont utiles pour comprendre les interactions loups/proies : **(1)** la capacité reproductive des proies et leur accroissement annuel ; **(2)** le nombre de proies potentielles tuées par une population de loups. Ce nombre est communément compris comme un ensemble de réponses des loups à une population de proies : une réponse numérique d'abord qui correspond à la modification de la taille de la population de loups, une réponse fonctionnelle ensuite qui correspond au changement du taux individuel de proies tuées par loup.

Accroissement potentiel du nombre de proies

L'accroissement potentiel d'une population de proies est généralement exprimé par rapport à sa densité. Il est illustré au mieux par un graphique dans lequel l'accroissement potentiel d'une population ressemble à une courbe en forme de dôme (Fig. 5.4) qui aboutit à zéro, rejoignant ainsi l'axe horizontal correspondant à la densité de proies. A ce point, la population de proies resterait stationnaire. Quand la densité approche ce niveau, le taux de croissance de la population est abaissé. L'accroissement potentiel annuel est également bas quand la densité est basse parce que la population contient alors peu d'individus. Cet accroissement le plus élevé se situera généralement à une densité intermédiaire de population quand, par exemple, un troupeau se sera agrandi jusqu'à une taille substantielle mais non à une taille où la nourriture commencera à manquer.

A un seuil de capacité viable, la densité de proies est élevée mais limitée par la rareté des ressources. C'est par exemple l'état d'une population d'ongulés exempte de prédation naturelle ou d'une mortalité due à l'exploitation humaine : si le seuil de capacité viable est dépassé par la taille de la population de proies, il n'y aura pas d'accroissement annuel et la population retombera au niveau de l'équilibre précédent. Si une population au seuil de capacité viable est décimée par des prédateurs naturels ou des humains, le nombre de proies déclinera et l'accroissement annuel sera positif. Si la production supplémentaire n'est pas exploitée par d'autres facteurs de mortalité, la population augmentera pour revenir à l'équilibre utile.

Fig. 5.4 : En théorie, la reproduction des proies peut être représentée par une courbe de recrutement en forme de dôme appelé ici « accroissement potentiel ». Un équilibre de proies est possible quand cette courbe croise la courbe de réponse des loups « nombre de proies tuées par les loups ». Un autre équilibre est possible selon la forme de la courbe de réponse des loups : Si la prédation est dépendante de la densité à un faible taux de densité de proies, celle-ci peut être régulée dans une certaine mesure (voir zone « prédateur Pit » sur la courbe C).



Réponse numérique des loups

La réponse d'une population de loups à une densité de proies accrue influence bien entendu son effet sur la population de proies. Keith (1983) et Fuller (1989) découvrirent une corrélation linéaire entre densité de proies et densité de loups, une augmentation du nombre de proies étant associée à une augmentation du nombre de loups. D'après un travail portant sur 19 études, Messier (1994) suggéra que lorsque les loups exerçaient leur prédation sur des orignaux, leur densité augmentait de façon non linéaire quand la densité d'orignaux s'élevait et pouvait atteindre un palier de 5,8 (plus ou moins 1,9) par 100 km². Cependant, 7 de ses 9 points de données correspondant à une densité de proies élevée provenaient de l'île Royale et comprenaient deux périodes où le nombre de loups était limité par la maladie (parvovirose) (Peterson-1998) et un 8^{ième} point provenait de la péninsule de Kénaï, en Alaska, où la densité de loups était limitée par un haut niveau d'exploitation humaine (Woolington et Bailey-1984). Messier n'avait proposé à l'époque aucune explication à la chute de la densité de loups de l'île Royale qui était tombée à moins de 6/100 km² alors qu'avant l'arrivée de l'épizootie de parvovirose, elle était montée, suite à l'augmentation de la densité d'orignaux (2,6/km²), à 9,2/100 km² et suivait une courbe ascendante. Il n'a pas été démontré dans ce cas précis que toutes restrictions sociales ou territoriales avaient pu limiter la densité de loups à un niveau plus bas que celui permis par l'approvisionnement de nourriture (Packard et Mech-1980).

Néanmoins, la densité de proies n'est pas forcément synonyme d'approvisionnement en nourriture pour les loups, particulièrement quand elle est élevée dans un système complexe de proies multiples dans lequel le nombre de loups peut ne pas s'accroître en proportion de la densité de proies. Les loups tendent en effet à compter temporairement sur une espèce proie identifiée et par conséquent peuvent ne pas tirer profit immédiatement de l'accroissement d'une autre espèce. Par exemple, les loups du parc national Riding Mountain chassent principalement les cerfs Wapiti et pourraient ne pas avoir une réponse immédiate à une augmentation de la population d'orignaux.

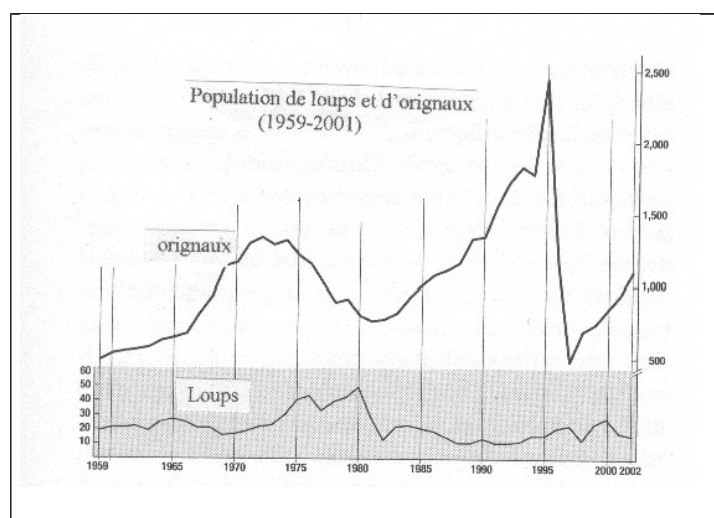
Bergerud et Elliot (1998) soutinrent la théorie que, si la densité d'orignaux (ou de cerfs) était relativement élevée dans une telle zone, le nombre de loups pourrait augmenter en orientant leur prédation sur d'autres espèces (moutons de Dale et caribous) et donc que ces espèces déclinaient également jusqu'à un équilibre naturellement ordonné par la dispersion des individus proies, et donc la difficulté de la recherche pour les loups. Cette théorie est cependant contredite par une observation de Sumanik (1987) qui trouva dans le Yukon une relativement forte

densité de moutons de Dale (0,68/km²) alors que celle des orignaux était descendue à 0,06/km² par la prédation insistante des loups qui n'exerçaient quasiment aucune pression de chasse sur les moutons. Ceux-ci étaient finalement plus limités par la recherche de nourriture et les hivers rigoureux que par la prédation. Il est néanmoins utile d'observer que des territoires à fortes densités de proies qui contiennent souvent des systèmes de proies multiples avec une ou plusieurs espèces fortement sociales telles que les caribous ou les cerfs Wapiti ne favorisent pas nécessairement les rencontres entre proies et prédateurs et que les refuges spatiaux de la migration de certaines espèces rendent un nombre accru de proies temporairement inaccessibles aux loups (Krebs-1999).

Ainsi, malgré la corrélation relativement grossière établie entre la densité de loups et l'abondance de proies, la réponse numérique des loups reste difficile à interpréter, complexe, voire souvent inconnue dans de nombreux cas. L'observation de Sumanik citée ci-dessus est à son tour contredite par Mech (1998) qui observa que même si la plus grande partie de la biomasse proies des loups du parc Denali était constituée d'orignaux, la vulnérabilité accrue des caribous après plusieurs hivers rigoureux permit à la population de loups de prospérer dans un premier temps. Elle déclina par la suite en parallèle avec le déclin de la population de caribous mais proportionnellement moins vite et en moindre nombre parce qu'elle fut soutenue par la réponse des loups qui se retournèrent alors vers d'autres proies (Mech et autres-1998).

La relation linéaire entre la densité de loups et la densité de proies est simplement une corrélation communément interprétée comme montrant la réponse des loups aux variations du nombre de proies mais cette corrélation ne nous apprend pas nécessairement quelque chose sur la façon dont les choses se passent. En fait, la variation du nombre de loups peut suivre de quelques années la variation du nombre de proies à cause de l'inertie démographique. Sur l'île Royale par exemple, la courbe de la densité de loups semblait évoluer en parallèle avec l'abondance des orignaux âgés d'au moins 8 à 9 ans plutôt qu'avec l'ensemble de la population, si bien qu'une dizaine d'années pouvaient s'écouler entre 2 changements successifs dans les populations d'orignaux et de loups (Fig. 5.6) (Peterson-1998). Naturellement, la persécution humaine et la maladie peuvent diminuer le nombre de loups tout à fait indépendamment de toute influence de la population de proies. C'est en général toujours le cas lorsque le loup est classé comme gibier chassable dans certain pays ou que les services de gestion choisissent de « faire un effort » pour en limiter la population ; c'est occasionnellement le cas (île Royale entre 1980 et 1994) lorsqu'une maladie souvent mortelle telle que la parvovirose survient et en réduit le nombre sur plusieurs années (Peterson-1998, Wydeven-1998, Mech et Goyal-1995).

Fig. 5.6 : Les fluctuations des populations de loups et d'orignaux dans le parc national de l'île Royale entre 1959 et 2002 illustrent les tendances généralement inverses du nombre d'individus par espèce en fonction du temps et des conditions environnementales qui conditionnent le nourrissage (Peterson-2002).



Réponse fonctionnelle des loups

Depuis le travail de pionnier de Holling (1959) sur le taux de proies invertébrées tuées par les chevrotains, l'étude des changements du taux de proies tuées par tête de prédateur par rapport aux changements de densité de proies (réponse fonctionnelle) est devenue une caractéristique centrale de la relation proie/prédateurs. Selon Holling, trois types de réponses fonctionnelles peuvent être envisagés : **(1)** : un accroissement linéaire, **(2)** : un accroissement

asymptotique, **(3)** : un accroissement sigmoïdal (courbe sinueuse à deux vagues de croissance séparées par un point d'inflexion). Alors que ces différents types de réponses ont une importante implication théorique dans la stabilité de la relation proies/prédateurs, les différences entre eux n'apparaissent pas d'importance dans le système réel sur le terrain (Ballard-1994).

Il est concevable de penser qu'au fur et à mesure qu'une population de proies augmente et que celle des loups reste constante, le nombre de proies tuées par loup pourrait augmenter. Dans une telle circonstance, les loups pourraient tout simplement manger moins de chaque proie. Si la densité de proies continuait à augmenter, le taux individuel de proies tuées pourrait commencer à se stabiliser jusqu'à ce que chaque loup soit repu. Divisée dans ses parties constituantes, la réponse fonctionnelle dépend du temps de recherche de la proie, du temps mis pour la consommer et du temps pour digérer (repos). Selon cette théorie, si le nombre de proies augmente, il y a réduction du temps de recherche et augmentation du taux de proies tuées jusqu'à ce que les temps de consommation et de digestion, qui peuvent être réduits à leur tour, dictent seuls les intervalles de temps pour tuer de nouveau. A l'extrême donc, le taux de proies tuées n'est limité que par le temps nécessaire à un loup repu de digérer son repas.

Cependant, Eberhardt (1997), Mech (1998), Person (1998) argumentèrent et Ballard et Van Ballenberg (1998) eurent tendance avec eux à être d'accord sur le fait que le concept de réponse fonctionnelle était inapproprié pour l'appliquer à des systèmes loups/proies. Même si peu d'études ont été depuis faites sur ce concept, Dale (1994) découvrit en fait que dans une zone d'études où les loups avaient accès à une population de caribous, le taux de prédation était relativement constant dans un large éventail de densités de proies. Sur l'île Royale, bien que le taux de prédation par loup pouvait augmenter avec la densité d'orignaux, seulement 17% de la variation de ce taux était expliquée par la densité des orignaux (Vucetich-2002). A contrario, 34% de cette même variation du taux de proies tuées était expliquée non par l'augmentation du taux de prédation par loup sur une densité de proies plus forte mais par la variation du ratio orignaux/loups.

L'un des problèmes mis en évidence dans l'estimation d'une réponse fonctionnelle des loups par l'augmentation du taux de prédation individuel est que l'unité de base chez les loups est la meute et non l'individu. Un taux élevé de proies tuées coïncide généralement avec une meute de grande taille, les membres subordonnés de la meute mangeant les parts de proies qui seraient perdues au profit des autres charognards si la meute était plus petite. Il semble donc raisonnable de penser que la taille de la meute va s'accroître plus vite que le taux de proies tuées. Finalement, le comportement de chasse d'une meute n'est pas tant dicté par la satiété pour chaque membre que par celle du couple reproducteur leader de cette meute. Les membres subordonnés qui ont de plus mauvaises opportunités de se nourrir restent généralement dans le groupe natal seulement s'ils sont motivés par la possibilité de manger. Les plus grandes meutes tuent donc relativement plus de proies mais le taux de proies tuées par individu loup est nettement plus élevé dans les plus petites meutes (Thurber et Peterson-1993). Sur l'île Royale, une meute de 3 loups tuait en moyenne 9 orignaux en 100 jours alors que l'autre meute, 5 fois plus grande, en tuait 2,8 fois plus, soit 25 en 100 jours (Peterson-1993).

Bien que le concept de réponse fonctionnelle soit une partie importante d'un modèle théorique de la relation proies/loups, il a en fait un faible pouvoir prévisionnel parce que le taux de prédation dépend plus de la taille de la meute et de la vulnérabilité des proies que de leur densité. Nous sommes donc en accord avec les chercheurs cités plus haut pour dire que ce concept établi au cours d'expériences en laboratoire sur de petit mammifères et des proies invertébrées ne convient pas pour étudier la prédation du loup.

Taux de prédation

Le nombre total de proies tuées par les loups est le produit du nombre de loups par le nombre de proies tuées par unité de loup. A une faible densité de proies correspond en principe un petit nombre de proies tuées car il y a alors peu de loups. Quant la densité de proies augmente, le nombre de proies tuées par loup augmente aussi parce qu'à la fois le nombre de loups et leur réponse sont en augmentation, avec pour conséquence que les loups pourraient être en mesure de réguler la densité de proies (Messier-1994).

Le véritable enjeu de la compétition entre prédateurs et proies dépend de l'étendue des pertes par prédation comparée à l'augmentation annuelle du nombre de proies. Si l'une peut dépasser l'autre, la population de proies peut croître, décliner ou encore se stabiliser lorsque l'augmentation annuelle égale les pertes par prédation. Eberhardt (1997) estimait qu'il était difficile d'évaluer les effets de la prédation en raison des qualités limitées des données, de l'exploitation humaine omniprésente sur les prédateurs et les proies et du fait que la théorie de la

relation proies/prédateurs étudiée en laboratoire ne pouvait être utilisée dans un système réel où jamais, les loups ni leurs proies potentielles, ne se reproduisent instantanément comme cette théorie le laisse supposer. En réexaminant la relation entre la biomasse proies et le taux d'accroissement du nombre de loups sur un territoire, Eberhardt et Peterson (1999) conclurent que les deux populations étaient souvent en proportion l'une de l'autre avec une moyenne de 200 cerfs (ou équivalent) par loup, chiffre ramené par la suite à 122 cerfs/loup (ou 20 orignaux) d'après les estimations de Keith (1983) sur la biomasse relative. Quand ces chiffres sont combinés avec un taux moyen de prédation estimé à 6,5 orignaux/loup/année et une productivité stimulée par la prédation de 7,8 orignaux/année comprenant 13% de jeunes de l'année et 90% de taux de gestation chez les femelles, il est évident que les loups pourraient potentiellement réguler l'abondance de proies. Cependant, les effets combinés de la prédation des loups et de celle (moins justifiée) des hommes peuvent conduire au déclin du nombre de proies (Eberhardt et autres-2002).

Équilibres multiples : une possible théorie

Le modèle graphique de la Fig. 5.4 illustre le fait que quand la courbe de prédation totale croise la courbe d'accroissement annuelle du nombre de proies d'une certaine manière, trois équilibres peuvent en résulter. L'un de ceux-ci pourrait être instable et donc le nombre de proies ne resterait pas à un niveau fixe alors que dans les deux autres cas, l'équilibre serait stable. Théoriquement, si un système écologique proies/loups existait à un équilibre bas et si les courbes de prédation étaient abaissées temporairement (par exemple dans le cas d'un programme de contrôle des loups), de plus en plus de proies pourraient échapper à la prédation, augmenter leur productivité et leur nombre pourrait s'accroître jusqu'à un équilibre élevé. Ayant atteint ce seuil d'équilibre élevé, le nombre de proies pourrait alors en théorie rester à ce niveau même si le contrôle des loups se relâchait. Cette conclusion qui pourrait être intéressante pour les gestionnaires de la vie sauvage suggère qu'un accroissement de proies à long terme pourrait résulter d'un contrôle des prédateurs à court terme. Mais travaille-t-on réellement dans ce sens ?

Une des conditions théoriques de l'existence d'un équilibre multiple est que les pertes totales dues à la prédation soient dépendantes de la densité de proies quand celle-ci est basse (Messier-1995). De plus, si la diminution du nombre de loups permet aux proies de passer d'un équilibre bas à un équilibre élevé, alors celles-ci pourraient rester à cet équilibre haut même après que le nombre de prédateurs soit restauré. Or, entre 1980 et 1990, de gros efforts sur le contrôle des loups furent entrepris dans le Yukon et en Alaska pour amener la population d'ongulés à s'élever à un équilibre haut et stable et ce fut un échec parce que le degré de prédation, en relation avec la densité de proies quand elle est faible, affectait la persistance et la stabilité des populations de proies.

La plupart des études sur la relation loups/proies ont impliqué des systèmes relativement simples avec une ou deux espèces proies concernées. Au fur et à mesure que la réalité du loup dans les Montagnes Rocheuses a émergé dans les années 1980, l'intérêt pour la nature de la dynamique loups/proies a grandi jusqu'à découvrir des systèmes comprenant pas moins de cinq espèces proies. En se basant sur le travail de pionnier de Cowan (1947) et de Carbyn (1974), des études récentes sur deux meutes dans les parcs nationaux Jasper et Banff ont cherché à définir la préférence apparente des loups pour certaines espèces proies. Dans ces sites, les habitats de basse altitude étaient occupés par des cerfs Wapiti en plus grand nombre, des cerfs muets et des orignaux alors que les moutons bighorn et les chèvres des montagnes occupaient principalement les pentes escarpées et les hauteurs. La prédation apparente des loups semblait porter sur les cerfs Wapiti en premier alors que moutons et chèvres étaient rarement tués mais, en se basant sur le nombre de rencontres avec les proies, il ne semblait pas exister une préférence particulière (Huggard-1993).

Néanmoins, Huggard révéla des complexités plus importantes dans le système. Les loups rencontraient beaucoup plus souvent de cerfs Wapiti en groupes que de cerfs muets dans des endroits prévisibles et les chances de réussite étaient plus grandes que dans le cas de rencontres individuelles. Ils n'hésitaient pas cependant à tuer un cerf muet lors d'une rencontre opportune durant leurs déplacements. L'observateur nota que le taux de rencontres avec des proies était finalement le déterminant le plus important du régime alimentaire des loups parce que les variations de la densité de proies, le type de sélection de l'habitat de chaque espèce et la tendance grégaire des cerfs généraient naturellement des réponses différentes et adaptées de la part des loups.

Dans le monde réel des loups, des facteurs supplémentaires contribuent d'autre part à plus de complexité encore : les loups peuvent avoir en effet des préférences inhérentes à certaines proies par leur expérience propre ou encore augmenter leur chance de succès au travers de la vulnérabilité temporaire d'un type de proies. Les conditions climatiques peuvent affecter rapidement la mobilité d'une espèce ou agir directement sur le mode d'utilisation de

l'espace. Dans chaque cas, les loups doivent rapidement, eux aussi, répondre à ces variations et s'adapter rapidement pour continuer de survivre (Mech-2001).

Il apparaît ainsi que les réponses numériques ou fonctionnelles des loups à des situations complexes de nourrissage sont grossièrement simplifiées quand elles sont seulement liées, par des études, à la densité des proies. Et notre compréhension limitée des phénomènes imbriqués les uns dans les autres empêche généralement une élaboration réaliste des modèles existants. Par conséquent, essayer de prévoir les réponses des loups dans des systèmes écologiques multiproies régulés par l'équilibre naturel apparaît comme une activité tout à fait primaire.

La prédation du loup dans le monde réel

On a régulièrement insisté sur le fait que les caractéristiques critiques de la dynamique du système loups/proies différaient entre les populations de loups naturellement régulées et celles qui sont sujettes à la régulation anthropique. De même, les systèmes loups/proies simples comprenant une seule espèce de chaque type sont fondamentalement différents de ceux comprenant plusieurs types de prédateurs ou plusieurs espèces proies, toutes combinaisons confondues. Pour tout système donné, il y a toujours des caractéristiques uniques qui doivent être comprises avant que les effets de la prédation ne deviennent prévisibles ; les programmes de contrôles des prédateurs qui influencent directement l'équilibre d'un système en sont une parfaite illustration (Seip-1995).

Le contrôle des populations de loups par les gestionnaires de la vie sauvage a toujours été sujet à controverses. En 1994, le gouverneur de l'Alaska fit suspendre un contrôle de ce type et demanda une expertise scientifique et une analyse économique de la gestion du loup et de l'ours dans l'Etat. En 1997, le rapport présenté révisait onze cas de contrôle et concluait finalement que les loups et les ours pouvaient réduire les populations d'ongulés pour de nombreuses années et que cette réduction programmée des prédateurs pourrait réactiver la densité de proies et la reconquête des territoires par celles-ci. En fait, l'augmentation de la densité de proies ne fut observée que dans trois cas sur les onze étudiés.

Les 3 cas où une augmentation de proies avait été observée concernaient une unité de gestion dans le Centre-Est du pays et illustraient parfaitement la conclusion du rapport : à savoir que le contrôle d'une population de loups n'aboutit probablement pas à une augmentation des populations de proies sauf lorsque beaucoup d'entre eux sont éliminés chaque année et sur des périodes suffisamment longues d'au moins 4 années consécutives. Le rapport précisait en outre qu'un niveau aussi élevé d'élimination était nécessaire pour prévenir la reproduction locale et la recolonisation des sites de présence (Boertje-1996). Avant la suspension du contrôle au sein de l'unité de gestion, les loups avaient été éliminés par des tirs directs effectués par avions pendant 7 ans entre 1976 et 1982. 337 d'entre eux furent ainsi tués sur 17.000 km², ramenant la densité de loups à 44% de son niveau antérieur (Fig. 5.8). Sur les 7 années suivantes, 190 loups furent encore tués par des chasseurs mais les gestionnaires estimèrent que malgré cette diminution drastique, la densité de loups augmenta jusqu'à 80% de son niveau de précontrôle (Boertje-1996). En fait, dès le début de 1990, il y eut beaucoup de neige durant 4 années mais la population d'orignaux continua d'augmenter de même que celle des caribous avec un accroissement qui était passé de 0,2 à 0,9 animal/km² durant les 14 années pendant et après le contrôle des loups. Alors que le contrôle des loups conduisait apparemment à une augmentation impressionnante des troupeaux d'orignaux et de caribous, il faut préciser que la chasse des deux espèces fut fortement réduite durant la même période.

Une réduction expérimentale du nombre de loups menée dans le Yukon entre 1983 et 1989 fut suivie par une augmentation du nombre d'orignaux et de caribous mais l'équilibre à un haut niveau de proies ne fut pas maintenu quand le contrôle cessa et que l'exploitation des ongulés par la chasse fut moins restreinte. Durant cette période, la densité de caribous passa de 0,1/km² à 0,3/km² et même si la densité d'orignaux ne fut pas évaluée avant le début de la réduction des loups, les statistiques de la chasse l'estimèrent en augmentation. En 1996, soit 6 ans après la fin du contrôle expérimental, la proportion de veaux d'orignaux avait chuté à environ 30 veaux/100 femelles et la densité des caribous était redescendue à 0,2/km². Un résultat similaire a été rapporté du Nord de la Colombie Britannique (Bergerud-1998) où, dans plusieurs zones d'études, les loups avaient été réduits de 60 à 86% sur une période de 4 années et où la proportion de proies juvéniles augmenta de 2 à 5 fois, suggérant que pour les 4 espèces proies présentes (orignal, caribou, cerf wapiti et mouton de Dall), un recrutement moyen de 24 jeunes/100 femelles pouvait être suffisant pour équilibrer le taux moyen de mortalité.

Comme dans le cas du Yukon, les données ne laissaient pas apparaître qu'un équilibre à un haut niveau pouvait être envisagé sans la poursuite d'une réduction du nombre de loups. Dans 7 cas sur 11, les ours eux-mêmes pourtant responsables d'une forte prédation sur les ongulés nouveau-nés ont été soustraits du programme de limitation des

prédateurs annoncé au début de l'étude. Une autre expérimentation dans le Centre-Sud de l'Alaska sur une zone de 7.250 km² où 60 loups avaient été éliminés sur 2 ans entre 1976 et 1978 fut jugée inopportune et douteuse par Ballard (1987) au vue de l'impossibilité d'évaluer sérieusement les effets de la prédation des loups sur la population d'orignaux parce que l'élimination des prédateurs se poursuivait inconsidérément en dehors de la zone et en dehors de la période impartie. L'étude menée de pair sur la mortalité de 120 veaux d'orignaux équipés de radio-colliers entre 1977 et 1978 montra que la prédation comptait pour 86% des morts naturelles, que les ours bruns comptaient pour 91% de cette prédation et que les loups, réduits à une faible densité de 2,7/1.000 km² étaient responsables de seulement 4 à 9% des morts par prédation. D'autre part, le recrutement estimé chez les orignaux dépassait fortement la proportion enlevée par les loups et après que la densité des ours ait été réduite de 60% par déplacements d'individus, la survie des veaux s'accrut. Cependant, la plupart des ours bruns revinrent sur le site et la prédation retrouva son niveau précédent (Ballard et autres-1979-1981).

Van Ballenberg et Ballard (1994) répertorièrent ensuite 4 autres zones où la prédation des loups était censée être un facteur principal de limitation des ongulés au cours de périodes spécifiques mais leurs analyses mirent en évidence la difficulté pour des scientifiques confirmés d'évaluer les effets de la seule prédation des loups dans des espaces occupés par plusieurs types de prédateurs autres que les loups.

Ces études tendent à révéler ainsi que la prédation du loup peut être un facteur de limitation d'une population d'ongulés comme ce fut le cas le plus spectaculaire lors de l'arrivée des loups sur l'île Royale en 1949 et durant les années suivantes ou, bien plus tard, lors de leur réduction drastique quand survint l'épidémie de parvovirose au début des années 1980 (Peterson et Page-1988). A partir de 1981, la proportion de veaux d'orignaux passa en peu de temps d'une moyenne de 22/100 femelles à près de 60/100 femelles. Durant les 15 années suivantes, la densité d'orignaux adultes augmenta jusqu'à 4/km², soit environ 10 fois plus que les densités habituelles enregistrées sur le continent.

Cependant, le niveau élevé de la densité d'orignaux conduisit rapidement à une diminution de la capacité de croissance des arbustes et autres cônes de sapins que les orignaux consommaient trop vite et en trop grande quantité (Mc Laren-1994), démontrant une fois de plus que les effets indirects de la non prédation dans un écosystème complet pouvaient devenir significatifs puis agir en sens inverse ensuite dans une relation en cascade lorsqu'une espèce abonde seule sur un territoire.

La prédation du loup, comme celle d'ailleurs de tous les prédateurs, semble répondre à une généralisation commune affirmant qu'elle est probablement un facteur de mortalité des herbivores vertébrés mais la possibilité faite à ceux-ci de survivre en pouvant brouter des plantes à un niveau raisonnable lui est également attribuable pour le maintien d'un équilibre qui ne serait pas sans cela (Hairston-1993).

Les effets de la prédation

Beaucoup d'attention a été accordée aux modèles théoriques pour essayer d'expliquer les effets de la prédation des loups sur les populations de proies (Mech et Karns-1977, Van Ballenberg-1987, Boutin-1992, Gasaway-1992, Ballard-1994...). Le principal débat scientifique tourne autour du fait de savoir si la prédation régule le nombre de proies à un équilibre à faible densité ou si elle agit plus simplement comme facteur de limitation d'une population qui, lorsqu'il est associé à la prédation d'autres prédateurs, conduit à une chute de densité des proies au-dessous de l'équilibre écologique imposé par l'approvisionnement en nourriture. Les analyses ci-dessus tendent à démontrer qu'une population d'ongulés peut tendre à augmenter démesurément lorsqu'elle évolue sans prédateurs et qu'elle tend à décliner dès que les prédateurs réoccupent l'espace. Ce résultat soutient donc que la prédation du loup peut limiter le nombre d'ongulés mais rien n'indique qu'elle régule cette même population.

Sur l'île Royale, la population d'orignaux est fortement dynamique et les loups contribuent à cette dynamique. Les analyses statistiques suggèrent en ce sens que la dynamique observée chez les orignaux a pour origine l'alternance de périodes d'accroissement et de décroissance du nombre de loups (Post-2002). A faible densité de proies, la distinction entre régulation et limitation se fait finalement sur le fait de savoir si la prédation est dépendante de la densité de proies. Deux études montrent que la prédation du loup est dépendante de la densité de proies lorsque celle-ci est faible. Au Québec, Messier (1985) imputa la diminution de la prédation des loups à une baisse de la densité des orignaux et avança l'argument qu'il y avait là une preuve de la dépendance à la densité. Cependant, d'autres chercheurs (Van Ballenberg (1987) et Boutin (1992)) trouvèrent la preuve équivoque et avancèrent que le taux de prédation des loups dans des données de plusieurs études nord-américaines était indépendant de la densité de proies et remarquablement constant sur un large éventail de densités variables d'orignaux.

Bergerud (1992) avança quant à lui que la prédation du loup était dépendante de la densité de proies en se basant sur des analyses de corrélations entre la survie des veaux, la densité de loups et la densité de proies. Son hypothèse est qu'une stratégie essentielle pour réduire la prédation serait la dispersion des proies, et qu'il était logique que la prédation à faible densité de proies devait être plus faible, les prédateurs étant supposés tuer plus de proies quand les animaux sont regroupés.

Alors que l'analyse de Bergerud tend à montrer qu'une prédation exercée par des loups et des ours pouvait être un important facteur de limitation, son affirmation que la prédation pouvait être généralement régulatrice semble plus basée sur le raisonnement que sur une démonstration véritable de terrain. De nombreuses critiques ont insisté sur le fait que les rares données plutôt empiriques utilisées pour évaluer les hypothèses d'alternance ont de sérieuses limites. Sans même s'occuper de savoir si la prédation des loups est dépendante de la densité de proies, il est certain que celle des ours est additive dans quasiment tous les cas en Amérique du Nord où loups et ours cohabitent généralement, à l'exception de l'île Royale. Difficile alors de dissocier l'une de l'autre quand elles s'imbriquent si fortement et que les facteurs démographiques (nombre relatif de prédateurs) et environnementaux (interférences climatiques locales et fluctuation de plusieurs espèces proies dans le système) agissent, à leur tour, sur les pertes dues aux prédateurs.

Gasaway (1992) avance l'argument que pour une population d'ongulés de base, chaque espèce supplémentaire de prédateurs conduit à une réduction de la densité. Si l'on considère les loups, les ours bruns, les ours noirs et les humains comme une association potentielle de prédateurs sur les orignaux et les caribous, il est clair que leur densité respective dépendra du nombre d'espèces prédatrices. La densité de proies peut donc être tout à fait élevée si le loup est le seul prédateur présent, comme c'est le cas dans l'île Royale. Certes, dans un premier temps, les loups présents sur l'île commencèrent à réduire le nombre d'orignaux mais par la suite, la population se maintint à une densité telle que la biomasse proie/par loup dépassait 11.500 kg. Dans ce cas, il n'y avait plus de contrôle des proies dont la population ne semblait fluctuer que par son niveau d'alimentation et par celui de sa productivité accrue, due à l'effet stimulant de la présence du prédateur.

Outre la situation particulière de l'île Royale, deux autres cas au moins d'une augmentation des populations de proies malgré la présence du loup sont signalés pour les caribous du parc Denali (Adams et Dale-1988) et pour les cerfs dans le N.E. du Minnesota (Nelson et Mech-1986). Dans les deux premiers cas, le ratio biomasse proie/loup dépassait la valeur citée ci-dessus (11.500 kg) mais pas dans le troisième. Dans les trois cas cependant, les tendances de populations de proies étaient liées aux conditions climatiques qui affectaient leur alimentation et par conséquent leur degré de vulnérabilité.

Mortalité additive ou compensatoire

En essayant d'évaluer si les loups contrôlent ou non une population de proies dans une situation donnée, il serait utile de savoir à quel point la prédation peut être compensatoire à d'autres facteurs de mortalité et à quel point elle peut en être additive (Mech-1970). Quand elle est compensatoire, la prédation n'est qu'une substitution d'un facteur de mortalité : par exemple, si des loups capturent un cerf qui autrement serait mort d'une autre cause, la prédation est dite compensatoire. Dans le second cas, l'exemple de la présence d'ours dans la même zone que les loups définit la prédation additive mais celle des loups peut aussi être additive à celle des ours et la situation est encore plus complexe lorsque des loups sont éliminés et que la prédation des ours devient à son tour compensatoire (Ballard-1987). Ainsi, dans certaines réserves de la nature, en Russie, la mortalité des ongulés due à la présence de différents prédateurs peut être additive ou compensatoire selon que les prédateurs sont ou non contrôlés par l'homme (Filonov-1980). Cela étant, la définition de l'un ou l'autre type de prédation ne peut être autre chose qu'une estimation aléatoire puisqu'on ne sait jamais combien de proies qui ont été tuées ou mangées par l'un ou l'autre prédateur auraient vécu sans cela.

Débat sur les effets de la prédation

Pourquoi n'y a-t-il toujours pas de consensus scientifique relatif aux effets de la prédation sur la dynamique des populations de proies ? Une des raisons est que les scientifiques ont étudié un large éventail de systèmes loups/proies, chacun avec une combinaison différente de facteurs écologiques qui les rend unique. Ces facteurs importants comprennent : **(1)** : différentes combinaisons d'espèces proies, les loups exploitant une seule espèce ou plusieurs avec des influences diverses et modulées ; **(2)** : la présence de différentes espèces de prédateurs (ours brun, ours noir, grizzly, pumas...) ; **(3)** un large éventail d'interactions humaines sur toutes les espèces présentes qui déconcertent toute compréhension des interactions proies/prédateurs ; **(4)** : des différences dans la productivité

des espèces, inhérentes aux habitats et aux espèces elles-mêmes ; **(5)** : des différences de conditions climatiques qui conditionnent l'alimentation des espèces proies. Chacun de ces facteurs influence le niveau de la prédation, à la fois dans les différentes régions géographiques et à différents moments dans une même région (Mech, Mc Roberts et autres-1987).

La seconde raison pour que le désaccord persiste est que les systèmes loups/proies sont, par nature, des systèmes complexes avec des dynamiques de populations affectées par des rapports proies/prédateurs non linéaires, des interactions au niveau trophique et même par les états mentaux des uns et des autres, liés à leur prédisposition génétique (Brown-1999). Finalement, les données étant scientifiquement souvent inexactes, variables et peu précises, elles laissent beaucoup de place aux interprétations particulières. En essayant malgré tout de définir un accord global sur quelques points clés, nous pourrions dire que : **(1)** : la prédation des loups peut être un facteur de limitation des populations de proies, particulièrement là où ils ne sont pas eux-mêmes limités par l'exploitation humaine. **(2)** : quand les loups coexistent avec d'autres prédateurs communs tels que les ours, les effets combinés de ces prédateurs sont suffisants pour réduire les populations de proies à un niveau en dessous de ce qui pourrait être un équilibre souhaitable. **(3)** : Ceci n'exclut en rien que l'alimentation et les autres facteurs environnementaux classiques sont aussi des facteurs de limitations du nombre de proies. **(4)** : les effets sur la démographie des proies portent généralement sur la réduction du nombre de jeunes de l'année (Pimlott-1967, Mech-1970).

Dans ce chapitre, nous avons essayé de débattre de l'essence même du loup ; comment cet animal interagit-il avec ses proies potentielles pour manger, se reproduire et survivre ? La coévolution des prédateurs et des herbivores durant des millénaires et le combat que doivent mener les uns et les autres pour leur propre survie sont l'un des aspects les plus intrigants de la biologie, l'un des plus captivants aussi (ou déconcertants) pour le grand public. La nécessité écologique et innée des prédateurs à s'attaquer à des proies trop souvent considérées comme seul gibier conduit le plus souvent à des conflits avec les humains dont sont victimes les prédateurs en premier (voir Boitani-chap. 13). De plus, la vaste répartition géographique du loup et la diversité des proies chassées conduisent à une non moins grande variabilité des interactions. Peut-être alors est-il compréhensible que même après de nombreuses études, le désaccord persiste sur la nature des différents aspects de ce thème fascinant.

Les loups constituent une force majeure de l'écosystème dont ils font partie. Sur une base demi-hémisphérique de la planète, ces animaux représentent probablement les prédateurs les plus importants parmi les grands mammifères. Comme toutes les autres espèces, les loups influencent inévitablement les composantes et les processus de l'écosystème mais ils le font d'une manière plus évidente parce que les effets relatifs sur les espèces de vertébrés sont plus remarquables et plus facilement observables. Plusieurs effets importants ont ainsi été reconnus : **(1)** : un effet sanitaire ; **(2)** : une limitation du nombre des proies potentielles ; **(3)** : une stimulation de la productivité de ces mêmes proies potentielles ; **(4)** : une source de nourriture pour les charognards ; **(5)** : une certaine prédation sur des espèces inhabituelles et non sauvages.

Nous avons déjà vu en détail quelques-uns de ces effets dans différents chapitres de ce volume mais il est utile maintenant de percevoir que ces effets agissent généralement en cascade dans l'écosystème et qu'ils causent parfois d'importants changements. Malheureusement, plus nous descendons la cascade écologique, moins nous en savons de ses effets en chaîne et moins nous avons de certitudes sur ce que nous savons.

Il existe une tendance humaine à percevoir les effets écologiques de la présence des loups comme « positifs » parce que l'un des principaux postulats de la biologie de la conservation regarde la complexité naturelle comme bonne et la modification irrationnelle des écosystèmes par l'homme comme mauvaise. A partir de ce point de vue, beaucoup des effets mentionnés peuvent être considérés comme « positifs ». Cependant, dans l'intérêt de la science et de son objectivité, nous mettons en garde contre ce point de vue pour deux raisons : d'abord, la science ne connaît pas assez les effets en cascade pour juger réellement de l'étendue des effets positifs ou négatifs sur d'autres éléments des écosystèmes ; deuxièmement, les affirmations « positif et négatif » ou « bonne et mauvaise » n'ont que valeur de jugement humain et diffèrent selon ce que les hommes en font.

La réintroduction des loups dans le parc national Yellowstone est un cas d'étude utile pour montrer la complexité de leurs rôles dans un écosystème. Deux principaux effets en cascade ont retenu l'attention des scientifiques : **(1)** : ceux qui résultent de l'interférence de la compétition entre loups et coyotes. **(2)** : ceux qui résultent de la prédation sur les troupeaux d'ongulés.

Compétition entre loups et coyotes

Le retour des loups a certes réduit le nombre de coyotes dans certaines parties du territoire du Yellowstone (voir Ballard-chap. 10) mais il est possible que cette réduction conduise à un accroissement du nombre de renards roux qui étaient plus souvent, en l'absence des loups, sujets à interférer dans la compétition avec les coyotes en même temps qu'à un accroissement des proies potentielles des coyotes qui se situent au niveau des mésocarnivores (carnivores moyens) (Buskirk-1999). Il est d'autre part prévisible que l'augmentation d'approvisionnement en charognes tout au long de l'année sous forme de plus de carcasses abandonnées par les loups puisse soutenir une population accrue de ces carnivores moyens, en parallèle au nombre de coyotes éliminés. Cette augmentation pourrait, à son tour, interférer sur le nombre de petits carnivores qui avaient un effet différentiel sur la présence des moyens. De tels effets ne seraient pas nécessairement constants mais varieraient dans le temps et l'espace en fonction des conditions climatiques et écologiques. Que la variation du nombre de mésocarnivores soit positive ou négative ne dépend plus alors que de la seule interprétation de chacun.

Cependant, la présence plus abondante des mésocarnivores peut être considérée comme écologiquement importante pour son action réductrice de la population d'oiseaux nichant au sol et d'autres petits vertébrés dont la survie est liée à la présence de charognes (Terborgh-1999). En résumé, le seul retour de loups sur un site donné provoque des changements en cascade dans la répartition de tout un ensemble d'autres animaux et donc déplace les interactions écologiques dans une direction quasiment impossible à définir ou à prévoir.

Prédation sur les ongulés

Les effets indirects de la prédation du loup sur les proies pourraient être définis par des changements structurels dans les troupeaux (nombre, sex-ratio et répartition des âges) ainsi que par des changements dans la distribution des animaux, leurs comportements et leurs déplacements. La prédation, tendant essentiellement vers les membres les plus fragiles d'une espèce, amène de tels troupeaux à être plus souvent composés d'individus en bonne santé et ayant, en conséquence, une plus forte productivité (Schwartz-1992). Rien en cela ne vient perturber les comportements anti-prédateurs et les différentes adaptations des proies qui demeurent efficaces et qui continuent d'ailleurs d'évoluer favorablement en affectant par la même occasion leurs déplacements. Ainsi, par exemple, certains scientifiques observant l'évolution de la situation dans le parc national Yellowstone pensent que les cerfs Wapiti pourraient à l'usage accroître leur consommation du couvert forestier, les bisons chercher plus souvent des arbustes au cours des périodes neigeuses et les moutons bighorn abandonner les pentes douces des massifs montagneux (Singer-1999).

A l'évidence, si l'on admet comme réel un effet réducteur du nombre de proies potentielles des loups sur un territoire, il faut également admettre qu'à plus long terme, le nombre de proies influera sur la végétation dans un autre équilibre de la pyramide alimentaire. La controverse et la confusion se sont installées sur le fait de savoir si de tels effets ont tendance à se répandre d'un niveau trophique bas (végétation) vers un niveau trophique haut (proies puis prédateurs puis superprédateurs) ou inversement. De longues études menées sur l'île Royale à propos de la relation en chaîne entre loups, orignaux et végétation ont servi de catalyseur au débat ; deux points de vue ont ainsi émergé :

1. Le nombre de loups a tendance à suivre la courbe du nombre d'orignaux avec un décalage dans le temps de sept à dix ans (Peterson, Page et Dodge-1984). Si le nombre d'herbivores dépend de la qualité et de la quantité de végétation et si ces dernières sont modifiées par les conditions climatiques, l'approche suggère un déplacement des effets du bas vers le haut (Mech et Mc Roberts-1987).
2. Un nombre élevé d'orignaux a tendance à suivre un nombre de loups en diminution, les herbivores broutent alors plus de cônes de sapin baumier dont la croissance est alors limitée puisqu'elle sera liée au nombre d'orignaux (Peterson-1994). Cette approche suggère donc un déplacement des effets du haut vers le bas.

Dans d'autres systèmes loups/proies, les preuves se sont accumulées sur le fait que les conditions climatiques et la disponibilité de végétation conduisaient à un déplacement des effets de bas en haut. En outre, il n'y a aucune raison de penser que les forces dans toutes les chaînes alimentaires agissent dans le même sens. Le point de vue (2) exposé en rapport à l'île Royale reposait sur une hypothèse établie uniquement pour la chaîne loups/proies/cônes de sapin mais les cônes sont mangés durant seulement une partie de l'année et même durant cette période, ils ne constituent que 59% du régime alimentaire des orignaux (Mc. Laren-1994).

Le débat sur la direction du déplacement des effets ne finira probablement jamais mais il apparaît finalement comme un problème banal en ne mettant en évidence que quelques interactions à l'intérieur d'un écosystème. Des découvertes plus récentes menées sur le long terme dans des écosystèmes du Yukon montrent des interactions largement imprévisibles entre les différentes espèces concernées et les événements complexes aléatoires qui affectent le processus à des échelles spatiales et temporelles variables (Krebs-2001). Sans s'occuper de la direction des forces agissant dans un écosystème loups/proies, les loups peuvent exercer une influence indirecte sur la végétation au travers de la prédation sur les principaux herbivores. Une preuve historique est offerte sur le fait que la repousse des trembles a cessé après la disparition des loups de l'écosystème du Yellowstone en 1920 et que leur croissance a repris après la restauration des loups (Ripple et Larsen-2000).

A plus grande échelle, Crête et autres (2001) ont montré ce qu'ils considéraient comme effets négatifs des herbivores dans 197 cas de plantes consommées, et, comme effets positifs, dans seulement 24 cas. Probablement que la prédation du loup sur les ongulés concernés pourrait conduire à des effets inverses ou ralentis. Cependant, attribuer des valeurs positives ou négatives à ces effets peut être controversé. Les loups affectent un écosystème par différents processus d'interactions dont les effets non linéaires déconcertent les observateurs. Il est possible que la plus grande partie du débat soit due aux données mal assorties des différentes échelles d'échantillonnages. Nous n'affirmons pas savoir si les effets sont positifs ou négatifs, ce qu'ils lui rapportent ou s'ils ont une certaine conséquence écologique. Nous encourageons seulement la recherche en ce sens pour approcher au mieux les réponses impliquées dans ce sujet si complexe.

CHAPITRE VI : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE LOUPS

T. Fuller, L.D. Mech, J.F. Cochrane

Un grand loup noir pointa son museau hors de la forêt de pins dans le parc national Yellowstone. Tandis qu'il enfonçait profondément une large patte dans la neige, un second animal apparut, puis un troisième et un quatrième. Quelques instants plus tard, une meute de treize loups efflanqués sortait de la forêt et passait sur le coteau, à découvert.

Les meutes de loups sont « les unités sociales » qui constituent l'essentiel de la population de loups dans le monde. Leur composition est variable et essayer de comprendre les facteurs et les mécanismes qui affectent cette variabilité est l'objet même de ce chapitre. Nous allons donc explorer ce sujet en utilisant deux approches principales : **(1)** les analyses utilisant les données provenant des nombreuses études menées sur plusieurs territoires durant diverses périodes ; **(2)** les comptes-rendus des études menées sur le long terme par différents chercheurs. L'image d'une meute n'en sera pas pour autant complète. Nous considérerons avec une grande prudence toutes les données car chacune ne demeure qu'un instantané d'une certaine dynamique et des tendances estimées d'une moyenne générale dont on est sûr qu'elle comporte encore beaucoup de variables insondées.

DEFINITION D'UNE POPULATION DE LOUPS

Comme nous le rappelle B. Dale (com. pers.), deux meutes voisines peuvent dépendre chacune de populations de proies distinctes et donc répondre différemment à la situation du moment. De ce point de vue, ces deux meutes peuvent être considérées comme deux populations séparées. Cependant, que survienne une épidémie d'une quelconque maladie et toutes les meutes adjacentes en seront touchées, l'ensemble pouvant être considéré comme une seule population. Or, génétiquement parlant, tous les loups d'Amérique du Nord, de l'Alaska au Minnesota et au Michigan en passant par les territoires canadiens, sont censés être une seule population. Il n'y a pas de convention applicable ici ; une population de loups peut être n'importe quel groupement de loups interagissant entre eux dans des circonstances particulières ou non. Par exemple : dans la déclaration de l'impact environnemental de la réintroduction des loups dans le parc Yellowstone, la définition opérationnelle adoptée pour la population de loups fut la suivante : « une population de loups comprend au moins deux couples reproducteurs élevant avec succès au moins deux jeunes chacun durant deux années consécutives sur un territoire expérimental ».

Les études de la dynamique des populations de loups couvrent donc la densité, la distribution, la composition de la population, les taux de naissance et de mortalité, la dispersion, ainsi que l'étude de tous les facteurs par lesquels ces paramètres varient et affectent la structure des meutes. De récents ouvrages ont traité d'importants aspects de la conservation du loup dans le monde mais incontestablement, les travaux de Mech sur les loups de l'île Royale (1970) ont ouvert le champ à de nombreuses études et des milliers de loups sauvages ont été pistés par radiotéléométrie depuis, tout autant que des milliers d'autres ont été étudiés en captivité (Nelson-1981, Peterson-1984, Ballard-1987, Fuller-1990, Mech et autres-1998...).

En 1983, Keith suggéra que quatre facteurs dominaient les études de la dynamique des populations de loups : leur densité, la densité des proies, la vulnérabilité des proies et l'exploitation humaine sur les unes et les autres. Les études subséquentes de Fuller montrent que nous pouvons ramener ces facteurs à trois éléments clés qui sont : la nourriture, les humains et les sources de populations. L'abondance, la disponibilité et la vulnérabilité des ongulés, donc la nourriture, déterminent le potentiel des loups à occuper un territoire et auront un effet final sur l'état physique, les comportements et donc la reproduction et la survie de l'espèce. Les comportements humains qui consistent à éliminer directement ou indirectement des ongulés et des prédateurs auront une influence directe sur leurs nombres même si quelques parcs nationaux ou refuges de la vie sauvage les protègent plus ou moins des nombreuses activités anthropiques qui les affectent (chasse, tourisme, exploitation forestière, exploitation minière (Boitani-1995)). Enfin, les sources de populations apparaissent plus que jamais cruciales pour l'établissement de nouvelles populations et pour le maintien des populations fortement contrôlées. C'est le cas par exemple des populations de loups dans des habitats marginaux où les ressources sont maigres et la mortalité causée par les

humains élevée, qui s'agrandissent malgré tout par la dispersion d'animaux provenant de sources de populations adjacentes (Mech-1989).

DISTRIBUTION DU LOUP

Modèle à grande échelle

Historiquement, les loups ont occupé chaque habitat de l'hémisphère Nord peuplé d'ongulés de grande taille, du 20^{ième} degré de latitude Nord (centre du Mexique, Sud de l'Arabie Saoudite et Sud de l'Inde) jusqu'au cercle polaire arctique et même un peu au-delà (Young et Goldman-1944). Les loups font peu de cas du type de végétation tant qu'ils peuvent disposer de populations de proies ; ainsi, habitent-ils aussi bien les déserts que les prairies, les terrains boisés que marécageux, la toundra que les zones désertifiées, du niveau de la mer aux sommets des moyennes montagnes.

En général, les loups s'adaptent très bien à tous ces types de sites, certains peuvent vivre à proximité de villes ou de villages (Zimen et Boitani-1979), traverser des zones découvertes telles que routes et autoroutes (Merril-2000) ou aller jusqu'à occuper des sites de tanière non loin d'activités humaines régulières qu'ils apprennent à connaître et auxquelles ils s'adaptent parfaitement. Ils n'ont quasiment pas de prédateurs naturels mais les persécutions humaines les ont, au fil du temps, éliminés de nombreuses parties de leurs territoires historiques.

Besoin spatial minimum

La distribution du loup à plus petite échelle est principalement limitée par l'importance d'un territoire disponible peuplé d'assez de proies ayant une assez grande productivité pour supporter au moins une meute de loups. Même avec une densité moyenne de proies des plus élevée (par exemple égale à 15 cerfs ou 3 orignaux/km²), il semblerait qu'une meute de quatre loups ait besoin d'un territoire d'environ 75 km² pour couvrir ses besoins alimentaires. Même si une meute de six loups a pu être temporairement observée sur un territoire de seulement 39 km² dans le N.E. du Minnesota (Tracy, donnée non publiée), il n'existe que très peu d'informations sur des territoires réellement plus petits occupés par des loups. La taille moyenne d'un territoire de meute où la proie principale pourrait avoir le plus haut niveau de densité mesurée (équivalent à 7 à 10 cerfs/km²) se situe généralement entre 100 et 250 km². Cependant, que dans les endroits où les proies sont en plus faible densité, cette moyenne peut atteindre 1.000 km², voire plus (Mech-1998).

Il est toutefois utile de considérer l'importance d'une taille minimum de territoire en sachant qu'une seule meute isolée a moins de chance de persister qu'un groupe de plusieurs meutes voisines. Théoriquement, les chances pour une meute d'éviter quelques difficultés de pérennité varient inversement avec la distance (ou le degré d'isolement) la séparant des meutes les plus proches. Cependant, sur le territoire totalement isolé de l'île Royale supportant une forte population d'orignaux, en l'absence totale de contrôle humain, une meute de loups variant entre 12 et 45 loups, originaire d'un seul couple en 1949, continue de survivre depuis plus de 55 ans maintenant, même après avoir perdu plus de 50% de sa variabilité génétique estimée (Wayne-1991, Peterson-2000).

Quelques études sur des petites populations de loups menées au Québec et en Pologne apportent un éclairage nouveau sur la question. Au Québec, dans les réserves de la vie sauvage qui sont de relatives petites zones territoriales et où l'exploitation humaine touche annuellement de 2 à 74% des populations, les populations ont mieux persisté dans les réserves les plus grandes (>1.500 km²) (Larivière-2000). La même situation fut observée en Pologne où, dans le parc national Bieszczady, une population de 26 à 33 loups répartie en 5 meutes occupe un espace de 1.550 km² (Smiétana-1997).

LES MEUTES DE LOUPS

Une population de loups est composée de meutes et d'individus isolés mais ce sont les meutes qui forment les unités de base. La plupart des individus solitaires ne le sont que temporairement, lorsqu'ils se dispersent pour essayer de créer leur propre meute ou d'intégrer une meute existante (Mech et Boitani-1998).

Origine d'une meute

A l'origine d'une meute, il y a toujours la rencontre d'un mâle et d'une femelle qui formeront un couple reproducteur et produiront des louveteaux qui feront grandir le groupe.

Taille et composition d'une meute

La taille d'une meute varie en ses extrêmes de 2 à 30 loups, plus souvent dans une moyenne raisonnable de 3 à 12 individus (Rausch-1967, Tempany-1976). Comme l'ont souligné Mech et Boitani dans le chap. 1, la taille d'une meute donnée peut varier en fonction du nombre de louveteaux produits chaque année et de la dispersion d'individus plus mûres qui quittent le groupe dans la même année pour diverses raisons. De plus, quand la disponibilité de nourriture se réduit, une meute peut être réduite également en raison d'une plus faible productivité, d'un taux de mortalité accru et d'une dispersion accentuée. Dans l'autre sens, quand une meute s'agrandit, elle peut se scinder et se démultiplier. Nous ne voyons donc pas la taille d'une meute comme une contrainte sérieuse de la variation de la population mais comme l'un des principaux mécanismes par lesquels la taille d'une population peut changer (Rausch-1967).

Dans une population de loups, la taille des meutes ne diffère pas nécessairement lorsque les proies principales sont différentes. Ainsi, la taille d'une meute de loups se nourrissant principalement d'originaux n'est pas nécessairement plus grande que celle d'une meute se nourrissant de cerfs. Cependant, la taille moyenne des meutes se nourrissant de caribous est apparemment plus grande que dans les deux cas de présence d'originaux et de cerfs (Tab. 6.1). La taille d'une meute ne varie pas en fonction de la biomasse proies relative ; les meutes sont aussi grandes pour de fortes densités de proies qu'elles le sont pour de plus faibles densités (Tab. 6.1 et 6.2).

Tableau 6.1 : Estimation de la taille et de la composition des meutes du début au milieu de l'hiver et proportion de loups non résidents dans des populations variées.

Localisation	Proie princip.	Tailles des meute*			% adultes et jeunes**	% non résident
		moyenne	maxi	nombre		
N.E. Wisconsin	Cerf	3,6	///	46	///	///
N.O. Minnesota	Cerf	4,3	9	24	///	14
Voyageur parc Minnesota	Cerf	5,5	11	23	///	10
Sud Québec	Cerf	5,6	10	19	///	///
Centre E. Ontario	Cerf	5,9	9	54	69	20
Parc Algonquin Ontario	Cerf	6	13	44	///	///
Centre N. Minnesota	Cerf	6	8	4	///	///
Centre N. Minnesota	Cerf	6,7	12	33	54 (54***)	7
N.E. Minnesota	Cerf	7,2	10	11	58 (50)	///
Centre O. Yukon	Mouton	4,6	8	5	///	///
N.O. Alaska	Caribou	8,6	24	34	///	///
Nord. Alaska	Caribou	9,5	15	12	///	///
S.O. Manitoba	Cerf wapiti	8,4	16	13	///	///
Centre Rocky-Mont ^{agnes}	Cerf wapiti	10,7	19	38	///	///
Jasper parc Alberta	Cerf wapiti	11,5	14	4	///	///
S.O. Québec	Orignal	3,7	6	16	///	9///
Pukaskwa parc Ontario	Orignal	3,8	7	39	///	9
S.O. Québec	Orignal	5,7	8	11	///	10
Sud Yukon	Orignal	5,8	25	103	66 (55)	12
N.O. Alberta	Orignal	6	12	22	76	///
Centre Est Yukon	Orignal	6,8	20	146	///	///
Centre Sud Alaska	Orignal	7,5	20	59	///	13
Nord Est Alberta	Orignal	7,6	7	7	60	///
Parc Denali Alaska	Orignal	8,9	29	91	57	///
Péninsule Kénaï Alaska	Orignal	9,8	29	32	65	///
Nord Alberta	Bison	8,4	14	20	///	///
île Royale Michigan(1966)	Orignal	5,8	22	135	75	///
île Royale (1973-1980)	Orignal	7,8	18	37	///	///
île Royale (1980-1982)	Orignal	3,9	///	21	///	///
île Royale (1968-1976)	Orignal	6,5	///	34	///	///
île Royale (1987-1991)	Orignal	3,1	///	18	///	///
île Royale (1980-1985)	Orignal	4,7	///	30	///	///
île Royale (1959-1966)	Orignal	7,4	///	24	///	///
N.E. Minnesota	Cerf	5,8	15	198	///	16

* comprenant tous les groupes de plus de 2 loups - ** % de loups de plus d'un an - *** % de femelles dans la classe d'âge

Variations saisonnières de la taille d'une meute

Les meutes sont évidemment plus grandes lorsque naissent des louveteaux, c'est le principal accroissement annuel d'une population. Au fur et à mesure que s'avance la saison, certains louveteaux, voire des adultes, peuvent mourir, réduisant d'autant la taille de la meute. L'automne et l'hiver sont, de plus, des périodes de dispersion d'adultes qui choisissent de quitter le groupe pour quelques jours, quelques semaines ou pour toujours, et la meute s'en trouve d'autant réduite. Cependant, ces individus temporairement solitaires peuvent intégrer d'autres groupes où peuvent se rencontrer pour peut-être former une autre meute. Ainsi les tailles de meutes sont-elles fluctuantes au cours d'une année, d'autant plus qu'en été, des membres d'un groupe peuvent se déplacer souvent seuls et qu'en hiver, des meutes peuvent se scinder pour plusieurs semaines et se regrouper à nouveau plus tard.

Composition d'une meute

Dans la plupart des meutes de loups, les louveteaux de l'année, progéniture du couple reproducteur, sont la classe d'âge la plus conséquente, suivie par les jeunes adultes nés de l'année précédente. Peuvent être encore présent dans une meute, plusieurs adultes mâles ou femelles âgés de plus d'un an, enfants des accouplements précédents et aussi, quelquefois, un individu étranger adopté à la faveur d'une circonstance particulière. Les données limitées sur le sujet n'indiquent pas de tendance particulière du sex-ratio dans un groupe sauf toutefois dans le cas d'une exploitation humaine qui tend à faire pencher la balance en faveur des femelles restant présentes dans le groupe (Mech-1970).

Les populations ayant la proportion la plus élevée de louveteaux dans les meutes sont généralement celles dont les membres adultes ont été substantiellement éliminés au cours de différents contrôles anthropiques de réduction ne laissant survivre que de petites meutes ou des couples dont la prochaine portée constituera la plus forte proportion d'individus. De même, une population recolonisant des territoires sera souvent constituer de meutes nouvellement créées dans lesquelles les louveteaux produits seront là encore majoritaires.

Les loups solitaires

A tout moment, certains individus qui se sont dispersés de leur meute natale se déplacent en solitaire. Ces loups peuvent être temporairement éloignés de leur meute ou dispersés de façon permanente à la recherche d'un compagnon. La proportion de ces loups non résidents dans une population varie probablement dans la saison de même que le taux de dispersion et le taux d'occupation de nouveaux territoires, mais une grande variété d'études montrent ou supposent que ces loups constituent environ 10 à 15% d'une population (Tab. 6.1).

DENSITES DE LOUPS

Naturellement, les densités de loups sont extrêmement variables mais les méthodes d'évaluation utilisées étant elles-mêmes variables, les résultats ne sont pas souvent comparables (Burch-2001). Si l'on note en effet une faible densité de 5 loups/1.000 km² dans certaines zones arctiques et une densité de pointe de 90 loups/1.000 km² sur l'île Royale en 1980, la moyenne évaluée semble se situer aux environs de 40 loups/1.000 km² pour les populations continentales pour lesquelles nous disposons d'informations fiables. C'est ce chiffre que proposait Pimlott (1967) d'après ses propres observations dans le parc provincial Algonquin en Ontario, confirmé par Mech (1973) qui notait toutefois quelques exceptions là où le nombre de proies était extrêmement élevé. Les travaux de Peterson et Page (1983) ajoutés à ceux de Keith (1983) tendent ainsi à montrer que la limite ultime de la densité de loups pourrait être celle qui est imposée par la disponibilité de nourriture.

En fait, 64% de la variation de la densité de loups sur l'ensemble des territoires s'expliquent par la variation de la biomasse proies. Cette relation est basée sur une trentaine d'études (Keith-1983, Fuller-1989) menées sur plusieurs années (Tab. 6.2) où il a été relevé simplement qu'elle pouvait varier considérablement pour des territoires abritant des ongulés ayant une vocation migratoire saisonnière développée. Rien d'autres études plus récentes n'a encore pu démontrer que le nombre de loups pouvait être limité par autre chose que la disponibilité de nourriture.

Effets de la mortalité à long terme

Les études portant sur la densité de loups dans une zone donnée ont montré que le ratio biomasse proies/loup était plus élevé pour les populations exploitées dont le nombre de loups est régulièrement réduit (Ballard-1987) ainsi que pour les populations nouvellement protégées (Wydeven-1995) mais qu'il était moins élevé pour les populations de loups non exploitées (Bergerud-1983) ainsi que pour celles dont les proies potentielles sont lourdement exploitées et réduites (Kolenoski-1972). Il semble clair que les populations de loups nouvellement protégées auront un potentiel de croissance jusqu'à ce que la nourriture devienne elle-même facteur de limitation. Pour quelque temps, le nombre relatif d'ongulés sera donc élevé. Cela donne de plus un certain sens au fait que les populations continuellement exploitées ne pourront jamais, malgré une productivité compensatoire, s'équilibrer au niveau écologique de leurs proies potentielles et donc échoueraient dans le fait d'atteindre une densité maximum.

Sur la durée, nous pourrions cependant espérer que le ratio moyen de la biomasse proies/loup dans un système non affecté par les humains pourrait atteindre une certaine valeur médiane qui refléterait l'équilibre bioénergétique des prédateurs et des proies. La situation particulière de l'île Royale (Michigan) semble démontrer que cet équilibre a été atteint, l'indice de biomasse ongulés/loup étant resté sensiblement le même (286/loup) sur un période de plus de 36 ans (Tab. 6.2). La relation entre densité de proies et densité de loups est suffisamment établie pour que, dans des conditions spécifiques, la prévision concernant la densité de loups soit raisonnable. Ainsi, une population de loups exploitée de légèrement à modérément, dont la seule proie est l'orignal à une densité de 1/km² pourrait théoriquement arriver à une densité de 23 (plus ou moins 5) loups/1.000km². Cependant, beaucoup d'autres facteurs agissent pour déterminer le nombre de prédateurs possible sur des territoires variés et variables.

Variations temporelles

Les études menées sur les variations de la densité de loups dues aux variations de la densité des proies ont pour le moins montré que la réponse numérique d'une population de loups aux changements de ressource alimentaire ou de la biomasse proies pouvait s'inscrire dans le même schéma que toute autre réponse prédatrice et que le ratio biomasse proies/loup d'une année pouvait être différent de celui d'autres années ou d'autres territoires au cours de la même année. Dans un système de proie unique, il semble pourtant que, quand le nombre d'ongulés fluctue, les changements de la densité de loups peuvent survenir en décalage de plusieurs années (Mc. Laren-1994), alors que dans un système multiproies, la réponse numérique apparaît plus rapidement (Mech-1998). Indépendamment de ces observations d'équilibre naturel fluctuant dans le temps, les variations les plus remarquables de la densité de loups restent dans leur grande majorité dues à l'intervention humaine qui tend à diminuer le nombre de prédateurs sur de longues périodes de contrôle pour atténuer leur effet réducteur sur les populations d'ongulés convoitées par les humains (Boertje-1992).

Dimensions d'un territoire

Bien qu'apparaissent à l'observation des exceptions à cette généralisation, les loups occupent des territoires exclusifs et cette territorialité est censée aider à stabiliser la dynamique des populations en renforçant la réaction en boucle aux ressources locales. Cette théorie n'a toutefois pas encore été testée dans les populations de loups. Ce que nous pouvons ajouter à ce débat c'est que, comme l'indiquent Mech et Boitani dans le chap. 1, la taille d'une meute de loups s'adapte rationnellement aux ressources alimentaires (densité de proies et type de proies) à l'intérieur de ce territoire exclusif mais que les facteurs affectant la vulnérabilité des proies y sont habituellement omniprésents.

La taille des territoires varie en moyenne de 1 à 14 dans les régions répertoriées (Tab. 6.3). En moyenne, 33% de la variation de la taille d'un territoire peuvent être attribués à la variation de biomasse proies. En général, plus la densité de proies est élevée, plus le territoire tend à être petit (Tab. 6.3) mais à densités de proies relativement égales, les dimensions territoriales peuvent varier considérablement en fonction du type de proies. Abstraction faite de la biomasse proies, un territoire où la proie principale est l'orignal serait ainsi plus grand qu'un territoire où la proie chassée serait le cerf. Si nous identifions l'orignal comme une proie moins vulnérable qu'un cerf, on peut s'attendre en effet à ce qu'une meute d'une taille définie ait relativement besoin de plus de biomasse vivante, donc d'un plus grand territoire, pour fournir assez de proies qu'elle puisse capturer.

Il reste cependant beaucoup de variations encore inexplicables relatives à la taille des territoires car même dans les zones ayant le même type de proies et une biomasse totale similaire, les dimensions d'un territoire peuvent être sensiblement différentes. Par exemple, dans le S.O. de la forêt boréale du Québec, les orignaux (230 à 370/1.000

km²) composent 100% de la biomasse proies sur des territoires dont la moyenne se situe entre 250 et 400 km² alors que dans le Yukon, les orignaux (350/1.000 km²) composent 75% de la biomasse proies totale sur des territoires variant entre 1.300 et 1.500 km² et nous n'avons pas d'explication rationnelle à cet état de fait.

Tableau. 6.2 : Densités moyennes d'ongulés et de loups et ratios biomasse proies/loup durant l'hiver

Localisation	Années	Espèce proie	nombre pour 1.000 km ²			Biomasse d'ongulés par loup
			ongulés	Indice de biomasse proies (a)	loups	
N.E. Minnesota	1970-1971	Cerf	5.100	9.900	42	236
		Orignal	800	///	///	///
Voyageur parc Minnesota	1987-1991	Cerf	8.370	9.150	33	277
		Orignal	130	///	///	///
N.O. Alberta	1975-1980	Orignal	1.165	7.332	24	306
		Wapiti	114	///	///	///
Nord Wisconsin	1986-1991	Cerf	7.200	7.200	18	400
N.O. Minnesota	1972-1977	Cerf	5.000	6.800	17 ^(b)	400
		Orignal	300	///	///	///
Centre-Est Ontario	1958-1965	Cerf	5.770	6.645	38	175
		Orignal	146	///	///	///
Sud Québec	1980-1984	Cerf	3.000	6.600	28	236
		Orignal	600	///	///	///
Centre-Nord Minnesota	1978-1979	Cerf	6.170	6.170	10	617
Péninsule Kénaï Alaska	1976-1981	Orignal	800	4.826	14	345
		Caribou	13	///	///	///
Parc Algonquin Ontario	1988-1992	Cerf	395	2.615	27	97
		original	370	///	///	///
Centre- Est Yukon	1989-1994	original	353	2.610	6 (c)	435
		caribou	238	///	///	///
		chèvre	11	///	///	///
		mouton	4	///	///	///
Nord Alaska	1989-1990	caribou	510	2.240	7	320
		original	120	///	///	///
		mouton	500	///	///	///
Sud-Ouest Québec	1980-1984	original	370	2.200	14	159
Parc Denali Alaska	1966-1974	original	164	2.002	6	334
		caribou	270	///	///	///
Parc Denali Alaska	1986-1992	Caribou	300	1530	6	255
		Orignal	///	///	///	///
Ile Royale	1959-1994	Orignal	2.096	12.576	44	286
Ile Royale	1973-1980	Orignal	2.247	13.480	71	190
Ile Royale	1980-1982	Orignal	1.485	8.910	58	154
Ile Royale	1987-1991	Orignal	2.558	15.348	25	614
Ile Royale	1980-1985	Orignal	1.490	8.940	51	175
Nord-Est Minnesota	1976-1984	Orignal (e)	550	3.900	23	170
		cerf	600	///	///	///

(a) valeurs relatives de biomasse évaluées selon Keith (1983) : orignal 6 ; wapiti 3 ; caribou 2 ; mouton 1 ; cerf à queue blanche 1 ; chèvres 1.

(b) Population de loups nouvellement protégée.

(c) Population de loups fortement exploitée.

(e) Densité d'ongulés extrapolée entre estimation de 1970 et 1975 puis estimée constante.

Nb ongulés x indice(a) = indice de biomasse ongulés = nb de loups x biomasse par loup

Tableau 6.3 : Index de la biomasse d'ongulés, dimension moyenne des territoires, taille moyenne des meutes en hiver et territoire moyen par loup pour des populations chassant différentes proies principales.

Localisation	Proie	Indice (a) Biomasse d'ongulés	Taille du Territoire (en km ²)	nombre	Taille des meutes	Territoire par loup (en km ²)	Taux d'accroissement
Nord-Est Minnesota	Cerf	9.900	143	11	7,2	20	///
Nord Wisconsin	Cerf	7.200	176	41	3,5	50	1,16
Parc Algonquin	Cerf	6.645	259	47	5,9	25	///
Ontario	Cerf	6.600	199	21	5,6	36	///
Sud Québec	Cerf	6.280	116	33	5,7	20	1,02
Centre-Nord Minnesota	Cerf	1.143	754	5	4,6	164	///
Centre-Ouest Yukon	Orignal	4.826	638	18	11,2	57	1,03
Péninsule Kénaï Alaska	Orignal	4.612	1.645	///	7,5	219	0,88
Centre-Sud Alaska	Orignal	2.609	1.478	17	6,8	217	1,49
Centre-Est Yukon	Orignal	2.220	397	14	5,7	68	1,06
Sud-Ouest Québec	Orignal	1.531	1.330	15	8,9	133	1,20
Parc Denali Alaska	Bison	1.224	1.352	3	12,3	110	///
Nord Alberta	Orignal	12.576	145	135	5,8	25	1,00
Ile Royale Michigan	Orignal	13.480	118	37	7,8	15	1,11
Ile Royale	Orignal	11.070	166	46	6,2	27	1,01
Ile Royale	Orignal	7.920	181	24	7,4	24	1,04
Ile Royale	Cerf	4.572	198	198	5,8	34	0,99
Nord-Est Minnesota	Cerf	3.900	219	94	5,2	42	1,00
Nord-Est Minnesota							

(a) valeurs relatives de biomasse réparties selon Keith (1983) : bison 8 ; orignal 6 ;

LA REPRODUCTION

Age

Bien que l'on ait enregistré quelques cas exceptionnels de loups en captivité s'étant reproduits à l'âge de 10-12 mois (Medjo-1976), et quelques témoignages équivoques d'une reproduction à l'âge de 12 mois dans la population restaurée du Yellowstone (Schmith-com. pers.), le couple reproducteur le plus jeune de loups sauvages connu était âgé de deux ans (Fuller-1989). L'âge de la première reproduction chez les loups dépend bien entendu de leur propre cycle biologique, des conditions environnementales ensuite telles que les ressources alimentaires et l'état de santé, de même que de l'opportunité d'avoir trouvé un territoire vaquant avant d'élever les jeunes, les loups d'une population saturée devant attendre plus longtemps encore. Si donc les meilleures conditions environnementales d'une ressource alimentaire abondante, d'une faible densité de loups, d'une disponibilité de territoire et de non dérangement sont remplies, des louveteaux peuvent être élevés et accroître rapidement une population, d'autant que les femelles peuvent avoir des portées jusqu'à un âge avancé.

Fréquence de la reproduction et taille des portées

Une louve est capable de mettre bas des louveteaux chaque année dans la majorité des cas et selon les conditions du moment. Dans le fonctionnement de chaque unité sociale qu'est la meute de loups, il n'y a généralement qu'une seule portée produite par an, exceptionnellement deux lorsqu'elles proviennent de deux femelles distinctes dont l'une aura été tolérée par le couple reproducteur alpha pour diverses raisons (Clark-1971, Harrington-1982). Lorsqu'il y a dans une meute plus de deux femelles âgées de plus de deux ans, les subordonnées ne se reproduisent généralement pas ou, si le cas se produit, elles peuvent, sous la pression de l'état de stress subi, perdre leur état de grossesse, avorter ou échouer dans la survie des petits après une éventuelle mise-bas. Dans une population stable et sans contraintes faite de meutes relativement grandes, la proportion de reproducteurs n'est généralement pas excessive mais une forte exploitation humaine sur une population pourra conduire à une augmentation des petites meutes sur de plus petits territoires, une augmentation de la biomasse proies/loup et donc, finalement, une proportion plus élevée de reproducteurs qui participeront à l'augmentation de la population (Bailey-1984). D'autre part, dans des conditions de ressources alimentaires maximales, la situation créée peut entretenir une reproduction multiple au sein d'une meute parce que le surplus alimentaire minimisera la compétition, retardant ainsi la dispersion et peut-être permettant à la femelle reproductrice alpha de devenir plus tolérante à l'égard d'une fille devenue reproductrice à son tour (Mech et Boitani-chap.1).

Le nombre moyen de louveteaux dans une portée varie entre 4 et 6. Il semblerait qu'il y en ait moins dans le haut Arctique (Mech-1982). En Ontario, la taille des portées était petite dans une population inexploitée par la chasse (4,9) mais en Alaska et dans le Minnesota, elle était plus importante dans les populations contrôlées et exploitées (6,4) (Rausch-1967), ce qui, paradoxalement, semble imposer un contrôle encore plus sévère pour réduire la population.

Survie et mortalité

Dans la plupart des territoires, les louveteaux survivent bien au cours de l'été qui suit leur naissance, probablement en raison d'un surplus alimentaire bénéfique fait de proies de petite taille. L'inverse est cependant vérifiable en cas d'un déclin des ressources. Le pourcentage de louveteaux dans une population nouvellement protégée (Fritts-1981) ou dans une population fortement exploitée dont la production augmentera pour les raisons citées ci-dessus (Ballard-1987) est généralement observé à la hausse. Ainsi, le pourcentage de louveteaux dans les meutes de la péninsule de Kénaï augmenta de 26 à 46% quand la pression humaine de contrôle s'éleva (et donc que la biomasse proies disponible par loup augmenta) (Peterson-1984).

L'automne arrivant, la période devient critique pour les jeunes louvarts dont les besoins alimentaires sont maximalisés alors que l'accès à la nourriture devient problématique. En hiver, la survie des jeunes loups de l'année peut différer de leurs frères plus âgés d'un an. Elle est parfois plus élevée (Ballard-1987, Poitvin-1988, Gogan-2000) ou parfois plus basse (Mech-1977, Bailey-1984, Hayes-1991) mais, globalement, les taux annuels de survie des ces deux catégories d'individus, quand les humains n'ont pas délibérément essayé d'éliminer une forte proportion de loups ; varient de 0,5 à 0,86 (Tab. 6.6).

Dans certaines études, les loups qui se dispersent semblent avoir un taux de survie plus faible que les loups du même âge restant dans les meutes (Messier-1985). Ceux-ci traversent en effet de nouveaux territoires dont ils ne maîtrisent ni la distribution de proies ni la distribution des meutes résidentes qui peuvent les agresser. A l'inverse, Boyd et Fletcher (1995) et Hayes (1991) pensent que le statut de résident n'exclut pas une mortalité aussi importante en affirmant que dans une population perturbée par le contrôle humain par exemple, les loups qui se dispersent survivent mieux que les résidents.

Facteurs naturels de mortalité

Les loups meurent pour de nombreuses raisons naturelles différentes dont les principales sont la famine, les accidents, la maladie et les conflits interspécifiques (Tab. 6.7). Sur l'île Royale, où n'existe aucune mort causée directement par l'homme, le taux de mortalité annuel dû essentiellement à la malnutrition et aux conflits entre meutes s'échelonnait entre 0 et 57%, pour une moyenne de 23,5% de 1971 à 1995 (Peterson-1998). Une autre étude statistique menée entre les années 1968 et 1976 dans la FNS du Minnesota montra que le taux de mortalité annuelle s'échelonnait entre 7 et 65% et que 58% de cette mortalité était naturelle, principalement due à la malnutrition des louveteaux à l'automne et aux conflits interspécifiques (Mech-1977).

Facteurs de mortalité liés à l'homme

Depuis des siècles, les hommes ont imaginé toutes sortes de manières pour éliminer les loups de leurs territoires naturels (Tab. 6.7). Par des programmes de contrôles drastiques centrés sur l'élimination et sur l'exploitation commerciale (vente de peaux ou de spécimens naturalisés), les populations ont été réduites de plus de 60% durant certaines périodes, voire totalement éradiquées en certains endroits (Fritts-1992, Hayes-1991). Depuis que les loups ont, en partie, obtenu momentanément le statut d'animaux légalement protégés en 1974, le taux de mortalité dans le Wisconsin et le Minnesota est redescendu entre 13 et 31% (Fuller-1989) et, après 1986, est même passé de 28 à 4% dans le Wisconsin (Wydeven-1995).

De nombreux cas de mortalité causée par l'homme, même dans des populations protégées, surviennent à la suite des préjudices causés au bétail par les loups. Le programme gouvernemental de contrôle dans le Minnesota rendait compte en 1998 par exemple de l'élimination de 161 loups. D'autre part, des citoyens privés tuent illégalement des loups sous prétexte de protéger leurs troupeaux et, par là même, préserver une partie non négligeable des populations d'ongulés pour leur propre chasse (Berg-1982, Corsi-1999).

Enfin, des loups sont accidentellement tués lorsqu'ils sont heurtés par des véhicules ou capturés dans des pièges destinés à d'autres espèces comme le coyote. Mais en réalité, cette source de mortalité est nettement plus faible que celle donnée intentionnellement (Berg-1982, Fuller-1989).

En examinant les facteurs de mortalité liés à la disparition historique des loups dans le Wisconsin, Thiel (1985) découvrit qu'à l'époque où les loups étaient persécutés par les humains, les populations ne survivaient pas là où la densité des routes dépassait à peu près 1km/km² parce que ces routes rendaient accessibles les zones de refuges aux gens qui les chassaient illégalement ou non. D'autres études soutiennent cette conclusion, cependant, après que l'attitude des humains envers les loups ait commencé à changer et que les populations de ces derniers reprissent fortement, ils furent capables de survivre avec cette même densité de routes. Les loups réussissent aujourd'hui à occuper des territoires où la densité de routes et la densité humaine étaient censées être très élevées il y a 10 ou 15 ans (Berg et Benson-1999).

LA DISPERSION

Lorsque sur un territoire donné, une meute de loups devient trop conséquente et que les tensions liées à la nourriture se font plus fortes, certains individus vont généralement quitter le groupe. Cette solution permet aux loups d'étendre leurs territoires géographiques, de recréer une meute pour les individus matures des deux sexes et de se reproduire, participant ainsi à la reconquête de zones inoccupées en comblant toutes les brèches laissées libres par des meutes disparues ou détruites dans la mosaïque territoriale. Le plus souvent, les loups qui se dispersent établissent de nouveaux territoires ou rejoignent des meutes localisées aussi bien à proximité de leur meute natale qu'à des distances d'une centaine de km (Fritts-1981, Fuller-1989), voire plus (880 km rapporté par Fritts (1983)).

Plusieurs facteurs affectent le choix du moment et de l'âge de la dispersion d'individus que les chercheurs lient à l'abondance de proies, à la disponibilité de territoires vacants et au taux de survie des couples reproducteurs. Le taux annuel de dispersion varie de 10 à 40% en fonction de la dispersion des individus âgés de plus d'un an et non encore reproducteurs (Tab. 6.6), mais aussi, quand la nourriture est suffisante, de la possible dispersion d'individus plus jeunes qui, dans une population non saturée, peuvent faire quelques tentatives d'éloignement d'une plus ou moins longue durée de leur meute natale (Fritts et Mech-1981).

TAUX D'ACCROISSEMENT D'UNE POPULATION

Potentiel d'accroissement

Dans la FNS du Minnesota, un nouveau couple ayant colonisé un nouveau territoire fut observé l'année suivante avec sept louveteaux, portant ainsi à neuf le nombre d'individus dans la nouvelle meute à peine établie, soit plus 350% d'augmentation en une année. Dans le Michigan, une petite population de 30 individus est passée à 57 en une année, soit plus 90% d'augmentation (Fig. 6.3). Les populations qui augmentent à des taux d'un tel niveau sont celles qui généralement : **(1)** : ont colonisé récemment, ou recolonisé, de nouveaux territoires ; **(2)** : ont été fortement exploitées ; **(3)** : ont d'abord été fortement réduites par une maladie ; **(4)** : ont bénéficié temporairement d'une situation favorable liée à une plus grande vulnérabilité des proies sur leur territoire. Dans chacun de ces cas, il faut noter que l'accroissement est maximum au début de l'installation d'un nouveau couple puisque le groupe de deux individus se voit étoffé dès la première année de reproduction d'un nombre de louveteaux représentant au moins 100% dès qu'ils sont deux à naître. Par la suite, le taux d'accroissement dans la meute diminuera et variera en fonction de l'espace disponible, de la densité de proies et d'autres facteurs liés à l'environnement immédiat.

Reproduction

Etant donné que la classe d'âge généralement la plus importante dans une meute de loups est celle des jeunes de l'année, il est facile de comprendre que le taux annuel d'accroissement d'une population (ou d'une meute) dépend du sort des louveteaux. Les observations menées entre 1986 et 1993 dans le parc Denali en Alaska montraient que 80% de la variation annuelle du taux de changement de la densité de population était imputable au taux de production des louveteaux et à leur survie au premier automne suivant leur naissance (Mech-1998). Il est intéressant de constater que dans la population de loups inexploitée de l'île Royale où il n'y a aucun cas d'immigration ni d'émigration d'individus, la relation entre le pourcentage de louveteaux (reproduction combinée

et survie des louveteaux au premier hiver) et le changement du taux de population était seulement de 35%. Probablement que la mortalité influençait la dynamique de cette population isolée plus que ne l'aurait fait le succès de la reproduction parce que les taux de mortalité variaient selon les années (Peterson-1998).

Immigration

Selon le statut reproducteur des individus d'une population de loups dans des zones voisines, l'immigration pourrait également fournir une composante relativement importante, voire essentielle, du taux d'accroissement lorsque la densité de loups est relativement élevée. Ceci est particulièrement vérifiable dans des zones où un contrôle intensif des loups a été mené. La dispersion hors de meutes adjacentes peut rapidement « réapprovisionner » le secteur en couples reproducteurs qui produiront alors de nouvelles portées et recoloniseront, dans les deux à quatre années suivantes, la zone de contrôle d'où une grande partie des loups avaient été éliminés (Gasaway-1983, Ballard-1987).

Tableau 6.6 : Taux de dispersion et taux de survie annuel des loups non résidents

Localisation	Taux de dispersion			Taille des meutes	Taux de survie		Taux d'accroissement
	Adulte	jeune	louveteau		résident	Non résident	
N.E. Minnesota	3	83	35	///	///	///	1,04
C.N. Minnesota	17	49	10	6,7	0,67	0,52	1,02
N.E. Minnesota	7	70	19	6,4	0,58 (b,c)	///	0,91
Sud Québec	9 (d)	76 (d)	13 (d)	5,6	0,64 (b)	///	///
N.O. Alaska	17	15	///	8,6	0,55 (b,e)	///	0,88
Kénaï (Alaska)	19 (f)	(f)	///	11,2	///	0,38	1,03
N. Wisconsin	9	23	13	3,5	0,82 (b)	///	1,16

(b) taux combiné pour tous les loups de plus de 6 mois

(c) taux de survie apparent (Mech-1977)

(d) calculé à partir du nb de dispersions par âge spécifique contrôlé par mois

(e) comprend la période avec épidémie de rage

(f) taux de dispersion combiné adultes et jeunes de l'année

Mortalité

Comme dans toute autre forme de population vivante, la mortalité dans une population de loups est un processus qui peut survenir tout au long de l'année. Théoriquement, dès qu'un louveteau naît, il peut mourir. Cela se produit sans doute mais puisque les louveteaux demeurent au moins un mois dans la tanière, il est difficile de pouvoir évaluer le taux de mortalité à ce niveau. Même si la seule solution est alors de comptabiliser les individus de la portée lorsqu'ils sortent de la tanière, il s'avère aussi que nombre d'endroits sont inconnus ou inaccessibles aux chercheurs. Les données sont ainsi plus souvent le résultat d'une comparaison entre le nombre de louveteaux aperçus par hasard sur un site de tanière en été par opposition à une même observation en automne où certains d'entre eux peuvent être repérés par airs (Fritts et Mech-1981). Faute de pouvoir affiner les observations, la plupart des taux de mortalité estimés annuellement appartiennent à la classe d'âges des individus de quatre à huit mois et plus mais ils sont probablement plus bas que si les louveteaux de moins de six mois étaient comptabilisés, la mortalité de ceux-ci excédant généralement celle des autres individus plus âgés.

Leur potentiel reproducteur étant malgré tout relativement élevé, les populations de loups peuvent résister à un taux de mortalité élevé. Sur l'île Royale par exemple, où les louveteaux constituent un plus petit pourcentage de population que celui habituellement observé ailleurs et où les individus ne quittent pas l'île, le taux annuel de mortalité naturelle des adultes était en moyenne de 15% pour une population croissante, de 41% pour une population en déclin et de 24% quant la population était stable (Peterson-1998). Naturellement, dans la plupart des populations où la moyenne des portées est de cinq à six louveteaux, le taux de mortalité peut être plus élevé parce qu'il concernera un pourcentage plus grand de la population (Mech-1970).

Si, à ce moment là, le taux d'exploitation de la population est trop élevé pour pouvoir être compensé par la reproduction, la population déclinera. Comme on peut s'y attendre, il apparaît ainsi que le taux d'accroissement d'une population est négativement lié avec, à la fois, la mortalité naturelle et celle causée par l'homme. L'inclination de cette relation est cependant raisonnablement modérée dans la mesure où le cumul des deux facteurs de mortalité reste inférieur au niveau moyen d'une reproduction accrue par une dispersion de plus petites meutes (Larivière-2000).

Tableau 6.7 : Causes connues de mortalité des loups

Cause	Référence
Accidents	
Avalanche	Mech-1991
Famine	Mech-1977
Chute	Child-1978
Humaine accidentelle	
Choc avec un véhicule	Mech-obs. pers.
Humaine volontaire	
Chasse par avion	Stenlund-1955
Destruction de tanière	Young-1944
Prise de louveteau	Kumar-1993
Piégeage	Young-1944
Tir au fusil	id
Trappage	id
Poison	id
Vie sauvage	
Ours noir	Joslin-1966
Ours bruns	Ballard-1980
Cerf	Nelson-1985
Orignal	Fletcher-1942
Bœuf musqué	Pasitchniak-1988
Loup	Murie-1944
Maladie	
Parvovirus canin	Mech-1997
Maladie de Carré	Grinnel-1904
Encéphalite	Goldman-1944
Gale	id
Rage	Chapman-1978

Taux de mortalité pour un contrôle et une exploitation durables

Le pourcentage maximum d'une population de loups pouvant être annuellement exploitée sur une base convenable devrait se situer juste au niveau du taux qui doit être pris en compte pour contrôler cette population. Par contrôle, nous entendons : garder une population de loups en dessous du niveau auquel elle pourrait accéder s'il n'y avait pas de mortalité causée par l'homme.

Basant son estimation sur les données de Rausch (1967) qui mena une étude sur une population de plus de 4.000 loups en Alaska, Mech (1970) suggéra que plus de 50% des loups âgés de cinq à dix mois devraient être tués chaque année pour en contrôler une population. Ces loups étant tués principalement en automne et en hiver, ce chiffre de 50% viendrait donc se rajouter à la mortalité naturelle des louveteaux de la naissance jusqu'à l'âge de dix mois. Keith (1983) réévalua cette estimation en réunissant les données provenant d'autres études de terrain et

conclut que le chiffre de 50% pouvait être ramené à moins de 30% pour, entre autres choses, y inclure une limite de précaution. Il lui fut cependant reproché d'avoir utilisé des données relatives à des populations qui pouvaient avoir été stabilisées après une élimination (*pardon : un contrôle*) de 41% et à des populations déjà sur le déclin après une élimination (*pardon ; un contrôle*) de 58 à 70%.

D'autres études ont directement mesuré les effets de taux d'exploitation différents : Gasaway (1983) a noté des populations de loups stables après les tirs de régulation de l'hiver de 16 à 24% mais des populations en déclin de 20 à 52% après des tirs de régulation de 42 à 61%. Dans la péninsule de Kénaï, en Alaska, la densité de loups chuta de plus de 40% après deux périodes annuelles de réduction puis elle augmenta de 58% quand le taux de réduction fut réajusté à 32%. Ailleurs, en Alaska encore, Ballard (1987) estima qu'une exploitation de 40% d'une population en automne provoquait un déclin. Des mêmes données, Fuller (1989) conclut qu'une population se stabilisait avec un taux de mortalité total de 34% comprenant un taux d'exploitation de seulement 27%. Cette conclusion est soutenue par une recherche similaire dans le parc national de Bieszczady, en Pologne, où un taux de mortalité annuel de 21 à 35% sur les 26 à 33 loups des cinq meutes contrôlées aboutissait à une population stable ou légèrement décroissante (Smietana et Wajda-1997). A titre d'exemple extrême, la réduction moyenne la plus élevée (74%) ayant pu être supportée par des loups concerne la population de la réserve de la vie sauvage de Portneuf, au Québec, entre 1990 et 1997, dont les auteurs de la recherche ont cependant pensé que sa stabilité avait été maintenue par des individus dispersés des territoires voisins (Larivière-2000).

Causes des variations du taux de mortalité supportable

Fuller (1989) pense que les valeurs du taux de mortalité supportable par une population de loups peuvent varier avec l'âge et le sexe des individus. Par exemple, une population comprenant une proportion élevée de louveteaux peut résister à une forte mortalité parce que les louveteaux constituent une partie plus importante de l'exploitation. Or, des meutes peuvent soutenir des taux de mortalité élevés aussi longtemps que les adultes reproducteurs ne sont pas touchés. Il est également possible, comme nous l'avons souligné dans l'exemple du Québec, qu'une immigration conséquente à partir d'une population plus étoffée puisse atténuer les effets d'une exploitation intensive.

Pour revenir à l'essentiel, le facteur critique agissant pour un pourcentage annuel de loups pouvant être éliminés par exploitation humaine sans réduire la population est la capacité de productivité de cette même population. En clair, plus la productivité est basse plus basse doit être l'exploitation (Ballard-1997). Cependant, quand la population est élevée, le contrôle doit être soutenu, particulièrement si cette population est entourée d'autres populations stables, ou peu exploitées, qui pourraient servir de réservoir de dispersion et de renouvellement (Hayes et Harestad-2000).

Mortalité compensatoire

Ce principe simple qui gouverne dans beaucoup d'autres populations animales établit qu'un individu tué à cause d'un facteur ne peut pas être tué à cause d'un autre facteur (Mech-2001). Ainsi, si des loups sont tués par des hommes, il y aura moins de loups qui mourront de famine, de maladie ou qui seront tués par d'autres loups. Dans le même ordre d'idée, on peut alors supposer que les chances de survie seraient améliorées pour les loups restants ; grâce à une plus grande disponibilité de nourriture et à moins de conflits. On peut aussi supposer qu'une réduction programmée d'une population peut conduire à une reproduction accrue grâce à des portées plus grandes et à une survie des louveteaux plus importante.

Au Minnesota, alors que les loups sont légalement protégés, le taux de mortalité illégale provoquée par l'homme était de 17 à 31% (Fritts-1981) et dans la parc Denali, où les loups sont également protégés dans presque tout l'Etat, 10% de la population est tuée chaque année (Mech-1998). Cependant, dans d'autres parties de l'Alaska où les loups sont chassés et trappés à un taux de 28 à 38%, moins de loups sont tués par d'autres loups (Ballard-1987). Si donc les hommes désirent réduire une population de loups, ils devront tuer un pourcentage plus élevé d'individus que le pourcentage de morts qui pourrait être dû à des causes seulement naturelles. Des mesures de contrôle seront d'autre part nécessaires durant plusieurs années consécutives pour éviter la restauration de la population.

Un exemple de cette logique a pu être observé sur un territoire du Sud de l'Alaska. Sur une période de 7 années, une population originelle de 239 loups fut réduite à 143 individus mais 337 loups furent abattus pour cela (Boertje-1993). Une élimination de 61% la première année et de 42 puis 43% du nombre restant (auquel il convient, avant réduction, de rajouter 1/7^{ième} des 241 loups tués en plus sur 7 ans et qui sont soit des naissances, soit

des apports externes) les deux années suivantes réduisirent rapidement la population, mais la réduction de 38% de la 4^{ième} année l'affecta moins et les 19% de la 5^{ième} année furent suivis par une augmentation de 51% du groupe restant. Hayes et Harestad (2000) pensent qu'il n'y a aucun doute sur le fait que la résistance à la réduction ait été le fait de loups venant des territoires environnant. Cependant, la plus grande partie des pertes dues aux hommes, en particulier au cours des deux premières années, compensait seulement la mortalité naturelle qu'elle pouvait avoir remplacée et favorisait une croissance du pourcentage de reproducteurs.

La relation entre la dispersion et la mortalité compensatoire comprend deux aspects essentiels : d'abord, un facteur important de dispersion lié à la compétition alimentaire. Plus la compétition est forte, plus les loups se dispersent. La mortalité causée par l'homme, particulièrement lorsqu'elle est lourde, réduit la compétition alimentaire qui réduit à son tour la dispersion. Les loups qui auraient donc pu être perdus en raison de la dispersion restent et participent à compenser la mortalité causée par l'homme.

Le second aspects de la relation comprend le flux de loups isolés, non-résidents, circulant dans la population. Ces animaux recherchent l'occasion de prendre une position de reproducteurs en s'insérant eux-mêmes dans une mosaïque territoriale, en rejoignant une meute existante ou en colonisant d'autres territoires vacants ou vidés de leurs populations par une exploitation humaine démesurée.

REGULATION NATURELLE DES POPULATIONS DE LOUPS

Bien que partout dans le monde, les populations de loups soient sous la menace quasi perpétuelle des hommes qui les contrôlent, les exploitent ou les déciment, légalement ou non, une idée valable sur la dynamique des populations peut être dégagée en examinant quelques-unes d'entre elles soumises à une régulation naturelle. La question clé sur ce mode de régulation est de s'interroger sur ce qui les dirige ou les régule.

Contrôle intrinsèque

L'idée que les loups ont la capacité de réguler leur propre nombre a été émise par de nombreux chercheurs aussi anciens qu'Adolphe Murie (1944) qui pensait déjà : « que l'intolérance intraspécifique pouvait contrôler une population ». Stenlund (1955), Mech (1966), Pimlott (1970) ou encore Van Ballenberg (1975) ont renforcé cette hypothèse par leurs propres études. Comme l'ont indiqué Mech et Boitani dans le chapitre 1, une population de loups est caractérisée par des mécanismes variés (territorialité, tensions intra et interspécifiques, taux de dispersion, inhibition reproductrice chez les membres subordonnés au sein des meutes...) qui contribuent à une régulation interne du nombre d'individus la composant. Alors que Mech (1970) expliquait comment ces mécanismes pouvaient agir dans une population, Pimlott (1970) estimait déjà que de tels mécanismes opéraient pour réguler globalement le nombre de loups à environ 4/1.000 km².

Cependant, plus les données s'accumulent, plus il devient évident qu'en plus des facteurs sociaux, qui, s'ils n'existaient pas, conduiraient à une limitation pour la seule cause de pénurie alimentaire, la disponibilité de nourriture sur un territoire est observée comme un facteur régulateur de premier ordre. Van Ballenberg (1975) établit ainsi que des environnements riches en nourriture pouvaient abaisser le seuil des mécanismes sociaux de régulation et étaient probablement le facteur premier expliquant l'existence de populations de loups denses. Pour la première fois, Mech (1970) mettait en évidence, à l'appui de cette théorie, la double notion de biomasse proies et de vulnérabilité de celles-ci.

Vulnérabilité de la biomasse proies

Ainsi, bien que les caractéristiques sociales intrinsèques modulent la manière dont les populations de loups réagissent à la biomasse de leurs proies potentielles, bien que l'association de la reproduction, de la mortalité, de la territorialité, de la dispersion ou encore du fonctionnement de la structure sociale détermine le niveau d'une population à un moment donné, les changements de la densité de loups d'année en année dépendent, pour une forte part, de la façon dont tous ces facteurs sont affectés par la disponibilité de nourriture (Packard et Mech-1980). Ces changements varient bien entendu dans le temps et l'espace, en même temps que la relation entre l'apport alimentaire et le nombre de loups. Fuller (1989) a ainsi mis en évidence que pour une biomasse proies donnée, le nombre de loups pouvait varier de 1 à 4.

Sur un territoire donné, toutes les proies ne sont pas accessibles aux loups ; ce sont généralement les individus les plus handicapés (âge, maladie, blessure...) d'une population qui sont capturés. Bien qu'en général un grand troupeau soit susceptible de contenir plus de membres vulnérables qu'un petit troupeau, l'inverse est également plausible selon la situation de croissance ou de déclin de la population, elle-même liée aux conditions climatiques, donc d'alimentation du troupeau. Nous sommes donc d'accord pour dire que l'unité correcte de biomasse à prendre en compte dans l'analyse des interactions loups/proies est la biomasse de proies vulnérables à un moment donné.

Bien que la biomasse de proies vulnérables soit en proportion changeante dans un troupeau et soit rarement mesurable, le concept est important pour la compréhension de la relation loups/proies et de la dynamique des populations. Heureusement, un seul facteur de vulnérabilité est parfois si important qu'on peut approcher une estimation de cette biomasse proies. Par exemple dans une des conclusions des études menées sur l'île Royale entre 1959 et 1980 puis entre 1983 et 1994, la tendance du nombre de loups présents semblait être liée au nombre d'orignaux âgés de dix ans et plus (Peterson-1998).

En Alaska, dans le parc national Denali, la tendance du nombre de loups entre 1986 et 1994 (Fig. 6.5) était, semble-t-il, influencée par l'épaisseur de la couche neigeuse qui, elle-même, influençait la vulnérabilité des caribous (Mech et autres-1998). Au fur et à mesure qu'augmentait la couche neigeuse, la vulnérabilité des caribous augmentait, le poids des loups augmentait également, les portées étaient mieux sauvegardées et la dispersion s'atténuait. Une situation identique a été observée dans le centre-Est de la FNS du Minnesota entre 1966 et 1983 (Fig. 6.6) où, malgré une part relativement faible de diminution des loups liée au braconnage, ceux-ci se maintenaient à un niveau semblant être lié au niveau du troupeau de cerfs à queue blanche, eux-mêmes tributaires de la couche neigeuse lors des hivers rigoureux (Mech et Nelson-1986). La relation de cause à effet cessa lors de l'apparition du parvovirus canin qui commença à toucher les loups à partir de 1970 jusqu'en 1985 (Goyal et Mech-1995).

Des investigations menées à long terme sur les tendances des populations de loups, nous pouvons conclure que les facteurs qui déterminent les possibles variations annuelles du nombre d'individus dans une population sont généralement ceux qui affectent d'abord la disponibilité des proies. Cette disponibilité est certes déterminée par la densité de proies et, dans une certaine mesure, par leur vulnérabilité à la prédation. Cependant, la quantité et la qualité de l'habitat, les conditions climatiques, les prédateurs en compétition (y compris et surtout l'homme) ainsi que les comportements sociaux et territoriaux des loups sont autant de facteurs annexes qui affectent également pour une part non négligeable leur densité.

Fig. 6.5 : tendance de la population de loups et de caribous dans le parc Denali en rapport avec l'épaisseur de la couche neigeuse (courbe du bas)

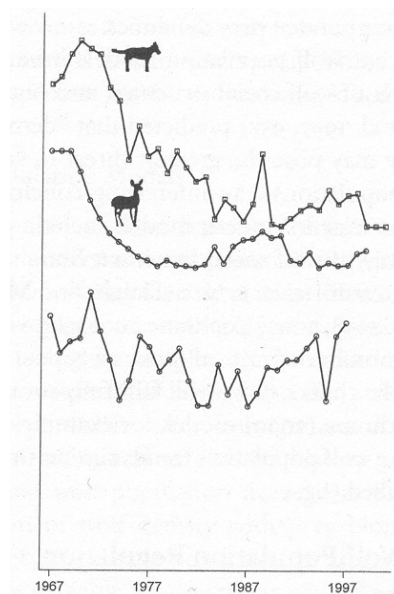
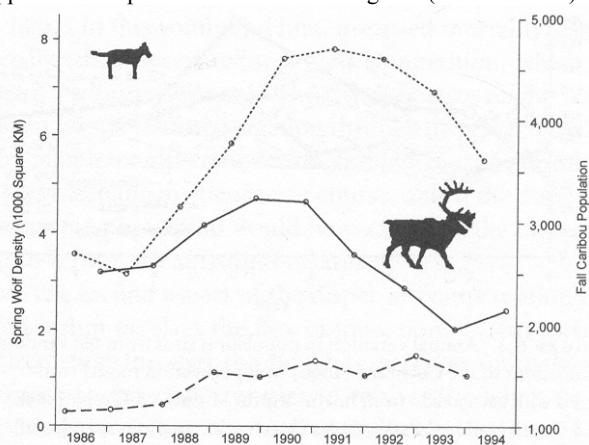


Fig. 6.6 : tendance de la population de loups et de cerfs dans le C.E. de la FNS du Minnesota. en rapport avec la couche neigeuse. Les tendances se suivent jusqu'en 1984 quand le parvovirus canin affecta la population de loups.

PERSISTANCE DES POPULATIONS DE LOUPS

Comme toutes les populations d'êtres vivants sur Terre, les populations de loups possèdent une remarquable aptitude à persister aussi longtemps que l'apport alimentaire s'avère adéquat et bien qu'elles soient sujettes à un certain nombre de facteurs de mortalité. On a longtemps pensé, à cause des persécutions séculaires subies par l'ensemble des populations dans le monde, que les loups étaient devenus une espèce fragile. Cela s'est vérifié en de nombreux endroits où beaucoup de populations ont été éradiquées. Cependant, de nombreux pays ont établi aujourd'hui des lois de protection de l'espèce et la lutte contre le braconnage ou autre utilisation de poisons permettent à ces populations de reprendre vigueur.

Les exemples de cette aptitude des loups à persister sont de plus en plus nombreux. Les loups de l'île Royale, totalement consanguins, persistent depuis plus de 50 ans. La centaine de loups d'Italie de 1970 a été multipliée par cinq et recolonisent la France d'où ils avaient disparus depuis près de 70 ans. Les deux loups aperçus en Suède et en Norvège au début des années 1970 sont actuellement entre 90 et 100... Certaines populations ont été touchées par le parvovirus canin, la gale, les poux, le braconnage, la chasse, le trappage, le piégeage, le harcèlement par avions ou par motoneiges et subissent encore la pression de contrôles drastiques. Néanmoins, à notre connaissance, les hommes n'ont pas réussi à provoquer un déclin définitif de toutes les populations dans ces vingt dernières années.

LES LACUNES DE LA CONNAISSANCE

Malgré les milliers d'articles scientifiques écrits sur les loups durant les recherches menées sur ces cinquante dernières années, beaucoup d'aspects de leur biologie sont encore à étudier. Malgré encore les contraintes financières et la nature difficile des problèmes liés à la conservation de l'espèce, nous avons identifié un éventail des buts de la recherche qui, si elle est bien menée, amélioreront notre connaissance. Ce sont de points vitaux d'investigation précisément parce qu'ils sont difficiles à étudier mais les avancées de la technologie nous conduiront à des hypothèses vérifiables et nous aideront dans nos efforts.

Dispersion

Nous n'avons pas de description suffisante ni de quantification des déplacements des loups pour comprendre quand et où ils vont ; nous avons besoin de savoir ce qui constitue les barrières à la dispersion et si, pour les loups, il existe des sortes de corridors de dispersion.

Types de proies

La densité de loups et la taille des territoires semblent être affectées en partie par le type de proies et c'est sans doute leurs différences de vulnérabilité qui régissent ces paramètres mais quels sont les effets liés aux habitats de ces proies ? Beaucoup de populations de loups ont été étudiées dans des systèmes de proie unique et quelques informations sont disponibles sur les réponses fonctionnelles des loups aux changements de densité des proies ; cependant, les réponses numériques dans des systèmes multiproies commencent seulement à être étudiées.

Reproduction multiple

Nous comprenons mal encore pourquoi, dans certaines meutes, deux femelles peuvent avoir accès à la maternité et produire des louveteaux alors que dans d'autres une seule le fait et ce n'est pas toujours la louve dominante.

Les maladies

Les effets des maladies sur le statut à court terme ou à long terme des loups ont besoin d'être approfondis. La maladie est potentiellement un facteur important de mortalité et un travail supplémentaire de collaboration avec des scientifiques vétérinaires est à envisager pour l'obtention d'une documentation inestimable.

La relation hommes/loups

Une évaluation permanente des attitudes humaines, de leurs croyances et de la connaissance de leurs réactions à la reconquête et au contrôle des loups est essentielle pour la réussite des programmes de conservation parce que la gestion entière de la nature est sous la coupe des hommes. De plus, une meilleure documentation de l'impact anthropique sur la faune sauvage en général (déforestation, dérangements de toutes sortes causés par les accès routiers à des sites à préserver, par la chasse, par les randonnées anarchiques sur des territoires sauvages...) s'avère nécessaire quand le dérangement devient trop important parce que trop intensif.

Évaluation des populations

Des méthodes standards, précises et efficaces d'évaluation de la distribution des loups ont besoin d'être trouvées et mises en œuvre. Des plannings d'avenir pour le contrôle et la reconquête des territoires dépendent de techniques irréfutables d'évaluation.

Densité de proies

Contrairement à notre connaissance réelle de la dynamique des populations loups/orignaux grâce à la situation particulière existant sur l'île Royale, le rôle précis que jouent les loups et les autres prédateurs tels que les ours et les humains dans la limitation des populations de proies à densités relativement basses est encore mal connu. Des expérimentations pour évaluer ce rôle sont difficiles et nous avons besoin d'études à long terme sur des territoires divers.

Survie des louveteaux

Il y a environ 30 ans, Keith (1974) concluait une étude par cette constatation : « les facteurs de mortalité chez les louveteaux, au cours des cinq premiers mois, nous sont tout à fait inconnus ; c'est probablement la seule énigme aujourd'hui dans la biologie du loup ». Bien que quelques pas aient été faits pour identifier une petite partie de ces facteurs, cela demeure encore un vaste terrain de recherches.

CHAPITRE VII : LE LOUP INTERNE - PHYSIOLOGIE, PATHOLOGIES ET PHARMACOLOGIE

Terry J. Kreeger

C'était en février, au Minnesota, le début de la période des accouplements chez les loups. D'une ouverture dans un enclos expérimental, j'observais une femelle endormie sur le versant d'une butte couverte de neige. Un mâle apparut à la lisière d'une clairière et marcha vers la femelle. Tous les deux se reniflèrent, il n'y eut aucun son, aucune queue ne s'agita, puis le mâle s'éloigna rapidement.

Un autre observateur aurait échafaudé une variété d'hypothèses pour expliquer ce comportement mais j'avais une autre idée. Ces deux loups étaient porteurs, chacun d'eux, d'un radio-transmetteur interne qui me permettait de contrôler leur rythme cardiaque : celui de la femelle était normal alors que celui du mâle était excessivement élevé. Je pensais donc que le mâle venait de tester la réceptivité sexuelle de la femelle et qu'il était en train d'anticiper le prochain succès de son approche alors que la femelle n'était pas encore intéressée par le phénomène. Nous constatons ainsi que ce qui se passe à l'intérieur du corps d'un loup nous donne des indications sur ce que nous observons à l'extérieur. Mais explorer l'intérieur d'un loup n'est pas chose banale. Cela nécessite une manipulation de l'animal, soit en prélevant des échantillons (sanguins ou autres), soit en lui fixant un appareillage qui fournira des données. Sur le terrain, des échantillonnages seuls peuvent être obtenus lors de la capture et, en ce domaine, l'utilisation d'un collier contrôlé à distance a permis des recaptures de loups sauvages qui ont grandement amélioré notre capacité à étudier leur physiologie (Mech et Gese-1992).

Cependant, la nécessité de manipuler des loups pour obtenir des données fiables et suffisantes exige, la plupart du temps, que l'on travaille sur des loups en captivité. Certains chercheurs opposent que la captivité altère quelque peu la physiologie des animaux mais des années d'études comparatives n'ont pas réussi à fournir la preuve d'une différence, bien au contraire. La science a besoin de développer et de tester des hypothèses et, faire la preuve de ces hypothèses implique des analyses statistiques qui peuvent être compliquées par des données variables : la captivité permet de contrôler une telle variabilité.

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Reproduction chez le mâle

Le loup mâle peut être physiologiquement capable de se reproduire à l'âge de dix mois mais cela arrive rarement. Les testicules d'un tel mâle apparaissent petits, ils sont souvent encore sous-développés jusqu'à 24 mois et des échantillonnages de sperme à cet âge de dix mois ont montré un fort pourcentage de spermatozoïdes immatures (Mitsuzuka-1987). L'âge de la sénescence n'est pas connu chez les loups mâles mais l'un d'eux, suivi en captivité, engendra des louveteaux à l'âge avancé de quinze ans (Klinghammer-com. pers.) et un autre, observé en nature, procréa également à un âge avancé de onze ans (Mech-1995).

Alors que le chien mâle est considéré comme reproductivement viable toute l'année, la spermatogenèse est saisonnière chez le loup. Celui-ci démontre un cycle reproducteur lié à la sécrétion de la testostérone. Le taux de testostérone noté sur les loups d'Amérique du Nord fluctue entre 10 et 560 ng/dl durant toute l'année avec un apogée survenant de décembre à mars. Cette production cyclique de l'hormone explique pourquoi la production de sperme est également cyclique, atteignant son maximum au cours de la saison de reproduction (Zimen-1971). De janvier à mars, des échantillonnages de sperme collectés chez un loup âgé de cinq ans montraient un volume moyen de 1,6 ml (Plus ou moins 0,8), le nombre de spermatozoïdes se situant aux environs de 350 millions/ml et les quelques anomalies rencontrées en rapport avec leur constitution tenaient à des difformités et à des anomalies de l'acrosome (élément de la partie antérieure).

Reproduction chez la femelle

On sait beaucoup de choses sur la physiologie reproductrice des chiens (Anderson-1970) et l'on peut extrapoler une grande partie de cette connaissance à l'ancêtre loup. Cependant, il existe certaines différences entre les deux Canidés, en premier que la chienne est en œstrus deux fois par an alors que la louve est strictement mono-œstrale et qu'elle fonctionne au rythme du photopériodisme (phénomènes biologiques liés à la durée du cycle circadien). En captivité, quelques loups ont été observés tentant de s'accoupler vers l'âge de dix mois mais le seul rapport d'une telle relation à l'état sauvage nous vient de la population restaurée dans le parc Yellowstone où les proies sont exceptionnellement abondantes. La plupart des louves n'entreront généralement pas en œstrus avant 22 mois ou plus (Murie-1944 ; Rausch-1967 ; Hayssen-1993), l'âge limite n'étant pas précisément connu par les chercheurs qui le situe entre dix ans à l'état sauvage et quatorze ans en captivité, avec l'observation que la taille des portées diminue sérieusement à partir de neuf ans d'âge. Dans la nature, les vieilles femelles reproductrices sont généralement remplacées avec tolérance par une de leurs filles avant qu'elles ne choisissent de quitter la meute ou d'y rester encore un an ou deux (Mech-1995).

Le cycle reproducteur d'une femelle est caractérisé par plusieurs étapes distinctes : l'anoestrus, le préœstrus, l'œstrus la gestation. Chaque étape est caractérisée par des changements cellulaires à l'intérieur du vagin. En Amérique du Nord, les louves sont en œstrus entre janvier et fin mars alors qu'en Inde par exemple, elles le sont trois mois plus tôt (Kumar-2001) et il semble que plusieurs femelles dans un groupe peuvent entrer en œstrus de manière synchronisée (Seal-1992).

Le préœstrus

Chez les louves en captivité, sa durée est en moyenne de 15,7 jours (plus ou moins 1,6), soit à peu près le double par rapport aux chiennes. Dans la vie sauvage, cette durée a été évaluée à 45 jours (Young-1944) voire à 60 jours (Packard-1980). Comportementalement, le préœstrus est caractérisé par un attrait accru des mâles envers les femelles mais par un refus temporaire des femelles à toute autre approche copulatoire. Ce comportement est attribué, chez la femelle, à des concentrations accrues d'œstrogène dans le sang, avec une montée de l'hormone variant de 10 à 12 pg/ml (picogramme/ml) au début, à 30 à 50 pg/ml à la fin du préœstrus. Le taux de progestérone reste généralement en dessous de 1 ng/ml (nanogramme/ml) mais, comme chez la chienne, il peut augmenter jusqu'à 3 ng/ml entre le 9^{ième} et le 21^{ième} jour avant la montée préovulaire de l'œstrus (Seal-1987).

L'œstrus

Une étude sur des louves en captivité a montré que l'œstrus durait en moyenne neuf jours (plus ou moins 1,2) avec un maximum observé de quinze jours dans un cas (Seal-1979). On sait peu de chose par contre sur la durée et la variabilité de la période de déclenchement de ce même œstrus chez les loups sauvages. Cependant, le fait de savoir qu'une même femelle peut être réceptive sur un laps de temps d'un mois environ laisse supposer que l'œstrus pourrait être supérieur à la durée moyenne observée en captivité (Boyd-1993).

Chez la louve, l'œstrus est caractérisé par un comportement sexuel positif envers le mâle, comprenant la station debout et stable, la présentation de la vulve avec la queue en retrait sur le côté, l'acceptation de la monte et de la poussée pelvienne du mâle. Ce comportement est alors attribué à un déclin du taux d'œstrogène dans le sang au profit d'une montée de celui de progestérone (ou lutéine), entre 5 et 15 ng/ml, qui va stimuler la production ovulaire de la louve. Durant ce processus, les follicules sécrétant l'œstrogène se transforment en « corporéa lutéa » (corps jaune) sécrétant alors la progestérone (Concannon-1977).

La gestation

La gestation englobe généralement la phase qui conduit à la parturition chez une louve gravide dont le taux de progestérone a atteint un pic de 22 à 40 ng/ml une douzaine de jours après le dernier accouplement et qui va le maintenir à ce niveau pendant 56 à 68 jours. Durant ce laps de temps, le taux de prolactine augmente lentement, y compris chez quelques femelles non gravides dont le taux de progestérone dans le sang a pu s'élever durant la période précédente (Concannon-1977).

L'anoestrus

Il concerne l'absence de tout fonctionnement hormonal pouvant conduire à une gestation et touche toutes les louves au-delà de la période des accouplements, c'est à dire entre juin et décembre, qui devient une période de tranquillité endocrinienne.

Fécondation, Gestation et mise-bas

On sait peu de choses sur la maturation ovocytaire et la fécondation chez le loup mais ce qu'on connaît sur le chien s'applique probablement ici. La fécondation doit attendre la maturation des ovocytes qui ne deviennent matures que quelques jours après l'ovulation qui se produit elle-même environ deux jours après la montée de la progestérone. La vie fertile des ovocytes matures dure probablement deux à trois jours puisque les accouplements survenant à la fin de l'œstrus, c'est à dire 7 à 8 jours après le pic hormonal sont souvent productifs.

Chez la chienne, il a été observé que des accouplements neuf à dix jours après le pic hormonal de progestérone aboutissaient rarement à la gestation mais pouvaient conduire à des portées pauvres de un à deux chiots après 55 à 57 jours de gestation et que ceux se situant plus de deux jours avant ce pic étaient rarement fertiles et aboutissaient à des gestations de 68 jours ou plus. Il a été également observé que les spermatozoïdes pouvaient rester dans l'appareil reproducteur de la femelle pendant 6 à 7 jours (Concannon-1983).

La gestation dure en moyenne 63 jours (plus ou moins 2) chez la louve et plutôt 65 jours (plus ou moins 1) chez la chienne. Un jour ou deux avant la mise-bas, le taux de progestérone redescend en dessous de 3 ng/ml et le taux de prolactine augmente sensiblement, la concentration étant à ce moment là significativement plus forte chez une femelle gestante que non gestante. Ce n'est qu'après le sevrage des petits que le taux de prolactine redescendra rapidement au taux de base d'à peu près 3 ng/ml. Une portée de louveteaux compte en moyenne de 4 à 6 petits. Il n'existe pas d'études détaillées sur le sex-ratio des louveteaux à la naissance mais il n'y a aucune raison de suspecter un ratio déséquilibré même si, à l'âge adulte, la tendance semblerait pencher en faveur des mâles (Mech(1970).

Diagnostic de gestation

La gestation peut être diagnostiquée chez les chiennes grâce à une variété de tests mécaniques : le gonflement utérin est généralement palpable après 20 à 25 jours ; les ultrasons peuvent détecter les cavités amniotiques vers 19 à 22 jours et les battements de cœur des fœtus vers 22 à 25 jours. La radiographie peut détecter les squelettes vers 45 à 48 jours. Etant donné que dans la phase post œstrus, les louves en gestation ou non ont des profils endocriniens semblables, le diagnostic de gestation basé sur des concentrations d'hormones telles que la progestérone peut prêter à confusion. La gestation (mais pas la viabilité des fœtus) peut également être envisagée positive rétrospectivement par l'examen des trompes utérines pour les emplacements d'attaches du placenta (Rausch-1967). Enfin, la mesure prise sur les mamelles peut démontrer une différence entre des femelles qui se sont accouplées ou non. La mamelle inguinale par exemple a un diamètre d'environ 1,5 cm chez les louves porteuses de louveteaux alors que chez les autres elle n'est que de 0,6 cm.

Réussite de la reproduction

Bien qu'une meute de loups puisse comprendre plusieurs femelles reproductivement matures, une seule femelle de haut rang s'accouple généralement avec un seul mâle reproducteur, leader du groupe (Mech et Boitani-chap.1, Fuller-chap.VI). Les études sur des meutes en captivité pour déterminer les causes d'échecs de la reproduction impliquaient le comportement social de l'inhibition chez les animaux subordonnés. Cependant, dans une meute où cinq femelles entraient régulièrement en œstrus sans se reproduire, la situation changea dès que des circonstances favorables se produisirent par la disparition du mâle reproducteur leader et conduisit à des accouplements marginaux avec les parents et entre parents proches.

La suppression physiologique de la reproduction peut toutefois survenir dans un état de fort stress. Des louves adultes de la vie sauvage mises en captivité sont restées en situation d'anoestrus durant deux ans (Seal-1979). La même situation de blocage a également été observée chez d'autres espèces, y compris les humains, et les hormones élaborées par l'axe hypophyse / hypothalamus ont été impliquées comme causes de cette suppression de l'œstrus (Christian-1971). Ce même stress peut toutefois provoquer une sécrétion de progestérone à partir de la glande

médullosurrénale qui produit l'adrénaline et qui pourrait servir au maintien d'une gestation dans des conditions naturelles défavorables.

L'alimentation joue également un rôle important dans la possibilité de suppression de la reproduction lorsqu'elle interagit avec les facteurs sociaux. Dans certains cas, une femelle devenue gestante peut apparemment ne pas réussir à mener à terme sa gestation par la résorption fœtale due à des contraintes nutritionnelles sévères (Hillis et Mallory-1996).

PHYSIOLOGIE DE LA CROISSANCE ET DU DEVELOPPEMENT

L'énergie est nécessaire à toute forme de vie pour survivre, se développer et se reproduire. Une partie de cette énergie, absorbée sous forme de nourriture, est utilisée pour maintenir le processus de base de la vie (respiration, circulation sanguine, régulation de la température). Le surplus est alors utilisé pour la croissance et la reproduction. Dans ce chapitre, nous allons explorer ce que nous connaissons des facteurs qui affectent la consommation de nourriture, la dépense d'énergie et le métabolisme du loup, ses besoins nutritionnels et les soins apportés aux louveteaux, jusqu'aux bases biochimiques des stratégies développées pour se nourrir.

Lactation et sevrage

Les louveteaux sont généralement sevrés vers l'âge de huit semaines même s'ils continuent quelques temps encore à solliciter l'allaitement de leur mère (Young-1944, Packard-1992, Hayssen-1993). Il semble que le lait de la louve soit identique à celui de la chienne mais peut-être plus riche en protéines et plus pauvre en matières grasses (Tab. 7.3).

Rôle de la prolactine

La prolactine produite chez les deux sexes sur un rythme circannuel basé sur la durée des jours est nécessaire, non seulement pour le développement des vaisseaux et des lobules des glandes mammaires, mais aussi pour la maintien de la lactation chez la mère, le développement des comportements parentaux et le développement des louveteaux (Anderson-1970). Il n'y a donc rien de surprenant à ce que même les mâles d'une meute témoignent d'un comportement parental sous la forme du nourrissage des petits après leur sortie de la tanière ni à ce que la louve gravide sollicite le même comportement de quémandage envers son compagnon avant la mise-bas. Le rythme circannuel de la prolactine est probablement associé également à la mue des individus qui perdent en général leur fourrure au printemps et retrouvent leur épais pelage à l'entrée de l'hiver, lorsque le taux de prolactine diminue, en liaison avec la fonction probable d'autres hormones telles que la mélatonine.

Tableau 7.3 : Composition et caractéristiques du lait d'une louve

Total des solides	23,50%
Eau (par différence)	76,50%
Matières grasses	6,60%
Autres solides (par différence)	16,90%
Déchets (cendres)	1,35%
Lactose	2,95%
Protéines	12,40%
Poids spécifique	1,012
Ph	6,23
Calories	144kcal/100gr

Croissance et développement des louveteaux

A la naissance, les poids des louveteaux se situent entre 350 et 500 g, ils naissent sourds et aveugles et leur pelage est généralement de couleur foncée même chez les sous-espèces les plus claires. Leurs oreilles sont tombantes et petites, leur museau est court. Ils ne commenceront à ouvrir les yeux que vers 12 à 14 jours, ceux-ci étant bruns ou parfois bleuâtres et virant, sauf quelques exceptions, de nouveau vers le brun ou le jaune doré durant la croissance (Mech-1970). Selon les contrôles opérés par Pulliainen (1965) sur des meutes en captivité, il semble apparaître 3

périodes importantes dans le développement des louveteaux : **(1)** une première période allant de 1 à 14 semaines dite de croissance maximum (160 g/j pour les femelles et 200 g/j pour les mâles); **(2)** une période allant du 4^{ième} au 7^{ième} mois, dite de croissance rapide (100 g/j pour les 2 sexes) et **(3)** une période allant du 8^{ième} au 13^{ième} mois, dite de croissance lente (40 g/j pour les femelles et 50 g/j pour les mâles). La croissance se termine vers 14 mois, quand les points de croissance (épiphyse et diaphyse) du radius et du cubitus fusionnent (Rausch-1967) mais chaque individu continuera de prendre du poids et du volume par apport de graisses et développement des muscles.

Il est cependant difficile d'extrapoler ces mesures à des louveteaux nés à l'état sauvage dont le développement général est directement lié aux possibilités journalières de nourrissage. Dans le N.E. du Minnesota par exemple, au cours d'une période de déclin des proies, le niveau de croissance chez des louveteaux entre 8 et 28 semaines variait de 50 g à 230 g/j, certains d'entre eux ne pesant que 15 kg à 7 mois (Van Ballenberg-1975). A l'inverse, un louveteau né en 1997 dans une meute de la population réintroduite du Yellowstone bénéficiant d'une alimentation abondante et capturé en mars 1998 pesait près de 50 kg (Smith-comm. pers.). Naturellement, le processus de développement physique des louveteaux tel que le remplacement des dents de lait évolue généralement en parallèle avec la prise de poids. Dès que la dentition définitive est en place (entre 6 et 7 mois), celle-ci commence néanmoins à s'user mais le degré d'usure varie considérablement en fonction du mode alimentaire. Dans des conditions relativement normales d'alimentation, le niveau d'usure de la dentition permet une évaluation relativement correcte de l'âge d'un animal (Fig. 7.2 et 7.3) (Gibson-2000).

Taux métabolique basal (TMB)

La rapidité avec laquelle grandit un loup est fonction de nombreux facteurs tels que la génétique, l'alimentation ou encore l'état physique et la résistance aux maladies. Toute alimentation est nécessairement transformée ainsi en énergie elle-même nécessaire pour soutenir tout le processus de la vie. Quand cette énergie apportée par les substances absorbées fait défaut, les tissus corporels sont utilisés en remplacement et l'animal se consume littéralement lui-même pour obtenir l'énergie nécessaire à sa propre survie. Le métabolisme est la somme de tous les changements chimiques se produisant dans les tissus (l'anabolisme pour l'assimilation et le catabolisme pour la dégradation). L'énergie des carbohydrates, des graisses et des protéines est libérée par oxydation, le Joule (J) est l'unité standard d'énergie utilisée en la matière et, à titre d'exemple, la valeur moyenne des différentes classes de nourriture pour un mammifère est de 0,98 J/g pour les carbohydrates, 2,22 J/g pour les graisses et 1,05 J/g pour les protéines.

Le taux métabolique basal (TMB) d'une espèce permet d'analyser quantitativement les interactions prédateurs/proies et de comprendre comment un animal répond à son environnement. Ce TMB représente essentiellement le métabolisme d'un animal au repos dans un environnement thermique neutre et est donc, dans ces conditions, raisonnablement uniforme. Chez les loups, le TMB vaut en moyenne 158 Kj/heure, 172 pour les mâles adultes, 153 pour les femelles adultes et 142 pour les louveteaux.

Facteurs affectant le TMB

La taille de l'individu affecte évidemment le TMB. Bien qu'une souris produise un volume de chaleur plus petit qu'un éléphant, elle produit proportionnellement plus de chaleur par unité de poids car son TMB est plus élevé. Le niveau métabolique des animaux adultes à sang chaud, de la souris à l'éléphant, est exprimé par la formule **N= 293 kj/Poids^{0,75}/jour**. Si les animaux dépensent de l'énergie en proportion de leur poids élevé à la puissance 0,75, ils ont besoin d'une énergie alimentaire sur la même base ; les petits animaux ont donc besoin de plus de calories par kg de poids que les grands (par exemple pour un loup de 35 kg et une souris de 0,150 kg, les besoins énergétiques rapportés à 1 kg de poids par heure seront respectivement de 4,8 Kj et 5,4 Kj). Le rythme cardiaque et la température corporelle sont, en ce sens, des indicateurs du TMB et on peut noter que les petits animaux ont un rythme cardiaque et une température plus élevés que les plus grands (Tab. 7.4). Or, se nourrir (principalement de protéines) augmente le TMB et la production de chaleur (par exemple chez le loup, le TMB augmente après un nourrissage et reste au taux de 233 Kj/h approximativement 15 heures après le nourrissage (Okarma-1987)). Le tonus musculaire contribue pour environ 20% de la production de chaleur. Durant un exercice vigoureux tel que la course poursuite derrière une proie, la consommation d'oxygène peut augmenter de 20 fois tandis que la dépense d'énergie peut augmenter d'une centaine de fois. La différence entre ces deux mesures représente une « créance d'oxygène » qui sera « remboursée » par un taux continu élevé de consommation d'oxygène après que l'exercice ait pris fin.

Les températures extrêmes affectent également le TMB des loups habitant des écosystèmes qui varient du froid arctique à la chaleur des déserts arides. La température corporelle moyenne qu'un loup essaie de conserver par association de processus chimiques et physiques est de 39,6° (Kreeger-1990) et les louveteaux sont capables de réguler leur propre température très tôt. Quand la température ambiante chute, les loups se pelotonnent pour réduire la surface exposée au froid et pour augmenter l'efficacité du réchauffement de leur fourrure grâce à l'érection des poils. De plus, les vaisseaux sanguins périphériques se contractent, ce qui tend à diminuer les échanges thermiques (Henshaw-1972). Cependant, si les membres de l'animal sont éloignés du noyau central de production de chaleur et ont une grande surface exposée au froid, ils ont tendance à provoquer une perte de chaleur. Pour réduire cette perte, un processus d'échange thermique existe naturellement par le côtoïement des artères et des veines profondes des organes externes et des membres, où le sang refroidi en surface capte la chaleur du sang artériel avant son retour au cœur.

Pour les animaux exposés aux froids extrêmes de l'arctique et dont le processus ne serait pas capable à lui seul d'éviter le gèle des extrémités, il s'est développé un mécanisme supplémentaire de prévention qui consiste en l'irrigation directe du plexus cutané des coussinets par une des artères du pied. Ce plexus conserve une température des pattes juste au dessus de la limite de gel des tissus (1° en dessous de zéro) (Henshaw-1972). En dessous de cette température limite, les loups peuvent générer une chaleur interne grâce à l'exercice et aux frissons et le système endocrinien (hormones thyroïdiennes, hormones de croissance et adrénaline) accroît la production métabolique de chaleur.

A l'inverse, quand la température ambiante est très élevée, les loups peuvent chercher un abri dans un environnement plus frais, se rafraîchir directement ou produire le halètement caractéristique des Canidés qui évacuera une partie de la chaleur corporelle. Si cette stratégie n'est pas disponible, la vasodilatation cutanée augmentera et élèvera la température de la peau et l'échange thermique se fera par convection directe avec l'air ambiant. De plus, une partie de la chaleur sera dissipée par transpiration via les glandes sudoripares des pieds même si les loups en possèdent relativement peu par rapport aux chiens (Sands-1977), ce qui pourrait d'ailleurs servir à minimiser un possible handicap provenant de la transpiration gelée.

Les loups des déserts ont généralement un TMB plus élevé en été qu'en hiver. Ils doivent en effet évacuer une quantité substantielle d'eau pour maintenir une température corporelle constante et leur mobilité leur permet des déplacements relativement rapides pour trouver de l'eau. Néanmoins, les loups sont généralement mieux adaptés au froid et aux climats tempérés qu'aux grandes chaleurs désertiques et, historiquement, ils ne vivent pas au sud de 12° de latitude Nord (Young et Goldman-1944).

Fig. 7.2 : Degré d'usure progressive des incisives et des canines d'un loup entre 2 et 12 ans. L'usure progresse typiquement sur les incisives supérieures et inférieures. A l'âge de 10 ans, il ne reste plus que 5mm environ d'émail. Au même âge, les canines sont réduites de 30 à 40%. Au delà de 12 ans, les incisives peuvent être usées jusqu'à la ligne de gencive (gum line) et les canines d'environ 50%;

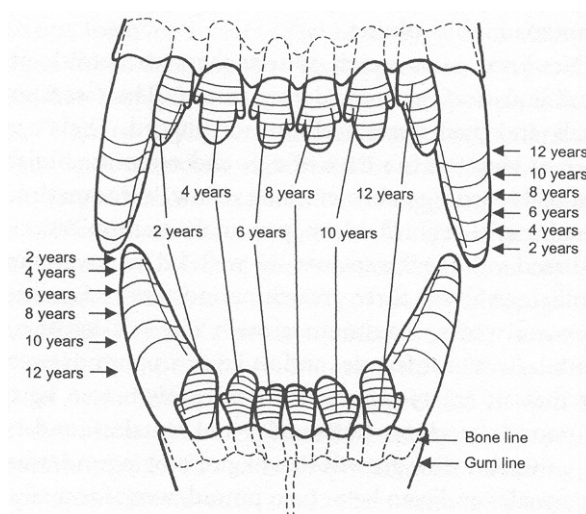
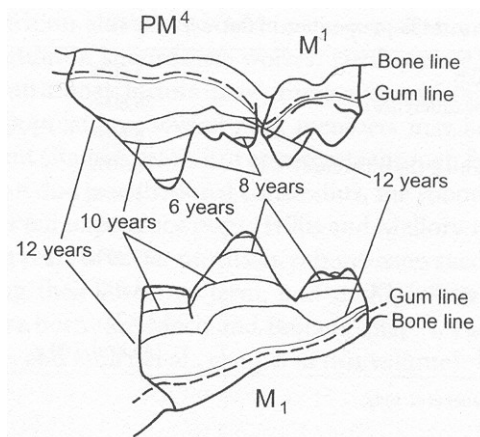


Fig. 7.3 : Degré d'usure progressive des dents mâchelières d'un loup (4^{ème} prémolaire supérieure et 1^{ère} molaire inférieure) entre 2 et 12 ans. L'usure est visible sur les proéminences principales et le profil s'écrase légèrement jusqu'à 6 ans. L'usure sur la cuspe postérieure de la dent du bas est le résultat de l'occlusion de la 1^{ère} molaire supérieure, non de la mâchelière supérieure. (Bone line= ligne de l'os).



Taux métabolique d'un loup en activité

Alors que le TMB exprime la dépense d'énergie dans un état uniforme de repos, il est utile de pouvoir le comparer maintenant avec le taux métabolique d'un animal loup en activité sur le terrain (TMA) qui comprend le TMB bien sûr, auquel il faut ajouter la maintenance en vie (stockage des graisses), la thermorégulation et l'énergie nécessaire à son activité (reproduction, déplacements, alimentation...).

Pour un loup pesant 37 kg, l'estimation du TMA est d'environ 740 KJ/h (Nagy-1994). Si l'on rapporte ce chiffre de 740 KJ/h à celui du TMB estimé plus haut (172 KJ/h), on peut noter que le ratio TMA/TMB est égal à 4,3, c'est à dire qu'il faut à un loup en activité 4,3 fois plus d'énergie qu'à un loup au repos. Il apparaît ainsi que, comparativement à d'autres mammifères, ce ratio est en moyenne plus élevé de 1,3 point, soit 30% de plus. Ces données suggèrent donc que les loups travaillent plus durement que la moyenne des autres mammifères pour obtenir leur nourriture quotidienne (Nagy-1999).

Tab. 7.4 : Rythme cardiaque et température du corps relevés sur 4 loups (2 mâles et 2 femelles) par radio-télémetrie dans des circonstances diverses.

Activité	Rythme cardiaque (b/mn)	Température (°C)
Sommeil	56 + ou - 3	39,6
Au repos	84 + ou - 5	39,7
En activité	123 + ou - 7	39,7
Pendant le nourrissage	138 + ou - 5	40
Durant des interactions	159 + ou - 11	39,6
Durant une poursuite	253 + ou - 10	40,2

Nutrition

Dans la nature, les loups tuent sporadiquement des proies souvent plusieurs jours après leur dernier repas. Au cours de cette période de jeûne, ils sont en phase de catabolisme qui aboutit à une perte de poids et plusieurs jours peuvent passer avant qu'ils ne mangent à nouveau après s'être déplacés pour trouver de la nourriture. Quand ils réussissent à attraper une proie, ils se gavent en absorbant le maximum de nourriture dans le minimum de temps, ce qui peut les entraîner à engloutir parfois plus de 15% de leur propre poids au cours d'un seul repas. Lorsque les températures extérieures descendent en dessous d'un seuil critique, les animaux ont besoins de brûler des graisses pour maintenir leur température interne. C'est ainsi que chez les loups de l'arctique, la concentration d'acides gras dans le sang est majorée de deux à trois fois par rapport à d'autres loups des zones tempérées (Schultz et Fergusson-1974).

Quand les loups se nourrissent, ils emmagasinent, principalement en automne et en hiver, des graisses sous la peau, autour du cœur, des intestins et des reins ainsi que dans la moelle des os. Au cours d'un jeûne prolongé, cette graisse est mobilisée pour la production énergétique de l'individu et c'est en premier la graisse sous-cutanée qui sera utilisée, puis celle des organes internes et enfin celle de la moelle osseuse (Seal-1987). Des analyses poussées ont montré qu'au cours d'un jeûne de plus de dix jours, les loups perdaient 7 à 8% de leur poids, à peu près la moitié en eau, ¼ en graisse et ¼ en protéines/déchets. Ce pourcentage de pertes était cependant récupéré après seulement deux jours de nourrissage copieux (Kreeger-1997).

Enfin, l'eau est également d'un apport vital pour la survie des loups, au même titre que la nourriture. Difficile à extraire dans les zones froides de l'arctique, elle demande une grande dépense d'énergie pour être extraite de la glace ou la neige. Les loups n'économisent cependant pas une quantité suffisante d'énergie en supprimant la prise d'eau et ils doivent continuer à ingérer de la neige même durant un jeûne prolongé.

MENACES POUR LA SURVIE

La vie n'est pas facile pour les loups. L'animal doit localiser et tuer des proies avec une certaine régularité pour ne pas mourir de faim. Il doit survivre dans des conditions climatiques extrêmes et souvent dans des situations de désastres écologiques. Il doit encore survivre aux maladies causées par des parasites viraux, bactériens et externes qui, s'ils ne le font pas mourir directement, peuvent affaiblir son aptitude à la chasse. Ce chapitre évoque ces menaces.

Maladies parasitaires

Les loups hébergent des parasites internes (endoparasites) et des parasites externes (ectoparasites). La plupart de ces parasites vivent dans et sur l'animal, d'une manière qui ne tue pas leur hôte, mais qui permet aux deux de survivre. Les loups tolèrent en ce sens un large éventail de ces parasites, souvent sans mal. Mais lorsque des facteurs aggravants tels que la malnutrition ou une maladie virale affaiblissent l'animal, les effets peuvent devenir graves voire fatals pour le porteur.

Parasites protozoaires

Les protozoaires sont des animaux unicellulaires dans lesquels le métabolisme et la locomotion sont réalisés par des organes à l'intérieur de la cellule. Plus de 30.000 espèces ont été répertoriées. Même si la plupart d'entre eux infectant le loup ne l'affectent pas, la santé de l'individu et sa condition physique peuvent en prédisposer quelques-uns à devenir des agents pathogènes.

Citons parmi ces parasites protozoaires *la coccidie* qui fut identifiée chez deux louveteaux de la FNS du Minnesota en 1997 probablement infectés par l'intermédiaire de fèces de chiens ; *le taxoplasme* trouvé chez un loup de la FNS également, *le sarcocystis*, détecté chez des loups de Russie contaminés par la consommation de proies porteuses du parasite mais sans grand danger pour les carnivores ; et encore *le babésia* (en Inde) ; *le giardia* (en Amérique du Nord) qui touche les chiens plus que les loups qui ne souffrent quasiment pas des conséquences anémiques de sa présence.

Les helminthes

Dont 3 formes particulières infestent généralement les loups : les trématodes (vers plats tels la douve), les cestodes (vers plats tels les ténias) et les nématodes (les vers ronds).

***Les trématodes** : plusieurs espèces de douves parasitent le loup. Elles possèdent des ventouses, des crochets ou des pinces pour s'amarrer aux organes internes et ont un cycle de développement chez des hôtes intermédiaires. En général, la douve adulte qui est hermaphrodite dépose ses œufs dans les fèces de loups, une larve éclôt et parasite une limace par exemple dans laquelle elle se développera et d'où émergera finalement le parasite sous la forme de cercaire qui, ingérée par un hôte peut être ingérée ensuite par un prédateur où elle migrera jusqu'au site ciblé, le foie en l'occurrence. Citons parmi les trématodes *l'Alaria* qui migre vers les intestins après ingestion ; *Le Métarchis conjonctus* dont la larve se développe dans le foie des poissons.

***Les cestodes** : plus connus sous le nom de ténias, sont communs chez le loup essentiellement parce que celui-ci se nourrit d'ongulés qui hébergent leurs larves. Le corps du ver se compose de la tête (scolex) qui est équipée de crochets d'amarrage à la paroi intestinale et d'un strobile formé d'un ensemble de segments dont chacun est hermaphrodite. Les segments gravides se détachent seuls ou en groupes et sont déposés dans les excréments du loup où ils se décomposent dans l'environnement pour libérer les œufs. Un hôte intermédiaire ingère un œuf, après éclosion la larve pénètre la paroi intestinale et se développe sous la forme de cysticerque, puis finira à la première occasion dans l'intestin du prédateur, lorsque l'hôte sera mangé.

Même s'ils causent peu de mal aux loups, les ténias peuvent avoir un effet de blocage intestinal ou provoquer une réaction allergique ou une irritation de la muqueuse. Mais dans la plupart des cas, l'infestation larvaire de l'hôte intermédiaire est beaucoup plus grave : par exemple, le cysticerque de *l'échinococcus multilocularis* déclenche des pathologies qui peuvent détruire le foie, y compris celui de l'homme, car la maladie est transmissible (echinococcose) et sans remède efficace pour détruire les larves.

A toutes choses malheur est bon, les effets pathologiques de l'échinococcus granulosus qui infestent les poumons des élans et diminuent leur résistance physique prédisposent ces derniers à une prédation plus efficace par les loups (Mech-1966).

***Les nématodes** : ou vers ronds, sont un groupe différent de parasites avec plus d'une trentaine d'espèces répertoriées susceptibles d'infester le loup. Ce sont des vers allongés, non segmentés, qui vivent dans l'intestin mais aussi dans d'autres organes tels que le cœur et les reins. Leur cycle de vie peut être simple (un seul hôte définitif) ou plus complexe (un ou plusieurs hôtes intermédiaires). Les pathologies déclenchées par la présence du parasite peuvent provoquer une anémie chez le chien mais on ne connaît pas de cas graves survenus chez des loups à l'état sauvage.

Parmi les plus connus, citons *le Toxocara canis*, un ver parasite qui peut se transmettre aux louveteaux par une mère infestée ; le ver géant du rein (*dioctophyma rénale*) dont la présence peut conduire à la destruction complète du tissu fonctionnel ; le ver du cœur (*dirofilaria immitis*) que l'on trouve dans le ventricule droit et dont les œufs, déposés dans le sang par les piqûres de moustiques, sont transmis ensuite à un hôte définitif ; et le *Trichinella spiralis*, un petit nématode commun pénétrant le tissu musculaire mais qui provoque rarement la maladie (trichinose) même avec des taux d'infestation de près de 50% relevés sur des loups en Russie (Semov-1971).

Diagnostic et traitements endoparasitaires

La plupart des infections d'endoparasites chez le loup sont diagnostiquées par les examens microscopiques des fèces ou du sang et par des études sérologiques. Plusieurs produits vermifuges sont disponibles pour traiter les infestations mais, à l'exception des traitements pouvant être appliqués sur des animaux en captivité, aucune étude n'a encore démontré leur efficacité (ou leur utilité) chez les loups sauvages.

Diagnostic et traitements ectoparasitaires

Une variété de parasites arthropodes comprenant les puces, les tiques, les mites et les poux, voire les moustiques, peuvent rendre la vie difficile aux loups. Certains sont irritants, quelques-uns sont potentiellement dangereux, voire mortels dans certains cas. Parmi ces derniers, et même si la tique peut transmettre une maladie bactérienne grave du

sang (la piroplasmose), l'ectoparasite le plus nuisible au loup est sans doute *le sarcopte*, responsable de la gale sarcoptique qui se répand par contact direct entre les hôtes. A tous les stades de sa vie (larve, nymphe, adulte), mais à l'exception de l'œuf, il peut s'enfouir sous la peau. La plupart des tunnels creusés dans l'épiderme sont le fait des femelles fertilisées qui y pondent leurs œufs. La maladie provoque un prurit contagieux, la chute des poils, la formation de croûtes et, à un stade avancé, tout le corps est touché et peut entraîner la mort du porteur (Sweatman-1971). Plusieurs cas ont été diagnostiqués dans des populations de loups au Canada (Cowan-1947), dans le Wisconsin et le Michigan entre 1992 et 1993 (Service des ressources naturelles).

Les maladies virales

*La rage : C'est une maladie infectieuse grave du système nerveux central (causée par le virus rabique) qui persiste avant l'issue fatale comme une infection des glandes salivaires chez les Carnivores. Bien qu'elle ait été observée chez les loups, ceux-ci ne sont pas considérés comme un vecteur principal de l'épidémie sauf peut-être en Inde et dans la partie orientale du bassin méditerranéen. La maladie est presque toujours transmise par morsure de l'animal infecté, cependant, la transmission a déjà été démontrée chez des chauves-souris par les voies respiratoires (Constantine-1962). La période d'incubation de la maladie varie de 1 à 3 semaines chez le chien (Cherkassky-1988), de 1 à 2 mois chez les humains (Hattwick-1982) mais peut être beaucoup plus courte dans le cas de morsures profondes (Rausch-1973).

Faute d'observation sur des loups sauvages où les signes d'infection sont très anecdotiques, nous savons néanmoins qu'il existe deux formes à cette maladie : une forme « paralytique » caractérisée par une paralysie de la gorge, la perte de la voix, une salivation abondante et une paralysie générale entraînant la mort. Et une forme « furieuse » qui se développe en trois étapes : une phase prodromique durant laquelle l'animal présente un comportement anormal, une modification de la voix et une augmentation de la salivation ; une phase d'excitation où l'animal devient très agité, attaque des objets inanimés, d'autres animaux et des humains ; puis une phase paralysante où il perd la voix, où les mâchoires se bloquent et où la paralysie finale le conduit à la mort.

Les effets de la rage sur une population de loups sauvages peuvent propager l'épizootie à d'autres meutes par des individus qui deviennent instables et qui se déplacent beaucoup, puis conduire à un déclin de population qui, lui-même, conduira alors à une sorte d'autolimitation de la maladie au fur et à mesure de la mort des individus porteurs qu'il faudra éliminer puisqu'il n'existe pas de traitement clinique de la maladie. Le diagnostic de la rage ne peut être fait que par un examen direct du cortex cérébral pour en rechercher la présence de corps de Néгри ou encore par la recherche par les anticorps fluorescents. Il existe un vaccin antirabique qui traite généralement les chiens et que l'on peut utiliser pour les loups en captivités mais aucun rapport n'a encore démontré son efficacité.

*La maladie de Carré : C'est une maladie des Carnivores (causée par un paramyxovirus) connue en Europe depuis le milieu du 16^{ième} siècle et qui est aujourd'hui un problème concernant les chiens dans le monde entier. Les comptes rendus de cette maladie dans la vie sauvage sont cependant rares et la plupart des informations concernant son existence chez les loups proviennent des analyses sérologiques qui témoignent de l'exposition au virus mais ne révèlent que peu de choses de son épidémiologie. En Amérique du Nord, la prévalence de la maladie chez les loups est d'environ 17% mais un désaccord subsiste sur le fait de savoir si elle est une enzootie ou si elle est sporadiquement introduite dans la vie sauvage par des chiens contaminés (Brand-1995).

Malgré quelques cas enregistrés au Canada (Carbyn-1982) et en Alaska (Bailey-1984), on pense généralement que la maladie n'est pas un facteur essentiel de mortalité chez les loups qui, bien qu'exposés au virus, n'en continuent pas moins de démontrer un bon niveau de croissance de populations. Son traitement sur les chiens au moyen d'un vaccin préventif donne de bons résultats mais l'expérience a montré qu'une vaccination déjà difficilement réalisable dans la nature pouvait également aboutir à une réversion du virus vers une forme plus virulente et provoquer la maladie comme ce fut le cas pour des furets et des petits pandas (Budd-1981).

*La parvovirose : C'est une infection relativement nouvelle de l'organisme découverte dans les années 1970 qui provoque des épizooties gastro-intestinales graves et des myocardites chez le chien. Le virus peut être véhiculé par les insectes ou se transmettre directement par contact avec les fèces ou les vomissements d'un animal infecté. La preuve de l'infection a été constatée chez des loups du Minnesota (Goyal-1986), du Michigan (Peterson-1995) et d'Italie (Guberti-1996) ainsi que chez des loups en captivité (Mech-1986).

Dans les années 1980 à 1988, l'infection virale a touché la population de loups de l'île Royale et un effondrement de la population fut noté durant cette période avant qu'apparaissent les premiers signes d'un rétablissement conséquent à partir de 1992 (Peterson-1995), cet effondrement coïncidant avec une apparition de la maladie chez de nombreux chiens du Michigan. En désaccord avec cette étude de terrain, Mech et Goyal (1995) ont proposé une autre analyse basée sur le fait que le déclin dans le recrutement des louveteaux durant cette période pouvait être compensatoire d'autres facteurs de mortalité (dus à des conflits intraspécifiques ou à la famine) qui auraient restreint la population avant l'épizootie.

*L'hépatite infectieuse : C'est une maladie qui touche plus généralement les chiens et les renards et dont les premiers symptômes sont comparables aux effets de la maladie de Carré. La transmission du virus (l'adénovirus) se fait par contact direct avec l'écoulement de l'appareil respiratoire, la salive, l'urine ou les fèces. Elle provoque en effet des troubles digestifs, des selles sanguinolentes et une forme d'anorexie qui, faute de soins, peut conduire au coma et à la mort. Même si la maladie chez les loups peut provenir d'une exposition à des chiens infectés, il n'y a pas de preuves formelles de cette transmission et elle est censée être enzootique dans les populations de loups.

Les maladies bactériennes

*La brucellose : C'est une maladie fortement contagieuse répandue dans le monde des ongulés et des carnivores et qui provoque des métrites et des mastites. L'agent pathogène chez les loups est le « *brucella suis type 4* » qui infeste généralement les caribous et les rennes et le « *brucella arbotus type 1* » qui infeste les élans et les bisons. Probablement que les loups en sont contaminés lorsqu'ils s'attaquent à ce type de proies. Chez les louves gestantes expérimentalement infectées, la bactérie ne provoque aucun des signes cliniques apparents chez les adultes (Miller-1981) cependant, sur les huit louveteaux nés de deux portées, six moururent peu de temps après la naissance et les deux autres dans les 24 heures.

L'infestation bactérienne chez des loups a été notée plusieurs fois en Alaska (Neiland-1970, Ballard-1987), au Canada (Brand-1995) et en Russie (Zabrodin-1970) mais l'échelle de prévalence de la maladie reflétait plus probablement celle des troupeaux de caribous sur lesquels les loups exerçaient leur prédation. Aucune étude n'a d'ailleurs mesuré les effets de cette maladie sur les loups.

*La leptospirose : Essentiellement transmise par les rats et les souris, la maladie est fréquente dans les régions marécageuses. Chez le chien, elle peut provoquer une gastro-entérite hémorragique ou certaines néphrites pouvant conduire à la mort lorsque les reins sont touchés. La transmission se fait par contact direct avec l'urine d'un animal porteur ou par le simple fait de manger une proie infestée. La maladie semble peu répandue chez les loups où il a été noté une séroprévalence de 1% en Alaska et de 11% dans le Minnesota avec cette observation toutefois que près des fermes d'élevage, la séroprévalence était quasiment doublée par rapport à la vie sauvage d'ailleurs.

*La piroplasmose : Causée par un parasite du sang (le piroplasma) transmis par les tiques, la piroplasmose est une maladie grave qui provoque la destruction des globules rouges, accompagnée d'une coloration brune caractéristique de l'urine. Les premiers symptômes sont la perte d'appétit, des difficultés à se déplacer et une température élevée. Elle n'a cependant pas été notée chez les loups au delà d'une séroprévalence de 3% dans le Minnesota. Transmissible à l'homme également par le même vecteur des tiques (maladie de Lyme), elle peut être responsable d'avortements et de mortalité fœtale chez les personnes infestées mais le traitement est efficace lorsque la maladie est détectée très tôt.

EVALUATION DE L'ETAT DE SANTE

Hématologie et sérologie

La plus grande partie des thèmes développés ci-dessus sur la physiologie et les maladies animales est basée sur les découvertes révélées par des échantillonnages de sang prélevés sur des animaux sauvages ou en captivité. Une analyse de sang peut en effet nous dévoiler l'âge, le mode alimentaire, le statut reproducteur ou encore l'état de santé général d'un individu. Les échantillons de sang peuvent être obtenus facilement grâce aux veines céphaliques (pattes antérieures), fémorales, saphènes (pattes postérieures) ou jugulaires (cou). Le contrôle à long terme des paramètres du sang chez des loups en captivité a révélé un rythme circannuel constant dans les comptes d'hématies,

d'hémoglobine et d'hématocrites. La connaissance de tels rythmes est importante pour l'interprétation des données parce que les valeurs peuvent fluctuer.

Capture et manipulation des loups

Quelles que soient les circonstances, les raisons et la nécessité, les animaux doivent être capturés et manipulés avec soin. Pour l'anesthésie, on utilise généralement des drogues chimiques que l'on peut injecter après piégeage ou par tir direct avec une arme à air comprimé ou à balles à blanc. Il est cependant nécessaire de savoir maîtriser la composition chimique de l'anesthésiant tout autant que la localisation de la fléchette pour éviter de possibles perforations thoraciques ou abdominales, les meilleurs endroits étant les muscles de l'arrière train et les muscles de l'épaule.

Une des complications les plus communes durant l'anesthésie de loups sauvages est l'hyperthermie : la fuite et une course soutenue lors d'une poursuite génèrent en effet une chaleur supplémentaire que le loup anesthésié ne peut plus dissiper par le halètement en même temps que s'interrompt le mécanisme thermorégulateur. Dès qu'il est anesthésié, l'animal doit avoir les yeux bandés pour les protéger de la lumière et des antibiotiques devraient toujours lui être administrés pour prévenir une infection provoquée au point d'impact du tir.

De nombreuses drogues associées ont été utilisées pour l'anesthésie des animaux, chacune d'elle ayant ses avantages et ses inconvénients de paralysant neuro-musculaire (Ballard-1982, Kreeger-1989, Seal-1990). Celles qui sont toutefois le plus communément utilisées sont une association de cyclohexane (kétamine, tilétamine) et d'un tranquillisant (xylazine, zolazépan), bien que pour le réveil, il n'existe pas d'antagoniste au cyclohexane. L'utilisation d'opioïdes (narcotiques) n'est pas conseillée parce que ces drogues provoquent souvent des complications telles que la dépression respiratoire, qu'elles sont légalement contrôlées, ce qui impose des responsabilités supplémentaires à l'utilisateur, et parce qu'elles peuvent être mortelles pour les manipulateurs.

Conclusion

Nous avons aujourd'hui une bonne connaissance de la physiologie du loup même si nous avons encore beaucoup à apprendre. Mais pourquoi continuer à étudier le loup ? Certains maudissent l'animal, d'autres le déifient. Au fur et à mesure des études scientifiques, nous devenons cependant capables d'atténuer ces extrêmes et de placer le loup dans sa propre perspective. Vu de l'intérieur, le loup est un grand Canidé, prédateur intelligent doté d'une grande variabilité d'adaptations intéressantes, qu'elles soient biochimiques, neurales ou hormonales. Il n'est en tout cas ni gentil ni méchant ! Comme toutes les autres créatures, le loup s'acharne surtout à vivre et à survivre quotidiennement, à se reproduire, à élever ses petits et à transmettre ses gènes, et ce malgré toutes les oppositions d'une immense variété de facteurs que sont la malnutrition, les parasites, les maladies, les accidents et toutes les autres formes de la persécution humaine.

D'un point de vue physiologique, le cycle de vie du loup est en cela semblable à celui d'autres animaux, y compris les humains. Cependant, les loups, plus que d'autres animaux, ont tendance à « écorcher » quelque peu les limites d'un monde devenu trop confortable pour l'homme. Pour beaucoup d'entre nous, c'est une bonne raison pour poursuivre sa destruction. Mais pour beaucoup d'entre nous aussi, c'est une bonne raison pour apprendre de lui ce que nous pouvons, à l'intérieur et à l'extérieur. C'est aussi une bonne raison pour continuer à travailler à sa conservation.

CHAPITRE VIII : ETUDE DE LA GENETIQUE MOLECULAIRE DES LOUPS

Robert Wayne et Carles Vilà

Un loup sort de la forêt, en plein champ de vision, et plusieurs spectateurs le regardent fixement. Ils reconnaissent immédiatement l'animal comme étant un loup, grâce à sa taille, sa forme et à d'autres caractéristiques physiques. La nature précise de ces caractéristiques est naturellement déterminée par le caractère génétique du loup. Ses 78 chromosomes supportent les compléments mammaliens des gènes comprenant ceux qui sont spécifiques au loup en général et à chaque individu en particulier. Les gènes, chaînes complexes d'ADN composés de longues spirales de paires de nucléotides, fournissent ainsi des sources inépuisables d'informations précieuses sur la structure de l'individu. En appliquant les techniques moléculaires modernes qui permettent le séquençage spécifique de nucléotides sur une spirale d'ADN destiné à être lue, le caractère génétique exact des individus peut être décodé. Ce chapitre débat de la façon dont les techniques de la génétique moléculaire ont été appliquées à une diversité de questions sur les loups, allant des modèles individuels de liens familiaux jusqu'à la génétique des populations (Avize-1994).

Si nous souhaitons comprendre l'évolutions d'espèces étroitement liées ou même de populations et d'individus dans la même espèce, l'étude des caractéristiques génétiques offre plus d'avantages que des analyses similaires basées sur la seule morphologie, la physiologie ou le comportement. En premier, les changements nucléiques dans l'ADN où les variations des acides aminés dans les séquences de protéines représentent des événements rares, si bien que des individus qui partagent des mutations spécifiques le font souvent à cause d'un ancêtre commun. Deuxièmement, beaucoup de mutations de l'ADN qui sont testées par la technique moléculaire sont dites « silencieuses » (qui n'ont pas d'effets phénotypiques), aussi, les différences dans la relation naturelle parmi les taxons ne perturbent pas la reconstruction génétique basée sur ces techniques. En outre, un taux de mutation constant dans les taxons offre un moyen potentiel d'estimer le temps de divergence entre espèces ou entre populations. Troisièmement, les modifications génétiques sont, à quelques exceptions près, entièrement héréditaires et ne sont pas affectées par les facteurs environnementaux. Par conséquent, contrairement aux études morphologiques impliquant beaucoup moins de caractères et qui peuvent être modifiées par la pression de l'environnement, les études génétiques offrent un point de vue plus précis de l'histoire de l'évolution (Avize-1994).

APPROCHES GENETIQUES MOLECULAIRES

Les premières études de la variabilité génétique des populations de loups ont examiné la variation des allozymes. L'allozyme est une forme variée d'un enzyme qui a une activité similaire mais est différent par sa séquence d'acide aminé représentant différents allèles pour le même locus ADN. Les Canidés tels que le loup ont seulement des niveaux bas ou modérés de polymorphisme allozyme ; par conséquent, les études systématiques utilisant cette technique ne sont souvent pas définitives (Lorenzoni et Fico-1995). Des études plus récentes ont utilisé des séquences de variations nucléiques dans l'ADN mitochondrial (mt), estimées au moyen de techniques directes ou indirectes de séquençage. Les mitochondries étant les organites responsables de la production d'énergie dans les cellules, il se peut que des centaines d'entre-elles apparaissent dans une cellule, et donc que les gènes mitochondriaux soient plus nombreux que leur homologues nucléiques. Cette particularité facilite leur définition génétique. De plus, les séquences d'ADNmt ont un fort taux de mutation. Ce taux étant, chez les mammifères, 3 à 5 fois plus rapide que pour les gènes nucléaires (Avise-2000), il se peut que sur une portion du génome de taille équivalente, des espèces intimement liées accumulent des mutations d'ADNmt sans changements dans les gènes nucléaires. L'ADNmt étant seulement hérité de la mère, aussi n'y a-t-il aucune recombinaison possible. Par conséquent, l'analyse phylogénétique des séquences de L'ADNmt dans les espèces fournit-elle une histoire des lignages maternels qui peuvent être représentés comme un arbre phylogénétique à embranchement unique (Avize-1994). Cependant, les arbres phylogénétiques basés sur l'ADNmt n'ont rapporté l'historique que d'une série de gènes linéairement liés (Avise-1994). D'autre part, à cause de la petite taille de population effective (c.à d. le nb de

reproducteurs dans une population où les animaux se reproduisent d'une manière similaire), les niveaux de variabilité de l'ADNmt sont plus gravement affectés par le changement de taille des populations que ne le sont ceux des loci nucléaires.

Une approche généralement plus fiable implique les loci microsatellites (répétition en tandem de deux à six séquences de nucléotides) (Hancock-1999). Ces loci microsatellites sont plus souvent recherchés parce que les séquences répétées peuvent être décuplées et, de plus, chaque locus peut être répertorié séparément par différentes techniques. Cette méthode permet l'identification, pour chaque locus, des deux allèles hérités des parents. Puisque la moitié des allèles est partagée entre parents et enfants, la méthode permet une détermination fiable des liens familiaux. En conséquence, les données microsatellites peuvent être analysées par les approches génétiques traditionnelles sur les populations et développées par la codominance des loci (Bossert et Prowell-1998).

Récemment, les chercheurs étudiant le génome humain ont identifié des polymorphismes d'une seule nucléotide et des microsatellites sur le chromosome Y (Sundqvist-2001). Ces découvertes ont permis une vision nouvelle des types d'évolution qui complètent les études sur l'ADNmt maternellement hérité et sur les gènes nucléaires biparentalement hérités. En conséquence, les études du chromosome Y représentent un test indépendant pour les hypothèses basées sur les séquences mitochondriales ou microsatellitaires. Ces études sur le chromosome Y sont encore rares chez les autres espèces mammifères mais, avec le développement des marqueurs spécifiques canins, une nouvelle ligne d'études génétiques et phylogénétiques devient possible chez les loups (Olivier et Lust-1998).

ESPECES, SOUS-ESPECES ET ELEMENTS POUR LA CONSERVATION

Le concept biologique d'espèces maintient que la caractéristique unifiante des espèces est l'indépendance de la reproduction ou l'isolement par rapport à d'autres espèces (Mayr-1991). Cependant, l'isolement reproductif est difficile à évaluer pour des populations vivant dans différentes régions et des zones hybrides peuvent se former entre populations censées représenter des espèces distinctes. Ces problèmes sont encore aujourd'hui l'objet de longs débats entre chercheurs.

Opérationnellement, les espèces sont souvent définies comme entités morphologiquement et comportementalement distinctes (Nowak-1979). Cependant, le niveau de distinction morphologique séparant différents éléments taxonomiques (espèces, sous-espèces, populations) peut être quelque peu arbitraire et dépendant des mesures effectuées par les chercheurs. De plus, des populations morphologiquement distinctes peuvent s'entrecroiser. Des définitions prétendument objectives telles que le concept phylogénétique de l'espèce ont donc été développées, qui définissent l'espèce selon des caractéristiques susceptibles d'être diagnostiquées comme étant le reflet d'un ancêtre commun (Zink-1988). En combinant des concepts biologiques et phylogénétiques d'espèces, Avize et Ball (1990) suggèrent que les sous-espèces soient définies comme des populations qui vivent généralement dans différentes zones, qui ont une série de traits divergents/concordants, mais qui peuvent s'entrecroiser si les obstacles à la dispersion sont déplacés. Au contraire, les espèces sont définies comme des populations ayant une suite similaire de traits divergents/concordants, mais qui ne s'entrecroisent pas même si les obstacles à la dispersion sont enlevés.

Etant donné que les populations ayant des ancêtres exclusifs ont une longue histoire d'isolement génétique, leur protection préserve potentiellement des adaptations particulières, de même qu'un potentiel d'évolution pour former de nouvelles espèces (Moritz-1995). Des populations qui diffèrent par des fréquences d'allèles mais qui n'ont pas d'ancêtres exclusifs sont alors considérées comme unités de gestion qui pourraient être gérées séparément. Deux problèmes apparaissent cependant quand on applique ces définitions à des Canidés tels que les loups.

Le premier est que ceux-ci se dispersent sur de grandes distances et traversent des barrières topographiques pour trouver des partenaires et des territoires nouveaux, avec pour conséquence que le taux des courants génétiques est élevé et que les populations sont rarement longtemps isolées pour produire des embranchements réciproques dans leurs séquences mitochondriales. Même en évoluant rapidement, les locus microsatellitaires peuvent ne pas montrer de différenciations entre populations. Pour cette raison, la division des loups en sous-espèces ou autres unités génétiques peut être quelque peu arbitraire et trop se conformer à un type idéal spécifique. Le second problème concerne l'importance de l'hybridation. La taille d'une zone hybride reflète la distance de dispersion et le degré de sélection envers les hybrides. Si cette sélection est faible et les distances de dispersion importantes, l'hybridation interspécifique peut affecter la composition génétique d'une population sur une vaste zone géographique. Comme il en a été débattu plus avant, les études génétiques suggèrent une hybridation entre coyotes et loups et entre leurs

hybrides sur une grande partie des territoires nord-américains, notamment dans le S.E. du Canada et le N.E. des USA, avec pour conséquence que des populations physiquement distinctes peuvent réellement représenter des hybridations contenant des proportions variées de gènes d'autres espèces distinctes. La présence de telles populations contrecarrent fortement les efforts de la taxonomie du loup (Brown-2001).

SYSTEMATIQUE DES RELATIONS

La relation évolutive du loup vers d'autres Canidés a été reconstruite par les analyses phylogénétiques des séquences ADNmt. provenant des gènes. Le codage génétique du loup montre ainsi que le gène « loup » est un groupe monophylétique (ou clade) qui comprend aussi le chien sauvage d'Asie (le dhole : *Cuon alpinus*), le coyote (*Canis latrans*), le loup d'Abyssinie (*Canis simensis*), et le chacal (*Canis auréus*). A l'origine de *Cuon* et de *Canis*, on trouve un chien sauvage africain (*Lycaon pictus*), un clade composé de deux Canidés d'Amérique du Sud que sont le chien des broussailles (*Speothos vanaticus*) et le chien à crinière (*Chrysocyon brachyurus*). Par conséquent, même si le lycaon africain exerce sa prédation sur de grands mammifères comme le font les loups et le dhole, il n'est pas pour autant étroitement lié à l'une ou l'autre espèce.

Le chien domestique

L'espèce la plus proche du loup est le chien domestique (*Canis familiaris*). Un examen des séquences mitochondriales effectué sur 140 chiens et 162 loups a montré que le loup gris était l'ancêtre le plus probable du chien (Vilà-1997). Récemment, ce résultat a été confirmé dans une étude portant sur 650 chiens et 38 loups eurasiens (Savolainen-2002). Ces analyses contredisent donc les précédentes théories suggérant que le chacal pouvait être impliqué dans cette ascendance (Lorentz-1954, Coppinger et Schneider-1995). D'autres études ont pu montrer que *Canis latrans* et *Canis simensis* étaient également des proches parents du loup mais les valeurs de divergence de séquences sont plus élevées d'environ 4%, bien au dessus donc de la moyenne de 1,8% apparaissant entre chien et loup (Wayne-1999). Néanmoins, chiens et loups ne sont pas deux groupes monophylétiques, les études de Randi (2000) accréditant une origine multiple des chiens à partir de diverses sous-espèces de loups.

Une étude récente contradictoire, sur la base de comparaisons de l'ADNmt de chiens originaires d'Amérique du Nord d'avant l'arrivée des européens a montré que ces chiens ne provenaient pas d'une domestication indépendante de loups d'Amérique du Nord mais de chiens arrivés dans le nouveau monde avec les premiers immigrants (Léonard-2002). Environ 80% du lignage mitochondrial du chien est contenu dans un clade et la diversité de celui-ci a été utilisée pour estimer la date de la première domestication à plus de 100.000 ans (Vilà-1997). Même si cette estimation est encore basée sur de nombreuses hypothèses concernant le taux de mutation, elle définit malgré tout, selon certains scientifiques, une date plus ancienne que celle supposée par les découvertes archéologiques la situant à environ 12.000 ans (Clutton et Brock-1999). Le débat est cependant encore considérable sur cette hypothèse d'autant qu'une dernière étude génétique de Savolainen (2002) tend à montrer, selon lui, que les données des séquences ADNmt pouvaient concorder avec une origine unique du chien à partir de l'Est de l'Asie, il y a environ 15.000 ans.

Hybridation

Etant donné leurs liens étroits, loups et chiens peuvent facilement s'hybrider, de même que peuvent le faire loups et coyotes même si aux USA il semble que cette hybridation se soit limitée à un groupe unique de loups censés être une espèce distincte récemment identifiée en *Canis lupus lycaon* (Wilson-2000). Nous savons également que le loup d'Abyssinie peut s'hybrider avec les chiens sauvages. En fait, toutes les espèces du genre *Canis*, mais aussi le dhole asiatique et le lycaon africain, possèdent un nombre identique de chromosomes ($2n = 78$) (Wayne et O'Brien-1987). De même, les résultats de séquençages ADN et les études utilisant d'autres marqueurs génétiques comprenant des séquences du chromosome Y établissent clairement une relation étroite entre *Canis latrans* et *Canis simensis* (Roy et Geffen-1994). Cette découverte peut ainsi suggérer l'éventualité d'une hybridation importante, résultat de barrières insuffisantes pour isoler la reproduction. En fait, comme on le verra plus loin, l'hybridation a pu être la cause de l'extinction de sous-espèces de loups en Amérique du Nord.

RELATIONS ENTRE POPULATIONS

Les différentes populations de loups dans le monde apportent la preuve d'une différenciation génétique à des échelles régionales et continentales. A une exception près, les loups du vieux continent et du nouveau ne partagent pas les haplotypes d'ADNmt comme le définit l'étude des profils de restriction (Wayne-1992) ni ne partagent les séquences contrôles de cet ADNmt (Vilà-1999). Cependant, les valeurs des analyses phylogénétiques des données de séquençages impliquent que le nouveau monde a été envahi alternativement plusieurs fois par des loups représentant des populations génétiquement distinctes venant de l'ancien monde. Cependant, la similitude des séquences chez quelques loups d'Alaska et de Sibérie suggère que les loups sibériens peuvent avoir été une source récente de migrants antérieure à la fermeture du pont continental du détroit de Béring, il y a environ 10.000 ans (Wayne-1992).

Sur le vieux continent, les données ADNmt. suggèrent que la plupart des populations de loups sont génétiquement différenciées, à l'exception de celles qui sont voisines (Espagne/Portugal, Italie/France), et, en Europe occidentale, la subdivision génétique peut refléter la fragmentation de l'habitat qui s'est produite ces 10 dernières années avec la disparition des forêts et la chute spectaculaire des populations à cause de la persécution humaine. (Wayne-1992, Amorin-1999).

Cependant, sur la base du séquençage ADNmt., les liens relationnels ne montrent pas une parfaite cohérence avec la géographie. Par exemple, les analyses en provenance de Chine apparaissent plus proches de celles d'Espagne que ne le sont celles entre l'Espagne et l'Italie. En outre, certaines régions comme en Grèce mettent en évidence des analyses fortement divergentes entre leurs territoires particuliers. Ces modèles suggèrent donc un effet de multiples invasions territoriales selon les nombreuses variations climatiques et dues, pour une certaine part, à la très grande mobilité du loup. A chaque retrait glaciaire du quaternaire et à l'avancée des forêts dans les régions concernées, de nouvelles vagues de loups immigrants peuvent avoir rajouté une part de diversité aux populations en place, aboutissant à des modèles de différenciation génétique pauvrement définis (Vilà-1999). Le degré de similitude génétique entre populations semble ainsi dépendre plus de l'histoire spécifique de l'immigration et de la démographie des loups que de la distance géographique séparant les populations, certains modèles pouvant même refléter le hasard des événements de dispersion.

La présence d'une subdivision génétique plus marquée en Eurasie semble cependant contraster avec le modèle Nord américain où les changements (clinaux ?) de fréquences dans les haplotypes sont évidents. Par exemple, dans une étude de Wayne (1992), l'haplotype mt W3 était commun en Alaska mais absent des populations de l'Est du Canada. Inversement, l'haplotype mt W1 était absent chez les loups d'Alaska mais commun chez ceux de l'Est canadien. Peut-être ce modèle suggère-t-il dans une certaine mesure un isolement antérieure en Alaska durant le Pléistocène suivi d'une expansion pendant la période interglaciaire comme cela fut évident pour les ours bruns d'Amérique du Nord (Waits-1998). Le taxon de loup gris Nord américain le plus fortement différencié est aujourd'hui le loup du Mexique (*Canis lupus Baileyi*) dont la population est censée être éteinte dans la vie sauvage. Deux des trois petites populations recréées en captivité pour démarrer une réintroduction manifestent un seul haplotype divergent qui est plus étroitement lié à un sous-ensemble d'haplotypes du vieux continent qu'à n'importe quel haplotype du nouveau monde, suggérant ainsi que ces loups partagent un ancêtre plus récent avec les loups d'Eurasie.

D'autres analyses de loci microsattellites ont d'ailleurs confirmé quelques uns des modèles mis en évidence par les données de l'ADNmt. Ainsi, des études menées sur les loups des Montagnes Rocheuses prélevés dans le Wyoming, au Montana et en Alberta, ont montré que les individus étaient peu différenciés, confirmant la dispersion sur de longues distances (Boyde-1996). En se basant sur ces résultats, il semble apparaître que la diversité génétique des populations issues de recolonisations naturelles demeure élevée, mais il faut rester prudent dans ces affirmations successives puisqu'une autre étude, consacrée à des populations plus espacées (Roy et Geffen-1994), tend à démontrer que la relation entre distance géographique et distance génétique n'était finalement pas considérable.

Plusieurs implications de conservation sont suggérées par ces observations génétiques : d'abord, parce que le loup du Mexique est génétiquement et physiquement distinct et isolé des autres populations, sa reproduction en captivité dans le but d'une réintroduction est justifiée (Nowak-1979). Ensuite, parce que la plus grande partie des populations de loups d'Amérique du Nord ne sont pas fortement différenciées et que le flux génétique entre populations est élevé, la réintroduction n'a pas besoin d'inclure uniquement les populations les plus proches encore

existantes comme source initiale. Même si les loups réintroduits dans le parc Yellowstone sont légèrement différents de ceux recolonisant actuellement le Montana, cette différence mineure n'est pas un souci pour la conservation (Forbes et Boyd-1997).

La conséquence de ces observations d'une moindre différenciation génétique en Amérique du Nord par rapport à la situation eurasiatique pourrait donc être que l'idée de faire des efforts pour augmenter les flux génétiques parmi les populations de loups d'Eurasie plutôt que de laisser les échanges se faire naturellement sans interventions préventives pourrait être une idée à défendre.

PERTE GENETIQUE DES POPULATIONS

Certaines populations de loups montrent significativement un faible niveau de variabilité génétique ; c'est le cas de celle d'Italie qui déclina spectaculairement au cours du 19^{ème} siècle pour ne plus être qu'une petite centaine d'individus dans les années 1970 cantonnés dans le centre des Apennins (Randi-1993). Les études génétiques menées un peu plus tard ont montré une diversité généralement plus basse que chez d'autres populations européennes.

La population de loups de Scandinavie semble avoir subi une histoire identique en s'éteignant peu à peu au cours du 19^{ème} siècle, pour finir par une disparition quasiment constatée dans les années 1960 (Wabakken-2001), la variabilité génétique ayant suivi la même pente décroissante. Une meute reproductrice, apparue dans le sud de la Suède en 1983, à plus de 800 km des limites connues de la distribution des loups en Finlande, redonna espoir aux conservateurs malgré les difficultés rencontrées dans les débats qu'engendra ce retour imprévu. Les analyses génétiques menées alors en association avec des contrôles annuels de terrain démontraient que le couple fondateur arrivait en droite ligne de la population de Finlande. En l'état, la petite population ainsi fondée, en isolement d'autres populations, demeura longtemps sans grande diversité génétique et il fallut attendre 1991 pour voir se créer une seconde meute issue d'une femelle du groupe et d'un nouveau mâle immigré. A partir de ce moment, la population commença à croître et, en été 2001, on pouvait estimer son nombre entre 120 et 140 individus. L'arrivée d'un second mâle a ainsi pu être déterminante pour le redressement de la population. Malgré tout, si cette population ne dérive que de trois individus fondateurs, on peut estimer que sa variabilité génétique n'est pas en ce sens assurée comme suffisante et donc que le risque de dépression demeure important.

De la même façon, il a été observé dans les trois populations captives de loups du Mexique, que seuls deux haplotypes avaient été trouvés et que deux de ces populations ne possédaient qu'un très petit nombre d'allèles et un faible taux d'hétérozigosité. De plus, la population retenue pour devenir fondatrice du nouveau groupe de réintroduction ne comptait que sept individus. Dans le passé, seule la lignée certifiée, retrouvée chez trois individus descendants d'un ancêtre connu du loup du Mexique, a été utilisée dans le programme de reproduction en captivité (Fritts-chap. 12). Des analyses génétiques récentes ont alors établi une parenté proche parmi les individus des trois populations captives mais n'ont trouvé aucune évidence de parenté avec un quelconque ancêtre de chien, de coyote ou de loup d'Amérique du Nord (Garcia-Moreno-1996). Finalement, même si les études précédentes de Kalinowski (1999) n'ont pas réussi à démontrer une évidence de dépression génétique, Frederickson et Hedrick (2002) retiennent que, de la même façon qu'elle existe chez les loups de Scandinavie, il y a peu de raisons qu'elle n'existe pas dans le cas des loups du Mexique.

Enfin, cas unique d'une population de loups qui continue de survivre depuis plus de 50 ans malgré une très faible variabilité génétique : les loups de l'île Royale. Les croisements consanguins peuvent avoir contribué au déclin temporaire de cette population isolée probablement fondée par un seul couple dans les années 1950. En augmentation jusqu'à un maximum de 50 loups en 1980 puis en déclin brutal jusqu'à 12 individus deux années plus tard, on ne nota plus de reproduction durant les quelques années suivantes. La maladie et des changements dans l'abondance de proies furent d'abord censés être les causes du déclin mais elles s'avérèrent des explications improbables alors qu'on ne trouvait aucune preuve de maladie et que le nombre de loups n'augmentait pas pour autant malgré l'abondance de proies revenue. Les analyses génétiques ont montré que la population ne possédait qu'un seul haplotype ADN et seulement la moitié du niveau allozyme hétérozygote observé dans une population continentale.

Une dépression génétique fut donc supposée être l'explication du déclin par le biais d'accouplements consanguins entre frères et sœurs ou progénitures proches (Wayne-1991) puis par les comportements d'évitement de l'inceste,

jusqu'à ce que des individus de portées sans chevauchement temporel aient été produits. Cependant, la preuve inverse de cette hypothèse est apportée par la reproduction en captivité où des individus de parenté proche s'accouplent régulièrement (Medjo et Mech-1976). Quoi qu'il en soit, la population de loups de l'île Royale a commencé à se rétablir à partir des années 1990 et comptait 29 individus en 2000, 19 en 2001 et 17 en 2002 (Peterson-2002), des allèles récessifs délétères pouvant avoir été éliminés de la population.

STRUCTURE DES MEUTES

Généralement, une meute de loups se compose d'un couple reproducteur, de sa progéniture immédiate et des adultes nés des années précédentes qui n'ont pas quitté le groupe. Dans les zones de ressources suffisantes pour supporter plus de loups, les meutes développent des territoires bien définis et, dans chaque meute, les membres sont en principe plus étroitement liés qu'ils ne le sont avec des individus de meutes voisines.

Les analyses génétiques menées sur diverses meutes confirment ces liens. De plus, l'empreinte génétique a confirmé que ces meutes de loups ne sont pas spécifiquement des îlots fermés et consanguins mais que la progéniture se dispersant régulièrement vers d'autres territoires ou d'autres meutes forment de nouvelles meutes dans lesquelles quelques similitudes génétiques peuvent être évaluées, mais également des différenciations évidentes.

HYBRIDATIONS

Hybridation loup/chien

Depuis l'origine des chiens à partir du loup, il y a des dizaines de milliers d'années, loups et chiens se sont plusieurs fois croisés. Plus tard, beaucoup de tribus indigènes ont occasionnellement croisé leurs chiens avec des loups pour les rendre plus vigoureux (Schwartz-1997) et plusieurs centaines de milliers d'hybrides peuvent aujourd'hui exister aux USA ou ailleurs (Hope-1994). Dans la vie sauvage, l'hybridation entre chien et loup est probablement plus fréquente dans des zones difficiles, pauvres en ressources alimentaires et à proximité d'installations humaines où les chiens errants sont plus communs (Boitani-chap. 13). L'intégrité génétique de quelques populations de loups peut ainsi être un souci constant pour certains conservationnistes, même si une grande majorité d'analyses ADN indiquent que l'hybridation naturelle reste un phénomène marginal et rare (Vilà-1999, Randi-2000).

Une étude génétique détaillée fut menée sur un hybride loup/chien tué par une voiture en Norvège (Walker-2003). La comparaison avec un échantillonnage de loups et de chiens a montré que l'haplotype de l'hybride suspecté correspondait plus au croisement d'une première génération entre une louve et un chien. De plus, l'étude suggéra que la population de loups était nettement différenciée des chiens et que les contacts entre les deux espèces étaient rares, voire inexistantes. En Amérique du Nord, il n'y a pas de preuve génétique d'hybridation entre loups et chiens dans la vie sauvage.

D'autres études ont également montré une rare hybridation dans plusieurs régions d'Europe : en Bulgarie (Randi-2000), en Lettonie (Anderson-2002), en Italie (Lucchini-2002) et en Espagne (Lhaneza-obsev. pers.). Des données limitées rassemblées en Lettonie ont suggéré que l'hybridation pouvait devenir plus fréquente au cours de périodes de déclin d'une population de loups (Anderson-2002).

Hybridation loup/coyote

Le croisement entre des espèces fortement mobiles telles que les loups et les coyotes peuvent aboutir à l'établissement de vastes zones de présence d'hybrides. Les loups ont jadis occupé la plus grande partie de l'Amérique du Nord mais, dans cette dernière centaine d'années, ils ont été éliminés de quasiment tout le territoire des USA, de même qu'au milieu des années 1970, le loup rouge avait complètement été éliminé du Sud-Est. Il y eut, par la suite, de fréquents et nombreux croisements entre loups et coyotes et des marqueurs génétiques particuliers aux coyotes se sont retrouvés chez les loups rouges par exemple (Wayne-1991). Cependant, une analyse génétique importante, caractérisant les microsatellites et la variation ADNmt chez les coyotes, les loups gris et les loups rouges ne révéla aucun marqueur spécifique aux loups rouges (le loup rouge n'est donc pas une

espèce distincte), mais révéla par contre des haplotypes et des allèles identiques à ceux des loups et des coyotes (Roy et Geffen-1994, Girman-et Wayne 1994). D'après ces découvertes, une origine du loup rouge par hybridation entre une sous-espèce de loups et des coyotes, dans un temps historique ou plus récemment, peut être posée comme hypothèse (Wayne et Jenks-1991, Roy et Geffen-1994, Reich et autres-1999).

La preuve de l'hybridation entre loups et coyotes dans le Minnesota et le S.E. du Canada est révélée par les analyses génétiques (Lehman-1991). On peut supposer que les coyotes ont envahi le Minnesota il y a environ une centaine d'années et qu'ils se sont déplacés vers le S.E. du Canada ensuite. Les analyses ADN sur des loups de la région des grands lacs ont en effet montré une proportion élevée d'haplotypes semblables à ceux des coyotes, avec une fréquence en augmentation pour les individus évoluant plus à l'Est et dans le Sud du Québec. Les auteurs ont émis l'hypothèse que l'hybridation a pu se produire dans les zones perturbées de l'Est du Canada, là où les loups sont devenus plus rares à cause de la persécution humaine et de la perte des habitats.

Aucun coyote échantillonné ne possédant d'haplotypes semblables à celui des loups, et sachant d'autre part que l'ADNmt n'est transmis que par héritage maternel, on peut supposer que les croisements prédominants entre les deux espèces étaient orientés plus fréquemment entre des loups mâles et des coyotes femelles. Mais, paradoxalement, la seule information documentée d'une hybridation loup/coyote impliquait une louve et un coyote mâle (Kolenovsky-1971). Si cette observation est la seule à être utilisée pour suggérer la possibilité d'une pénétration d'ADNmt de loup dans la population de coyotes (Schmitz et Kolenovsky-1985), alors l'éventualité que des haplotypes d'ADNmt de coyotes pourraient avoir complètement remplacé les haplotypes de loups dans certaines populations est en ce sens une question embarrassante (Lehman-1991). Cela pourrait être dû à une certaine hybridation, réalisable lorsque le nombre de loups est réduit à un niveau très bas et en présence de beaucoup plus de coyotes. Cependant, une conclusion raisonnable de ces hypothèses contradictoires serait pour le moins de souhaiter plus de données et plus d'observations d'accouplements entre les deux espèces dans ces conditions de populations défavorables aux loups.

Les nouvelles découvertes en génétique remettent ainsi en question le fait que le loup rouge et les Canidés de la région américaine des Grands Lacs soient de simples hybrides entre loups gris et coyotes (Wilson-2000). Des analyses génétiques menées sur des Canidés identiques aux loups de l'Est canadien et de coyotes ont révélé des haplotypes divergents avec une distribution centralisée dans le parc Algonquin en Ontario. Ces haplotypes paraissent être phylogénétiquement similaires à ceux trouvés chez les loups rouges, à leur tour regroupés avec les haplotypes de coyotes. Cependant, les divers génotypes n'étant pas réciproquement monophylétiques avec les coyotes, les loups rouges et les loups algonquins ont des similitudes dans leurs fréquences d'allèles microsatellites.

En conséquence, Wilson (2000) suggérait que le petit loup gris de la région des Grands Lacs (*C. l. lycaon*) et le loup rouge étaient de la même espèce (*Canis lycaon*) et que le loup algonquin pouvait être une forme de Canidé natif d'Amérique du Nord ayant évolué indépendamment des ancêtres du coyote mais pouvant se reproduire avec lui, alors que *Canis lupus* était supposé ne pas pouvoir le faire (Wilson-2000). D'un autre côté, il est admis que le supposé *Canis lycaon* peut se reproduire avec le loup gris qui a migré dans le Sud du Canada depuis le pôle arctique depuis la dernière glaciation. Dans le Minnesota voisin, certains loups ont des séquences ADNmt du coyote alors que d'autres membres de la même meute ont des séquences identiques à celles du loup gris. Il semblerait donc que la zone d'hybridation dans la région des Grands Lacs représenterait un mélange complexe d'une espèce *Canis lycaon* et d'hybrides loups/coyotes. Les interprétations de Wilson (2000) de ces nouvelles données génétiques offrent ainsi un nouveau « paradigme » qui mérite pour le moins d'être étudié avec des données supplémentaires sur les populations de coyotes et de loups (e.g. Mech et Federoff-2002, Nowak-2002, Hedrick-2002). Si les haplotypes d'ADNmt chez les loups ressemblant aux coyotes sont véritablement d'une espèce génétiquement isolée du loup gris, alors l'occurrence commune, dans le Minnesota, d'haplotypes de loups semblables à ceux du coyote chez des individus d'une même meute devient problématique (Lehman-1991).

CONSERVATION ET IMPLICATIONS TAXONOMIQUES

Il y a plusieurs dizaines d'années, les différents types de loups étaient encore classés en 32 sous-espèces distinctes dans le monde. Compte tenu des sous-espèces éteintes, le nombre de 32 fut ramené à 27 dans les années 1960, réparties de la façon suivante : 18 en Amérique du Nord ; 9 en Eurasie. Trente cinq années plus tard, Nowak(1995) suggéra après une étude approfondie et en rassemblant toutes les études déjà développées sur le sujet (Jolicœur-1959, Kolenovski-1975, Skeel et Carbyn-1977, Fergusson-1981, Pederson-1982, Dawes-1986...) de ramener à une

classification moderne le nombre de sous-espèces réellement identifiables de par le monde : 5 en Amérique du Nord (le cas du loup rouge faisant encore l'objet d'un profond débat) et 7 en Eurasie.

Concernant les populations Nord américaines de loups, mais cela peut tout autant concerner les populations eurasiennes non isolées, il faut observer que le flux génétique est généralement élevé et que la différenciation par la distance entre populations caractérise la variation génétique à certaines échelles géographiques. En ce sens, le concept typologique de sous-espèces peut être inapproprié parce que la variation géographique est distribuée selon un continuum plutôt que d'être morcelée en zones géographiques arbitrairement délimitées (Nowak-chap. 9). Les différences physiques sont évidentes à travers le territoire géographique des loups. Ces différences pourraient représenter des adaptations spécifiques locales à la taille des proies, au climat ou encore à des différences de latitude. Cependant, la diversité d'environnements et celle des proies trouvées sur des territoires géographiquement étendus de certaines sous-espèces argumentent contre ce point de vue (Mech et Boitani-comm. pers.).

D'autre part, la présence d'une zone d'hybridation possible entre une sous-espèce autochtone de loups et des coyotes qui aurait produit *Canis lupus lycaon* dans la région des grands lacs et le S.E. canadien complique quelque peu les recommandations taxonomiques. En effet, si *Canis lupus lycaon* est une « espèce distincte », les efforts de conservation sont pour le moins urgentes. Si par contre, *C. lupus lycaon* est un hybride loup/coyote ou loup rouge/coyote, il ne représente aucun intérêt de conservation génétique, à plus forte raison s'il est une conséquence induite par la présence humaine en termes de changements d'habitat ou d'élimination drastique (Jenks-1992, Wayne et Brown-2001). Pour qu'une hybridation devienne un souci dans le cadre de la conservation, il faudrait qu'elle soit causée par les activités humaines et non une hybridation naturelle. Autrement dit, si le processus d'hybridation est le résultat écologique naturel d'une migration de loups vers l'Est du Canada après la dernière glaciation, alors il peut continuer.

Les données génétiques rassemblées à ce jour sont encore trop fragmentaires pour permettre une compréhension correcte de l'histoire de l'évolution des populations de loups. De même, des données sur le contexte environnemental de l'hybridation sont encore à emmagasiner. Moyennant quoi, les circonstances spécifiques démographiques, écologiques et comportementales qui ont pu aboutir à une hybridation entre loups et coyotes seront une information cruciale pour la conservation de ces espèces distinctes.

L'inquiétude que semblent manifester certains scientifiques porte plus, pour le moment, sur une éventuelle perte d'identité génétique dans les populations isolées. Si une certaine dépression de croisement a évidemment été observée en captivité (Ryman-1991, Frédérickson-2002), les populations d'Italie, de Scandinavie ou de l'île Royale ont des niveaux de parentés qui pourraient laisser supposer une baisse de la diversité génétique de reproduction préjudiciable à la persistance de ces populations. Des niveaux élevés de flux génétiques ont probablement caractérisé les populations des loups du passé ; cela est une raison suffisante pour restaurer ces niveaux dans certaines régions menacées, soit par la restauration de l'habitat, soit par la protection de vastes corridors de dispersion, soit, en dernier recours, par la réintroduction.

L'avenir de la recherche pourrait alors se destiner à la gestion et à la prévision d'une telle évolution génétique et à ses effets négatifs. Avec l'augmentation de la perte de certains habitats et l'augmentation de la fragmentation de ces habitats dues essentiellement à l'emprise humaine sur l'environnement, les populations de loups risquent d'être de plus en plus isolées. Les données génétiques permettront l'identification des populations en train de perdre leur variabilité génétique et pourront fournir une ligne de conduite pour permettre les rencontres et les croisements les plus opportuns pour la survie de l'espèce.

Une autre question est maintenant de connaître les effets de l'exploitation humaine des populations de loups sur leur propre avenir génétique. Les données préliminaires en la matière ont déjà suggéré qu'une population fortement contrôlée avait des liens familiaux plus rares et un plus grand renouvellement génétique qu'une population protégée (Lehman-1992). Si donc la parenté inter meutes affecte la stabilité sociale et la persistance des groupes (Wayne-1996), alors les plans de contrôle qui minimisent les effets sur la structure génétique de la population ont besoin d'être pris en compte (Leader et Williams-2001).

Même si l'étude génétique sur le terrain est relativement nouvelle, elle a déjà fourni de nombreux aperçus sur l'écologie, le comportement et la conservation du loup. De plus, les rapides avancées technologiques dans la pratique génétique promettent une nouvelle compréhension des modes de croisements chez les loups et une

approche extraordinairement fiable des études à venir. Notre intérêt s'en trouve stimulé par la part plus réaliste que la génétique moléculaire peut nous apporter.

CHAPITRE IX : EVOLUTION ET TAXONOMIE DU LOUP

Ronald Nowak

Il y a environ six millions d'années, le climat de la Terre entraînait lentement dans une longue période de grandes glaciations qui allait couvrir le début de l'ère quaternaire (fin du pliocène et début du pléistocène). Les forêts et les savanes qui dominaient le paysage étaient peu à peu remplacées, dans de nombreuses régions, par la steppe et de vastes prairies (Webb-1984). Ce fut une période de fortes compétitions où seules les créatures capables de s'adapter aux changements environnementaux pouvaient survivre. A des points opposés du globe, deux lignages très différents allaient démontrer une telle aptitude, et le chemin consécutif de leur évolution allait être à l'origine de l'apparition de nombreuses espèces de mammifères.

Une lignée émergea de l'Est de l'Afrique où une division se produisit chez les grands primates ; certains d'entre eux, précurseurs des chimpanzés actuels, resteraient fondamentalement associés à la forêt, d'autres, nos propres ancêtres, tendraient à quitter la forêt, à se redresser, à marcher debout puis à développer leur cerveau, à entrer avec force dans la compétition pour la survie en évitant les prédateurs et en devenant eux-mêmes prédateur en terrain découvert. Dans l'autre lignage, certains des petits renards des régions boisées de la partie Sud de l'Amérique du Nord allaient devenir plus gros et plus rapides. Un groupe non apparenté de prédateurs beaucoup plus massifs disparaissait, les conditions étaient idéales pour l'émergence et le développement de Canidés de taille moyenne, rapides et intelligents (Kurten et Anderson-1980).

Vers la fin du pliocène, les conditions étaient remplies pour qu'émergent les premiers individus du genre *Canis*, précurseurs des coyotes, chacals, loups et autres Canidés qui allaient suivre. Il s'écoulera encore une longue période avant que n'apparaissent les vrais loups. Même si cette appellation « loup » a été appliquée à différentes sortes de Canidés et autres animaux, ici il ne s'appliquera qu'à *Canis lupus* et à quelques sous-espèces déjà éteintes qui émergèrent probablement d'un ancêtre commun. Les investigations morphologiques de Nowak (1979) et génétiques de Wayne (1995) laissent supposer que les loups ont évolué au début du pléistocène à partir d'une lignée ancestrale qui conduisit également aux coyotes. D'autres membres du genre *Canis*, en particulier le chacal, se sont séparés de cette lignée beaucoup plus tôt. Le coyote actuel (*Canis latrans*) est étroitement apparenté au loup ; le chien étant plus probablement un simple descendant de *Canis lupus*.

VUE D'ENSEMBLE DES INCERTITUDES DE LA TAXONOMIE

Canis simensis, chacal dans ses mœurs et renard dans sa physionomie, paradoxalement connu sous le nom de loup d'Abyssinie ou loup d'Ethiopie, est l'une de ces incertitudes les plus obscures du règne animal. Il pourrait faire partie du groupe loups/coyotes et on pense cependant qu'il n'a pas de liens étroits avec les autres espèces de chacals. Les premières études génétiques indiquent d'une part que *Canis simensis* n'est pas plus étroitement lié à *Canis lupus* que ne l'est *Canis latrans* et d'autre part qu'il aurait divergé de *Canis lupus* à la fin du pléistocène (Wayne-1998), alors que les lignages loups et coyotes se sont séparés il y a environ 1,5 million d'années (Kurten-1974). De plus, le crâne de *Canis simensis* est plus distinctif de celui de tous les autres genres *Canis*, étant de loin davantage différent de celui de *Canis lupus* que ne l'est celui de *Canis latrans* (Clutton-1976).

Une autre incertitude est l'histoire du développement des loups après leur séparation de la branche conduisant aux autres genres *Canis* (*latrans*, *auréus*, *simensis* etc.). Peut-être seules les huit espèces *Canis* actuelles ont-elles l'approbation générale cependant, certains taxonomistes tendent à considérer la plupart de ces espèces, particulièrement certaines d'Amérique du Nord, comme des composantes de *Canis lupus* ou, pour le moins, comme étant en ligne directe de transition entre le coyote et le loup (Lawrence et Bossert-1975).

Le désaccord s'intensifie encore en ce qui concerne le statut taxonomique d'espèces existantes de *Canis lupus*, en partie à cause de ses implications de gestion. L'argument le plus récent s'est centré sur le fait de savoir si l'animal

observé dans le S.E. des USA (le loup rouge) et classé par certains en tant qu'espèce distincte *Canis rufus* est réellement une espèce distincte, une sous-espèce de *Canis lupus* ou le résultat d'une hybridation passée entre loups et coyotes (Mech-1970, Brownlow-1996, Novak-1996, Wayne-1998).

Autre point de divergence enfin, le chien (*Canis familiaris*), dont la tendance taxonomiste, puisqu'il peut s'accoupler avec le loup et que les produits sont inter-féconds, serait de le rapprocher d'une forme de *Canis lupus* (Wozencroft-1993), le problème final étant en fait la classification et les subdivisions de l'espèce.

EVOLUTION DES ESPECES

A la fin du pliocène, divers types du genre *Canis*, de petite taille, se sont répandus à la fois dans le vieux et le nouveau monde. Une branche apparentée de petits Canidés est entrée en Amérique du Nord et a commencé une évolution séparée de son lignage originel (Kurten-1968). D'autres Canidés plus grands apparurent ensuite mais il ne semble pas qu'ils aient été impliqués dans l'ascendance du loup.

Ascendance du loup

Même si les indications données par les fossiles sont incomplètes, il est probable que tous les loups ont émergé d'une population de ces petits Canidés originels. Selon Kurten et Anderson (1980), le candidat le plus probable serait le *Canis lépophagus* d'Amérique du Nord qui semble s'être répandu jusqu'en Eurasie où une espèce étroitement apparentée (*Canis arnensis*) a été découverte. Les premiers spécimens possédaient un crâne petit et rigoureusement proportionné (Nowak-1979), ressemblaient au coyote actuel dont ils sont sans doute les ancêtres. Quelques unes des populations plus tardives représentées par des spécimens découverts dans le Nord du Texas et qui ont un crâne plus massif et plus large pourraient être le type initial des loups (Johnston-1938).

En Amérique du Nord, la toute première espèce de loups reconnue est *Canis priscolatrans* qui occupa l'Arizona, la Californie, le Colorado, La Floride, Le Kansas, L'Oregon, Le Texas et le Mexique. Les fossiles retrouvés montrent que cet ancêtre du loup ressemblait à l'actuel loup rouge par la taille du crâne mais qu'il avait une sculpture dentaire de la 1^{ère} molaire supérieure plus complexe, ressemblant à celle du coyote. Kurten (1974) pensa que *Canis priscolatrans* représentait une population de grands coyotes ancêtres de l'actuel coyote mais il est plus probable qu'il était un petit loup qui s'est répandu vers l'Eurasie où existait déjà son homologue *Canis etruscus* (Nowak-1979). Kurten et Anderson (1980) reconnurent ces deux formes comme faisant partie du groupe de loups primitifs d'où *Canis lupus* a émergé, cependant, ils n'étaient pas certains que l'un et l'autre de ces petits loups aient pu avoir, soit un ancêtre commun ou soit aient pu évoluer indépendamment des premières populations de *Canis lépophagus* et *arnensis*. Selon Nowak (1996), l'éventualité demeure que la lignée du loup a émergé finalement des premiers Canidés qui précédèrent *Canis lépophagus* au Miocène.

Le loup rouge

La suggestion de Nowak (1992) que cet animal soit également un loup primitif étroitement lié ou même identique à *Canis priscolatrans* ne peut aujourd'hui tenir plus longtemps. Le matériau fossile important de cette dernière espèce, découvert récemment en Floride (Berta-1995), montre que la complexité de la sculpture dentaire dépasse considérablement celle du loup rouge, espèce que Nowak identifie justement par référence à *Canis priscolatrans*. Le loup rouge n'est donc probablement pas l'ancêtre de *Canis lupus* comme le suppose Nowak, pas plus qu'il ne serait l'ancêtre de l'actuel coyote. Si donc le statut du loup rouge apparaît comme un problème douteux, la situation est, dans la systématique, identique à celle de *Canis lupus lycaon* du S.E. du Canada et de *Canis lupus pallipes* du S.O. de l'Asie, ces deux populations étant, l'une et l'autre, chevauchées par des populations attenantes de *Canis lupus*.

Les loups d'Europe et d'Asie

Bien qu'il existe de nombreuses variables et certaines bases solides pour une distinction sub-spécifique des populations existantes de loups dans le monde, il existe également une grande affinité entre les populations de loups d'Amérique du Nord et d'Eurasie, certaines sous-espèces d'un continent semblant même plus étroitement liées aux sous-espèces de l'autre continent qu'aux autres sous-espèces du même continent.

Les vrais loups auraient alors probablement émergé en Amérique du Nord, seraient ensuite passés en Eurasie et y auraient évolué en direction de *Canis lupus* puis auraient ré-envahi le nouveau monde. Cependant, il y eut une étape intermédiaire dans l'évolution du lignage du Vieux Monde au début du pléistocène entre *Canis estrucus* et l'actuel *Canis lupus*. Cette étape est représentée par *Canis mosbachensis* connu dans différents sites d'Eurasie. L'examen de spécimens de *Canis mosbachensis* du lac Baïkal en Sibérie a montré qu'ils étaient plus petits que ceux des populations de loups modernes d'Amérique du Nord, y compris le loup rouge. Kurten (1968) remarqua en outre que les spécimens mosbachensis étaient à peu près de la taille du loup actuel des Indes qui est l'un des plus petits de l'espèce. Il nota par ailleurs que la taille du prototype mosbachensis augmenta bien plus tard et donc que si l'évolution impliquait généralement une progression du plus petit vers le plus grand, ce dernier semblait alors un candidat logique pour avoir été l'ancêtre des loups d'Amérique du Nord et d'Eurasie.

Une invasion initiale du continent nord-américain par l'ancestral *Canis mosbachensis* peut l'avoir isolé au cours des glaciations et il a pu alors évoluer en *Canis rufus*. *Canis mosbachensis* eurasiens peut ensuite avoir évolué en *Canis lupus* et les invasions suivantes vers le continent initial peuvent avoir conduit à une différenciation moderne de l'espèce (Fig. 9.2). Il semble maintenant probable que le stock primitif de petits *Canis mosbachensis* qui demeurèrent sur le continent nord-américain ait été la source, non de *Canis rufus* mais du rayonnement séparé des grands loups du nouveau monde.

Canis dirus

L'émergence de ce spécimen fut l'un des événements les plus spectaculaires de l'histoire de l'évolution du Genre *Canis*. L'espèce apparut plutôt brutalement dans toute l'Amérique du Nord à la fin de l'âge des mammifères Rancholabrean land, qui succéda à la période Irvingtonian il y a 300.000 ans. Sa taille évolua rapidement et tous les individus étaient caractérisés par une tête massive, des dents énormes et des membres relativement courts.

Bien que Goulet (1993) et d'autres auteurs aient suggéré que *Canis dirus* pouvait n'avoir pas été spécifiquement distinct de *Canis lupus*, il existe un consensus pour dire qu'il était une espèce fortement évoluée (Kurten-1984), pouvant être considérée comme le Canidé fossile le plus commun du continent. Ses restes ont été trouvés de la Pennsylvanie jusqu'à l'Oregon et la Californie. Néanmoins, sur beaucoup de sites, on trouve *Canis dirus* avec d'autres spécimens complètement distincts de loups et de coyotes (Nowak-1979). Il est alors possible qu'une espèce antérieure de loups primitifs se soit répandue sur le continent sud-américain et ait évolué vers *Canis dirus* dont l'apparition brutale au Nord laisse supposer qu'il était déjà complètement évolué (Kurten-1968). La thèse de *Canis dirus* originaire du continent sud-américain est supportée par les analyses de Berta (1988) qui y voit une évolution transitoire à partir de *Canis armbrusteri* ou d'un grand loup apparenté puis par *Canis gezi*, qui est connu avec certitude à partir du milieu du pléistocène.

Quelle que soit son origine, *Canis dirus* disparaît il y a environ 8.000 ans, en même temps que s'éteignent d'autres composantes de la mégafaune du continent. Il est possible que sa proie principale ait été éliminée par les chasseurs humains qui se répandaient sur le continent à cette époque. Il peut également avoir été supplanté dans la compétition par les loups qui étaient mieux adaptés pour poursuivre des espèces proies plus petites et plus rapides.

VARIATION INTRASPECIFIQUE CHEZ LES LOUPS

Avec l'extinction de *Canis dirus*, la lignée entière et archaïque des loups du nouveau monde prit fin et *Canis lupus* fut la seule espèce qui put se répandre à loisir sur le continent. Son territoire d'action était, de plus, beaucoup plus important que celui de n'importe quel mammifère terrestre autre qu'*homo sapiens*. Comme pour les premiers hominidés, les barrières géographiques ont abouti à certains moments à des restrictions ou à des ruptures du courant génétique. Quand une telle rupture s'est produite, la taxonomie pensa souvent utile de désigner la population concernée par un nom sub-spécifique et des règles ont été proposées pour savoir comment une population distincte doit être justifiée d'une telle désignation. Aucune cependant n'est suivie uniformément et certains noms de sous-espèces ne résistent pas aux analyses modernes de la génétique. C'est pourquoi apparaît de plus en plus, actuellement, une forte tendance à ne plus déclarer les sous-espèces les plus anciennes et à en nommer beaucoup moins de nouvelles, sachant que des croisements répétitifs et périodiques se sont naturellement produits entre espèces plus ou moins voisines, compte tenu de la mobilité de l'espèce loup.

Cette tendance est bien illustrée par la systématique du loup (Tab. 9.3). En se basant sur le travail antérieur de Goldman (1944), Hall (1981) reconnaissait à l'époque 24 sous-espèces de loups sur le continent nord-américain tandis que Sokolov et Rosselino (1985) en reconnaissaient 9 supplémentaires en Eurasie mais ramenaient à 7 le nombre de celles du nouveau monde. D'autres autorités en la matière, s'appuyant principalement sur des techniques morphométriques, ont également indiqué que quelques sous-espèces répertoriées par Hall, particulièrement celles des parties occidentales des USA et du Canada pouvaient n'être pas justifiées (Pedersen-1983, Friis-1985, Hoffmeister-1986, Mulders-1997).

Se référant à des analyses systématiques complémentaires des données statistiques morphologiques collectées sur un panel de 10 mesures effectuées sur 580 crânes de loups mâles, Nowak (1995) fut le premier à proposer l'identification de seulement 5 sous-espèces nord-américaines (Fig. 9.2) réparties comme suit : *C.l. arctos* (loup blanc de l'arctique), *C.l. occidentalis* (un grand loup d'Alaska et de l'Ouest du Canada), *C.l. nubilus* (un loup de taille moyenne trouvé de l'Oregon à Terre-Neuve et à la baie d'Hudson), *C.l. Baileyi* (un loup plus petit du S.O. du continent) et *C.l. lycaon* (une petite sous-espèce cantonnée aujourd'hui au S.E. du Canada).

Les sous-espèces eurasiennes (Fig. 9.5) étant de leur côté répertoriées en 9 sous-espèces dont deux non encore analysées (*C.l. arabs* et *lupaster*) et deux totalement éteintes au Japon (*C.l. hattai* et *hodophilax*), les autres réparties comme suit : *C.l. albus* (le loup arctique), *C.l. communis* (un grand loup du centre Nord du continent), *C.l. lupus* (un loup très répandu de taille moyenne), *C.l. cubanensis* (une petite sous-espèce du Caucase au crâne plus large) et *C.l. pallipes* (un petit loup répandu en Asie du S.O.).

Un examen de spécimens à l'université de Rome indiquait plus récemment que *C.l. italicus*, un petit loup de la péninsule italienne était une sous-espèce distincte (Federoff-1990). Le loup rouge du S.E. de l'Amérique du Nord fut considéré par Nowak (1995) pour avoir quelques affinités avec *C. lupus pallipes* et être une espèce distincte de *Canis lupus*.

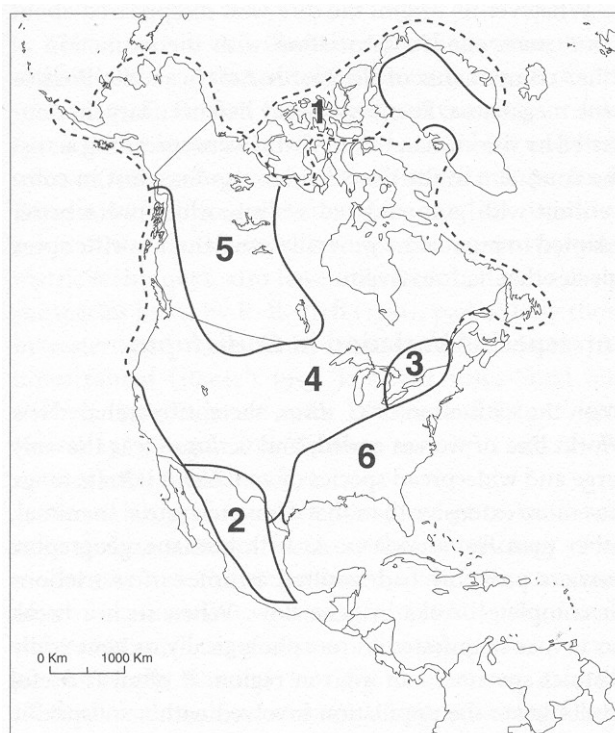


Fig. 9.2 : Distribution géographique originale du loup en Amérique du nord proposée par Nowak (1995).

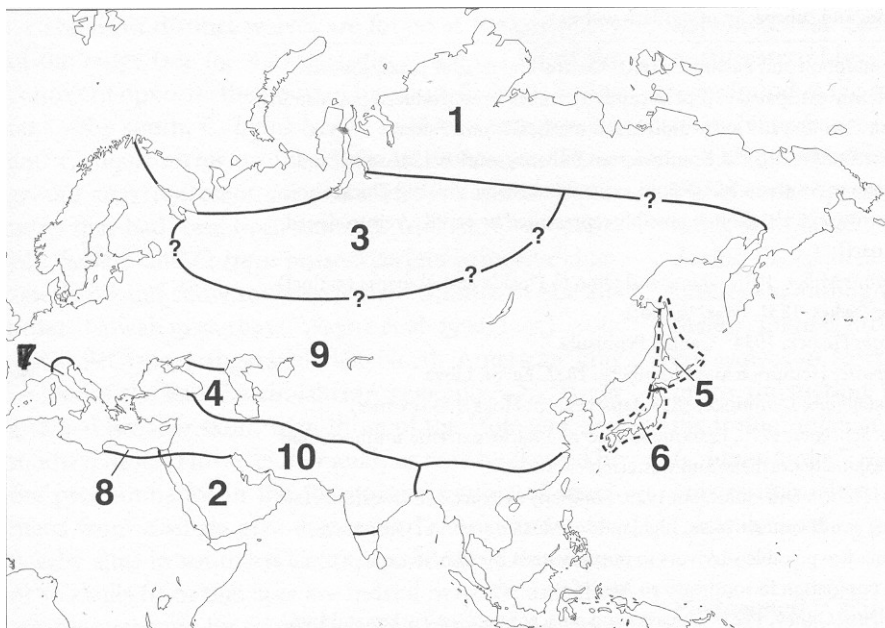
(1) : *C.l. arctos* ; (2) : *C.l. baileyi* ; (3) : *C.l. lycaon* ; (4) : *C.l. nubilus* ; (5) : *C.l. occidentalis*. (6) : *C.rufus* (le loup rouge).

De continent à continent

L'interprétation de Nowak (1995) de la variation *C. lupus*/*C. rufus* concorde avec l'hypothèse débattue ci-dessus selon laquelle le continent fut ré-envahi par des loups modernes. La distribution des espèces et des sous-espèces suggère que la ré-invasion se produisit en plusieurs vagues correspondant peut-être à l'ouverture du passage du détroit de Béring lors de la glaciation. La distribution actuelle des sous-espèces nord-américaines peut ainsi représenter les survivants de la plus ancienne migration qui est restée isolée (Nowak-1979). *Canis priscolatrans* (ou ses proches immédiats) aurait ainsi évolué sur le continent nord-américain il y a 1,5 million d'années et se serait répandu partout dans l'hémisphère Nord au cours de périodes favorables. En ce sens, *Canis lupus pallipes*, le petit loup des Indes, serait le descendant le plus primitif du Vieux Monde de cette migration antérieure. A un certain moment, le lignage aboutissant à *Canis lupus* s'est développé en Eurasie et les types nouveaux et plus modernes de loups seraient revenus en vagues successives liées à l'avènement et au retrait des périodes glaciaires.

Fig. 9.5 : Distribution géographique originale du loup en Eurasie proposée par Nowak (1995).

(1) : *C.l. albus* ; (2) : *C.l. arabs* ; (3) : *C.l. communis* ; (4) : *C.l. cubanensis* ; (5) : *C.l. hodophilax* (éteint) ; (6) : *C.l. hattai* (éteint) ; (7) : le loup d'Italie a été reconnu en *C.l. lupus* (Ciucci et Boitani-1993) ; (8) : *C.l. lupaster* ; (9) : *C.l. lupus* ; (10) : *C.l. pallipes* . ;



La plupart des spécimens du sud de la côte californienne se rapprochent étroitement de l'actuel *C. l. arctos* des îles du haut arctique et de *C. l. albus* des zones extrêmes du nord de l'Eurasie. Cette répartition pourrait laisser entendre que ces loups originels se soient dispersés et que certaines populations arctiques furent conduites vers le sud par la glaciation.

La distribution des fossiles de loups de la fin du pléistocène semble confirmer cette hypothèse avec une fluctuation géographique des populations se déplaçant vers le sud et s'adaptant à la chaleur quand le climat devint plus clément. Néanmoins, il ne subsiste que peu de preuves d'une longue histoire des loups actuels en Amérique du Nord, ou d'une période suffisamment longue pour que se soient produites plus de fluctuations.

Changement phylogénétique ou adaptation

Une autre question importante serait de savoir si tout le processus des variations morphologiques concernait un changement phylogénétique ou plutôt une adaptation à des facteurs extérieurs environnementaux et climatiques, en clair, est-ce que la distribution des loups actuels représente de nombreuses populations différentes jadis séparées ou seulement quelques populations génétiquement homogènes dont les membres dispersés ont évolué à cause de facteurs écologiques spécifiques ? Le second point de vue peut être soutenu par quelques preuves d'analyses ADN (Jenks-1992) mais même si plusieurs génotypes de *Canis lupus* ont été identifiés, ils ne sont généralement pas regroupés géographiquement. Un endroit donné peut avoir plus d'un génotype et l'un de ces types peut montrer plus d'affinité à un type d'un autre endroit du monde plutôt qu'à un type du même endroit. Dans cette analyse, seule la population géographique *C.l. baileyi* démontre constamment un unique génotype. Encore est-il important

de noter que la population échantillonnée dans l'étude génétique ne comprenait seulement que quelques fondateurs ; il se peut donc qu'un plus grand nombre aurait contenu d'autres génotypes.

Des réponses à des facteurs extérieurs résulteraient-ils alors de différences entre des zones géographiques ?

Une telle tendance a été suggérée par Goulet (1993) qui désigna comme espèce écologique sous le nom de *Canis lupus* celles qui s'ajustaient morphologiquement en temps et en espace à leur environnement. Une preuve supplémentaire nous est fournie par les plus récentes études montrant que la taille moyenne des loups de l'île Royale s'était significativement développée en quelques décades, en association avec le changement de type de proies passant du cerf continental à l'élan insulaire (Nowak-1995). Kolenosky et Standfield (1975) reconnurent deux sous-espèces de loups en Ontario, un animal plus grand dans l'ouest et un plus petit dans le sud-est. Ils suggérèrent alors pratiquement une séparation spécifique en déclarant que les territoires des deux types se chevauchaient sur une large bande dans le centre-Est de l'Ontario mais qu'il n'y avait aucune évidence qu'ils se soient croisés. Cependant, par la suite, Schmitz et le même Kolenosky (1985) présentaient une interprétation modifiée en concluant que les deux types de loups étaient essentiellement des variantes de la même population, qu'ils n'avaient pas de liens entre eux et que leur phénotype respectif était simplement l'expression d'une convergence dans l'adaptation à un habitat et à une proie identique. Compte tenu du fait vérifié que les loups du Minnesota se dispersent énormément vers l'Ontario, ce point de vue fut jugé indéfendable par Mech et Gese (1987).

Hybridation avec le coyote

L'hybridation entre loups et coyotes a été démontrée dans la région des Grands Lacs par des investigations morphologiques et génétiques (Kolenosky et Standfield-1975, Sears-1999, Lehman-1991). Cependant, tandis que tous les loups de la partie orientale de cette région et de l'île Royale, ainsi que la plupart des loups du Minnesota et de l'ouest de l'Ontario, étaient porteurs d'un ADN équivalent à celui des coyotes, aucune autre preuve morphologique, écologique ou comportementale n'a démontré que le processus d'hybridation se soit répandu au delà du S.E. de l'Ontario et du Sud du Québec. Plusieurs investigations antérieures (Skeel et Carbyn-1977) avaient indiqué avec précision que les loups de l'Ouest de la région des Grands Lacs avaient une plus grande affinité systématique avec les populations éloignées de l'ouest qu'avec *C. lupus lycaon* de l'Est de cette région. De nouvelles analyses génétiques de loups de l'Ontario vont même plus loin, soutenant un retour à l'idée d'une distinction spécifique entre les deux populations de l'Est et de l'Ouest.

Si une espèce varie progressivement d'une caractéristique sur une grande distance géographique, il est raisonnable de penser qu'il existe un courant génétique continu et que la variation observée représente une adaptation écologique. Une telle situation est celle qui est suggérée par certaines études pour la plus grande partie des territoires d'action du loup (Jenks et Wayne-1992). Les loups sont en effet des animaux mobiles et tout caractère distinctif qui peut temporairement survenir est rapidement isolé quand différents segments ADN se répandent plus loin et se mélangent à d'autres. De plus, dans presque toute l'Amérique du Nord, les loups se déplacent facilement et traversent systématiquement de vastes étendues, y compris des mers gelées. Il n'y a quasiment pas de barrières qui pourraient stopper leurs déplacements et qui renforceraient de fait toutes distinctions locales susceptibles de se développer.

Tableau 9.3 : Taxonomie actuelle du loup dans le monde (voir Fig. 9.2 et 9.5)

En Amérique du Nord.

C.I. arctos : (Pocock-1935), **regroupe** *C.I. bernardi* et *orion*. **Occupe** le N. et N.E. du Groenland, îles Queen Elisabeth (Ellesmere, Prince Albert etc.), les îles Banks et Victoria.

C.I. occidentalis : (Richardson-1829), **regroupe** *C.I. alces*, *columbianus*, *griseoalbus*, *mackenzi*, *pambasileus*, et *tundrarum*. **Occupe** l'Alaska, Yukon, Colombie Britannique, Alberta, Saskatchewan, Sud du Manitoba, Nord du Montana et probablement maintenant en expansion dans le N.O. des USA.

C.I. nubilus : (Say-1823), **regroupe** *C.I. hudsonicus*, *beothucus*, *crassodon*, *fuscus*, *irremotus*, *labradorius*, *ligoni*, *manningi*, *mogollonensis*, *monstrabilis* et *youngi*. **Occupe** le Sud de la Colombie Britannique, région des grands lacs, l'ouest des USA et le Québec.

C.I. Lycaon : (Schreber-1775). **Occupe** une petite enclave dans le Sud de l'Ontario et le Sud du Québec et l'Etat de New-York.

C.I. baileyi : (Nelson et Goldman-1929). **Occupe** actuellement le Nord du Mexique, le Sud de l'Arizona, le S.O. du Nouveau Mexique et l'extrême S.O. du Texas. Population renforcée par réintroduction.

C.rufus (le loup rouge), (Audubon et Borchman-1851). **Occupe** le centre du Texas, le Sud de la Louisiane et l'Est De la Caroline du Nord. Population renforcée par réintroduction.

En Eurasie

C.l. albus : (Keer-1798). **occupe** tout l'extrême Nord de l'Eurasie.

C.l. communis : (Dwigubski-1804), connu avec certitude dans les montagnes de l'Oural et la région centrale de la Russie mais probablement en expansion plus à l'Est.

C.l. lupus : (Linnée-1758), **regroupe** C.l. campestris et chanco. **Occupe** toute la partie centrale du continent, du Centre Est de l'Asie aux côtes atlantique et Méditerranéenne mais en populations encore réduites dans l'Ouest.

C.l. pallipes : (Sykes-1831), **Occupe** la partie centre Sud du Continent, d'Israël à l'Inde.

C.l. arabs : Pocock-1934), Essentiellement dans la péninsule arabe.

C.l. lupaster (Hemprich-1832). Sous espèce non étudiée et peut-être assimilable à C.l. arabs ?

C.l. cubanensis (Ognev-1923). Est du Caucase et la partie adjacente de la Turquie et de l'Iran. (Non étudiée).

C.l. Hattai et **Hodophilax** : Deux sous-espèces totalement éteintes au Japon

Différentiation génétique

Malgré ce qui est noté ci-dessus, la différenciation génétique d'un grand nombre de populations, et par conséquent la désignation d'espèces spécifiques, demeurent valables. Qu'il n'existe pas de barrières évidentes aujourd'hui ne signifie pas que ce fut toujours le cas. Nous savons avec certitude que les populations de loups étaient jadis séparées par de larges étendues de continent de glace, en alternance avec des niveaux de mers bien plus élevés que ceux d'aujourd'hui. De plus, l'apparente distribution naturelle de certaines espèces du genre Canis démontre l'adaptation à certains types d'habitats, à certains types de proies et à certaines conditions climatiques. Des modifications de ces conditions provoquent des fluctuations dans la distribution et peuvent avoir servi à séparer et différencier des populations.

Il est donc raisonnable de supposer qu'à différentes périodes de l'histoire géologique, il y ait eu de grandes brèches dans les rangs des populations, soit à cause de barrières physiques insurmontables (mer, montagnes etc.), soit à cause d'habitats écologiquement inappropriés. Lorsque ces brèches ont persisté pendant des milliers d'années, les populations situées de part et d'autre peuvent avoir développé différentes évolutions génétiques, morphologiques et comportementales différentes. Quand ces barrières physiques se sont amoindries ou ont éventuellement disparu (retrait des glaciers par exemple), les populations séparées ont pu se rencontrer de nouveau mais les différentes adaptations physiques, génétiques et comportementales n'ont peut-être plus permis le fusionnement en une seule population et ont même probablement réduit le courant génétique.

Le loup actuel

Sur le continent nord-américain, la sous-espèce moderne C. l. baileyi (le loup du Mexique) peut avoir représenté une vague antérieure d'installation qui se retrouva isolée par la barrière désertique du S.O. des USA. C. l. arctos, beaucoup plus massif, pourrait être également une population antérieure survivante qui a été isolée dans le nord du Groenland et qui s'est ensuite répandue dans l'Arctique. D'autres individus progressèrent vers le sud lorsqu'ils purent trouver un itinéraire et sont aujourd'hui représentés par C. l. nubilus. Enfin, une plus grande forme de loup se développa (C. l. occidentalis) probablement dans la zone N.O. du continent et occupa l'Alaska et l'ouest du Canada quand les derniers glaciers se retirèrent il y a 10.000 ans, tendant même aujourd'hui à progresser vers le sud, dans l'ouest des USA (Nowak-1992).

L'origine de C. l. lycaon (du S.E. du Canada) est plus problématique. Alors qu'il est parfois censé représenter un autre survivant d'une invasion antérieure, de nouvelles analyses ADN suggèrent qu'il a une affinité génétique avec le loup rouge et qu'il peut même être spécifiquement distinct de l'espèce loup même s'il ressemble morphologiquement et écologiquement à Canis lupus (Wilson-2000). Il pourrait ainsi être le résultat d'une hybridation naturelle car son champ d'action fut simultanément envahi par C. l. nubilus et le supposé loup rouge quand la dernière glaciation prit fin.

Entre temps, dans le Vieux Monde, un processus identique se mettait en place avec des loups plus petits, plus primitifs, survivant sur la périphérie de la distribution de l'espèce et évoluant spécifiquement vers les sous-espèces connues de *Canis lupus cubanensis*, *pallipes*, *lupus*, *albus* et *communis*.

L'image globale intercontinentale qui émerge de cette distribution comprend des sous-espèces occupant relativement d'importantes zones centrales avec des formes plus primitives occupant des zones périphériques plus petites (Fig. 9.2 et 9.5) Un tel modèle est commun dans la systématique à la fois zoologique et botanique et fut dénommé « évolution centrifuge » par Groves (1993). Bien que les populations périphériques puissent être géographiquement fort éloignées, quelques unes peuvent être plus étroitement liées les unes aux autres plutôt que de s'identifier aux groupes centraux.

L'idée de vagues successives de loups se répandant sur de grandes distances intercontinentales dans des intervalles géologiques relativement brefs peut sembler exagérée mais, même à notre époque, des populations de Canidés ont, à maintes reprises, démontré leur capacité à se disperser rapidement dans des conditions favorables. Le coyote colonisa ainsi la moitié Est du continent en moins d'un siècle et le raton laveur se répandit dans presque toute l'Europe en moins de temps encore (Nowak-1999). L'hypothèse géographique ci-dessus est basée sur les différences morphologiques observées dans les populations actuelles, en comparaison avec le matériel fossile disponible et la connaissance de l'histoire géologique.

Une explication alternative plus récente des différences observées pourrait être l'adaptation rapide aux conditions locales écologiques. Cependant, le degré de variabilité parmi certains types de loups suppose une interruption du flux génétique due à l'isolement. L'absence de barrières qui auraient isolé différents types sur le continent nord-américain permet probablement de dire que les variations observées sont conséquentes de populations qui ont été antérieurement séparées, la mobilité des loups excluant que des populations géographiquement proches puissent avoir morphologiquement divergé autant.

L'énigme du loup rouge

En 1851, Audubon et Bachman décrivaient le loup rouge du Texas comme une sous-espèce de loup, *Canis lupus rufus*. Pendant près d'un siècle, la classification de cet animal a oscillé entre espèce et sous-espèce selon que la classification se faisait par regroupement ou par divisions taxonomiques. Ce sont les travaux de Goldman (1937 et 1944) qui ont mis en évidence une dichotomie de base en considérant le loup rouge comme une espèce séparée et différente de *Canis lupus* et en décomposant *Canis rufus* en 3 sous-espèces : *Canis rufus ater*, *C.l. niger* et *C.l. floridanus*. Ce point de vue a été généralement accepté durant de nombreuses années par plusieurs scientifiques (Hall-1981, Corbet-1991, Jones-1997).

Canis rufus est cependant semblable, en de nombreux points, au coyote et, en cela, il apparaît comme plus enclin à être le résultat d'une hybridation avec cette dernière espèce plutôt qu'avec d'autres loups. Une telle hybridation pourrait avoir débuté à la fin du 19^{ième} siècle et avoir « englouti » la plus grande partie de la population de loups rouges (Carley-1962, Nowak-1979).

Le point de désaccord entre les deux thèses subsiste donc, soutenu par d'autres scientifiques (Mech-1970, Jenks-1992, Wayne-1995). La ressemblance morphologique, le doute porté sur la précision de mesures crâniennes de spécimens (Nowak-1979) et des études génétiques récentes de Wayne et Gittleman (1995) jettent le plus grand doute sur l'existence du loup rouge en tant qu'espèce. La question posée par les tenants opposés à cette thèse lors de la restauration du loup rouge entre 1987 et 1994 était la suivante : « est-ce que les loups d'origine étaient, dès le début, des hybrides loups rouges/coyotes (si l'on admet qu'une espèce loup rouge pure ait existé à un moment donné) ou des hybrides loups gris/coyotes ? Dans leurs conclusions, Wayne et Gittleman (1995) affirment n'avoir découvert aucune preuve que le loup rouge pouvait constituer une espèce unique.

Invasion du S.E. des USA par le coyote

Le champ d'action du loup rouge actuel dans le Sud-Est des USA a pu être habité par *Canis lupus* (le loup) et *Canis latrans* (le coyote), c'est même ce qui fait aujourd'hui débat pour la classification de cet animal. On a répété avec insistance que la population hybride supposée s'était formée en réponse au développement agricole le long de la côte atlantique commencé il y a environ 250 ans avec l'installation des colons européens (Roy -1996, Wayne-1998). Cependant, tous les spécimens paléontologiques et archéologiques disponibles indiquent que ni *Canis lupus*, ni *Canis latrans* n'étaient présents dans le S.E. des USA à une époque qui aurait pu permettre la formation d'une

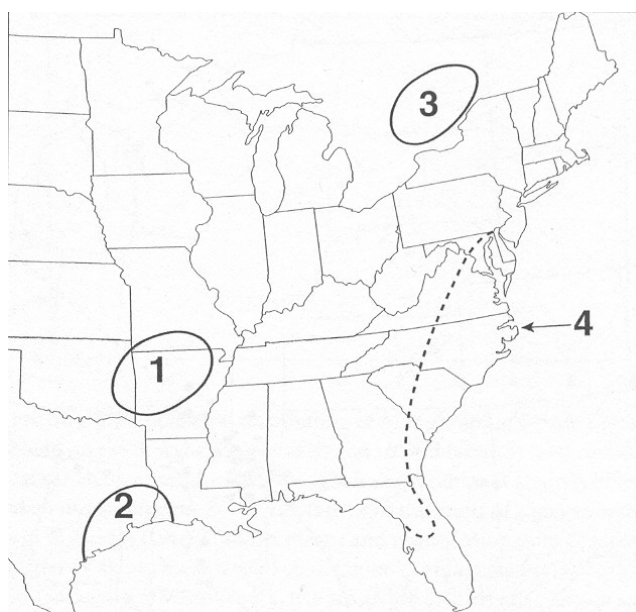
population hybride (Federhoff-1998). Le coyote a effectivement occupé le S.E. des USA en partie à cause du dérangement causé par la présence humaine, l'élimination du loup gris lui ayant été favorable. Cette occupation pour laquelle nous sommes bien documentés commença seulement au 20^{ème} siècle et ne traversa pas le fleuve Mississippi avant 1960 (Paradiso-1966).

La population de coyotes ne subsista par ailleurs que jusqu'à il y a environ 10.000 ans (Nowak-2002), elle ne semble pas avoir été capable de rivaliser avec le loup rouge qui commença à s'établir à l'Est à peu près à cette époque. Des spécimens de quelques sites en Floride montrent une brève présence sympatrique de moins de 5.000 ans de *Canis latrans*, *Canis rufus* et *Canis dirus*, et tous étaient morphologiquement distincts. Des trois, seul *Canis rufus* semble avoir survécu à la première invasion humaine dans la région. Remarquablement, quand le loup rouge succomba à la seconde invasion humaine, 10.000 ans plus tard (vers 1960), le coyote revint et il a très bien pu se croiser avec lui. Toutes les preuves disponibles indiquent que le croisement a commencé vers la fin du 19^{ème} siècle. Avant 1930, les seuls spécimens qui présentaient des signes morphologiques d'hybridation venaient d'une zone du centre du Texas et d'une autre zone dans l'Est de l'Oklahoma. Une série de crânes furent rassemblés entre 1919 et 1924 dans le S.E. du Missouri où une population isolée de loups rouges persistait alors. Les spécimens apparaissent divisés en deux groupes, *Canis rufus* et *Canis latrans*, montrant que les espèces apparurent sans hybridation (Nowak-1979).

Hybridation loup rouge/coyote

Tous les spécimens du genre *Canis* rassemblés jusqu'en 1930 en Oklahoma et jusqu'en 1950 dans la plus grande partie du Texas et de la Louisiane représentent un petit loup. L'élimination de cet animal par l'homme ainsi que le déboisement de la forêt facilitèrent probablement le déplacement du coyote vers l'Est et son croisement avec les autres populations de loups (Nowak-1979). Une zone importante d'hybridation se forma apparemment dans le Sud du Mississippi et en Arkansas de 1930 à 1950 (Fig. 9.8). En 1960, le processus d'hybridation engloba le Sud-Est du Texas, et le coyote s'étendait alors à l'Est du Mississippi. Les animaux qui semblaient être le loup original du S.E. prédominaient dans une bande côtière entre Texas et Louisiane. Par la suite, les hybrides occupèrent cette même zone et les coyotes occupèrent tout le S.E. Ce processus moderne d'invasion, l'hybridation ainsi que le déclin du loup rouge sont documentés grâce aux spécimens collectés et à d'autres comptes rendus. Il s'oppose au manque de spécimens soutenant la thèse d'une origine antérieure d'hybrides exposée par Roy, Girman et Wayne (1994), Wayne et Gittleman (1995), Roy et autres (1996).

Fig. 9.8 : Zones d'hybridation entre *Canis lupus* (le loup) et *Canis latrans* (le coyote). de 1930 à 1950 (1) ; et de 1960 à 1980 (2) Puis entre *Canis lupus lycaon* (une sous-espèce de loup) et *Canis latrans* (3). En 1987, quand *C.rufus* fut réintroduit dans le refuge national de la vie sauvage de « River Alligator » à l'Est de la Caroline du Nord (4), la limite orientale du territoire du coyote était approximativement celles qui est montrée en tirets. Elle atteint aujourd'hui la site de réintroduction.



L'ADN et l'origine du loup rouge

Bien que la présence rapportée d'ADN de coyote et de loup chez le loup rouge puisse être considérée comme une indication d'une origine hybride de ce dernier, une autre interprétation de ces mêmes chercheurs a été appliquée à une situation identique dans la région des Grands Lacs. Ces investigateurs auraient trouvé de l'ADN de coyote chez tous les loups du S.E. de l'Ontario et de l'île Royale et chez la plupart des loups du Minnesota. Alors qu'il y a également une preuve morphologique évidente d'hybridation, statistiquement, tous les spécimens de ces régions sont morphologiquement identiques à ceux des loups de l'ouest éloigné (Nowak-1992).

Cette découverte a été interprétée pour signifier globalement que l'hybridation limitée avec le coyote s'est produite et qu'elle a introduit un génotype coyote dans presque toute la population de loups sans autrement l'affecter. La situation dans le S.E. des USA pourrait être interprétée de la même façon : une hybridation, non entre coyote et loup mais entre coyote et loup rouge puis une expansion du génotype coyote. Cette explication pourrait tout autant vouloir dire que le loup rouge est aussi valide que *Canis lupus* en tant qu'espèce. Mais à cela s'oppose toujours le fait qu'aucun ADN d'une espèce spécifique n'a été trouvé pour le loup rouge dont seuls sont présents celui de *Canis lupus* et de *Canis latrans* (Wayne-1991), même si Nowak fait remarquer que d'autres chercheurs tels que Dowling (1992) ou Cronin (1992) ne soutiennent pas l'origine hybride par leurs analyses morphologiques.

Une nouvelle hypothèse

En effet, certaines nouvelles approches génétiques (Wilson-2000) tendent à indiquer que le loup rouge et la sous-espèce *Canis lupus lycaon* ont des séquences génétiques identiquement divergentes de celles de *Canis latrans* et distinctes de celles des autres *Canis lupus*. Une interprétation serait donc que *Canis lupus lycaon* et le loup rouge composeraient une espèce séparée plus étroitement liée à *Canis latrans* qu'à *Canis lupus* que l'on pourrait dénommer *Canis lycaon* à cause de la similitude morphologique crânienne reconnue par Goldman (1944) entre le loup rouge et *Canis lupus lycaon*. Malheureusement, il n'existe que peu de spécimens de crânes complets de *Canis lupus* adultes d'avant 1918, c'est à dire avant l'arrivée du coyote actuel dans la région des Grands Lacs.

Les quelques huit spécimens disponibles ont été attribués dans le passé, soit à *Canis lupus* soit au loup rouge, sans parfois faire l'unanimité (Goldman-1944). De nouvelles mesures morphométriques ont été comparées à 96 crânes de coyotes et à six échantillonnages de loups de l'ouest des USA et à une autre série de dix crânes de la sous-espèce *Canis lupus lycaon* pris entre 1905 et 1933 dans l'extrême S.E. de l'Ontario où le coyote ne s'est pas établi là-bas avant 1940 (Nowak-1979). Les analyses montrent que les trois séries sont distinctes des huit crânes de *Canis lupus* et qu'il n'y a pas d'indication d'une approche de cette série d'avant 1918 vers le coyote ou vers *Canis lupus* comme on aurait pu s'y attendre si la population orientale avait trouvé son origine dans l'hybridation des deux autres espèces.

Une espèce distincte

En prenant en considération les nouvelles données ADN, une interprétation raisonnable des analyses morphométriques est que le loup rouge en tant qu'espèce distincte s'est hybridé avec *Canis lupus* pour produire, dans une zone limitée du N.E., la sous-espèce *Canis lupus lycaon*. Faute d'une disponibilité relativement conséquente de crânes, quelques matériaux fragmentaires plus vieux provenant de sites paléontologiques (10.000 ans) et archéologiques (2.000 ans) nous permettent cependant quelques suppositions. Les éléments les plus communs retrouvés sont les mandibules et les premières molaires inférieures dont j'ai pu faire une comparaison (Nowak-2002) avec deux autres séries de crânes de l'Est du Mississippi. Ces quatre séries diffèrent substantiellement des séries de *Canis lupus* de l'Ouest. Néanmoins, l'analyse démontre une continuité entre les crânes modernes presque complets censés composer une espèce statistiquement bien définie et les spécimens plus antérieurs de la même région et montre que le coyote est bien éloigné des autres groupes.

La morphologie proche du loup rouge et de *Canis lupus* dans le N.E. n'est pas observée dans l'ouest des USA quand leurs territoires se chevauchent. Comme l'a observé Goldman (1944), le loup rouge semble plus petit vers l'ouest et diffère nettement de *Canis lupus* des plaines, même si l'observateur a pu être influencé par les hybrides de cette région. De grands spécimens de loups trouvés aussi loin que le centre du Texas sont très proches des spécimens de loups rouges trouvés plus vers l'ouest (Nowak-1995). Toutefois, les indications les plus claires sur la distinction spécifique entre les deux proviennent de l'analyse d'une grande série de spécimens du Texas entre 1890 et 1920 (Nowak-1979). Cette analyse montre la présence d'une hybridation qui comble la lacune entre les populations trouvées à l'époque, plus loin vers l'Est (loup rouge), et les populations de coyotes plus loin vers

l'ouest où les deux espèces fusionnent complètement. Il faut insister sur le fait que cette fusion s'est produite seulement entre le coyote et l'animal qui a correspondu au loup rouge, *Canis lupus* étant également présent dans la région mais étant éloigné du processus d'hybridation.

La domestication du chien

Selon une majorité d'auteurs, il apparaît aujourd'hui que le loup est à l'origine du chien et que le début de la domestication a pu se produire probablement dans le sud de l'Asie (Lawrence-1966, Scott-1968, Olsen-1977, Nowak-1979). Cependant, certaines hypothèses tendent à mettre en évidence que les différents croisements aboutissant au chien furent le résultat de multiples événements de domestication impliquant différentes sous-espèces de loups, sur différentes périodes et en différents endroits (Trumler-1990). Le cas le mieux documenté de cette hypothèse d'une origine séparée pourrait être apporté par Olsen (1985) dont les analyses statistiques de matériaux crâniens laissent supposer une transition antérieure du loup vers le chien nordique malamute en Alaska.

Les populations de chiens primitifs qui survivent encore dans le sud de l'Asie, à proximité des humains ou totalement isolées, semblent représenter une transition évolutive entre le loup et les croisements plus récents de chiens (Trumler-1990). Ces animaux se seraient développés sur le continent sud-asiatique il y a 3.500 à 4.000 ans puis se seraient répandus dans d'autres régions par l'intermédiaires des marins ou d'émigrants (Corbett-1995). Le dingo d'Australie en serait ainsi un exemple probant.

Les plus vieux restes les mieux documentés de *Canis familiaris* datent d'il y a environ 12.000 ans et ont été découverts en Irak mais d'autres spécimens antérieurs datant de 14.000 ans ont depuis été découverts au Moyen Orient et dans le nord de l'Europe (Davis-1978, Walker-1982). Une information sur un spécimen du nord du Yukon datant d'au moins 20.000 ans (Beebe-1975) a été considérée comme douteuse par Olsen (1985), cependant, les analyses ADN de Vilà (1997) suggèrent que le lignage génétique du chien pourrait avoir trouvé son origine il y a 135.000 ans, bien que sur le plan morphologique, cela ne serait pas apparent avant la date plus communément acceptée pour la domestication. Néanmoins, les études ADN plus récentes tendent bien à démontrer que le phénomène de la domestication ne remonte pas à plus de 15.000 ans (Savolainen-2002).

La transition du loup au prototype chien domestique a ainsi été très longue et assurément dépendante des pressions de la sélection. Même si Belyaev (1979) réussit à développer des caractères domestiques chez des renards en moins de vingt générations en sélectionnant les plus sociaux, les premiers individus n'étaient probablement pas sélectivement croisés pour leurs caractéristiques spécifiques mais laissés libres et ne s'associant aux humains que pour la nourriture (Olsen-1985). Le développement initial du chien a donc bien impliqué un processus de sélection naturelle et non une forme primitive de domestication.

Alors que nous sommes généralement d'accord pour dire que le loup est à l'origine du chien, la question de savoir si les deux peuvent être traités séparément en tant qu'espèces distinctes peut ne jamais être résolue. La tendance actuelle place le chien en tant qu'espèce distincte *Canis familiaris*. Wozencroft (1993) propose une classification en tant que sous-espèce *Canis lupus familiaris*. Sur la base d'une cohérence génétique, Wayne (1986) considère, quant à lui le chien, malgré sa phénoménale diversité de tailles, comme rien de plus qu'un loup gris. Pourtant, des analyses statistiques de crânes ont sans cesse démontré une séparation totale entre loup et chien (Lawrence-1967, Nowak-1994). Le changement principal du crâne pendant le processus de domestication a été une réduction générale de sa taille avec un raccourcissement du museau et donc, un palais relativement plus large, un front plus étroit et plus droit et des dents plus serrées.

Une sélection délibérée des hommes est probablement responsable des caractéristiques des croisements plus récents comprenant par exemple les tailles extrêmes des individus. Un caractère presque universel des chiens, qu'ils soient grands ou petits, par rapport à leur ancêtre d'origine est un large écran de protection frontal au sommet du crâne (Nowak-1979).

Hybridation entre loup et chien

Bien que quelques chercheurs tendent à situer le chien et le loup comme étant une seule et même espèce, l'un des meilleurs arguments pour leur reconnaissance en tant qu'espèces distinctes, en plus de leurs nettes différences physiques, est qu'ils ne se sont généralement pas volontairement croisés même s'ils ont partagé de vastes territoires pendant des milliers d'années. Néanmoins, leur hybridation peut produire une progéniture viable et les générations suivantes sont fertiles (Iljin-1941). La reproduction délibérée de ce genre d'hybrides, ou d'autres combinaisons, a

récemment proliféré et on estime à 300.000 le nombre de ces animaux présents aux USA (Willems-1995). Le croisement provoqué entre loups et chiens n'est cependant pas un phénomène récent ; Aristote décrivait déjà de tels croisements au 4^{ième} siècle avant J.C. et Pline rapportait que les Gaulois attachaient leurs chiennes à des arbres pour que les loups puissent venir s'accoupler avec elles. Les Esquimaux sont connus entre autres choses pour utiliser les hybrides loups/chiens comme chiens de traîneaux (Olson-1985).

On ne connaît pas de cas documentés de loups, principalement des femelles, sollicitant et s'accouplant avec des chiens en dehors de l'implication humaine (Maagaard-1994) pas plus qu'existe une information sur des cas de pénétration active de races de chiens dans des populations sauvages de loups (Boitani-1993). En Italie, Lorenzini et Fico (1995) s'interrogèrent cependant pour savoir si, à un moment donné, une telle pénétration génétique avait pu constituer une menace pour l'intégrité de l'espèce loup. L'examen de grandes séries de spécimens rassemblés à l'université de Rome n'a heureusement révélé aucune indication de modification suspecte en ce sens. De la même façon, l'hypothèse d'un événement semblable chez les loups blancs de l'Arctique, basée sur une prétendue réduction de la taille des crânes (Chutton-1994) fut mise en doute pour une hybridation importante (Nowak-1995). Selon Mengel (1971), le rythme de reproduction de ces hybrides étant en effet décalé d'environ trois mois ne permettrait pas à la progéniture née en hiver de survivre dans la vie sauvage. En ce sens, l'Arctique serait le dernier endroit où « l'introgession » génétique des chiens pourrait se produire dans une population de loups.

L'analyse de spécimens par Nowak (1995) n'a pas révélé non plus de preuves d'une dérive génétique dans une population de loups de l'Ouest des USA au début du 20^{ième} siècle, quand la population déclinait en raison du dérangement environnemental et de la persécution humaine.

CHAPITRE X : INTERACTIONS DU LOUP AVEC LES ANIMAUX NON PROIES

W.B. Ballard, L.N. Carbyn

et D.W. Smith

Les loups partagent leur environnement avec de nombreux autres animaux en plus de ceux sur lesquels ils exercent leur prédation, et, la nature des interactions entre eux et ces autres créatures varie considérablement. Certains de ces animaux « sympatriques » (se dit d'espèces voisines vivant dans le même espace sans s'hybrider) tels que le coyote, le chacal ou le renard sont de taille moyenne à petite, d'autres tels que l'ours ou le puma sont de bien plus grands Carnivores. Corbeaux, aigles, glouton (carcajou) ou d'autres encore, oiseaux ou micromammifères, interagissent avec le loup en se nourrissant sur les restes des proies tuées.

LOUPS ET AUTRES COMMUNAUTES

Certaines associations écologiques forment des groupes d'espèces utilisant des ressources communes d'une manière identique (Root-1967), aussi les loups font-ils partie d'une « communauté » qui comprend d'autres grands Carnivores tels que les ours et les pumas. Dans ce chapitre, nous prendrons en compte, outre ces grands prédateurs, les oiseaux et les petits mammifères qui sont finalement d'importants charpardeurs charognards sur les proies du loup, obligeant ces derniers à chasser et tuer plus que nécessaire pour subvenir à leurs besoins.

Même si les loups interagissent fréquemment avec beaucoup d'autres espèces non-proies, peu d'études, à l'exception des travaux de Rosenzweig (1966) et de Palomares (1999), ont été menées pour essayer de déterminer les effets de ces interactions sur la structure de la communauté de Carnivores et sur la dynamique des populations concernées. En conséquence, la seule information disponible est faite en grande partie de simples observations anecdotiques. Dans ce chapitre, nous allons donc revoir la littérature et les données disponibles en essayant de synthétiser l'information autour des interactions entre les loups et les animaux non-proies.

La génétique comportementale et la flexibilité des loups leur ont permis de s'adapter à un large éventail d'habitats et à des conditions environnementales très diversifiées, aussi bien en Eurasie qu'en Amérique du Nord. En conséquence, leur rôle varie considérablement entre des écosystèmes spécifiques et, traiter de ce rôle, nécessiterait des études en profondeur sur toutes les populations animales vivant sur le territoire des loups. A ce jour, nous pouvons seulement examiner et résumer les informations récoltées, interpréter l'intérêt de ces interactions et évaluer le rôle qu'elles peuvent avoir à l'intérieur d'une communauté de Carnivores ou d'un écosystème.

INTERACTIONS PARMIS LES MEMBRES DE LA COMMUNAUTE

Ces interactions sont omniprésentes même si les opportunités de s'informer de ces interactions sont rares à cause de leur nature difficile à définir pour la plupart des Carnivores. Le type le plus commun d'interaction est probablement la compétition qui est généralement plus intense entre deux espèces relativement similaires (Johnson-1996). Le principe d'exclusion compétitive retient que deux espèces en compétition peuvent coexister dans un environnement stable si elles ont une niche écologique adéquate de différenciation (Krebs-1994). Si une telle différenciation n'existe pas, l'une des espèces exclura l'autre. Le degré d'exclusion compétitive dépend, quant à lui, du degré de chevauchement des niches écologiques, du degré de chevauchement spatial et de la disponibilité des ressources.

En ce sens, deux sortes de compétition sont reconnues : la compétition d'exploitation et la compétition d'interférence. La compétition d'exploitation est indirecte, elle est basée sur l'efficacité à accéder, pour chaque espèce, aux ressources et à les partager. Les preuves d'un tel comportement ne sont pas toujours évidentes et les

conséquences de cette compétition s'expriment peu à peu au travers de la survie et de la reproduction, toutes les deux conduisant en fin de compte soit à l'extinction, soit à la divergence d'évolution (Krebs-1994). La compétition d'interférence est, quant à elle, directe, elle s'exprime par le comportement d'agressivité et peut provoquer l'exclusion immédiate d'un individu ou d'une population en compétition pour une ressource. Du fait que les plus grandes espèces sont généralement seules à bénéficier des interactions en excluant les plus petits concurrents, la compétition d'interférence est asymétrique (Krebs-1994) et peut influencer les modèles spatiaux dans la sélection de l'habitat et la distribution géographique (Connor-1987).

La disponibilité des carcasses d'animaux tués par les loups a tendance à concentrer la compétition interspécifique vers certaines espèces (coyote, loup...) et le nourrissage communautaire sur les proies par les loups, les ours, les coyotes ou les corbeaux a déjà été observé par de nombreux chercheurs (Mech-1966, Peterson-1977, Ballard-1982, Paquet-1992...). De telles opportunités se produisent probablement lorsque les loups sont rassasiés ou qu'ils sont en phase de repos après avoir mangé. Dans ce cas, il ne s'agit pas vraiment d'une forme de tolérance mais plutôt d'un manque de détermination à chasser les charognards présents.

Comme nous l'avons dit plus haut, la disponibilité de nourriture et les différences comportementales des espèces influencent l'intensité des interactions compétitives, certains prédateurs étant plus robustes et plus résistants aux événements et pouvant transformer leur disponibilité d'énergie plus rapidement (métabolisme). Ils peuvent ainsi utiliser la nourriture plus efficacement, avoir des taux de croissance plus rapides ou des caractéristiques spécifiques qui leur confèrent un avantage compétitif. Par contre, nous n'avons aucune documentation sur des cas où la compétition entre loups et d'autres espèces aboutissait à une division spatiale durable des ressources dans une même endroit, les observations faites portant sur des exemples d'élimination de certains prédateurs plus petits par compétition d'interférence (Berg-1978).

INTERACTIONS AVEC LES GRANDS CARNIVORES

Les ours bruns

Le chevauchement géographique entre les loups et les ours bruns fut autrefois beaucoup plus étendu qu'à présent. Dans presque tous les territoires de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie, les populations d'ours ont subi le déclin provoqué par la présence et le harcèlement humains, plus encore durant ces vingt dernières années. Néanmoins, ours et loups cohabitent encore dans des parties significatives de leurs anciens territoires et les interactions entre eux ont souvent été observées, principalement en Alaska et dans le nord du Canada, où l'un des premiers biologistes à signaler ces interactions fut A. Murie dans les années 1940.

Ses observations confirment le fait déjà connu que les ours s'approprient facilement une carcasse tuée par les loups mais que, malgré quelques escarmouches inoffensives et parfois dissuasives de l'une ou l'autre espèce, aucune interaction fatale n'a jamais été notée. Depuis lors, de nombreuses autres observations ont été faites. Dans le Tab. 10.1, nous présentons les interactions loups/ours en 16 types différents de comportements développés lors des rencontres observées sur différents sites dont le parc national Yellowstone, aux USA. Dans 52% des cas, les loups étaient plus nombreux et les ours ne l'étaient que dans 19% des cas et presque toutes les rencontres concernaient des femelles accompagnées de jeunes de moins de deux ans. Sur 108 interactions notées, la majorité de celles-ci (57%) se situaient sur ou à proximité de sites de consommation d'une proie par l'une ou l'autre espèce, 29% se situaient sur un site différent et 14% sur un site de tanière des loups (Tab. 10.1). Sur les sites de nourrissage, les ours gagnaient quasiment toutes les confrontations mais les perdaient toutes sur les sites de tanières des loups. Dans trois cas, les loups tuèrent les ours, la plupart des interactions mortelles survenant cependant sur les sites de nourrissage (Tab. 10.1).

Les rencontres peuvent être parfois très agressives de part et d'autre et durer longtemps, comme l'observa une fois Murie (1944) : « Une femelle accompagnée de deux jeunes d'environ deux ans repéra une odeur de viande et s'approcha rapidement d'une tanière. Aucun des trois ne fut remarqué avant de se trouver tout près du site mais aussitôt, quatre loups adultes se précipitèrent alors sur eux, les attaquant de tous côtés. Un des jeunes ours semblait apprécier la bagarre et se retrouvait souvent seul face aux loups. La confrontation dura près d'une heure et les ours en profitèrent pour chaparder quelques morceaux de nourriture tout en se défendant des attaques de plus en plus sévères des loups. Ils finirent par renoncer et quittèrent le site en remontant la pente au trot, harcelés par les loups dont les coups de dents se faisaient plus dissuasifs ».

Tableau 10.1 : Résumé des interactions loups/ours bruns sur le continent nord-américain, en dehors du parc Yellowstone.

	Types d'interactions*																Total	%
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
Nb de cas	6	7	3	26	11	7	8	1	4	23	2	2	1	2	3	2	108	
Type de site																		
nourrissage	6	7	3	-	7	-	-	4	23	2	2	1	2	2	2	-	62	57
tanière	-	-	-	13	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	14
autres	-	-	-	12	11	-	6	1							1		31	29
Nombre																		
ours > loups	1			8	8	1	1		1	1							21	19
loups > ours	4	2	1	9	2	6	3	1	3	16	2	2		2	3	2	58	54
ours = loups	1	5	1	9	1		3			5							25	23
inconnu	-		1				1			1			1				4	4
Résultats																		
ours gagne	5	2	1	1	3					22	2					2	38	35
loup gagne	-			9	1				4			2			3		19	18
match nul	1	4	1	15	7	7	7	1									43	4
inconnu	-			1			1			1				2			5	5
Ours avec des jeunes																		
Oui	1			10	9		1			3					3		27	25
Non	5	7	3	16	2	7	7	1	4	20	2	2	1	2		2	81	75

* : Type d'interactions :

- (1) : ours mangeant, loups sur le territoire, pas de conflit mortel.
- (2) Ours et loups mangeant sur une proie identique au même moment, pas de conflit.
- (3) Ours mangeant sur une proie tuée par les loups, loups absents, pas de conflit.
- (4) Ours et loups se battent et se pourchassent, pas de cas mortel.
- (5) Les loups chassent un ours, pas d'agression mortelle.
- (6) Les loups mangent une carcasse d'ours, peut-être une prédation ?
- (7) Loups et ours dans un rayon de 30 mètres, pas de conflit mais il y a évitement.
- (8) Autre cas, pas d'information spécifique.
- (9) Sur un site de proies tuée, les loups remplacent un ours qui vient de partir ; pas de cas mortel.
- (10) L'ours défend une proie tuée contre les loups, pas de conflit mortel.
- (11) L'ours remplace un loup qui se retire d'une proie tuée, pas de conflit mais un retrait du loup.
- (12) Un loup défend sa proie contre un ours, l'ours se retire, pas de conflit grave.
- (13) L'ours achève la proie blessée par les loups, pas de confrontation mortelle.
- (14) Traces de loups et d'ours sur une carcasse, cause de la mort inconnue, auteur également inconnu ?
- (15) Les loups tuent un ours.
- (16) Un ours tue un loup.

Quelques études menées sur les interactions loups/ours en Eurasie ont permis aux biologistes de conclure qu'elles n'avaient pas d'influence sur la distribution de l'une ou l'autre espèce (Bromli-1965, Portenko-1944 cité par Yudin (1992). Comme en Amérique du Nord, les loups défendent avec succès leurs sites de tanières (Grachev-1972) et, de la même façon, la plupart des interactions se passent sur les sites de consommation de proies tuées par l'une ou l'autre espèce mais dans une proportion plus grande par les loups. Lors de confrontations agressives, ce sont souvent les jeunes ours sans expérience qui se font tuer par les loups.

De fait, si ces interactions ne sont pas préjudiciables aux deux espèces prédatrices, elles peuvent avoir cependant des effets nettement plus marquants dans la relation proies/prédateurs en exerçant, par contre-coup, une plus forte pression sur l'espèce proie la plus vulnérable, lorsque par exemple les ours deviennent le facteur principal de mortalité chez les veaux d'originaux qu'ils tuent volontiers (Ballard-1992). Le taux de mortalité chez les herbivores peut ainsi augmenter par une augmentation identique du taux de prédation des loups, plus, en tout cas, que dans un système où il n'y a pas d'ours. Dans le parc Yellowstone, les scientifiques pensent même que la disponibilité de carcasses d'ongulés tués généralement par les loups, et dont profitent les ours, pourrait conduire à une consommation de protéines plus élevée pour ces derniers et leur être bénéfique pour la reproduction dans les zones où ils sont encore rares (Servheen et Knight-1993).

En résumé, les interactions loups/ours bruns semblent impliquer à la fois la compétition d'interférence et la compétition d'exploitation. Dans un tel système, des carcasses d'ongulés sont probablement fréquentées par les deux espèces de prédateurs tout au long de l'année. De plus, même si les ours semblent ne s'en prendre qu'à des carcasses de louveteaux parfois tués ou déjà morts, les loups se nourrissent par contre volontiers d'ours adultes tués dans une confrontation.

Les ours noirs

Il existe beaucoup moins de données concernant les interactions loups/ours noirs. La cause en est sans doute la différence d'habitat de l'ours noir qui se situe plutôt dans des zones forestières denses et branchues et donc moins ouvertes à l'observation. Sur les cinq types d'interactions loups/ours noirs que nous avons pu définir, c'étaient les loups qui tuaient le plus souvent un ours (9 fois sur 26 interactions). Six de ces 9 cas concernaient des loups qui allaient déloger un ours dans sa tanière et les 3 autres se sont produits respectivement, sur un site de consommation d'une carcasse, sur un site de tanières de loups et sur un site non classé. Généralement, les loups sont en nombre supérieur par rapport aux ours qu'ils rencontrent dans les différents types d'interactions et ils gagnent un pourcentage élevé de confrontations. Une telle conséquence suggère plus une compétition d'interférence puisque même sur les sites où une proie est tuée par un ours noir, les loups réussissent à usurper la carcasse. Ce type d'interactions semble contraster nettement avec celui qui met en présence loups et ours bruns.

Les ours blancs

Les loups et les ours polaires sont rarement en contact les uns avec les autres. Entre 1980 et 1983, Ramsay (1984) dit avoir observé six interactions de ce type, l'une impliquant des loups tuant et mangeant un ourson abattu au cours de la migration de printemps des ours vers le nord et une autre au moins se passant sur un site de consommation d'un caribou tué sans qu'il y ait eu de confrontation vraiment violente. Messier (com. pers.) et Cluff (com. pers.) ont observé des loups attaquant des oursons accompagnant leur mère mais, compte tenu de l'opposition manifestée par l'ourse adulte, leurs attaques n'eurent aucun succès.

Les pumas

Les loups et les pumas (ou cougouars) partagent des territoires géographiques le long de quelques régions des Montagnes Rocheuses nord-américaines dans lesquelles ils chassent et se nourrissent d'ongulés. Le cougouar est un animal solitaire et ne consomme pas rapidement la proie tuée (Murphy-1998), à l'inverse des loups qui, se déplaçant vite et souvent peuvent interférer sur les sites de consommation rencontrés. En terrain montagneux, l'accumulation de neige oblige souvent les proies communes à descendre dans les vallées, ce qui tend à augmenter les occasions de chevauchement spatial entre les deux espèces prédatrices. En été par contre, les pumas suivent les proies vers des lieux plus élevés, ce que font plus rarement les loups, et les rencontres sont alors plus improbables. Malgré l'absence d'informations sur le sujet, on peut estimer toutefois que ni les loups ni les pumas ne constituent un facteur significatif de mortalité pour l'autre espèce.

Les tigres

En Asie, les territoires des tigres, l'un des plus grands Félidés existants, chevauchent certains territoires des loups. Chasseur solitaire comme le puma, le tigre exploite des proies de moyenne et grande taille en rodant et en tendant des embuscades. En Sibérie par exemple, les proies sont plutôt dispersées et la densité de tigres est suffisamment basse pour que ceux-ci ne montrent aucune défense territoriale envers les loups. Il existe cependant des cas où les interactions semblent refléter une forme de compétition d'interférence : Yudin (1992) mentionne dans ses observations que s'il n'a jamais vu de tigres poursuivant ou tuant des loups, au moins trois meutes identifiées se seraient déplacées à cause de la présence de tigres. Cette observation semble être un exemple de la partition spatiale entre les deux prédateurs occupant une niche écologique identique sur la base d'une compétition alimentaire.

Deux cas de tigres tuant des loups sont cependant rapportés par Makovkin (1999) dans la réserve de Lazovsky (dans l'Est de la Russie). Dans un cas, un loup avait été auparavant blessé par un chasseur ; dans l'autre, le loup avait été tué près d'une carcasse d'ongulé. Dans les deux cas, le tigre n'avait pas consommé le loup.

INTERACTIONS AVEC DES CARNIVORES DE TAILLE MOYENNE

Les interactions de loups avec des Carnivores de taille moyenne sont déterminées par la capacité supérieure de prédation des loups, aussi le type le plus commun de rencontre s'orienté-t-il le plus souvent vers une poursuite des loups dans le but de chasser l'opportuniste, voire de l'éliminer si possible.

Le lynx

Même si les territoires des loups et des lynx se chevauchent beaucoup, nous n'avons trouvé qu'une seule observation d'interaction en Amérique du Nord. Dans le parc national Jasper, un gardien observa en effet un lynx en train de se nourrir sur une carcasse d'ongulé durant plusieurs jours. Un loup solitaire à proximité ne s'approcha jamais pour tenter de se nourrir également durant tout le temps de l'observation (Dekker-1998).

Le lynx eurasiatique qui a deux à trois fois la taille d'un lynx nord-américain est plus proche de la taille du loup. En Russie, Yudin (1992) décrit cependant des interactions loups/lynx comme fortement variables, affirmant qu'il n'y avait aucune preuve que les deux prédateurs soient concurrents pour une même proie. Dans certains endroits, le lynx se spécialise sur les lièvres, le chevreuil composant seulement 10 à 15% de son régime alimentaire alors que les loups chassent plus spécialement le chevreuil. Ainsi, chaque espèce exerce-t-elle un degré d'influence différent sur différentes espèces proies. Par contre, en Pologne, la compétition entre loups et lynx pour le chevreuil est à certains moments importante (Suminski-com. pers.).

Le glouton (Carcajou)

Des interactions entre loups et gloutons ont été décrites par un certain nombre de chercheurs (Murie-1963, Burkholder-1962, Isakson-1982). Huit des 14 interactions décrites aboutirent à la mort pour les gloutons mais les loups ne consommèrent pas sa chair ; 5 comptes rendus concernaient des loups poursuivant des gloutons qui réussirent à s'échapper vers des arbres bas ou des refuges. Dans 3 cas, les actions se sont produites à proximité d'une proie tuée par les loups, dans 10 autres cas, elles se sont produites lors d'une rencontre fortuite. Dans ce type de rencontres, nous avons à chaque fois un bel exemple d'une compétition d'interférence.

Meier (1987) raconte avoir observé une fois d'avion une attaque sur un glouton : « Nous pistions une meute de loups dit-il, lorsque soudain nous vîmes 7 loups remontant en courant une crique près de la rivière Teklanika. Ils rattrapèrent et attaquèrent aussitôt un glouton en train de fuir en l'encerclant, le décollant du sol et le secouant. En volant plus bas, nous vîmes que le glouton était sur le dos et qu'un loup continuait à l'attaquer. Au passage suivant, certains loups se frottaient sur le sol et d'autres étaient couchés, le glouton avait cependant disparu. Finalement, les 7 loups se déplacèrent vers la crique. Après 20 mn de patrouille, nous repérâmes le glouton qui redescendait rapidement la crique par le chemin emprunté par les loups auparavant. Le lendemain, en visitant le site au sol, nous avons trouvé des taches de sang là où le glouton s'était fait attaquer. Il semblait qu'il s'était réfugié sous une avancée de glace jusqu'à ce que les loups abandonnent, puis qu'il était parti sans avoir été fortement blessé ».

Hyènes et chacals

Même si la distribution des loups chevauche les territoires des hyènes (en Asie) et celui des chacals (en Eurasie), il n'existe que peu de comptes rendus publiés sur de telles interactions. Mendelssohn (1982) nota que les loups et les hyènes tigrées mangeaient souvent sur des dépôts d'ordures à proximités de villages et que les loups s'écartaient alors des plus grandes mais qu'en certaines occasions, les meutes de loups faisaient partir les hyènes. Concernant les chacals, il semble que les interactions soient, dans certains cas, semblables à celles des loups envers les coyotes.

Le coyote

Bien que très proches sur les plans biologique et écologique, et même si les deux espèces varient fortement en taille selon les endroits, le coyote ne représente généralement que le 1/3 du poids d'un loup. Des coyotes peuvent parfois former des meutes, des meutes de loups peuvent parfois devenir moins sociables et se disloquer au profit de plus petits groupes. De nombreuses études qui indiquent cependant des densités de loups et de coyotes inversement proportionnelles sur un territoire (Thurber-1992), suggèrent une compétition d'interférence entre les deux espèces. La fréquence des rencontres pourrait être ainsi déterminée par la disponibilité de nourriture, les coyotes pouvant être exclus quand la proie est petite et que les loups la consomment en entier.

Des comptes rendus de coyotes tués par des loups sont communs (Seton-1929, Goldman-1944, Stendlund-1955, Paquet-1991...), les victimes étant le plus souvent abandonnées plutôt que consommées. Dans le parc Yellowstone, en juillet 2001, 27 coyotes ont été retrouvés tués par les loups dont 18 (67%) à proximité ou sur des sites de consommation (Tab. 10.4). On a, durant la même période, noté 4 cas de coyotes pourchassant un loup et 3 de ces cas se sont produits à proximité d'un site de tanières de coyotes. Dans 4 autres interactions, il semble significatif qu'elles se soient produites envers un seul loup. Il s'agissait alors d'une jeune femelle subordonnée qui s'était séparée de la meute et avait mis bas 3 louveteaux. Sa tanière se trouvait à environ 15 km et quelques individus de la meute principale la visitaient parfois. Par 3 fois, en mai 2001, des coyotes s'approchèrent de la tanière. Une première fois ce fut un coyote seul qui urina à l'entrée de la tanière mais rien d'autre ne se passa. En 2 autres occasions, 1 puis 2 coyotes s'approchèrent et la louve les chassa. En juillet, alors que la louve ne se trouvait pas sur le site, un coyote rencontra un louveteau, le pourchassa et le saisit par 2 fois dans la gueule puis cessa l'action et s'éloigna sans avoir apparemment blessé le louveteau.

Tableau 10.4 : Résumé des interactions loups/coyotes dans le parc Yellowstone durant la période 1995/2001.

	Type d'interactions*					
	1	2	3	4	Total	%
Nb d'occurrences	14	113	17	5	149	//
Type de sites						
Nourrissage	9	99	13	1	122	22
tanière de coyote	0	1	2	1	4	3
tanière de loups	1	2	0	1	4	3
autres	4	11	2	2	19	13
Nb de chaque						
coyotes > loups	2	13	0	3	18	12
loups > coyotes	8	88	17	0	113	76
coyotes = loups	3	12	0	2	17	11
inconnu	1	0	0	0	1	1
Résultats						
les loups gagnent	3	103	17	0	123	83
les coyotes gagnent	1	1	0	4	6	4
match nul	9	9	0	0	18	12
inconnu	1	0	0	1	2	1

*Type d'interactions :

- (1) : pas de poursuite, pas de mortalité
- (2) : les loups pourchassent les coyotes. Pas de cas mortel.
- (3) : les loups tuent les coyotes.
- (4) : les coyotes poursuivent un loup. Pas de cas mortel.

Les conséquences des interactions loups/coyotes peuvent se résumer finalement à 4 situations distinctes : **(1)** : les coyotes bénéficient des restes de carcasses de proies tuées par les loups ; **(2)** : les loups tuent souvent les coyotes mais ne les consomment pas ; **(3)** : les coyotes quittent généralement la partie du territoire où évolue une meute de loups ; **(4)** : les coyotes occupent et repeuplent rapidement des sites désertés par les loups ou desquels les loups ont été éliminés (Thurber-1992). Pour illustrer ce 4^{ième} point, les programmes de contrôle des prédateurs peuvent à tout moment réduire les populations de loups et donc permettre aux coyotes d'étendre leurs territoires dans un équilibre instable. Ce processus peut avoir ainsi favoriser l'hybridation loups/coyotes dans certaines zones et aboutir à long terme à une « introgression » unidirectionnelle de l'ADN mit. de coyote dans des populations de loups (Wayne-chap. VIII). Il semble alors raisonnable de conclure que ce type d'interactions observées et, dans certains cas, indirectement provoquées par l'homme, ait des conséquences écologiques au niveau des populations, que ce soit de loups ou de coyotes.

La question de savoir si loups et coyotes peuvent coexister sur un même territoire n'a pas de réponse toute trouvée. Dans certaines régions, les coyotes ont des densités élevées en présence de densité plus faibles de loups (Paquet-1991). En Alaska, la survie des coyotes vivant sur le territoire des loups est importante (Thurber-1992). Chaque situation semble ainsi avoir son propre éventail de réponses dynamiques. Johnson (1996) pense que le modèle général, tant sur le continent nord-américain qu'eurasien, implique la présence naturelle de 3 espèces distinctes de Canidés sympatriques de taille et de besoins différents. Cet assemblage est historiquement composé de loups, de coyotes et de renards roux.

En agissant sur les populations de loups, l'homme modifie sans cesse cet équilibre relationnel historique. Dans les territoires où ce système fut réduit le plus souvent à 2 espèces, et ce fut le cas quand les loups furent pourchassés et détruits sans merci, plusieurs scénarios ont pu s'établir ou se défaire entre coyotes, renards et loups survivants, entre autres l'hybridation loups/coyotes, l'exclusion du plus faible ou un chevauchement total (Johnson-1996). La reconquête par le loup de ses territoires d'origine conduit aujourd'hui à des changements significatifs dans ce nouvel équilibre. Les conséquences de la réintroduction de loups dans le parc Yellowstone et en Idaho présentent de nouveaux scénarios qui aboutiront à long terme à des changements dans la composition de la communauté de Carnivores. Dans la vallée Lamar, 25 à 33% de la population de coyotes a été éliminée chaque hiver depuis le retour des loups dans le parc Yellowstone et l'on observe aujourd'hui des coyotes venant mettre bas dans des sites proches des routes, là où les loups sont moins présents.

D'un autre côté, un premier compte rendu d'un loup coopérant avec des coyotes, ou du moins, ne les attaquant pas et n'étant pas attaqué par eux, a été récemment rapporté, les 4 coyotes attaquaient l'arrière train d'un veau de bison alors que le loup le tenait au cou. Quand le veau fut mort, le loup empêcha cependant les coyotes de manger (Smith-2001).

Si, en conclusion de ce paragraphe traitant de la relation loups/coyotes, on tentait de répondre à la question de savoir si le principe d'exclusion compétitive peut être simplement basé sur la similarité des niches écologiques, Schmidt faisait remarquer déjà en 1986 qu'il n'y avait pas de preuve que l'agressivité entre loups et coyotes soit liée au chevauchement de niches écologiques spécifiques et que la compétition d'interférence était plus forte entre espèces plus proches en taille ou entre espèces ayant des liens taxonomiques plus étroits.

INTERACTIONS AVEC LES PETITS CARNIVORES

Comme nous venons de le dire ci-dessus, les plus grandes espèces auraient tendance à être plus souvent en compétition d'interférence qu'en compétition d'exploitation. Ce principe semble bien s'appliquer pour les relations entre loups et coyotes. Théoriquement, les animaux plus petits ont probablement plus de chances de réussir dans la compétition d'exploitation parce que les avantages de leur petite taille pourraient compenser ceux de l'évolution ayant conduit à de meilleures aptitudes d'interférences chez les espèces de plus grande taille. Des espèces plus petites ont tendance à être en plus grands nombres, à avoir de plus petits territoires de vie et à en exploiter les ressources plus efficacement (Palomares et Caro-1999).

Les renards roux

Même si les loups peuvent tuer des renards sur des sites de consommation de proies, il ne fait pas de doute que les carcasses de ces proies tuées par les loups fournissent aux renards une importante source de nourriture

providentielle. Cependant, de leurs propres observations, Carbyn et Peterson (1993) suggèrent que la compétition d'interférence entre renards et loups est généralement moins accentuée que celle entre loups et coyotes. Dans le parc national Wood-Buffalo, en Alberta, il était par exemple évident qu'en présence des loups, la population de renards roux augmentait au détriment de celle de coyotes (Carbyn-1993).

Les renards arctiques

On sait peu de chose sur les interactions entre les loups et les renards arctiques mais on peut penser qu'il n'y a aucune raison pour que ces interactions soient différentes de celles concernant les renards roux, c'est à dire que les loups chassent rapidement les renards chaque fois qu'ils les rencontrent et que ces derniers se nourrissent sur les restes de proies des loups chaque fois qu'ils le peuvent.

INTERACTIONS AVEC D'AUTRES ESPECES

Il est tout à fait naturel qu'un prédateur tel que le loup ayant une distribution aussi étendue interagisse avec un large éventail de petits mammifères et autres carnivores aviaires. De telles rencontres, sans avoir nécessairement provoqué des études pertinentes, sont bien documentées dans de nombreux récits anecdotiques : Stendlund par exemple (1955) rapporte que des loutres de rivière peuvent être tuées par les loups ; Boyd, qui découvrit un scone (mouffette) tué par des loups ; ou encore Kumar (1996), qui observa une confrontation entre des loups et un aigle, en Inde : un couple de loups accompagné de 3 louveteaux se nourrissaient sur une antilope lorsqu'un aigle adulte fondit à 5 reprises sur eux. A chaque fois le loup mâle bondissait vers le rapace et à la 5^{ème} tentative, alors que l'aigle s'abattait beaucoup plus bas, il fut attrapé et tué mais non consommé. L'aigle de cette région n'étant pas charognard, on peut supposer qu'il voulait s'en prendre aux louveteaux plutôt qu'à la carcasse de l'antilope.

En Pologne, Jedrzejewski (1992) rapporte que les loups inspectent régulièrement les terriers de rats laveurs et de blaireaux et qu'ils en tuent occasionnellement pour les consommer. Dans le parc national Yellowstone, Schmith (non publié) observa 5 loups s'en prenant à un blaireau : 2 loups attaquèrent successivement le blaireau mais ils abandonnèrent rapidement. Puis les 5 loups l'encerclèrent et l'animal fut mordu de toutes parts, secoué violemment et laissé pour mort avant qu'un individu du groupe le saisisse et le transporte sur quelques mètres puis le laisse finalement tomber pour rejoindre les autres. Aucune de ces interactions, que l'on peut situer au simple niveau de l'opportunité, n'a cependant d'effets conséquents sur les espèces concernées.

L'espèce qui probablement interagit le plus souvent avec les loups est le corbeau commun. Les deux espèces sont en étroite association en ce sens que les corbeaux bénéficient systématiquement d'un apport conséquent de nourriture prélevée sur les proies tuées par les loups, qu'ils repèrent dans 100% des cas. Dans l'autre sens, le profit ne semble pas très clair : quelques corbeaux peuvent certes se faire tuer par les loups mais, plus important, leur faculté de repérage de proies mortes (cris et rondes dans le ciel) pourrait être utilisée par les loups pour se rendre plus rapidement sur le site.

Le prélèvement de nourriture par les corbeaux est cependant conséquent lorsqu'ils sont présents en nombre comme Promberger (1992) l'a observé dans le Yukon où près de 37 kg de viande pouvaient être enlevés en une journée sur une carcasse momentanément délaissée par les loups. Sur la base de cette estimation et compte tenu de la visite d'autres charognards sur une même proie tuée, Promberger en conclut que des loups seuls, ou en couples, auraient à tuer environ deux fois plus souvent de proies qu'une grande meute afin de subvenir à leur besoin de nourriture, d'où un effet considérable sur le taux de prédation nécessaire dans ces conditions.

Les interactions loups/corbeaux peuvent parfois prendre un aspect plus espiègle comme le montre une observation de Mech (1966) sur l'île Royale : « Alors que la meute traversait une crique, quelques loups s'attardèrent pour se reposer et 4 ou 5 corbeaux les accompagnant commencèrent à les harceler. Les oiseaux plongeaient en piqués sur la tête d'un loup qui esquivait et qui bondissait vers eux. Une fois, un corbeau s'avança en se dandinant vers un loup au repos et lui donna des coups de bec sur la queue, sautant sur le côté quand le loup essayait de l'attraper et se reposant derrière lui avant de répéter le jeu ».

En s'associant aux loups, les corbeaux semblent s'assurer d'un accès certain à la nourriture en attendant d'eux, peut-être, qu'ils déchirent une peau trop résistante pour eux ou, comme le suggère Stahler (2000), pour atténuer peut-être leur crainte d'une carcasse impressionnante quand ils la découvrent en premier. A cet égard, l'auteur émet

l'hypothèse que les interactions peuvent être importantes pour des expériences de base de modifications du comportement peut-être bâties sur des réponses innées et qu'elles peuvent ainsi profiter aux 2 espèces au cours de leur vie. Ces interactions pourraient être une forme variée de symbiose sociale qui fait allusion à un partage de l'histoire de l'évolution.

Cette évaluation des interactions avec des espèces non-proies a révélé un large éventail de possibilités. Les mécanismes de compétition et de coexistence entre les loups et ces autres espèces s'échelonnent de la compétition d'interférence à celle d'exploitation et du comportement d'évitement à celui de l'acceptation mutuelle, voire à la tolérance, comportements importants dans les stratégies de survie. La tolérance entre espèces de tailles différentes peut être influencée par des facteurs tels que la disponibilité de nourriture, l'utilisation d'habitats différents ou encore par une ségrégation temporelle dans l'utilisation de mêmes zones géographiques. Tous ces processus peuvent être d'un profit mutuel dans la sélection des espèces et participent ainsi au maintien de la diversité des écosystèmes. Récemment, Berger et Stacy (2001) ont indiqué que l'élimination des ours bruns et des loups de l'écosystème du Yellowstone avait conduit à l'éruption d'une population d'herbivores telle qu'elle en avait altéré les divers types d'habitats et provoqué une réduction sans pareil du nombre d'oiseaux migrateurs le long des rivières et des lacs.

Les caractéristiques d'une population de loups et des autres espèces non-proies associées sont suffisamment importantes pour influencer la nature de la compétition interspécifique. Les densités de populations, la présence d'autres réserves adjacentes de dispersion, le taux de reproduction, l'âge des femelles à la 1^{ère} reproduction et le taux de mortalité par tranches d'âges spécifiques sont autant de paramètres qui régulent les résultats de cette compétition (Sargeant-1987).

Au cours du 21^{ème} siècle, les loups deviendront plus communs dans de nombreuses régions où ils existaient auparavant. Cet accroissement de la distribution, associé au développement de systèmes performants de télémétrie, pourra conduire à une meilleure compréhension des relations entre les loups et les espèces non-proies. Dans le Yellowstone par exemple, une série d'études sont menées conjointement sur les ours bruns, les pumas et les loups, en relation avec leurs comportements avant et après une saison de chasse à l'élan. La phase suivante de cette étude comprendra l'utilisation de transmetteurs GPS pour obtenir un éventail de localisations plus grand, y compris de nuit.

Malgré la nature compétitive des interactions entre les individus d'espèces concurrentes, la coexistence chez les Carnivores de tailles similaires, ou occupant des niches écologiques similaires, peut exister. D'autre part, les territoires d'espèces de tailles différentes telles qu'ours, loups, coyotes et renards peuvent se chevaucher mais le plus fort peut exclure le plus faible dans une proportion qui dépendra de la zone occupée par chacune d'elles et de leur capacité à être le plus discret possible. Les loups, en ce sens, ont subi une élimination non naturelle due à une persécution humaine invraisemblable qui s'est abattue sur eux durant des siècles, modifiant de façon majeure la structure des écosystèmes. A l'inverse, aujourd'hui, dans plusieurs parties du continent Nord américain et en Europe, les populations de loups sont en train d'étendre leur champ d'action et de reconquérir leurs territoires originels, préparant probablement d'autres changements environnementaux dans une direction opposée.

CHAPITRE XI : RESTAURATION DU LOUP ROUGE AUX USA

M. Phillips, G. Henry
et B. Kelly

Les chasseurs et autres trappeurs du N.E. de la Caroline du Nord étaient fort occupés le 5 février 1768 ! Nous pouvons lire sur le compte rendu journalier de la cour de justice du comté de Tyrell que : « G. Long et T. Wilkinson réclamaient à l'Etat la somme de une livre pour une peau de loup certifiée, J. Norman en réclamait deux pour une peau de loup et une peau de chat sauvage certifiées et R. Davenport et D. Smithwick réclamaient, de la même façon et également, une livre à ce même Etat de Caroline du Nord pour une peau de loup certifiée ».

Telle était à l'époque la nature des relations et le niveau de guerre que les humains développaient à l'encontre des loups : ils tuaient des loups pour gagner de l'argent ! En ce temps là, la croyance humaine portait l'idée que cette guerre était nécessaire parce que l'évident destin de l'humanité était de domestiquer la vie sauvage et de s'en octroyer le plein contrôle comme le ferait un propriétaire envers ses propriétés privées. Et, pour domestiquer la vie sauvage, c'était simple, il fallait exterminer les loups. Les loups avaient certes développé des ressources d'évitement du massacre mais les chasseurs-tueurs-braconniers persistaient avec des moyens de plus en plus sophistiqués et avec la joie au cœur. La guerre dura plus de 200 ans et les loups perdirent toutes les batailles...

HISTOIRE DU LOUP ROUGE

Vers la fin du 18^{ième} siècle, le naturaliste W. Batram, voyageant dans le Sud-est des USA, décrivait ainsi le loup qu'il avait rencontré en Floride : « Observant une compagnie de loups sous quelques arbres, à environ 1,5 km de la plage, nous sommes remontés vers eux. Ils observaient notre approche assis sur leurs arrière-trains, jusqu'à ce que nous soyons à une portée de fusil d'eux. Ils trottèrent alors vers la forêt et s'arrêtèrent pour nous observer de nouveau à 200 m de distance. Nous avons alors crié et feint de les poursuivre. Ils se séparèrent aussitôt, certains partant vers la plaine, d'autres disparaissant dans les bosquets bordant la plage. Quand nous arrivâmes aux arbres, nous vîmes qu'un peu plus loin ils étaient en train de manger sur une carcasse de cheval. Ces loups étaient plus grands qu'un chien, parfaitement noirs sauf les femelles qui portaient une tache blanche sur la poitrine mais ils n'étaient pas aussi grands que les loups du Canada et de Pennsylvanie qui sont, d'autre part, d'une couleur brun jaunâtre ».

Environ 60 ans plus tard, les chercheurs conclurent que le loup de Floride habitait également d'autres Etats du S.E. et qu'il était structurellement différent des loups habitant le reste du continent Nord-américain (Bachman-1851). Goldman (1944) soutint très tôt cette conclusion après avoir examiné une importante série de spécimens du S.E. des USA. Il conclut que tous les animaux examinés partageaient d'importantes caractéristiques crâniennes et dentaires et les assigna à une espèce nouvelle : le loup rouge (*Canis rufus*), dont l'histoire naturelle relativement peu décrite au 19^{ième} siècle ne fut reprise qu'à partir des années 1960. Compte tenu de sa disparition progressive due à la continuelle persécution humaine au moment de la colonisation (les derniers survivants se retirant dans un habitat marginal de Louisiane et du Texas où ils se croisèrent avec des coyotes), des efforts furent entrepris alors pour déterminer son statut dans la vie sauvage et pour identifier les individus susceptibles d'être insérés dans un programme de reproduction en captivité (Mc. Carley-1962).

A partir des données historiques de la population restaurée, il est rapidement apparu que ce loup avait une vie sociale, une écologie et des comportements strictement identiques à ceux des autres loups. Nous avons noté toutefois « certaines différences fondamentales entre les proies consommées » par la population restante et la population restaurée. Avant l'extinction, les principales proies comprenaient le ragondin, le lapin et des rongeurs

alors que les loups de la restauration comptaient sur le cerf à queue blanche, le raton laveur et le lapin (Sharv-1975).

Le loup rouge fut répertorié en tant qu'espèce menacée en 1967 et un programme de réintroduction fut mis en place en 1973. L'objectif initial du programme de reconquête était de se documenter d'abord sur la distribution actuelle et l'abondance du loup rouge au Texas et en Louisiane. Le travail sur le terrain révéla rapidement que les loups rouges vivant à l'état sauvage étaient rares alors que les coyotes étaient communs ainsi que les hybrides loups/coyotes (Riley-1972, Carley-1975), d'où le projet de restauration à partir d'une reproduction en captivité suivi d'une réintroduction contrôlée.

REPRODUCTION EN CAPTIVITE

En novembre 1973, un programme de reproduction en captivité fut donc établi au jardin zoologique de Tacoma (Washington). Pour approvisionner ce programme, Les autorités firent capturer plus de 400 animaux dans le S.O. de la Louisiane et le S.E. du Texas entre 1973 et 1980. Des analyses de vocalisations et des mesures crâniennes furent utilisées pour distinguer les loups rouges des coyotes (Carley-1975), pratiques qui furent jugées pour le moins douteuses par Jordan (1979). Sur les 400 animaux capturés, 43 seulement furent supposés être des loups rouges et expédiés vers leur lieu de captivité. Les premières portées furent produites en mai 1977 mais certaines, qui ont pu paraître hybrides, furent retirées du programme. Finalement, des 43 animaux d'origine, 14 furent retenus pour la réalisation du programme de restauration.

Physiquement, le loup rouge se situe entre le coyote et le loup gris avec une robe gris/noir mêlée d'une couleur chamois/cannelle (Berkoff-1977). Les longues pattes et les grandes oreilles sont chez lui un caractère évident de distinction du loup gris (Riley-1972). Il est cependant difficile de distinguer le loup rouge du coyote, encore moins des hybrides loups/coyotes, cette difficulté, associée à sa morphologie intermédiaire, continuant d'ailleurs à alimenter le débat du statut taxonomique de l'animal (Wayne-chap.VIII et Nowak-Chap.IX). Certains auteurs considèrent en effet le loup rouge comme une espèce à part entière (Paradiso-1968, Atkins-1971, Elder-1977, Gipson-1974, Nowak-1979), tandis que d'autres le considèrent comme une simple sous-espèce de loup (Lawrence et Bossert-1975) ou comme un hybride loup/coyote (Mech-1970, Wayne et Jenks-1991). Une révision exhaustive du problème par les Services USFW a conclu que le loup rouge était soit une espèce séparée soit une sous-espèce de loup gris.

Depuis lors, les données de la génétique moléculaire ont amené Wilson (2000) à soutenir que le loup rouge et la sous-espèce de loup *Canis lupus lycaon* étaient étroitement liés et partageaient un lignage commun avec le coyote remontant peut-être à 150.000 ou 300.000 ans auparavant. De son côté, Nowak (2002) présentait des données morphologiques s'opposant à cette affirmation et soutenant une séparation taxonomique.

PROGRAMME DE REINTRODUCTION

En 1984, l'association américaine de zoologie incluait le loup rouge dans son programme de survie de l'espèce. Outre qu'elle aida à intensifier la gestion de l'espèce en captivité, une évaluation de la viabilité d'une population estima que pour maintenir 85% de la diversité génétique du loup rouge pour les 150 prochaines années, il serait nécessaire de garder au moins 330 loups en captivité et de rétablir au moins 220 individus dans la vie sauvage sur trois sites ou plus.

Le programme de réintroduction fut donc démarré en 1986. Compte tenu de l'échec relatif de précédents essais de déplacement en Alaska (Henshaw-1979) et au Michigan (Weise-1975), l'USFWS testa d'abord le relâcher de loups sur l'île de Bull, un territoire de 2.000 ha, faisant partie du refuge national de la vie sauvage de Cape Romain, en Caroline du Sud. Cette expérience démontra que les loups acclimatés sur les sites de relâcher depuis au moins six mois montraient des déplacements plus restreints et un taux plus élevé de persévérance que des individus relâchés sans avoir été acclimatés.

Ce fut ensuite le refuge national de la vie sauvage de la rivière Alligator, dans le N.E. de la Caroline du Nord, qui fut choisi comme premier site réel du projet de restauration. Ce site de près de 50.000 ha est constitué d'habitats de plaines côtières et contient des proies potentielles en abondance, pas de coyotes et peu de bétail. Il est bordé sur

trois côtés par de grandes étendues d'eau et est peu dérangé par l'exploitation anthropique. Il est, de plus, adjacent à près de 20.000 ha d'habitats non développés appartenant au ministère de la défense. En 1990, l'USFWS rajouta au projet l'élargissement du territoire de restauration par la mise à disposition du refuge des lacs Pocasin, une étendue de 44.500 ha, isolée, contenant un bon potentiel de proies et quasiment exempte de coyotes et d'élevage domestique.

Préparatifs de la réintroduction

Pour promouvoir la réintroduction d'espèces menacées, le congrès amenda « l'Acte des Espèces » de 1982 pour permettre aux populations réintroduites d'être légalement désignées comme « espèces expérimentales non essentielles ». Avant que ne soit démarré le programme, l'USFWS proposa une commission de gestion formée de représentants des organisations environnementales à Washington, d'une délégation du congrès et du ministère de l'agriculture de Caroline du Nord, du bureau du gouverneur ainsi que d'officiels locaux du Comté, de propriétaires terriens, de chasseurs et de trappeurs. L'US Air Force fut également sollicité à cause des missions d'entraînements menées sur les 18.000 ha de terrain adjacent au refuge. Sur demande expresse de diverses corporations, certains amendements tels que le soutien au processus de restauration à la condition que la chasse et le trappage soient encore autorisés furent intégrés aux règlements proposés. En réponse de quoi, l'USFWS décida d'autoriser ces activités même si elles pouvaient avoir pour résultat la capture accidentelle d'un loup. Il fut d'autre part précisé qu'un loup pourrait être abattu par un citoyen en situation de défense d'une vie humaine mais non dans le but d'empêcher ou de réduire un dommage au bétail. Dans ce cas, les services officiels devaient être contactés pour prendre les bonnes dispositions de contrôle.

Avant le relâcher, chaque loup sélectionné était acclimaté à un retour progressif à la vie sauvage dans un enclos de 225 m² situé à proximité du site, la période d'acclimatation durant en moyenne 19 mois avant le relâcher direct à partir de l'enclos ou le transport vers une zone plus éloignée. Dans le but de réduire la tolérance aux humains et pour maintenir le plus possible les individus relâchés dans la zone prévue tout en souhaitant faciliter le développement de leur aptitude de prédation, nous avons donné aux loups un supplément alimentaire conséquent sous forme de carcasses de cerfs placées près des sites de relâcher pendant un à deux mois. Enfin, juste avant le relâcher, nous avons effectué un dernier contrôle sanitaire des individus et les avons équipés, chacun, d'un radio-collier pour pouvoir les suivre le plus longtemps possible. Cette opération fut d'ailleurs répétée sur au moins 83% de la progéniture née par la suite dans la vie sauvage.

Le relâcher des loups

Le journal de bord de Phillips décrit ainsi le premier relâcher de loups : « Lundi 9/04/1987, le temps est clair, frais et calme, la température agréable. A 9h 04, Warren Parker, John Taylor, Chris Licash et moi avons quitté la péniche pour le petit canot vers l'enclos de South Lake. Le temps calme ajoutait à notre anxiété de nous faire repérer par le couple de loups de l'enclos. A 9h 12, nous avons stoppé le moteur et laissé dériver le canot sur les 50 derniers mètres avant d'accoster. John et Warren ont alors tiré la carcasse de cerf hors de l'embarcation et commencé à la tirer à travers le marécage. A 9h 30, ils étaient de retour, hors d'haleine, nerveux et anxieux. Tous les deux étaient inhabituellement silencieux. Taylor ne dit rien et Parker lâcha seulement cette phrase : « Nous l'avons fait, nous les avons laissé partir... ».

Le travail de préparation était terminé, nous pouvions passer à la phase suivante du relâcher en nature. Entre 1987 et 1994, 63 loups furent ainsi rendus à la vie sauvage dans les meilleures conditions (Tab. 11.1 et 11.3). Dans 46% des cas, nous avons relâché les loups directement à partir des enclos d'acclimatation, les autres étant d'abord transportés sur des sites plus éloignés. Plusieurs loups (6 cas) durent cependant être capturés puis relâchés de nouveau sur un site différent. Etant donné que l'intention de la réintroduction était de restaurer une population se suffisant à elle-même, nous avons considéré que le relâcher était une réussite quand, finalement, un animal se reproduisait et élevait des louveteaux dans la nature. La plupart des relâchers initiaux réalisés entre août et octobre concernaient des couples adultes (n=14) ou des familles (n=8) accompagnées de louveteaux âgés de 4 à 6 mois.

Le radio-pistage nous aidait grandement à déterminer les déplacements des loups, le résultat des relâchers et le sort de chaque individu. La durée et la fréquence des contrôles radiotéléométriques dépendaient de la période et du sort de l'animal et s'échelonnaient entre 1 et 7 mois. Entre septembre 1987 et décembre 1994, nous avons ainsi consigné 1.453 heures d'observations au cours de 755 vols et enregistré plus de 10.000 localisations. Ces contrôles répétés nous ont permis de déterminer le résultat de 93% des relâchers et le sort de 77% des loups connus pour être nés dans la vie sauvage. La première réussite fut que 11 adultes et 3 louveteaux réussirent à s'installer d'eux-mêmes

sur un territoire et à produire à leur tour des louveteaux (Tab. 11.1 et 11.3). Les adultes rétablis avec succès persistaient en moyenne 22 mois dans la vie sauvage, soit au moins 2 cycles reproducteurs alors que ceux qui échouèrent ne persistaient que pour une période de 2 à 3 mois (Tab. 11.2).

La réussite n'était cependant ni affectée par la manière des relâchers (à partir des enclos ou après déplacement), ni par le type de groupe social (famille ou couple) avec lequel un individu était relâché (Tab. 11.2). Le sort final des loups adultes relâchés variait dans la mesure où la plupart d'entre eux mouraient finalement dans la nature alors que ceux des relâchés ayant échoué retournaient communément à la captivité dans les 3 mois.

La plus grande partie des adultes (91%) et 60% des louveteaux, qu'ils réussissent ou non, établirent des lieux de vie comprenant le lieu de relâcher. Seul un adulte et un jeune qui, finalement se reproduisirent, le firent après avoir établi un lieu de vie hors du site de relâcher. Parmi les adultes qui échouèrent, 30% avaient établi des territoires incluant le site de relâcher alors que les 70% restant se dispersèrent immédiatement sur une distance moyenne de 18,3 km.

Etant donné que presque tous les adultes que nous avons relâchés avaient été acclimatés à leur futur territoire durant une longue période, il existe là une opportunité de mettre en parallèle l'effet de la durée d'acclimatation avec la probabilité de réussite. En examinant ainsi les résultats des relâchers concernant 3 adultes et 7 jeunes qui, pour différentes raisons ne furent acclimatés que sur une période de 27 jours, nous observons que 2 jeunes et 1 adulte établirent un territoire comprenant le site de relâcher et persistèrent durant 28 mois. Des 7 loups restants, 2 jeunes eurent un destin inconnu, le mâle adulte se noya en quittant l'île, la femelle adulte erra sur une grande distance et fut reprise en captivité, 2 jeunes se noyèrent et le 3^{ème} disparut. Il est probable que le comportement de ces individus fut la conséquence d'une trop brève période d'acclimatation.

Tableau 11.1 : Résultats des relâchers de loups rouges dans le N.E. de la Caroline du Nord (sept. 1987-Déc. 1994).

Âge/Sexe	Nombre		Résultats			Nb individus impliqués dans la réussite
	Loups	relâchers	succès*	échecs	inconnus	
Mâles adultes	16	22	6	16	0	6
Femelles adultes	16	23	6	16	1	5
Jeunes mâles	16	16	2	12	2	2
Jeunes femelles	15	15	1	12	2	1
Total	63	76	15	56	5	14

*un relâcher est considéré comme réussi si l'animal a élevé des louveteaux dans la vie sauvage.

Tableau 11.2 : Résultats de 44 relâchers aux conséquences connues impliquant 31 individus.

	% du total des relâchers (n=45)	Familles (n=8)	Couples (n=14)	Résultats			Moyenne de persistance dans la vie sauvage (mois)
				morts	Retour en captivité	Vie en liberté	
Succès (n=12)	27%	33%	24%	58% +	33% +	9%	26
Echecs (n=32)	73%	67%	76%	36% +	57% +	7%	5

Tableau 11.3 : Résultats de 27 relâchers aux conséquences inconnues impliquant 27 louveteaux

	% du total des relâchers (n=27)	Résultats			Moyenne de persistance dans la vie sauvage (mois)
		morts	Retour en captivité	Vie en liberté	
Succès (n=3)	11%	0%	0%	100%	64
Echecs (n=24)	89%	68%	25%	7%	10

Réussite, reproduction et colonisation

Extrait du journal de bord de Phillips : « Au cours du vol de surveillance du 5 mai 1988, j'observais les adultes M211 et F196. C'était la première fois que la femelle s'était éloignée de ce que nous pensions être sa tanière. Elle semblait plus maigre et plus alerte que deux semaines plus tôt. Alors que nous passions pour un dernier survol, une petite boule de fourrure apparut et se précipita au contact des adultes. Ce louveteau était le premier loup né dans la vie sauvage en Caroline du Nord depuis plusieurs décennies ».

De 1988 à 1994, 13 couples adultes donnèrent naissance à 23 portées comprenant un minimum de 66 louveteaux (Tab. 11.4), 28% de ces louveteaux étant produits au cours des 4 premières années et 65% dans les 2 dernières années du contrôle. Malgré nos efforts pour garder des mâles et des femelles non apparentés ensemble dans les enclos d'acclimatation pendant plusieurs mois, seuls 4 couples adultes (28%) dont nous avons relâché les individus en même temps restèrent ensemble et produisirent des jeunes. La meilleure reproduction fut assurée par 9 couples qui se formèrent naturellement après le relâcher. Dans 7 de ces couples, les adultes commencèrent à apparaître ensemble environ 4 mois avant la saison de reproduction. Les 2 autres étaient déjà ensemble 8 à 17 mois avant leur première reproduction réussie. Environ 80% (n=27) des couples adultes qui étaient ensemble pendant une saison de reproduction produisirent une portée au printemps suivant.

BIOLOGIE DES LOUPS ROUGES

Le rétablissement de la population de loups rouges nous permet d'étudier de nombreux aspects de la biologie de cet animal, son histoire naturelle et ses comportements, toutes choses qui n'avaient jamais été explorées auparavant.

Caractéristiques des tanières

Les trois tanières que nous avons inspectées étaient des liteaux sur le sol, situés sous une végétation dense où l'eau affleurant empêchait le creusement souterrain. Une vingtaine d'autres, localisées par radio-pistage mais que nous n'avons pas explorées, se situaient à proximité ou sur des bordures broussailleuses, dans des zones agricoles où le sol était friable et la nappe d'eau plus basse. Les trois femelles qui occupèrent les tanières montraient des caractéristiques différentes d'utilisation annuelle du site. Par exemple, F344 utilisa la même tanière pendant quatre années consécutives et, au contraire, F300 établit une nouvelle tanière chaque année pendant trois ans. Il se peut que cette dernière n'ait eu besoin de faire que peu d'efforts pour les préparer et cela peut avoir réduit son affinité pour un site particulier. Les loups rouges utilisaient systématiquement les zones de tanières de la mi-avril jusqu'à mi-juillet, période à laquelle ils quittaient le site.

Que sont-ils devenus ?

En décembre 1994, 36 des loups (soit 54%) nés dans la vie sauvage étaient vivants, 15 (23%) eurent un sort inconnu, 10 (15%) sont morts et 5 (8%) ont été replacés en captivité sur la demande de propriétaires terriens qui estimaient que ceux-ci pourraient éventuellement leur causer des problèmes. A cette même date, le plus vieux des loups nés dans la vie sauvage était âgé de 6,5 ans.

Dispersion

« Le 25/11/1991 : Nous avons aujourd'hui localisé tous les loups sauf M497 malgré une recherche très élargie. Je soupçonne qu'il s'était dispersé comme l'avait fait sa sœur quelques jours plus tôt ». Cette information tirée du journal de bord de Phillips avait une importante portée pour le programme de restauration. Nous nous sommes, par la suite, documentés sur la dispersion de huit mâles et dix femelles à partir de leur territoire respectif pour observer que le sex-ratio des loups dispersés n'était pas différent de ce qui se passait pour les autres loups dans d'autres contrées (Fritts-1981, Ballard-1987, Boyd-1995). En moyenne, ces individus se sont dispersés au même âge d'environ 27 mois pour les mâles et 23 mois pour les femelles, c'est à dire comme les autres loups du Minnesota ou du Montana (Boyd-1995) ou de l'Alaska (Ballard-1987). Des 15 individus qui eurent un sort inconnu, seule F502 se dispersa à environ 22 mois d'âge avant que nous perdions le contact avec elle. Sur les 14 autres, 11 avaient environ 3 mois ½ quand nous avons perdu le contact et les 3 derniers restèrent sur leur territoire natal entre 13 et 20 mois avant de disparaître.

Six louveteaux se dispersèrent après des perturbations dans la cohésion sociale de leur meute natale ; quatre d'entre eux le firent à partir de leur territoire d'origine dans les trois mois avant d'être repris pour rejoindre leurs parents en captivité. Les deux autres louveteaux mâles se dispersèrent dans les deux mois suivant le remplacement de leur dominant de père par un mâle étranger. Apparemment, les perturbations sociales entre adultes et jeunes au sein de la meute encouragèrent les louveteaux à partir plus tôt, à un âge moyen relativement jeune de huit à neuf mois, comme cela se produit d'ailleurs parfois dans les autres meutes d'autres loups d'autres régions (Fuller-1989, Mech-1991).

Les individus dispersés colonisèrent de nouveaux territoires dans une moyenne de 10 jours après leur départ ; les mâles et les femelles parcourant sensiblement la même distance de 45 à 60 km et le sexe n'intervenant pas nécessairement dans la distance parcourue, comme l'avaient déjà démontré d'autres observations sur des loups de toutes régions (Ballard-1987, Mech-1987, Fuller-1989, Mech et autres-1998). A peu près 90% des loups dispersés se sont déplacés vers le sud ou l'ouest, vers des territoires inoccupés contenant des proies en abondance et finalement, 65% d'entre eux s'associèrent en couples pour produire des jeunes. La majorité des dispersions survenaient généralement entre septembre et mars, avec un taux plus conséquent de 72% entre novembre et février, comme le font en général aussi les loups d'ailleurs et même si certains autres se dispersent ou se sont dispersés à d'autres moments.

Si les loups se dispersent souvent au même âge de maturité sexuelle, il est probable que cette aptitude est un facteur de prédisposition au phénomène de la dispersion. Celle-ci facilite en effet l'échange génétique et réduit de ce fait la fréquence de la consanguinité et les problèmes qui lui sont associés (Schmith-1997).

Interactions loups rouges/coyotes

Lors de la période de contrôle, nous avons pu observer une femelle née en captivité et deux mâles nés dans la vie sauvage s'associant avec des coyotes. Nous avons alors remis la femelle en captivité avant qu'elle ait atteint sa maturité sexuelle, l'un des mâles fut probablement tué on ne sait trop comment et le second devint le père d'une portée de trois louveteaux hybrides au printemps 1993. En juillet, nous avons capturé deux de ces louveteaux, deux femelles, que nous avons remis en captivité afin de les soigner d'une gale puis d'étudier leur développement. A l'âge de huit mois, les deux louveteaux femelles hybrides pesaient en moyenne 12 kg et avaient sensiblement la même taille que les femelles coyotes adultes que nous avions capturées dans la même zone. L'une des deux était particulièrement réservée et s'éclipsait souvent sur la périphérie de l'enclos à notre approche tandis que l'autre se comportait comme un loup, était intrépide et courrait avec agitation en notre présence. Leur apparence physique et leurs comportements suggéraient pour les deux qu'elles étaient bien la progéniture d'un loup rouge hybridé à une femelle coyote.

Au début de l'effort de restauration, nous avons évalué que les loups rouges non associés avec un partenaire pourraient rapidement se reproduire avec des coyotes comme cela s'était déjà produit au Texas et en Louisiane quand les loups étaient plus rares que les coyotes. Même si une possible hybridation au début de la réintroduction ne représentait pas un sérieux problème à cause de la rareté des coyotes en Caroline du Nord, il le devint par la suite en 1994. Un plan de gestion fut adopté pour aborder ce problème et fut mis en place en avril 1999. Ce plan exigeait que l'hybridation soit éliminée ou réduite en euthanasiant ou en stérilisant les coyotes et en facilitant la formation et le maintien de couples de loups reproducteurs. En 2002, les résultats commençaient à montrer une nette réduction de l'hybridation mais démontraient aussi la difficulté d'une tentative de restauration du loup rouge dans d'autres zones, compte tenu de la présence fréquente et massive des coyotes.

Accompagnant le plan de gestion, une recherche génétique, morphologique et écologique sur le loup et les autres Canidés dans le N.E. de la Caroline du Nord fut mise en place. Une telle étude pourrait à terme améliorer sans aucun doute notre connaissance de certains aspects des interactions entre loups et coyotes, comprenant l'importance de la pénétration génétique entre les espèces susceptibles de s'hybrider ainsi que l'identité des Canidés d'origine apparemment inconnue.

Caractéristiques des lieux de vie

Des données de localisation de 96 loups furent obtenues à partir d'un avion et par triangulation au sol. Nous avons alors choisi 13 loups de 3 meutes différentes pour représenter et étudier la taille des territoires de vie des loups. Les meutes choisies (M, G et A) s'étaient établies par elles-mêmes au début de la réintroduction des loups, plus d'une année avant la collecte des données et occupaient des habitats sensiblement différents. La taille moyenne d'un

territoire pour un individu temporairement solitaire était d'environ 90 km² alors que celle d'une meute se situait aux environs de 150 km². Même si les dimensions d'un territoire de vie sont positivement liées à la taille de la meute, comme cela a été mis en évidence par les observations d'autres meutes de loups gris (Ballard-1987, Bailey-1984, Mech et Boitani-chap.1), le type d'habitat du loup rouge semble interagir avec cette relation. La meute A, par exemple, qui comprenait le plus petit nombre d'individus avait aussi le plus petit territoire mais la meute G avait établi un territoire 2 à 3 fois plus grand que celui de la meute M alors que les 2 meutes étaient de taille similaire. La disparité était probablement liée à la différence de productivité de leur habitat respectif (Noffsinger-1984). Des variations de la taille des territoires de vie en lien avec la densité de proies ont également été observées chez les loups gris (Ballard-1987).

Globalement, les territoires de vie des loups rouges semblent être intermédiaires entre ceux des coyotes qui varient entre 4 et 80 km² et ceux des autres loups qui s'échelonnent au delà de 2.600 km².

Habitudes alimentaires

Entre le 27 novembre 1987 et le 11 mars 1993, une étude portant sur 1890 fèces collectées sur le terrain a tenté d'analyser les habitudes alimentaires des loups réintroduits. Les analyses des contenus, basées sur le pourcentage de fèces contenant un item donné faisant référence à un pourcentage de fréquence, ne pouvant cependant qu'être partielles (Kelly-1991), nous avons utilisé le modèle de Weaver (1993) pour peaufiner nos analyses et estimer les proportions de différentes proies que les loups consommaient. Le cerf à queue blanche, le raton laveur et le lapin constituaient 86% du régime alimentaire (Tab. 11.8). Des différences dans la consommation des proies par les meutes étaient évidentes et, si une meute consommait plus de petites proies qu'une autre, il est apparu que cette différence était seulement liée à l'abondance et à la distribution des proies. L'utilisation différente des proies par les meutes M et G peut avoir joué un rôle dans la détermination des dimensions territoriales de chacune d'elle. Si, en effet, la prédominance d'habitats agricoles procure une diversité de proies permettant à une meute le partage des ressources, le territoire pourrait être plus petit qu'il ne le serait autrement (Harestad et Bunnell-1979). De plus, La diversité et l'abondance de proies sur le territoire de la meute M peuvent expliquer la capacité de la meute à produire et élever plus de louveteaux par portée. Mais le nombre de contrôles effectués (n=3) n'est sans doute pas suffisant pour confirmer cette estimation.

Tableau 11.4 : Historique de la production de loups dans le N.E. de la Caroline du Nord (1988/1994) & **Tableau 11.8** : Espèces proies consommées par les loups dans le N.E. de Caroline / Nord (1987/1993)

Années	Nb tanières	Nb louveteaux			Espèces proies	% de biomasse
		M	F	?		
1988	2	0	2	0	Cerf à queue blanche	43
1989	0	0	0	0	Raton laveur	31
1990	1	1	2	0	Lagomorphes	13
1991	4	4	8	2	Rongeurs	11
1992	2	2	2	0	Ongulés domestiques	2
1993	5	12	5	1		
1994	9	11	8	6		
Total	23	30	27	9		

Mortalité

Des 135 loups concernés par l'effort de restauration de la population, 51 (soit 38%) sont morts en liberté, principalement au cours de la première année après le relâcher. La femelle F231 fut la première à être retrouvée morte d'une hémorragie interne pour des raisons inconnues. La plupart des autres morts étaient causées par des chocs avec des véhicules (30%), la malnutrition et le parasitage (27%) et des agressions intraspécifiques (12%). De plus, 4 loups se sont noyés, 4 furent illégalement tués, 1 fut empoisonné, 1 autre mourut d'une infection intra-utérine et 1 mourut au cours d'un accident de manipulation. Ceux des loups qui ont souffert de malnutrition étaient, soit très âgés, soit notablement infestés de parasites (tiques, vers intestinaux, gale...). Trois louveteaux présentant un début de gale furent recapturés, soignés durant 18 jours puis relâchés alors que deux autres moururent des complications de cette même gale à 10 et 11 mois. Cinq autres louveteaux moururent de malnutrition à l'âge de six semaines en perdant leur seule parente, la louve F383, morte dans un accident de circulation.

Les agressions intraspécifiques conduisirent à la mort de cinq loups adultes nés en captivité et inexpérimentés qui pénétrèrent inconsidérément sur le territoire d'une meute établie. Une louve de 33 mois mourut de la même façon mais probablement agressée au sein de sa propre meute dans une compétition sexuelle lors d'une période de reproduction. Enfin, parmi les quatre loups illégalement tués, deux avaient été pris pour des coyotes dont le tir était autorisé en Caroline du Nord.

GESTION DE LA POPULATION REINTRODUITE

Dès le début du programme de restauration, un plan rigoureux fut initié pour garantir l'établissement rapide d'une population reproductrice de loups et une résolution adéquate des conflits que pouvait entraîner le relâcher de prédateurs en pleine nature. L'essentiel de la gestion a nécessité la recapture d'individus pour plusieurs raisons débattues plus loin. Nous avons effectué au total 110 captures de 63 loups nés en captivité et 125 captures de 59 des 71 loups nés dans la vie sauvage. 195 de ces 235 captures totales ont été faites au moyen de pièges à palettes, 27 par des enclos modifiés et 13 par divers moyens incluant l'anesthésie directe, une caisse de contention ou des filets.

Dans 42 cas, la solution que nous avons adoptée était de ramener l'individu capturé en captivité ou de le déplacer vers un autre territoire. Outre des raisons de malnutrition, de maladies, d'agressions intraspécifiques ou d'opportunité d'accouplement, les décisions de recapture étaient toutes basées sur le jugement établi que le futur déplacement de ces individus pourrait les amener à des rencontres négatives avec les humains. Ce type de conflit nous a conduit à 28 incidents qui nous ont obligé à rapidement ramener le loup en captivité ou à le déplacer. 18 de ces incidents concernaient des loups nés en captivité qui fréquentaient de petits territoires habités par des humains trouvant, bien qu'ils n'occasionnaient pas de problèmes majeurs, leur présence inacceptable. De la même façon, les 10 incidents concernant des loups nés dans la vie sauvage ont seulement été le fait des propriétaires privés qui jugeaient également inacceptable la présence de loups sur leur terrain et qui réclamaient leur déplacement.

Nous avons pu réussir à gérer toutes les situations en grande partie grâce aux radio-colliers dont nous avons équipé chaque individu et qui nous permettaient de le localiser rapidement en cas de nécessité. Pour que le programme de gestion puisse être appliqué et la restauration réussie, le public doit nécessairement être impliqué pour soutenir, ou au moins tolérer, la situation nouvelle. Gérer le programme proposé avec diligence et efficacité est une manière de générer et de maintenir le soutien du public.

CONCLUSIONS

Le programme de restauration du loup rouge a progressé de façon considérable entre 1987 et 1994. En juin 2002, une centaine de loups, tous nés dans la vie sauvage, répartis en une vingtaine de meutes, occupaient un territoire de restauration d'environ 680.000 ha. A cette même date, nous avons recensé 281 louveteaux nés sur quatre générations.

Le territoire de restauration est maintenant composé de 60% de terrains privés et de 40% de terrains publics qui comprennent 3 refuges nationaux de la vie sauvage. Depuis 1988, nous avons officiellement intégré environ 78.800 ha de terrains privés par le biais d'accords de coopération pour un coût total de 3.950 \$ par an pour une période de 5 ans (Phillips-1995).

Le programme de restauration a généré des bénéfices qui s'étendent au-delà de la préservation immédiate des loups en ayant un effet positif sur les citoyens locaux et les communautés dans le sens de plus d'acceptation pour les efforts de conservation du loup en particulier mais aussi d'autres espèces par la suite. Le programme illustre d'autre part de façon probante comment la désignation d'une population « expérimentale non essentielle » peut être profitable à des espèces ayant un large rayon d'action. Il put également servir à résoudre un litige, comme ce fut le cas au début de 1990, où l'opposition locale au projet amena rapidement l'USFWS à le modifier. Le règlement revu obligeait dorénavant les services d'Etat à déplacer un individu d'un terrain privé selon le bon vouloir du propriétaire, même hors de tout problème posé. Un règlement similaire a d'ailleurs été adopté par le programme de reconquête du loup du Mexique (Parsons-1997) dans lequel une disposition permettait la délivrance d'une autorisation pour les propriétaires de capturer eux-mêmes un loup pour avoir seulement été présent sur leur terrain.

Des règlements qui offrent une telle flexibilité sont cependant inappropriés pour au moins 2 raisons : Premièrement, parce qu'ils sont difficilement applicables dans la mesure où la population de loups augmente rapidement et que des difficultés existent pour satisfaire simultanément un grand nombre de propriétaires ; deuxièmement parce qu'ils pourraient établir un précédent qui pourrait être utilisé pour argumenter en faveur du déplacement d'individus d'espèces menacées, qu'elles soient réintroduites ou naturellement installées sur des terrains privés. Cependant, étant donné que les concepts traditionnels de la gestion de la vie sauvage et des règlements qui l'accompagnent supposent que celle-ci est propriété publique et non sujette à enlèvement hors d'une propriété en l'absence d'un problème, l'inquiétude que les règlements concernant le loup rouge pourrait établir un précédent peut être discutable sauf pour des situations spécifiques impliquant des espèces réintroduites, perçues comme pouvant entrer en conflit avec des intérêts privés.

Les oppositions locales aux programmes de réintroduction du loup rouge (ou du loup du Mexique) ont certainement affecté les règlements statuant sur la gestion des situations. Finalement, les coordonnateurs du programme de restauration ont supposé, d'après leur connaissance des politiques locales, que des règlements plus restrictifs auraient entravé de façon significative la mise en place du projet (Parsons-1996). Il y avait, de plus, la nécessité pour l'USFWS de clarifier et de confirmer les engagements pris de longue date d'accepter de déplacer un loup d'un terrain privé sur la seule demande du propriétaire.

Néanmoins, il a été argumenté que les règlements de 1995 étaient excessivement tolérants (Phillips et Smith-1998) et qu'ils pouvaient avoir contribué au niveau actuel d'hybridation en permettant une gestion qui perturbait continuellement les affinités sociales des loups. Par référence à la gestion des réintroductions de loups en Idaho et dans le parc de Yellowstone, Phillips et Smith (1998) avancèrent comme argument que la souplesse des règlements imposés pour la gestion du loup rouge n'avait pas été aussi évidente et que le niveau de flexibilité accordé aux propriétaires n'avait pas été aussi substantiel. Il est vrai que ces deux programmes étaient beaucoup moins dépendants des terrains privés que celui du loup rouge.

Durant l'application du programme, plusieurs points sont devenus apparents :

(1) Acclimater et relâcher des individus adultes nés en captivité d'une façon qui les prédispose à rester près du site de relâcher et à y établir un territoire semble accroître les chances des loups de se reproduire sur ce territoire tout en facilitant le contrôle télémétrique.

(2) La manière de relâcher un individu (à partir de l'enclos ou par transfert sur un site éloigné) n'a pas affecté la réussite mais la première solution de l'enclos intermédiaire s'est avérée plus efficace et moins coûteuse.

(3) L'expérience a montré que le fait de relâcher des individus seuls, tôt dans le programme, a conduit à moins d'échecs de reproduction et qu'il convenait de contrôler et de gérer intensivement les loups dès le début du programme pour assurer leur survie.

(4) 14 loups nés en captivité ont été impliqués dans la production d'au moins 50% des louveteaux nés entre 1987 et 1994. Les individus nés en captivité étaient donc parfaitement appropriés pour former le « stock de semences » pour la restauration d'une population.

(5) Notre idée de définir nous-mêmes des couples en captivité n'a pas été très efficace. Des 14 couples adultes que nous avons relâchés, seulement 28% sont restés unis et ont produit des louveteaux. La plus grande partie de la reproduction au cours des 7 premières années eût pour origine 9 couples qui se formèrent naturellement dans la vie sauvage.

(6) Maintenir le contrôle radio sur des loups vivant en liberté a été essentiel pour déterminer le sort de chacun d'eux et pour résoudre quasiment tous les problèmes posés.

(7) La souplesse de la gestion accordée par la désignation d'une population « expérimentale non essentielle » a permis de maintenir dans le temps le soutien de l'effort de restauration de la part de la population locale et des agences fédérales. Cette souplesse a donné également aux biologistes de terrain la latitude nécessaire pour résoudre les conflits de manière innovatrice et rentable.

(8) La dispersion s'effectuant sur de grandes distances, il est important de prendre en compte que la population de loups occupera un vaste territoire qui ne tiendra pas compte des limites administratives.

(9) Le manque d'espace public facilita finalement l'intégration de terrains privés dans le programme, ce qui augmenta par la suite fortement la superficie des territoires reconquis par les loups, mais dans la mesure où ils ne constitueraient pas une menace pour la sécurité des personnes et le droit des propriétaires.

(10) Il sera nécessaire d'étudier l'extension de la pénétration génétique entre les populations de loups et celles de coyotes et de gérer aux mieux l'une et l'autre des espèces pour éviter les hybridations.

(11) La plupart des problèmes soulevés qui ont abouti à une couverture médiatique importante tendaient à laisser croire que les loups étaient une espèce plus difficilement gérable que les autres. Cette perception s'est apaisée au fur et à mesure que les résidents locaux s'habituaient à vivre avec des loups dans leur environnement et que l'espèce était de moins en moins médiatisée. Nous avons cependant le sentiment que la préservation du loup continuera malgré tout à être controversée tant que le débat se déplacera entre : présence de l'animal dans la nature et volonté affirmée de l'homme à gérer cette nature.

(12) Une équipe de terrain parfaitement entraînée et dévouée, encadrée d'experts appropriés a été fondamentale dans la réussite du programme de restauration. Les programmes de réintroduction utilisant des animaux nés en captivité sont particulièrement sensibles aux changements de personnel et à l'inefficacité administrative car ils sont basés sur la durée. Ils nécessitent en outre que de nombreuses décisions difficiles à prendre soient cependant prises dans des situations de crises et que les erreurs soient vite et bien rattrapées.

(13) Les loups peuvent prospérer dans une grande variété d'habitats et il y a suffisamment d'habitats disponibles pour répondre aux objectifs de la reconquête. Cependant, la plupart de ces habitats appartiennent à des propriétaires privés. Par conséquent, la reconquête n'est pas dépendante de l'adaptation de l'animal à un habitat tranquille mais plutôt au fait, pour les humains, d'avoir à surmonter leurs propres obstacles politiques, logistiques et émotionnels à une coexistence inévitable.

CHAPITRE XII : LES LOUPS ET LES HOMMES

S. Fritts, R. Stephenson,
R. Hayes et L. Boitani

Essayez d'imaginer un petit groupe de loups assis à une table et qui viennent d'engager un vigoureux débat philosophique. Ces loups sont issus de différentes parties du monde et sont sans doute plus érudits que la plupart de leurs congénères. Ils ont en fait une parfaite connaissance de la biologie de cette extraordinaire espèce à deux pattes qu'est Homo-sapiens et qui leur pose tant de problèmes relationnels. Ils sont justement, à cette réunion, en train de s'informer les uns les autres de cette relation houleuse depuis tant de millénaires. Arrêtons-nous un instant à leur côté et prenons en compte ce qu'ils pourraient dire...

Peut-être le débat entre eux peut-il constituer une « chronique sans fin » de l'agressivité de l'espèce humaine envers la nature en général et les loups en particulier ? Cette chronique pourrait comporter en détail toutes les atrocités commises contre les ancêtres loups au cours des siècles passés. Le débat pourrait porter alors sur les extraordinaires rouages de l'imagination humaine dans ses performances destructrices ou sur l'éternelle et désespérante confusion entre fiction et réalité à propos des liens relationnels entre les deux espèces. Mais la discussion pourrait tout autant tourner autour de l'admiration avec laquelle les premiers hommes percevaient les loups et imitaient leur façon de vivre, en groupes familiaux, en couples unis pendant plusieurs années, communiquant de manières complexes et chassant ensemble... Pourraient être aussi abordées les avancées technologiques humaines qui les rendent si puissants ou encore les lois plus récentes de protection de l'environnement attendues depuis si longtemps et cette sorte de popularité grandissante apparaissant au sein de quelques groupes humains en recherche d'une autre philosophie de la Nature. Enfin, après une critique exhaustive de la relation hommes/loups, la conclusion pourrait s'orienter vers une grande interrogation confirmant que toute généralisation est décidément impossible, la relation ayant pris, au fil du temps et dans l'espace, tant de différentes formes...

COMPORTEMENTS HUMAINS ENVERS LE LOUP

Depuis les temps préhistoriques, les loups ont représenté un intérêt tout à fait particulier pour de nombreuses cultures humaines de l'hémisphère Nord. Les attitudes envers eux vont du respect le plus admiratif à la haine la plus violente. Ni l'histoire des hommes, ni celle des loups ne pourraient être complètes sans que l'une des deux espèces ne soit citée dans celle de l'autre. Les humains choisissent souvent où les loups peuvent et doivent exister en influençant leur écologie et leur comportement de différentes manières (Young-1944, Mech-1970, Boitani-1995...). Les territoires et les sites de vie du loup ont considérablement varié en taille selon que les hommes ont alternativement augmenté ou diminué la pression de leur persécution ; dans tous les cas cependant, l'homme est et restera celui qui a toujours été la principale cause de mortalité de l'animal au fil des siècles et sur tous les territoires.

Par quelques exemples particuliers, nous retenons plus facilement des loups qu'ils exploitent souvent des niches écologiques où ils sont intimement mêlés aux communautés humaines (Thiel-1998). En Roumanie, on a vu quelques loups se déplacer dans les faubourgs d'une ville, la nuit venue, sans doute à la recherche de nourriture (Promberger-1997). En Italie, au début de la restauration de la population en 1970, des loups ont souvent été observés de nuit près des décharges publiques à proximité des villages (Boitani-1982). Mais de nombreux aspects de la relation hommes/loups sont basés sur des perceptions culturelles parfois irrationnelles et la persécution subie par le prédateur naturel a alors été extraordinairement hors de proportion par rapport à la menace qu'il pouvait réellement représenter. Notons, pour mémoire, la quasi-destruction des forêts d'Ecosse pour en extirper le loup, l'implacable acharnement des colons à détruire jusqu'au dernier les loups de l'Ouest américain ou encore son extermination de nombreux pays d'Europe au motif de la peur des attaques sur les hommes malgré la forte improbabilité que des telles attaques se produisent...

A l'inverse, notons la réaction publique extrême plus récente en faveur du loup face aux programmes non justifiés de gestion où le seul propos est l'abattage de nombreux animaux sous couvert d'une protection discutable des ongulés. C'est le cas en Alaska, au Yukon, Sur l'île de Vancouver ou encore en Suède... Ces diverses réactions sont très caractéristiques de la relation historique et culturelle qui existent entre les deux espèces.

L'image négative du loup dans le psychisme de beaucoup de personnes peut être profondément enracinée et l'histoire de la relation physique hommes/loups des siècles passés ne suffit pas toujours à en expliquer la cause. Selon le biologiste T. Ulrich (1993), les hommes sont biologiquement préparés pour acquérir et retenir des réponses adaptatives biophobiques à certaines situations naturelles ou à des stimuli qui contiennent une certaine forme de risque. Selon leur taille, les prédateurs ont, de tout temps, représenté un risque durant une longue part de l'histoire humaine et les loups, sans doute à cause de leur capacité à vivre et à se déplacer rapidement en groupes impressionnants, ont imprégné le développement de la culture dès le début de la colonisation de l'Eurasie par les premiers hommes. Les efforts actuels de conservation du loup dans le monde doivent lutter contre cette peur ancestrale ; la perception négative que l'on a de lui rend en cela difficile la recherche d'un compromis acceptable entre les intérêts humains et le respect qu'il doit à la vie des autres êtres vivants s'il ne veut pas disparaître lui-même à cause de sa propre intolérance.

En fin de compte, le loup n'est que ce que l'observateur pense en voir. Il est certes décrit et étudié en profondeur par la science mais il est également un produit de la pensée humaine, « une construction culturelle » dépeinte par nos conditions individuelles, culturelles et sociales (Lawrence-1993). Ce loup est la somme de tout ce que nous croyons, de tout ce que nous pensons qu'il représente, de tout ce que nous désirons et avons besoin qu'il soit. Pour beaucoup d'humains, il est l'ultime symbole de la vie sauvage. Pour beaucoup d'autres, il est la nature hors de tout contrôle, le représentant d'un monde dans lequel les droits et les besoins de la ruralité sont soumis aux bonnes intentions de citoyens amoureux de l'animal et imposant leur propre échelle de valeurs de conservation aux autres.

Le statut symbolique du loup est si fort que les faits biologiques qui le concernent sont souvent hors de propos, une situation particulièrement frustrante pour les biologistes (Mech-2000). Quand l'un d'eux informe par exemple les autorités officielles sur le nombre d'animaux domestiques tués par les loups, ces dernières mettent en avant l'accent de leur propre perception du problème et non sur les faits réels. Ce que les gens choisissent de croire peut être plus important que la vérité objective, ou, du moins, leur croyance peut avoir un effet multiplicateur. Que l'on regarde le passé, le présent ou l'avenir, ce sont d'abord les croyances et la perception que l'on a de lui qui affectent principalement la survie du loup. Ceci était vrai au moyen-âge, c'est encore vérifié aujourd'hui dans le conflit qui oppose biologistes et éleveurs dans le projet de restauration de la population de loups du Yellowstone (Fritts-1995).

Mais pourquoi les loups déchaînent-ils autant de passions, bien plus que ne le font d'autres animaux tels que l'ours ou le lynx ? Comment pouvons-nous expliquer l'omniprésence du loup dans la tradition folklorique ? Pourquoi, alors que nous entrons dans le 21^{ème} siècle, le retour du loup en quelques endroits favorables et sa gestion provoquent-ils un aussi fort intérêt public. Les réponses que nous allons tenter de donner à ces questions sont, pour le moins, complexes, elles pourraient surtout nous en dire beaucoup sur notre espèce.

Les premiers hommes

Les récits ethnographiques sur les premiers hommes et les découvertes sans cesse renouvelées de sites archéologiques nouveaux nous apportent quelques indications sur l'attitude des peuples préhistoriques envers le loup. Les peintures dans les grottes et les objets qui y sont associés montrent que les rites, les cérémonies et l'art, associés aux animaux de l'époque, se sont développés sur au moins 100.000 ans, jusqu'à il y a environ 30.000 ans, au début du paléolithique supérieur. Une relation complexe et probablement déjà spirituelle existait entre les premiers chasseurs et les proies chassées dont ils dépendaient pour survivre. Comme beaucoup de sociétés plus récentes, les hommes du paléolithique peuvent avoir cru en un maître de la chasse, gardien des animaux, en un être Supérieur donc, qui fournissait le gibier, établissait les règles pour la chasse et les châtiments imposés par sa colère qu'il fallait apaiser quand les règles étaient brisées (Pfeiffer-1982).

Hommes et loups de cette époque occupaient des niches écologiques identiques, les deux espèces chassant en groupes familiaux, vivant en sociétés vaguement similaires par le fait de s'unir en couples hiérarchisés, restant ensemble plus longtemps que durant la seule reproduction, étendant le clan familial, coopérant pour élever les jeunes, partageant la nourriture et défendant le territoire. Moins que des concurrents, les premiers hommes ont

certainement perçu le loup comme un exemple performant pour chasser et ont eu tout loisir de l'observer en activité dans les steppes ou la toundra, devenant de plus en plus familiers de ses comportements.

Les Amérindiens

La plupart des peuples indigènes ont été familiers du loup et le regardaient comme un être intelligent ayant une représentation spirituelle, parfois un animal médecine, parfois identifié à un individu ou même à une tribu (Lopez-1978). Dans certaines tribus, porter une peau de loup sur soi conduisait à une union surnaturelle entre l'animal et l'homme. Cependant, à la différence des éléments de la société contemporaine, la culture indigène n'a pas élevé le loup au-dessus d'autres animaux. Il pouvait donc être chassé ou trappé, mais toujours au travers d'un rituel précis comprenant des excuses faites à son esprit et jamais avec rancune ou en le culpabilisant. Le peuple « Nunamut » du centre de l'Alaska avait, de longue date, une forme d'association avec le loup car il dépendait de lui pour une part importante de son économie (Hall-1981). La fourrure procurait les vêtements et le commerce s'établissait avec d'autres groupements humains. En 1970, peu après que les Nunamut se soient sédentarisés, après des siècles de vie nomade, R. Stephenson a pu travailler avec eux et gagner en compréhension à propos de leur vision du loup. Au travers de leur longue expérience d'observation de la chasse, ce peuple avait acquis une compréhension affinée des loups et les voyait comme des animaux audacieux et des chasseurs expérimentés possédant des sens subtils. Lorsqu'un membre du clan décidait une chasse au loup, il l'annonçait publiquement pour ne pas offenser l'animal et pour mettre toutes les chances de son côté. Il ne le craignait pas et le respectait mais n'en avait pas peur bien que restant méfiant.

Les récits historiques décrivent cependant une grande diversité d'attitudes envers le loup. En Alaska, le peuple « Tanaina » croyait que les loups avaient autrefois été des hommes et les considérait donc comme des frères (Osgood-1936). Inversement, le loup était généralement craint par les « Chilicontin » de Colombie Britannique et le contact avec l'animal était censé provoquer une maladie, voire la mort (Lane-1981). Chez les indiens des plaines de l'Ouest, le loup personnifiait la ruse de guerre et on croyait qu'il parlait aux hommes pour les avertir de la présence d'ennemis.

D'autres récits ethnologiques suggèrent qu'il n'existait pas chez ces peuples une forte inquiétude à propos d'effets négatifs que la prédation des loups aurait pu avoir sur le gibier. Cependant, la tradition orale de certaines peuplades du Nord recèle la description des efforts entrepris pour réduire la prédation en tuant les louveteaux à la tanière ou en piégeant les adultes de manière souvent cruelle. Ces attitudes pouvant avoir été incitées par l'approvisionnement souvent limité en nourriture (Burch-1972).

En Eurasie

Dans les différentes cultures eurasiennes, la relation socio-économique entre les premières sociétés humaines et leur environnement a largement déterminé la perception du loup. Si, durant une longue période, l'économie était basée sur la chasse, la cueillette et les conflits pour accéder à des territoires propices, les bergers sédentaires de l'après domestication vinrent peu à peu instaurer la production agricole et d'animaux de ferme (Boitani-1995). Comme les Amérindiens, les premières cultures eurasiennes admiraient le loup et essayaient, d'une certaine façon, de l'imiter. Cependant, les sociétés nomades, vulnérables à la prédation des loups sur les troupeaux naissant, commencèrent à détester l'animal.

Sur le plan de la représentativité spirituelle, le loup apparaît dans les histoires divines en étant impliqué dans certaines ascendances humaines (Boitani-1995). Gengis Khân se disait par exemple le fruit d'un accouplement entre un loup divin et une princesse. Les premiers guerriers germaniques considéraient le loup comme un totem. Les nobles et les rois anglo-saxons se donnaient des nom de loups et essayaient de s'identifier aux caractéristiques remarquables de l'animal. Selon le biologiste O. Ionescu, les anciens habitants de ce qui est aujourd'hui la Roumanie avaient le portrait d'un loup sur leurs étendards de guerre. Dans les mythologies celte et grecque, le loup est également perçu de façon positive : Apollon, le Dieu de la lumière, était associé de manière positive au loup. Bâtie sur une légende grecque antérieure, les jumeaux Rémus et Romulus, sauvés et élevés par une louve, sont à l'origine de la fondation de la cité romaine. Les peuples Sabins considéraient le loup comme un totem et avaient des pratiques religieuses centrées sur l'animal.

Cette perception positive du loup par les Grecs et les Romains survécut au travers des siècles malgré l'afflux des attitudes négatives venues du Nord de l'Europe. Mais les changements de la pensée occidentale sur l'environnement, apportés par le Christianisme, bien que de moindre importance par rapport à ceux qui

accompagnèrent le bouleversement de la domestication, furent ressentis dans toute l'Europe, quant l'homme se sépara du monde naturel avec l'ambition d'en devenir le maître (Ortalli-1973, Boitani-1995). Si la bible ne semble pas juger les animaux comme « bons » ou « mauvais », tous étant créature de Dieu et sauvés par lui au moment du déluge, le loup est cependant mentionné dans l'ancien testament et dans le nouveau comme symbole de rapacité, de vice et de duplicité, en référence cependant aux seules caractéristiques humaines. Au début du moyen-âge, les choses se précisent et le loup commence à être identifié à une forme de menace à l'encontre de l'église catholique romaine. Peu à peu, il devient un personnage principal des légendes dans lesquelles il a à faire avec des Saints qui vont généralement réussir à le convertir et le faire passer du mal au bien.

Pendant plus d'un millier d'années par la suite, la littérature va être influencée par l'église catholique qui ne manquera pas l'occasion de présenter les animaux, y compris et surtout le loup, de manière imaginaire pour conduire à des leçons de morale définissant invariablement au peuple inculte ce qu'il convient de faire ou ne pas faire pour entrer en grâce ou sinon être puni. Même les écrits scientifiques étaient influencés et l'on retrouve dans l'histoire naturelle du début du 19^{ième} siècle des textes ainsi rédigés : « Les loups sont des créatures si féroces et tellement inutiles que tous les autres animaux les détestent et même ils se détestent entre eux et vivent rarement ensemble, chacun vivant dans son propre trou, séparé des autres. De tous les animaux, ils sont les plus détestables quand ils sont en vie et les moins utiles quand ils sont morts. L'agitation des ces animaux les rend si furieux qu'ils finissent fréquemment leur vie en état de démence (Robinson-1828).

Le danger représenté par le loup est un thème commun dans ce type de littérature. Elle abonde de fables et de fantasmes faisant référence aux loups-garous et à des histoires invraisemblables d'enfants enlevés et d'adultes dévorés par les loups. Même quand ils font référence à des comportements essentiellement humains, les contes tels que « le petit chaperon rouge », enseignant pourtant la prudence et la morale, ont un effet profond sur la façon dont le loup était perçu dans la culture occidentale (Levin-1986, Greeleaf-1989). Cette vision négative a été tellement persuasive que ce ne fut pas avant la seconde moitié du 20^{ième} siècle, dans les années 1960, que la culture occidentale amorça le virage de la connaissance scientifique.

Au Japon, la relation entre la religion et la conservation du loup a été tout à fait différente. Le mot japonais pour désigner le loup : « ookami » se traduit par « grand Dieu ». Sous le règne de la dynastie des Shoguns, (710 à 1867), les dommages causés aux récoltes par les cervidés étaient un problème commun. Les fermiers considéraient alors le loup comme étant utile puisqu'il chassait les animaux qui abîmaient les récoltes. Les hommes priaient pour les loups dans des lieux saints en leur demandant d'intervenir pour protéger leurs productions agricoles. Cet état de grâce pour les loups prit fin en 1868, quand les Shoguns perdirent le pouvoir et que des conseillers occidentaux furent appelés au Japon pour moderniser l'agriculture en proposant de se débarrasser des loups par empoisonnement après que les cervidés aient été eux-mêmes en grande partie éliminés de l'environnement.

Après la colonisation de l'Amérique du Nord.

Lorsque les colons débarquèrent sur les terres amérindiennes, ils avaient emporté avec eux la peur et la haine du loup, celles-là même qu'ils avaient accumulées de leurs mythes et de leurs fantasmes de l'ancien monde. Les attitudes étaient déjà négatives à priori, les premières déprédations sur le bétail se signalant bien après, lorsque les loups se virent, de plus, privés de leurs proies naturelles (Young-1944, Nash-1967, Lopez-1978). A partir de ce moment là, le loup devint rapidement « la source essentielle de tous les dangers », une métaphore lourde de conséquences pour relever les défis environnementaux que les nouveaux américains avaient à combattre et dont ils se sentaient une obligation morale de les maîtriser.

Cette vision décidément négative fut pour une grande part le moteur de l'éradication du loup de la presque totalité des territoires. La ferveur avec laquelle les colons tuèrent les loups dépassa de loin l'intensité de la persécution en Eurasie, eu égard à la taille des pays et du nombre d'animaux les occupant (Brown-1983, Fogleman-1988, Mc Intyre-1995). Selon Hampton (1997), ce fut la persécution la plus longue, la plus implacable et la plus cruelle qu'une espèce ait pu mener contre une autre.

De la même façon, les populations d'ongulés furent décimées par les colons et les chasseurs qui en firent commerce, et vers la fin du 19^{ième} siècle, d'incommensurables troupeaux d'ovins et de bovins occupaient les vastes territoires de l'Ouest américain. Les loups et les autres prédateurs se tournèrent alors tout naturellement, et de plus en plus, vers le bétail pour survivre ; la détermination des hommes pour les éliminer par tous les moyens s'accrut d'autant. La disparition totale du loup fut scellée lorsque le congrès américain établit, en 1915, le « *bureau fédéral de contrôle biologique des prédateurs et des rongeurs* », et lui donna mission d'éliminer tous les grands prédateurs

de tous les territoires fédéraux (Dunlap-1988). Entre 1890 et 1930, la perception négative du loup était influencée par de nombreux récits de loups « hors la loi » qui tuaient prétendument le cheptel en grand nombre. Beaucoup de ces récits étaient exagérés par les membres du contrôle biologique dans le seul but de générer des fonds plus importants pour mener à bien les programmes de destruction (Gipson-1998). Kellert suggérait en 1996 que la destruction des loups aux USA et au Canada reflétait à l'époque une urgence de se débarrasser d'un élément indésirable et menaçant de la nature, peut-être aussi pour contrer l'éventualité que des colons succombent aux attraits de la vie sauvage au détriment de la civilisation nouvelle !

Encore vers le milieu du 20^{ième} siècle, la plupart des biologistes américains continuaient de dénigrer le loup, tel E. Goldman qui, militant de l'utilisation du poison et des campagnes d'empoisonnement, déclarait dans une réunion en 1940 que les grands prédateurs mammifères s'attaquant au bétail et au gibier n'avaient pas leur place plus longtemps dans la société en marche (cité par Dunlap-1988). Cependant, lorsque l'on commença à se rendre compte de la quasi-élimination de tous les loups des USA, certains autres biologistes de la société de mammalogie élevèrent les premières objections. Aldo Léopold (1949) fut l'un de ceux-là qui eut le courage de se remettre en cause lui-même et de se poser en défenseur du loup. Bien que militant de la première heure de l'attribution de primes à l'abattage des loups, il relata dans un essai comment l'expérience de tuer un loup et de voir « la fière lumière verte de son regard s'éteindre » l'aida à changer d'opinion.

Vison contemporaine du loup

Dans les années 1940, Léopold proposait déjà la restauration des loups dans le parc Yellowstone d'où ils avaient été éradiqués seulement une décennie plus tôt (Jones-2002). Durant cette même période, les premières études de terrains se mettaient en place peu à peu par des chercheurs désireux de démystifier l'animal par une approche plus naturelle et plus scientifique. Ce fut l'époque des Murie (1944), Cowan (1947, Stenlund (1955). A partir de 1960, la nouvelle génération des Allen, Pimlott et D. Mech présentait des informations plus objectives et plus complètes sur les loups sauvages et argumentait avec conviction pour leur conservation. L'attitude qui prévalait alors en Europe était encore passéiste et négative malgré l'accélération de la disparition de l'animal et même si la perception ambivalente de quelques pays méditerranéens faisait exception (Boitani-1995).

Ce n'est qu'une dizaine d'années plus tard, vers 1970, que les premières études et les premiers programmes de conservation en Espagne et en Italie se firent plus combatifs. Des porte-parole européens de talent tels Boitani en Italie, Blanco en Espagne, Pulliainen en Finlande, Zimen en Allemagne, Bibikov en URSS et Bjärvall en Suède, émergèrent en faisant autorité face aux tenants des fantasmes les plus délirants. Le livre : « Un homme parmi les loups » (Mowat-1963), un ouvrage pourtant de pure fiction (malgré les tentatives de dénégation de son auteur), démontrée par Banfield (1964), Pimlott (1966), Mech (1970, et Goddard (1996), fut, malgré tout, la première présentation d'une image positive du loup dans la littérature populaire avec plus d'un million d'exemplaires vendus. D'autres ouvrages, passés inaperçus en leur temps (Murie en 1944, Crisler en 1958), ou plus récents (Caras-1968, Pimlott-1968) ainsi que : « Le Loup : écologie et comportement d'une espèce menacée » de D. Mech en 1970, contribuèrent à une perception différente de l'animal enfin présenté dans sa réalité la plus simple, sur des bases éthologiques incontestables.

En 1978, le livre de Barry Lopez : « Des loups et des hommes » apporte une exploration lucide et sans concession de la relation entre les deux espèces en tentant une explication provocatrice du processus mental humain qui semble avoir guidé la pensée perceptrice : « Au cours de son histoire, dit-il, l'homme a extériorisé sa nature bestiale, trouvant chez le loup un bouc émissaire qui pouvait concrétiser ses péchés et dont la mort sacrificielle pouvait constituer son expiation. Il a ainsi attribué ses péchés d'avidité, de concupiscence et de tromperie à l'animal et fait périr celui-ci dans la littérature, le folklore et, hélas, dans la réalité ».

Grâce à ces recherches, les attitudes envers le loup sont devenues peu à peu moins négatives, peu à peu plus favorables. Elles sont aujourd'hui le reflet d'un changement général de la perception de la vie sauvage et de l'environnement. La vague de fond a entraîné la protection légale du loup dans un plus grand nombre de pays, le principe même des primes à l'abattage tend à y être supprimé, des objections aux programmes gouvernementaux de contrôle s'élèvent en Alaska, au Canada.

En 1970, furent créés, au niveau mondial, des organismes ayant pour unique but la conservation du loup. Ces organismes ont été, dans le même temps, coordonnés par le groupe spécialiste du loup de l'IUCN qui développa par la suite un « manifeste pour la conservation du loup » destiné aux pays souhaitant restaurer et préserver le prédateur sur leur territoire. Aux USA, le courant dominant des organismes de protection tels que « la fédération nationale

pour la vie sauvage » poussa vers plus d'implication publique dans la sauvegarde. Les loups furent ainsi classés « espèce en voie de disparition » en 1974, ce qui provoqua un vaste débat sur l'opportunité d'une telle disposition qui, selon les opposants, ne réussissait pas à faire la différence entre les espèces vraiment en voie de disparition comme par exemple le condor de Californie et celles qui n'étaient que localement menacées comme c'était le cas pour le loup.

En vérité, des dizaines de milliers de loups survivent effectivement au Canada, en Alaska, dans le Minnesota ou en URSS et des milliers d'autres en Eurasie, et une grande majorité des éleveurs (90%) portent un regard des plus négatifs sur le loup et sur les propositions de protection dans le monde. De fait, le débat met en présence des arguments qui s'opposent encore à ce jour, les tenants du loup issus des populations urbaines citant l'état général des écosystèmes et le droit du loup d'exister, les opposants faisant valoir les soupçons d'attaques du bétail, le coût de telles attaques, l'érosion du droit de propriété et les risques de restriction de ce droit (Wilson-1997, Scare-1998).

Dans le même ordre d'idée, le point de vue des populations indigènes des USA varie selon les traditions ancestrales observées par les tribus. La réintroduction du loup en Idaho fut, par exemple, d'une grande signification pour la tribu des « Nez percés » en restaurant leur fierté et leur pouvoir spirituel en association à une opportunité de revalorisation économique (Robbins-1997). Par contre, dans le S.O. des USA, la tribu des « Apaches » n'attribue au loup aucune valeur spécifique et s'est opposée à sa réintroduction (Parson-com. perso.).

En Europe, les attitudes envers le loup se sont généralement améliorées au cours des trois dernières décennies, particulièrement dans les zones urbaines, mais le ressentiment est plus marqué dans les régions rurales (Promberger-1993). Une étude menée en Italie entre 1975 et 1976 dans la région des Abruzzes révèle que la peur et les possibles dommages causés au bétail étaient fortement liés à l'ignorance des gens sur le loup (Serracchiani-1976). En Finlande, les attitudes se sont progressivement améliorées. En Suède et en Norvège, la plupart des gens souhaitent la survie des loups mais plus de 70% des fermiers élevant des rennes sont contre les mesures de protection (Anderson-1977). En Espagne, 53% des gardes-chasses sont pour l'éradication du loup et 38% pour un contrôle dans les zones voisines pour les contenir (Blanco-1992). Dans plusieurs autres pays européens, le personnel formé et chargé de faire respecter les lois de protection de l'espèce sympathise souvent avec les braconniers et ne poursuit pas ceux qui tuent illégalement des loups (Ciucci-1993).

En Asie enfin, le potentiel de reconquête naturelle des loups ou favorisée par l'homme semble limité. Le point de vue qui prévaut sur les attitudes humaines apparaît catégoriquement négatif (Shahi-1983, Bibikov-1988, Chundawat-1995). Une seule étude menée au Kazakhstan où vivent environ 60.000 loups a montré que 59% des personnes interrogées optaient pour l'élimination par tous les moyens, 3% seulement étant favorables à la protection (Stepanov-1994).

Perspectives scientifiques

Etant donné que les loups et leur gestion sont tant controversés, les biologistes doivent faire face à une variété de défis dans différentes parties du monde. Dans certains pays, ils font partie des rares personnes travaillant à la conservation du prédateur, dans d'autres, ils évoluent dans un environnement complexe dans lequel les supporters du loup sont nombreux, au moins autant que leurs exigences (Mech-1995). Il est donc souvent nécessaire de trouver un équilibre entre l'idéalisme et le pragmatisme, entre l'attention portée aux populations de loups et l'importance militante active accordée aux droits de l'animal, entre les tenants du tout écologie au détriment des gens et les tenants du tout humain au détriment des loups. En ce sens, les biologistes américains sont souvent en désaccord entre eux sur la capacité des loups à réguler les populations de proies et sur les efforts à mener pour contrôler les populations de loups.

Le fort intérêt public et le choc des valeurs humaines ont souvent pour résultat des demandes et des contraintes inhabituelles pour les biologistes, aussi bien que de rendre plus complexe l'environnement du travail administratif. Par exemple, le programme de reconquête du loup dans le N.O. des USA impliquait à lui seul cinq agences fédérales, trois ministères d'Etat, sept associations indigènes de gestion à au moins 4 niveaux gouvernementaux (Fritts-1995). Les biologistes se trouvent ainsi sous les projecteurs des médias et en pleine controverse. Si les critiques émanant des groupes de pression anti-loups sont historiquement communes, celles venant des organisations pro-loups ne font qu'émerger et s'intensifier (Mech-1995).

Éducation du public autour du loup

Les efforts dans le monde pour éduquer le public sur les loups ont démarré au début des années 1970. Le manifeste de l'IUCN et les quatre plans US de reconquête nord-américains ont tous recommandé l'éducation du public pour promouvoir la sauvegarde de l'animal sauvage. Tant en Amérique du Nord qu'en Eurasie, le défi a été relevé (Mech-2000).

Avant la réintroduction des loups dans le Yellowstone, les biologistes ont passé 60% de leur temps à toucher le plus de gens possible (Fritts-1995). De la même façon, dans les pays européens où subsistaient des loups, des campagnes d'informations furent développées à grande échelle. Le processus est demeuré cependant problématique quand il s'est agi de définir en quoi l'information devait consister, la différence est effectivement importante entre une éducation objective sur le loup et le plaidoyer ou l'activisme. Si elle n'est pas soigneusement tempérée, l'éducation peut refléter des valeurs subjectives et militantes qui seront sources de plus d'oppositions encore au lieu de tendre vers un nécessaire compromis (Haber-1996, Fritts-1995, Blanco-1998). Des douzaines de livres, de magazines et de revues sur le loup sont actuellement disponibles pour tous les âges et tous les niveaux de compétence. En 1990, le « Centre international du loup » lança le magazine « Wolf » qui traite régulièrement depuis lors des informations sur la conservation du loup dans le monde. Des bibliographies sans cesse remises à jour sont régulièrement éditées. De nombreux sites « internet » offrent aujourd'hui une multitude d'informations (et de désinformations aussi) instantanément disponibles pour des millions d'internautes. A titre d'exemple, le site « Wolf international center » est visité par plus de 60.000 appels par an pour plus d'un million de « hits ».

Les loups et les médias

Même si de nombreux documentaires (plus ou moins bien réalisés hélas) sont proposés aux médias les plus performants d'informations, ceux-ci sont malgré tout plus souvent attirés par les controverses de la reconquête du loup lorsque de celle-ci, ils mettent d'abord en évidence les conflits liés aux déprédations apparentes des prédateurs, aux programmes de contrôle ou encore à d'hypothétiques attaques sur les humains. Lors de la réintroduction des loups dans le Yellowstone, pas moins de 60 médias internationaux ont couvert les événements successifs mais souvent l'information publique a été déformée ou inexacte (Mech-2000). Plus généralement, chaque fois qu'un loup est cité quelque part, les visions extrémistes des opposants, aussi bien que des gens favorables au loup, sont aussitôt mises en exergue, polarisant les problèmes et les oppositions et négligeant la réalité des faits biologiques. La manière dont les médias couvrent l'information laisse souvent à penser que le loup n'est finalement que source de problèmes, beaucoup plus que n'importe quel autre animal (Fritts et Bangs-1996).

Organisations liées au loup

Environ quarante ONG en Amérique du Nord et une bonne douzaine en Europe existent pour promouvoir la conservation du loup. Sa réintroduction dans le Yellowstone et dans le centre de l'Idaho n'aurait sans doute pas vu le jour aussi rapidement sans la présence du « centre d'éducation et de recherche sur le loup », de la « fédération nationale de la vie sauvage » et d'autres organismes encore qui ont continuellement fait pression à la fois sur les agences fédérales et le congrès US (Fischer-1995). De plus, quelques ONG comprenant les défenseurs de la vie sauvage dans le Nord des Montagnes Rocheuses ainsi que le « fond mondial de la vie sauvage » en Italie ont soutenu financièrement les fonds de compensation pour les éventuels préjudices au bétail. Ce sont encore ces mêmes ONG qui ont, par exemple, organisé des réunions d'informations, rassemblé des biologistes et des gestionnaires de la vie sauvage pour aborder et développer une forte prise de conscience de la nécessité de réintroduire des loups dans le Yellowstone.

Cependant, différents facteurs semblent motiver certaines organisations pro-loups et certains groupes ont une approche très « éthique » de la gestion en s'opposant par exemple (ce fut le cas du groupement « les amis du loup », en 1996), à la capture de loups sauvages en Colombie Britannique en vue de leur réintroduction un peu plus au sud, dans le Montana. Une prime de 5.000 \$ était même offerte pour le relâcher de loups tenus en captivité. D'autres, tel le « Club sierra », essaya par tous les moyens d'empêcher la réintroduction de loups en Idaho, préférant que la colonisation se fasse naturellement.

Bien entendu, les organisations anti-loups n'ont pas manqué de poindre dans le même temps. Ce fut le cas de la « ligue des opposants au loup » née en 1992 en France, dès que quelques loups d'Italie passèrent naturellement la frontière franco-italienne pour s'installer dans les Alpes du Sud. C'était la première fois en Europe que chasseurs et éleveurs locaux s'associaient pour demander l'éradication du prédateur revenu. Aux USA, le mouvement « Wise

use » s'opposa quant à lui au retour des loups dans les Rocheuses en mettant en avant le soupçon qu'avaient ses adhérents d'une conspiration écologique visant à empêcher le pâturage, l'extraction du minerai ou encore l'utilisation ludique du territoire public (Fischer-1995, Wicker-1996).

Valeur économique du loup

Pour beaucoup de personnes, le loup a une valeur intangible liée au rôle important qu'il est censé jouer dans l'écosystème (Mech-1996) et à l'enrichissement de la nature qu'il procure par sa présence (Kellert et Wilson-1996). Il a cependant une valeur économique complexe, difficile à évaluer quand elle touche à des questions émotionnelles. Dans le passé, une grande partie de la société croyait que le loup avait un impact économique essentiellement négatif parce qu'il tuait du bétail et une partie du gibier que se réservaient les chasseurs. Sa valeur bénéfique apparut seulement à quelques uns qui étaient rétribués par des primes à l'abattage puis par ceux qui, le tuant, pouvaient revendre sa fourrure, voire sa carcasse naturalisée. Lorsque le principe des primes fut remis en cause, la perte économique occasionnée fut l'un des arguments les plus développés pour réclamer le maintien d'un prélèvement illimité de loups dans la nature (Dunlap-1988, Thiel-1993, Hampton-1997).

L'économie est souvent apportée en argument majeur dans l'opportunité de la reconquête des loups et leur conservation. Il était par exemple prévu que le coût de la réintroduction des loups dans le Nord des Rocheuses atteigne la somme de douze millions de dollars sur une période de trois ans. Bien que cela ne représentait que cinq centimes pour chaque citoyen américain, c'est ce chiffre, exorbitant pour certains, qui fut la principale raison donnée par les opposants au projet (Bangs et Fritts-1996). Ces mêmes opposants s'insurgèrent contre la perte économique annuelle régionale de la réintroduction des loups dans le Yellowstone qui était évaluée globalement à 750.000 \$. Heureusement l'estimation du gain annuel en recette de tourisme de vingt millions de dollars mit un frein sérieux à la contestation (Duffield-1992, Bangs et Fritts-1996). De même, en Alaska et dans le sud du Yukon où la réduction du nombre de loups coûta entre 500 et 1.500 \$ par loup, mais le retour en terme de gain d'exploitation supplémentaire des ongulés fut plus élevé (Boertje-1995).

Le tourisme associé aux loups a récemment émergé comme bénéfice économique significatif en participant, entre autres choses, au fond de recherches sur le loup en Pologne et en Roumanie par exemple (Promberger-com. perso.). De telles opportunités sont cependant limitées dans la mesure où personne ne peut certifier que les touristes rencontreront un ou des loups sans assistance professionnelle, à cause de ses habitudes discrètes mais aussi de l'inaccessibilité du terrain, du besoin d'infrastructures développées et du coût prévisible d'expéditions pour en voir (Wilson-1996). Cette possibilité est offerte en Idaho, au Minnesota, en Alaska et au Canada par exemple, sous la forme de postes d'observations ou de sorties nocturnes proposées dans des magazines consacrés aux loups.

Des entreprises commerciales s'installant à la périphérie des parcs nationaux tirent profit de l'intérêt provoqué par la présence des loups. Les centres d'informations sur le loup sont également une relance économique pour les communautés locales en générant de plus la création d'emplois à temps plein (Schaller-1996). Les loups ont également une certaine valeur de consommation au travers des ventes de fourrures. Celles-ci fluctuent cependant fortement selon la demande et tendent, à l'exception des régions nordiques où se sont installées des manufactures locales de vêtements gérées par les autochtones, à la baisse à cause du déclin général du marché (près de 40% au Canada) (Hayes et Gunson-1995).

Certains économistes ont récemment développé une manière d'évaluer la valeur potentielle de la notion de « non consommation » de la vie sauvage (l'observation par exemple) et de définir la préservation de la valeur de l'existence. Beaucoup de gens estiment en effet suffisant le fait de savoir que des loups sont dans la vie sauvage sans s'attendre à en voir nécessairement un. Ce type de valeur peut être évalué en interrogeant les personnes sur leur enthousiasme à payer pour l'éventualité d'une situation hypothétique. Par cette approche, la valeur de l'existence des loups fut estimée à 8 millions \$ par an dans le Yellowstone (Duffield-1992). De même, le bénéfice de la restauration du loup rouge fut estimé à au moins 18 millions \$ par an pour la nation (Rosen-1997). Il faut toutefois souligner ici qu'aucun calcul n'a été tenté pour évaluer les valeurs négatives que les loups représentent, ce qui aurait tendance à contrebalancer ces hypothétiques valeurs positives.

Actuellement, le loup est porté par une vague de popularité apparemment planifiée. Les livres, les articles de presse, les conférences, la vente de tee-shirts, de bijoux, de cartes postales, de posters géants, de sculptures, de CD, de cassettes vidéo ou encore les porte clés et les ustensiles décorés en tout genre de loups hurlants, couchés, assis ou debout sont autant d'aspects de l'activité économique liée au loup. Son « charisme » est utilisé (et abusé) pour récupérer des fonds pour de pseudo-associations de soutien, des appels sont lancés par des organismes se faisant

passer pour des experts pour « sauver le loup ». En 1995, un message de sollicitation directe provenant d'une importante organisation pro-loups a informé ses lecteurs « qu'une guerre contre les loups faisait rage depuis plus de 100 ans » et que, moyennant finances, il allait enfin être possible « en cette période critique du combat » de sauver les loups américains.

De tels appels tirent bien évidemment profit d'une sorte de sentiment de culpabilité des citoyens qui désirent faire quelque chose pour la vie sauvage et l'environnement. En vérité, cette escroquerie porte plutôt préjudice à la reconquête des loups en entretenant une résistance grandissante à certaines causes environnementales raisonnables et nécessaires (Mech-2000).

COMPORTEMENT DU LOUP ENVERS LES HUMAINS

Réactions générales

La façon dont les loups réagissent à la présence humaine dépend beaucoup de leurs propres expériences. Des loups ayant eu peu d'expériences négatives avec des hommes ou ayant été positivement conditionnés par de la nourriture par exemple peuvent montrer peu de crainte à leur égard (Miller-1985, Mech-1988, 1998). Peut-être que les peuples primitifs et les loups se craignaient moins les uns les autres sur des habitats découverts parce que chaque espèce pouvait observer l'autre à distance et atténuer ainsi un peu de leur appréhension mutuelle. Parce que M. Lewis, explorateur chevronné, raconta avoir tué une fois un loup dans le Montana avec une baïonnette, peut-être lui sembla-t-il que les loups des grandes plaines nord-américaines étaient moins craintifs (Hampton-1997) ! Cependant, les loups des forêts, moins souvent observés, sont-ils alors restés plus mystérieux et peut-être plus craints même s'ils étaient en réalité tout aussi craintifs de l'homme que le sont tous les loups. Il est certain toutefois qu'après que les loups ont eu l'expérience des armes à feu manipulées par des hommes qui les tiraient en terrain découvert, ils sont devenu plus discrets.

Habitués à la vie sauvage ?

Une partie de la société humaine en est arrivée à croire que les loups sont incompatibles avec la civilisation et pour beaucoup de gens, ils symbolisent la vie sauvage. D. Mech (1995) prétend que le fait d'associer les loups à la vie sauvage n'est qu'un artifice basé sur le fait qu'ils sont exterminés presque partout sauf justement dans la vie sauvage. Ceci induit l'idée fautive qu'ils ont besoin d'un habitat libre de toute influence humaine pour survivre. Alors que les loups de certaines régions du Canada, de l'Alaska ou de Russie pourraient ne jamais voir, sentir ou entendre des humains de leur vie, la plupart d'entre eux vivent quelque part non loin d'eux. Ils rencontrent les traces de la civilisation humaine dans leurs déplacements quotidiens. Pour des loups, vivre dans l'environnement des humains demande une prudence de tout instant et une adaptation phénoménale des comportements. En Italie par exemple, ou en Espagne, les loups évitent les activités diurnes (sauf en cas de brouillard) pour minimiser les occasions de rencontres dangereuses (Zimen et Boitani-1979, Ciucci-1997). En Laponie, on dit que les loups ont peur de traverser une piste de ski mais ceux qui évoluent à proximité des villages ont appris à se déplacer tout près des maisons et à traverser les routes (Pulliainen-1993). En Roumanie, des loups ont été observés en limites d'agglomérations à la tombée de la nuit, traversant une zone industrielle, une route et une voie ferrée à la recherche de nourriture (Promberger-1995). En Italie, les loups entrent dans les villages de montagnes à la tombée de la nuit ; une louve a même fait sa tanière dans une maison abandonnée (Boitani-1982). Cependant, dans la plupart des territoires du monde, les chercheurs aperçoivent rarement des loups, sauf peut-être grâce à la télémétrie et à l'observation par avion.

Dans toutes les populations de loups, les individus ont, envers les hommes et face aux modifications de l'environnement, des comportements de prudence différents liés à leur propre tempérament et à leur expérience personnelle. Les plus intrépides seront sans doute les premiers à être tués, ceux-là seront en plus grand nombre dans les populations protégées et certains même sont passés à quelques mètres des habitations ou d'un véhicule en mouvement sans marquer trop de crainte (Jimenez-com. perso.). Les citoyens du Minnesota se plaignent parfois que quelques loups sont beaucoup plus intrépides après 25 ans de protection ; il n'en reste pas moins que ceux de l'île Royale évitent toujours les hommes bien que bénéficiant d'une protection légale de plus de 50 ans... (Thurber-1994). De fait, partout, les risques pour les loups de croiser la route d'un être humain augmentent en automne, après la date d'ouverture de la chasse dont les pratiquants sont en nombre, au moment où, pour l'espèce loup, les jeunes tentent quelques reconnaissances en territoires inconnus.

Dans les parcs nationaux d'Amérique du Nord, les loups bénéficient d'un degré élevé de protection et témoignent souvent d'une inhabituelle tolérance à la présence humaine, ce qui entraîne parfois quelques incidents dus à l'habitation. Les loups du parc Denali sont souvent observés à de courtes distances ou aux abords des routes, en train de se déplacer ou de se reposer. Au Minnesota, des loups vivent près du terrain militaire de Fort Ripley, où il y a des explosions, des vols d'avions à basse altitude et des tirs d'armes à feu (Merrill-1996). Dans certaines parties de l'Espagne, les loups ne vivent pas très loin des champs de tournesols et de blé (Vilà-1993). Ils apparaissent ainsi moins dépendants de la vie sauvage qu'on pourrait le penser. Leur survie semble dans ces cas dépendre en partie de la disponibilité de couverture qui leur permet d'éviter les contacts directs et de leur comportement relativement positif sur un espace qui semble les satisfaire.

La proximité des routes

Le 1/3 du taux de mortalité enregistré chez les loups de l'Est des Rocheuses au Canada est lié aux routes (Paquet-1993) et 75% de la mortalité provoquée par les hommes dans le Nord des Rocheuses aux USA s'est produite à moins de 250 mètres d'une route (Heger-1997). L'autoroute « trans-Canada » et le chemin de fer qui traverse le parc national Banff en Alberta comptent pour 90% du taux de mortalité locale chez les loups (WWF-Canada). Ainsi, les routes peuvent-elles avoir un impact important sur la manière dont se déplacent les loups dans l'environnement. Des routes abandonnées deviennent des itinéraires de déplacements et sont souvent des sites de marquages territoriaux (Peters-1975). Comme les lacs et les cours d'eau, elles sont souvent utilisées pour délimiter un territoire. Dans le Wisconsin (Frair-1996), la péninsule de Kénaï, les parcs nationaux Denali (Alaska) et du Glacier (Montana), les loups semblent avoir parfaitement assimilé le réseau routier et l'utilisent communément pour leurs déplacements, évitant les itinéraires trop fréquentés et sélectionnant plutôt le réseau secondaire en fonction de son usage humain (Singleton-1995).

Les routes qui donnent accès aux zones éloignées peuvent avoir pour conséquence d'accroître l'exploitation, le braconnage ou le dérangement des loups. Quand ceux-ci commencèrent à recoloniser différents territoires, ils étaient généralement absents de ceux où la densité de routes dépassait 0,6 km/Km² (Thiel-1985). Cependant, comme la recolonisation s'est poursuivie, ils ont occupé par la suite les zones de plus fortes densités, largement au delà des 0,6 km/km² cités précédemment (Merrill-2000).

Les voies ferrées souvent parallèles aux axes routiers, de même que les pipelines et les lignes à haute tension sont aussi un élément perturbateur dans l'environnement du loup car ils élargissent les corridors de passage en augmentant les risques lorsqu'il faut les traverser. Ces corridors, qui sont aussi des pistes pour les engins de neige, sont cependant des itinéraires communément utilisés par les loups car la neige tassée permet des déplacements faciles et rapides. Ils sont utilisés plutôt la nuit, quand le trafic est moins important, mais on a déjà vu des loups s'écarter de la piste pour laisser le passage à un engin puis la reprendre ensuite.

Réactions aux hommes près des sites de tanières

Les loups changent de comportement de tolérance à l'activité des hommes autour des sites où sont élevés les louveteaux. Dans une zone éloignée de la toundra, des loups ont par exemple abandonné la tanière après que des hommes aient établi des camps temporaires à moins d'un km de là (Chapman-1977). Dans d'autres cas, ils semblent avoir mieux supporté le dérangement. Dans le parc Yellowstone, 3 tanières ont été localisées près de routes pavées (dont une à 400 m) et devinrent un temps un site d'attraction pour les randonneurs (Smith-1998). Les loups ont ensuite déplacé par deux fois leurs portées respectives, le second déplacement ayant d'ailleurs entraîné la perte des louveteaux. Une meute du Montana conserva un site de rendez-vous à la limite d'un lieu d'activités de bûcheronnage malgré les passages répétés de l'hélicoptère juste au dessus (Jimenez-1995). Quand les loups de Yellowstone furent réintroduits, le Service « Pêche et vie sauvage » établit une sorte de code moral pour qu'il n'y ait pas d'activités humaines sur le terrain public dans un rayon d'un mile autour des sites de tanières. La mesure avait pour but de protéger les loups des dérangements susceptibles de provoquer des déplacements sur un autre site à un âge trop vulnérable pour les louveteaux.

Attaques sur des humains

Comme on l'a déjà dit, la peur du loup a été omniprésente dans les sociétés humaines depuis très longtemps. Des références bibliques (Matthieu 10-6) font allusion à la férocité des loups et aux menaces pour les brebis mais elles ne les présentent pas comme animaux dangereux. Dans le Yukon cependant, dans les années 1980, des parents armés escortaient encore leurs enfants jusqu'à l'école parce qu'ils craignaient les attaques et en Norvège, les bus

scolaires utilisés sur de très courts trajets assuraient plus la protection des enfants que la distance à parcourir pour rejoindre l'école (Hayes-com. perso.). Quelques années plus tard, le sénateur Burns, du Minnesota, opposant farouche au retour des loups dans le Yellowstone prédisait comme argument « la mort d'un enfant dans l'année » si le projet était réalisé (Fisher-1995). La peur du loup fut ainsi, durant des siècles, un des facteurs les plus importants de sa persécution sur tous les continents (Young-1944, Pimlott-1968, Mech-1970, Lopez-1978...). Elle influence encore aujourd'hui certains comportements outranciers parmi les opposants (Kelbert-1996) mais à l'évidence, les cultures qui ont été en contact permanent et naturel avec les loups ne les ont jamais considérés comme dangereux même si quelques accidents ont pu survenir dans des conditions spécifiques (Stephenson-1975, Hampton-1997).

Les écrits de loups attaquant des humains sont de loin plus communs en Eurasie qu'en Amérique du Nord. Reprenant les rapports historiques des tels événements, Clarke (1971) nota que presque tous les incidents impliquaient des hybrides chiens/loups ou des loups enragés. Rutter et Pimlott (1975) reprenant le dossier quelques années plus tard confirmèrent l'analyse avec toutefois une attention accordée plus particulièrement à des comptes rendus d'attaques sur des enfants en Espagne. Dans le même temps, les biologistes nord-américains ont montré beaucoup plus de scepticisme à propos d'attaques rapportées aux USA et au Canada en essayant de dédramatiser le danger réel encouru. A propos des rapports d'attaques relevées en Eurasie, Rovtsi, membre de la « Société estonienne des naturalistes », présenta en 1994 un article intitulé « les loups mangeurs d'hommes en Estonie au 19^{ième} siècle » dans lequel il reprenait les comptes rendus des archives du folklore, du clergé, de la justice de la presse et de la littérature. Toutes ces sources suggèrent que 108 enfants et 3 adultes ont été tués par des loups en Estonie entre 1804 et 1853 mais que ces loups impliqués dans les attaques étaient, soit des animaux apprivoisés, soit des hybrides. Rovtsi nota également que les 82 cas d'attaques enregistrés entre 1763 et 1891 étaient le fait de loups enragés.

En analysant les archives nationales et communales dans le nord de l'Italie, entre le 15^{ième} et le 19^{ième} siècle, Cagnolaro (1996) découvrit 440 récits concernant des personnes tuées par des loups, la plupart des victimes étant des enfants âgés de moins de 12 ans. Selon ces comptes rendus, 67 personnes dont 58 « jeunes » ont été tuées dans la vallée du Pô entre 1801 et 1825. En Russie, Mivart (1890), cité par Mech (1970), nota que 161 personnes avaient été tuées par des loups en 1875. Bibikov (1994) observa cependant que ces accidents, ou incidents, s'étaient produits pendant et après des conflits armés entre hommes, quand les loups étaient plus ou moins habitués aux cadavres ou quand quelques personnes ayant élevé des loups les relâchaient volontairement. En Scandinavie, Pulliainen (1984), citant Godenhjelm (1981), a décrit un cas basé sur un compte rendu paroissial selon lequel 23 enfants avaient été tués par un « canidé semblable à un chien » dans le S.O. de la Finlande entre 1878 et 1881.

En Inde, Shali (1983), puis Jhala et Sharma (1997), ont étudié des comptes rendus sur de loups emportant des enfants en concluant qu'il pouvait y avoir une certaine part de vérité dans ces événements. Sur une autre étude de 76 comptes rendus d'attaques en 7 mois dans l'Est de l'Uttar Pradesh, dans une zone rurale, les biologistes Indiens ont noté que les attaques survenaient tous les 3 jours en moyenne et que les enfants étaient tués tous les 5 jours et partiellement consommés. En seconde conclusion ils estimèrent que la pauvreté générale de l'Etat pouvait contribuer aux attaques, que les troupeaux n'étaient pas gardés, que les proies sauvages étaient rares et que les fortes compensations accordées pour les victimes pouvaient avoir entretenu cette situation.

L'absence d'attaques sur l'homme en Amérique du Nord contraste avec la situation eurasiennne. En fait, aucun explorateur ni aucun trappeur n'a jamais considéré le loup comme un animal dangereux (Hampton-1997) et beaucoup d'observateurs étaient stupéfaits que les loups ne tuaient pas d'hommes au regard des histoires qu'ils avaient entendues raconter (Casey et Clarke-1996). Young et Goldman (1944) ont cependant rapporté un certain nombre d'exemples d'agressions dans différentes parties des USA au cours du 19^{ième} siècle et au début du 20^{ième}.

Durant ces dernières décennies, des incidents de comportements agressifs semblent pourtant avoir été plus fréquents. Mc.Nay (2002) a analysé en ce sens 80 cas entre 1900 et 2000 dans lesquels les loups avaient montré un comportement sans crainte envers les hommes. La plupart des incidents ont été attribués à l'autodéfense, à la défense des jeunes, à la rage pour quelques cas ou encore à une agression contre des chiens accompagnant des personnes. Sur 13 cas d'agressions non provoquées associées à des comportements agonistiques, 11 concernaient des loups qui s'étaient habitués à l'homme et à ses comportements perturbateurs. L'augmentation apparente des rencontres agressives est sans doute liée à une plus grande protection des loups qui ont pu augmenter en nombre sur un même territoire mais aussi à l'augmentation très forte du nombre de visiteurs dans les parcs et autres zones touristiques éloignées. Cette conjugaison de facteurs a pu créer un nombre croissant d'opportunités de rencontres

qui ont conditionné les habitudes des loups à découvrir une source de nourriture facile au travers des déchets de repas humains abandonnés voire volontairement jetés.

A ce propos, deux incidents sérieux se sont produits dans le parc national Algonquin, en Ontario, où 5 personnes ont été mordues par des loups. En 1996, un garçon de 12 ans dormant en plein air sur un duvet fut mordu au visage et tiré sur 2 mètres avant que l'animal ne parte. En 1998, un loup saisit un bébé de 19 mois et le lança en l'air, ce qui lui provoqua plusieurs blessures. D'autres incidents aux USA ont concerné des loups peut-être enragés (Chapman-1997, Mc-Nay-2002) sans pour autant provoquer la mort d'aucune personne comme cela a été plus souvent le cas en Eurasie (Cherkassky-1988, Linnel-2002). Hampton (1997) émet à ce propos l'idée que la notion de loups enragés attaquant des humains est généralement dissimulée dans une confusion d'éléments où se mêlent la peur, le mythe et les fantasmes transmis de génération en génération. Cependant, malgré ces exagérations déplacées et la fertilité des imaginations, il est clair que des incidents concernant des loups non enragés peuvent se produire. S'il apparaît que beaucoup moins d'incidents se produisent aujourd'hui en Eurasie, on peut proposer comme explications : **(1)** les profonds changements dans les pratiques agricoles (abandon du gardiennage par des enfants) et le déclin des loups malgré un apparent retour. **(2)** l'utilisation des armes à feu et le braconnage qui éliminent des individus plus téméraires. **(3)** le fait que les loups ont pu apprendre à se méfier plus encore de l'homme moderne, élément unique qui ne ressemble à rien de maîtrisable dans leur monde de loups.

Peut-être alors que le meilleur moyen de poser en perspective le problème de la sécurité et de le relativiser est de réaliser que chaque jour des millions de personnes vivent et travaillent sans jamais les voir, dans un environnement naturel fréquenté par des loups, et que des événements d'agression tels que ceux découverts dans les archives et les comptes rendus des siècles passés sont néanmoins rares et toujours difficiles à documenter avec l'objectivité nécessaire (Mc-Nay-2002).

Loups et hybrides en tant qu'animaux domestiques

La popularité croissante des croisements entre chiens et loups dans le but de les assimiler à des animaux domestiques est une manifestation de la fascination qu'exerce l'animal sauvage sur les humains (Hope-1994). Ironiquement, la possession et l'échange de ces animaux est aussi une autre forme de l'exploitation commerciale organisée par les humains. Dans les seuls USA, le nombre de loups en captivité se monte selon certains à plus de 100.000 et celui des hybrides à 400.000 (Hope-1994). Garder des loups en tant qu'animaux domestiques est devenu populaire malgré le danger qui en résulte et malgré les conseils pour en décourager l'acquisition (IUCN, résolution du 24 avril 1990). L'acte US de 1973 pour les espèces menacées interdit la possession de loups mais les hybrides n'y sont que très peu, voire pas du tout, soumis et aucun contrôle n'est effectué. Ces animaux sont proposés à la vente dans des revues pour des sommes variant entre 250 et 1.500 \$ l'unité.

Les hybrides, et les loups captifs en propriété privée n'ont généralement pas de crainte envers les humains et sont, de ce fait, moins prévisibles, moins gérables et donc plus dangereux pour les personnes. Aux USA, entre 1986 et 1994, ils ont été responsables de la mort de 9 enfants et de nombreuses mutilations. Un nombre inconnu de ce type d'animal est régulièrement relâché dans la vie sauvage et attribuer les incidents qui sont rapportés ensuite dans les comptes rendus aux seuls loups sauvages, s'avère une solution de facilité, souvent injustifié, en tout cas toujours très difficile à prouver (Bangs-1998, Boyd-2001).

Des hypothétiques enfants loups

L'idée que des loups puissent élever des enfants est apparue à la fois en Eurasie et en Amérique du Nord et remonte, pour le moins, à la légende de Romulus et Rémus. Passée le fantasme humain et la confusion des genres qui tenterait de réhabiliter le loup pour sa serviabilité rédemptrice, cette idée est aujourd'hui totalement discréditée (Mech-1970).

DEPRÉDATIONS COMMISES SUR LES ANIMAUX DOMESTIQUES

La domestication des animaux sauvages, commencée il y a quelques 12.000 à 15.000 ans, a entraîné de profonds changements dans la perception populaire des loups (Boitani-1995). Le peuple Sami, au nord de la Suède, est passé du respect au dédain du loup après qu'il ait commencé à entretenir des troupeaux de rennes (Turi-1931 cité par Boitani-1995). Durant des millénaires, la reproduction sélective artificielle a quasiment effacé les défenses naturelles de ces animaux plus ou moins domestiques et les sociétés humaines ont, dans le même temps, développé des moyens hypersophistiqués pour éliminer un prédateur devenu dérangeant.

Les déprédations sur le bétail, qu'on attribue généralement au loup, sont devenues l'une des principales raisons de son extermination, d'abord sur le vieux continent puis sur le nouveau où le problème semblait se déplacer au fur et à mesure de la ruée dévastatrice des colons vers l'ouest. Peu à peu, le conflit dégénéra en une guerre totale contre le prédateur (Young-1944, Lopez-1978). L'ingéniosité des hommes a cependant été incapable de résoudre les conflits autrement qu'en éradiquant les loups dans les zones proches des troupeaux (Fritts-1982). Le public et les médias sont aujourd'hui vivement intéressés par ces controverses touchant à la conservation des loups parce que l'affrontement des valeurs humaines y est fort et la désinformation abondante (Blanco-1998). Il semble pourtant que la tolérance aux déprédations commises varie selon les cultures. C'est peut-être le cas dans le sud de l'Europe et de l'Asie, là où les loups n'ont jamais été totalement éliminés et où les sociétés agricoles se sont adaptées à leur présence naturelle (Boitani-1995).

Nature et étendue des déprédations

Les loups peuvent s'en prendre à n'importe quelle sorte de bétail qui leur est accessible. A cause de leur vulnérabilité et de leur abondance, c'est sans doute les ovins et les gallinacés qui payent le plus loups tribut dans les zones où il y a des loups, des moutons ou des élevages de dindes, spécialement en Amérique du Nord. Dans la majorité des cas, il est cependant nécessaire de souligner que les troupeaux domestiques sont souvent devenus importants pour la survie des loups parce que les populations de proies sauvages ont fortement régressé. C'est le cas de l'Europe et de l'Asie, mais aussi celui de l'Amérique du Nord où la régression des bisons et des élans a été d'une ampleur sans pareil après l'arrivée des colons. Fort judicieusement, certaines espèces ont été restaurées dans les zones d'élevage et la proportion des pertes y a été, de ce fait, sensiblement réduite. Nous ne connaissons plus à ce jour aucun endroit en Amérique du Nord où les troupeaux domestiques composent une part essentielle de la prédation des loups pour qu'ils survivent (Dorrance-1982, Gunson-1983, Tompa-1983, Mack-1992, Bangs-1995, Treves-2002). Ce qui n'est pas le cas de l'Europe ni de l'Asie où, dans certains pays, les loups compensent le manque de proies par la disponibilité des troupeaux qui évoluent dans un habitat naturel partiellement dégradé.

En Inde par exemple, dans le Gujarat et le Rajahstan, les loups subsistent principalement grâce aux moutons et aux chiens (Shahi-1993), en Mongolie, dans la réserve Hustain Nuruu, ils se nourrissent pour plus de la moitié de leur régime alimentaire sur les troupeaux de chevaux et de moutons (Hovens-2002), et au Portugal, dans une zone du Nord presque totalement dépourvue d'ongulés sauvages, les loups semblent se nourrir en grande partie sur les troupeaux de chèvres (Vos-2000). Par contre, il y a peu de déprédations dans les zones où les populations d'ongulés sauvages sont en bonne santé (Promberger-1993). C'est le cas de la Pologne (Okarma-1993), de la Roumanie (Ionescu-1993) et de la Finlande (Pulliainen-1993) entre autres où les déprédations ont montré un net recul après que les populations d'ongulés aient été restaurées.

En Amérique du Nord, il a été observé que les loups n'hésitaient pas à tuer des chiens en nombre lorsque ceux-ci quittaient la protection de leur propriétaire en devenant chien errant le temps d'une rencontre. Dans le Minnesota par exemple, au moins 25 chiens ont été tués en 1998 (Mech-1998) et, selon Bibikov (1998), les loups semblent réguler certaines populations de chiens en Russie. Dans le Wisconsin, en 1999, on a versé plus de compensations pour les chiens disparus que pour d'autres animaux domestiques (Treves-2002). Si un chien est en général un compagnon aimé par son propriétaire, ce dernier fait parfois l'expérience de la perte émotionnelle et d'un chagrin réel lorsqu'il perd son chien de chasse qui s'éloigne un peu trop de lui sur un territoire de loups (Anderson-1984).

Nombre d'animaux tués

Il est difficile par nature de déterminer avec précision le nombre d'animaux domestiques tués par des loups. Dans le passé, il y avait moins de contrôles des pertes prétendument dues aux loups, aussi les plus vieux comptes rendus

sont-ils à prendre avec précaution quant aux estimations. Bibikov par exemple (1982) cite un ancien compte rendu d'un million de têtes de bétail (0,5% de l'ensemble) tuées en URSS en une année entre 1924 et 1925. En 1987, quelques 150.000 moutons ont été déclarés tués par les loups au Kazakhstan d'après une extrapolation de contrôles locaux (Stephanov-1994).

En Amérique du Nord, des données sur le long terme sont disponibles pour l'Alberta, la Colombie Britannique, le Minnesota et le Montana. Bien qu'en augmentation dans quelques-unes de ces régions, les déprédations annuelles concernent moins de 1% du bétail disponible (Tab. 12.1) et moins de 1% des producteurs. L'information provenant d'autres Etats ainsi que des provinces canadiennes suggère un résultat identique (Gunson-1983). Cependant et curieusement, tous ces chiffres proviennent d'une majorité de lieux d'où les loups ont été éliminés depuis longtemps des zones de production de bétail.

L'importance de la quantité de bétail tué par les loups varie fortement par région et par année et elle est d'autant plus difficile à prévoir. Au Minnesota par exemple, il y a eu moins de déprédations après les hivers rigoureux, apparemment parce que les conditions hivernales semblent avoir augmenté la vulnérabilité des faons de cerfs à queue blanche par rapport aux loups (Mech-1988). Au contraire, l'année la plus mauvaise pour les déprédations au Montana fut celle qui suivit un hiver extrêmement rigoureux ; le déclin important qui s'ensuivit chez les cervidés fut censé en être responsable plus que les loups eux-mêmes (Bangs-1998).

Nombre d'animaux tués par attaque

Le nombre d'animaux domestiques tués au cours d'une attaque semble être lié à la taille et à l'abondance de la proie potentielle. La plupart des attaques sur les bovins et les chevaux se résument à un animal tué ou blessé alors qu'il y a généralement plus d'un seul mouton tué. Les pertes au cours d'incidents individuels au Minnesota atteignent en moyenne 1,2 animaux pour les bovins, 4,4 pour les moutons et 53 pour les dindes (Fritts-1992). Dans les Abruzzes, en Italie, la moyenne est de 5,9 pour les moutons et les chèvres, 1,1 pour les bovins et les chevaux (Fico-1993). Enfin en Espagne, la moyenne de moutons tués par attaque est de 7,6 (Telleria-1989).

Il arrive fréquemment que les loups tuent plus de proies domestiques qu'ils ne peuvent en manger, en particulier lorsqu'il s'agit de moutons (Zimen-1981), de rennes (Nilson-1976) ou de dindes (Fritts-1992). Ces animaux qui vivent généralement en groupes forts conséquents sont mentalement fragiles et rapidement pris de panique lors d'une présence suspecte. Se regroupant en rangs serrés dans les coins des enclos ou des volières, la plupart des victimes peuvent mourir de suffocation plus que de prédation et, de plus, les prédateurs s'excitent du bruit et des mouvements désordonnés des animaux qui les bousculent et les tamponnent, ce qui occasionnent des réactions vives de morsures distribuées au hasard. C'est cet excès inutile d'animaux morts qui donne l'impression que les loups tuent pour le plaisir et qui encourage, en les justifiant, les attitudes négatives des éleveurs envers eux.

Sélection des proies domestiques

Lorsque les deux proies citées ci-après étaient disponibles en même temps, les loups ont tué plus de moutons que de bovins en Finlande (Pulliainen-1963), plus de chèvres que de moutons en Inde (Kumar-2001) et au Portugal (Vos-2000). Dans le sud de la Pologne (Bobek-1995) et en Toscane (Italie), 97% des animaux tués ces dernières années étaient des moutons (Ciucci-1998). Au Minnesota, 67 à 85% des animaux tués chez les bovins et les chevaux étaient des jeunes cependant que chez les ovins et les caprins, les loups semblent choisir les adultes plutôt que les agneaux ou les chevreaux (Gunson-1983).

Périodicité des pertes

Dans tous les cas, le plus grand nombre d'attaques se produit en été, au cours de la saison de pâturage, lorsque les animaux sont lâchés dans les grands espaces, souvent d'ailleurs sans grand souci de protection efficace des troupeaux. 83% des pertes globales au Minnesota se vérifient entre mai et septembre, mai et juin à la période de vêlage pour les bovins, juillet et août pour les moutons, août et septembre pour les dindes (Fritts-1992). Le schéma est quasiment le même en Europe, que ce soit en Italie, en Espagne ou ailleurs (Fico-1993), la concentration des attaques s'expliquant par la présence des animaux dans les espaces loups et par la nécessité pour ceux-ci d'avoir à nourrir les jeunes nés au mois de mai. La prédation pourra se prolonger en septembre ou même octobre si les animaux ne sont pas encore rentrés dans les stabulations. Dans les Mts Cantabriques en Espagne et dans les Abruzzes italiennes, les attaques de loups sur les bovins et les équidés surviennent principalement en mai, au cours

de la saison de vèlage puis se poursuivent jusqu'en septembre, tant que les jeunes animaux ne sont pas rentrés aux étables.

Comportement de prédation du loup sur le bétail

Compte tenu de la disponibilité d'un bétail relativement vulnérable, on peut se demander pourquoi les loups, comme tous les autres prédateurs d'ailleurs, n'attaquent-ils pas les troupeaux plus souvent ? Des centaines de loups dans le monde passent et circulent à proximité d'animaux domestiques ou de troupeaux mais ne tirent rarement profit de ce qui pourrait sembler un repas facile. Depuis 1980, des loups occupent un territoire dans le N.E. du Montana où les résidents élèvent des bovins et des chevaux mais aucune attaque à ce jour n'a été enregistrée, pas même sur des veaux ou des poulains (Pletscher-com.perso.). Un territoire de meute dans la vallée Ninemile, au Montana, constituée de terrains privés et publics contenant des centaines de bêtes n'a connu que deux attaques au cours de ces dix dernières années (Jimenez-com. perso.). Les territoires de plusieurs meutes en cours de recolonisation dans le Minnesota se situent à la limite des fermes élevant des troupeaux de moutons mais à ce jour on n'a relevé aucune attaque ni même aucune trace de loups s'aventurant dans les pâturages (Fritts-1981). Au Montana encore, Diamond (1994) a observé un couple de loups occupant une tanière au milieu d'une pâture à découvert occupée par des dizaines de vaches et de veaux traverser le troupeau pour aller chasser des cerfs ou des orignaux à plusieurs km de là. Dans le Wisconsin, R. Thiel (comm. perso) observa une meute de loups se déplaçant en file au travers d'un troupeau de bovins sans qu'aucun d'entre eux n'esquisse la moindre attitude agressive.

Ces observations, ainsi que de nombreuses autres, nous montrent que les loups réagissent souvent de façon différente selon qu'ils rencontrent des troupeaux domestiques ou des proies sauvages. La différence peut avoir quelque chose à voir avec l'exposition aux troupeaux qui vivent dans l'environnement du loup de façon temporaire et avec lesquels les loups ne sont pas suffisamment familiers pour agir comme ils le font avec les proies sauvages identifiées et reconnues. Il semble toutefois que les animaux plus vulnérables comme les moutons, les chèvres ou les dindes soient plus régulièrement capturés. Quelques meutes de loups du Minnesota vont même jusqu'à venir roder avec les louveteaux à proximité des élevages de dindes (Fritts-1992) mais il existe peu de preuves que des louveteaux, voire des loups âgés ou moins aptes à la prédation sur des proies sauvages, tuent d'autres animaux que des volailles au cours de leur première année de vie (Paul-com. perso.).

Tableau 12.1 : Taux annuel de déprédations sur les bovins et les moutons dans quelques régions.

Régions	Périodes	Nb de bovins tués Pour 10.000	Nb de moutons tués Pour 10.000
Alberta	1974/1990	8,9	31
Colombie Britannique	1978/1980	2,3	5,4
Minnesota	1979/1997	2	26
Montana	1987/1997	0,2	1
Wisconsin	1990/1997	0,3	3
Espagne	///	///	13
Italie (Toscane)	1991/1995	2	35
Finlande (Nord Karélie)	1959/1963	3	32
Mongolie *	1993/1997	120	87
Inde	///	///	250-670 (+ chèvres)**

* : Dans et autour de la réserve de la steppe Hustain Nuruu.

** : moutons et chèvres combinés.

Agriculture et déprédations

Des taux élevés de prédation des loups sont associés à certaines pratiques agricoles et les troupeaux dont l'éleveur ne s'occupe pas dans des pâturages de surcroît éloignés renforcent le niveau des pertes, principalement sur les animaux nouveaux-nés (Fritts-1982, Stardom-1983, Blanco-1992, Ciucci et Boitani-1998, Vos-2000). Il a été en effet constaté en Alberta et au Canada entre autres que les loups pouvaient tuer trois fois plus d'animaux domestiques sur des terrains boisés que sur des terrains ouverts, moins ou pas du tout surveillés (Ciucci-1998, Pulliainen-1993). Cependant, sans que nous en ayons une explication rationnelle, des troupeaux non gardés ne souffrent pas toujours de pertes sévères même dans des zones à forte population de loups (Mech-2000). C'est

précisément le cas dans les montagnes Bieszczady en Pologne où seulement une cinquantaine de moutons sont perdus chaque année dans des troupeaux qui ne sont généralement pas gardés (Perzanowski-1993).

Un autre facteur de risque de déprédation, parfois contesté pourtant par les chercheurs, peut être la présence de carcasses abandonnées (volontairement ou non) non loin des fermes d'élevages et qui attirent les loups (Hatler-1981, Tompa-1983). Plusieurs cas ont été observés au Minnesota où des loups ont tué plus fréquemment des jeunes veaux dans ces conditions (Fritts-1982). Cependant, une autre étude menée par Tompa (1983) tendait à témoigner de façon équivoque de l'importance de l'enlèvement des carcasses dans la réduction des déprédations.

Malentendus autour du problème des déprédations

Les éleveurs et les agriculteurs voient généralement et avec obstination le loup comme un tueur implacable du bétail. Lorsque quelques loups ont commencé à recoloniser la Suède à partir d'une petite population de Finlande dans les années 1970, ce fut un tollé général, les loups étant, comme partout ailleurs, accusés des déprédations malgré les preuves rapportées qu'ils s'agissaient souvent d'autres prédateurs, sauvages ou domestiques. Le coyote en Amérique du Nord (Thiel-1993), le chien sauvage en Asie (Chundawat-1995) et surtout le chien domestique dans la majeure partie des zones plus ou moins urbanisées du monde où vivent également des loups (Boitani et Fabbri-1983) se distinguent en effet dans ce type de prédation pendant que l'on cherche malgré tout le coupable chez les loups.

La participation des loups ne fut confirmée que dans 36% des plaintes déposées pour déprédations en Alberta (Gunson-1983), 49% au Wisconsin (Treves-2002), 25% dans le N.O. du Montana (Bangs-com. perso.), et moins de 50% en Italie (Boitani-1982). Bangs (1995) fit même cette découverte impressionnante de l'enregistrement de 1.400 plaintes en 1991 par les éleveurs de 18 Etats de l'Ouest américain pour des bovins tués par des loups, dont 1.200 d'entre elles provenaient de zones où les loups n'existaient pas !

Cependant, les enquêteurs diligentés sur place ne réussissent pas toujours à identifier avec certitude le prédateur responsable d'une attaque. Même si tout le monde sait que théoriquement les loups mordent généralement les proies de grande taille (chevaux et bovins) aux cuisses, aux flancs ou aux épaules et les autres (veaux et moutons) à la gorge, à la tête ou sur le dos, les indices relevés dans la mesure du possible sur place (empreintes, poils, fèces) peuvent aider, en les recoupant les uns avec les autres par laboratoire interposé, à identifier l'animal prédateur présent sur les lieux au moment de l'attaque.

Impact économique et programmes de compensations

En 1987, Carbyn avait estimé qu'en Amérique du Nord, les loups étaient responsables des préjudices causés aux troupeaux pour la somme moyenne de 231.000 euros par an, ce qui équivalait à 4,6 euros/loup/an. Les mêmes estimations calculées en Espagne se montent, selon Blanco (1992), à 2130 euros/loup/an et à 1690 euros/loup/an pour l'Italie.

En Europe, dans les pays de la communauté européenne ainsi que dans certains Etats des USA, des systèmes de compensations ou d'assurances privées sont mis en place pour contrebalancer les pertes économiques dues à la prédation. Dans les 20 ans passés entre 1977 et 1997, 506.860 euros ont été payés pour les préjudices causés par les loups au bétail dans le Minnesota, le Wisconsin, le Montana, le Wyoming et l'Idaho, sur lesquels 62.580 euros l'ont été pour les seules pertes de 1997. Ces sommes représentent environ 23 euros/loup/an, en supposant un total de 2.700 loups dans ces 5 Etats en 1997. En 1989, les producteurs US de bétail et de volailles ont évalué leurs pertes dues aux loups pour environ 6% des 1% des pertes totales dues à toutes les prédictions.

En Amérique du Nord, les défenseurs de la vie sauvage (ONG) ont l'habitude de participer aux systèmes de compensation pour atténuer une certaine résistance à la reconquête des loups. C'est le cas dans le Nord des Montagnes Rocheuses US où un programme fut mis en place entre 1987 et 2000 pour participer à l'indemnisation des ranchers ayant perdu des bovins, des moutons, des chevaux, des chiens de garde et des chiens de conduite (Fischer-com. perso.). Ce même programme a remboursé les éleveurs qui ont accepté de poser des clôtures électriques à leurs enclos et a indemnisé un propriétaire qui a accepté qu'une tanière existe sur son terrain privé le temps que les louveteaux partent avec les adultes (Fischer-com. perso.). Les autorités pensent que le paiement d'indemnités se poursuivra en augmentant à la mesure de la croissance des populations de loups qui reconquièrent les territoires.

En Europe, le montant des compensations apparaît plus élevé qu'en Amérique du Nord. L'Espagne par exemple couvre une dépense annuelle moyenne d'environ 1,2 million d'euros pour les dommages causés par une population d'environ 2.000 loups (Vilà, Castroviejo et Urios-1993). En Toscane (Italie), la compensation pour les déprédations causées par les loups et les chiens s'est élevée à environ 265.650 euros de 1991 à 1995 (Ciucci et Boitani-1998).

En dépit des problèmes qu'elle peut poser (elle pourrait favoriser les éleveurs qui n'investissent pas dans les mesures de prévention), la compensation joue un rôle apaisant dans les conflits quand elle est juste et opportune, et participe, pour une part, à réduire l'animosité à l'égard des loups. Le coût peut cependant augmenter à un point tel que l'opinion publique pourrait demander une réduction des primes ou du nombre de loups (Mech et Fritts-1996). La plupart des programmes européens de compensation sont finalement perçus comme une pratique de soulagement des préjudices plutôt que comme une solution à long terme (Coryza-1996). A l'extrême, selon Ciucci et Boitani (1998), les programmes de compensation pourraient encourager un état de conflit permanent et aboutir, en fin de compte, à subventionner les populations de loups qui, en augmentant, aggraveraient le problème.

Dans le Nord de la Suède, un programme original a été innové et appliqué dans les zones traditionnelles de pâturage des rennes où les dommages sont causés, pour la plus grande partie, par les gloutons, les ours puis les loups. Depuis 1996, la compensation est payée sur la base d'une présence vérifiée de prédateurs et est versée à la communauté lapone locale et non plus aux propriétaires privés (Berg-2000). La compensation pour la perte d'animaux autres que les rennes est payée sur la base des animaux tués mais les conseils d'administrations des comtés concernés contribuent également aux fonds de prévention pour prévenir ce type de dommages.

Autres réponses humaines aux déprédations

Quand les loups exercent une prédation répétitive sur certains troupeaux, une certaine forme de gestion peut s'installer, qu'elle soit létale ou non, qu'elle soit légale ou non ! Si les autorités officielles n'agissent pas, les éleveurs essaient souvent de résoudre les problèmes par eux-mêmes, ce qui peut vouloir dire tuer des loups sans discrimination et sans contrôle. De nombreux biologistes pensent quant à eux que l'élimination des loups à problèmes est du meilleur intérêt pour la conservation de l'espèce mais que la gestion planifiée en réponse aux déprédations peut prendre plusieurs autres formes.

Méthodes létales de contrôle

Il est important de se souvenir que dans l'absolu, le taux le plus bas de pertes dans les troupeaux se produit quand existe un certain degré de contrôle létal des loups. Tuer des loups pour diminuer les déprédations peut être toléré par l'opinion publique à deux conditions : **(1)** que le prédateur responsable soit identifié et non confondu avec d'autres ; **(2)** que l'une ou l'autre des méthodes non létales, s'il en existe une, soit essayée si elle est efficace. En cela, aucune n'a pu être vraiment envisagée actuellement sinon pour un effet très temporaire et aléatoire.

Dans quelques Etats des USA où le loup est répertorié soit « espèce en danger » soit « espèce menacée », seuls les agents gouvernementaux sont autorisés à tuer légalement un animal ou à le déplacer. Une exception existe cependant pour les individus de populations « expérimentales non essentielles » qui peuvent être tués par les propriétaires privés dans des conditions bien définies. Dans le Minnesota, une moyenne de 150 loups/an sont régulièrement tués, soit une population d'environ 5%, dans le cadre de la limitation des déprédations (Mech-1998) et on peut supposer que le contrôle va s'étendre dans les Etats de l'Ouest maintenant que les loups se sont réinstallés sur les territoires du Wyoming, de l'Idaho, du Montana, et, plus au sud, dans ceux de l'Arizona et du Nouveau Mexique. Au Canada, le contrôle létal est en principe confié aux agents gouvernementaux dans le cadre d'actions générales ou spécifiques. Celles-ci ont toutefois peu d'impact sur les populations de loups qui, elles-mêmes, restent soumises à un trappage régulier dans le cadre du commerce des peaux par les populations autochtones.

Les pièges à loups à mâchoires en acier utilisés aux USA pour la capture des loups sont interdits en Europe. Dans le Montana, 42% des loups capturés l'ont été par ce système et 58% l'ont été par tirs directs d'un hélicoptère. Bien que d'un coût relativement élevé et contesté par l'opinion publique, ce procédé semble avoir également pour but de rassurer les éleveurs sur la capacité des agents à contrôler n'importe quelle zone à loups, aussi bien pour le tir de fléchage (anesthésie ou autres) que pour celui d'élimination (Niemeyer-1994). Quant à l'utilisation de poisons dans le but de tuer des loups, c'est une méthode qui a d'abord été contestée par le public puis interdite aux USA en 1972

(Dunlap-1988) puis dans de nombreux pays d'Europe tels que l'Espagne, le Portugal, l'Italie, La Grèce et la France alors qu'elle est encore autorisée en Russie et au Moyen-Orient (sauf en Israël).

Ceci n'empêche pas les braconniers d'utiliser des produits moins difficiles à se procurer tels que les anticoagulants, qui fournissent un substitut courant bien que dangereux d'usage, mais l'éthique de l'élimination est encore loin d'être réalisée dans certaines régions, en Inde par exemple où des loups tombés dans des fosses sont tués à coups de pierres (Chundawat-1995). Les gestionnaires de la vie sauvages sont parfois pressés par les éleveurs d'exercer un contrôle légal plus important que nécessaire mais, de plus en plus, les initiatives locales tendent à être remplacées par des règlements clairs qui n'autorisent des interventions que dans le cadre d'une « constatation préalable des déprédations sur des animaux domestiques légitimement présents sur un site » (USFWS-1978).

Méthodes non létales de prévention

Plusieurs de ces méthodes existent pour alléger les pertes de bétail mais aucune n'a encore démontré son efficacité réelle (Fritts-1982, Nelson-1996, Bangs et Shivik-2001). Déplacer des loups est une option applicable lorsque les méthodes létales sont proscrites, par exemple lors d'une réintroduction ou quand la population est encore trop faible et que chaque individu est nécessaire à la restauration de l'espèce. Cependant, la plupart des loups délocalisés se déplacent de façon importante après le relâcher. L'option de mettre les loups capturés en captivité a également été suggérée mais les loups sauvages s'adaptent mal à l'enfermement.

Une des plus anciennes méthode de prévention qui a déjà prouvé son utilité, sinon sa totale efficacité, dans le contrôle des déprédations se réfère aux chiens de garde. Ils ont été utilisés pendant des siècles en Eurasie et peuvent être efficaces quand ils sont en association avec des bergers expérimentés, ce qui n'est pas toujours le cas (Coppinger-1982, Hell-1993, Vilà-1993). Promberger (1997) a, par exemple, relevé des nombres inadéquats de chiens par troupeaux, un entraînement inadapté, la proximité de lieux de pacage près de forêts denses ou encore l'absence de bergers comme facteurs importants limitant l'efficacité des chiens de garde. De façon intéressante, les pertes semblent plus faibles dans les zones d'où les loups n'ont jamais été éliminés pour la bonne raison que les bergers n'ont pas perdu « leur savoir faire » en matière de protection des troupeaux ni développés la revendication que les gouvernants devraient les assister pour négocier des solutions souvent inappropriées.

D'autres techniques non létales ont été tentées mais tant l'aversion au goût (Gustavson-1982) ou le déclenchement de sirènes que la pose de rubans sur des clôtures d'encerclement, utilisée parfois dans les chasses en Pologne pour canaliser temporairement les loups vers des tireurs embusqués, n'ont jamais été réellement efficaces. Les explosifs, les pétards, la pyrotechnie, une alimentation de diversion et toute autre technique de ce type n'ont rencontré qu'un succès très limité parce qu'en général, les loups s'habituent rapidement à elles et qu'en particulier, chacune d'elles a ses inconvénients propres qui rendent les résultats plus que relatifs. Autre idée proposée, le contrôle de la fertilité qui pourrait être utile pour limiter la production de louveteaux et donc la densité de loups dans des populations jouxtant les zones de pacage des troupeaux (Mech et Fritts-1996, Haight-1997).

Perspectives d'avenir

Des expériences pour tester l'efficacité des différentes méthodes de contrôle sont encore nécessaires, le nombre de variables spatiales et temporelles impliquées rend cependant ces tests difficiles à concevoir (Fritts-1979). Malgré une réussite à court terme sur un test mené au Minnesota, les biologistes ont recommandé un contrôle préventif là où plusieurs animaux ont été tués par les loups chaque année. Un système de zonage dans lequel le niveau de contrôle est basé sur un potentiel de déprédations est probablement le moyen le plus efficace pour limiter les pertes (Mech-1995). Une approche plus sérieuse d'une solution devrait comprendre la mise en place de moyens de prévention là où le potentiel de déprédations est justement élevé, par exemple dans une zone en voie de recolonisation (USFWS-1992). Mais le coût de la présence du loup dans les régions agricoles et les mauvais résultats obtenus pourraient être substantiels et saper les efforts de conservation à long terme (Boitani- chap. XIII).

Finalement, une combinaison du zonage associé au versement d'indemnités, à des méthodes de contrôle létales (ou non), à des modifications dans les systèmes d'élevage et à la recherche scientifique offrent le meilleur espoir pour faire exister le compromis nécessaire entre conservation du loup et production de bétail. Il reste néanmoins à définir le coût de chaque paramètre de cette intéressante combinaison et à savoir si les pouvoirs publics sont prêts à s'y investir en totalité.

POLITIQUES DE GESTION ET CONFLITS POLITIQUES

La conservation et la gestion de la vie sauvage nécessitent un effort complexe dans lequel la biologie des animaux interagit avec des valeurs humaines (Nie-2003). Qu'une population animale soit perdue, restaurée ou ignorée est la conséquence de décisions et d'actions humaines. En ce sens, la gestion du loup est un défi particulier, pas seulement parce que le loup est à l'origine de problèmes socio-économiques, mais aussi à cause des points de vue universels différents qui continuent de s'opposer. Le loup est un des mammifères les plus étudiés au monde et nous avons besoin de ce maximum d'informations pour en gérer les populations (Mech-1995). Notre compréhension des aspects humains dans ce même cadre est cependant plus limitée et l'application d'une politique de développement, de médiation et de résolution des conflits n'en est qu'à ses débuts (Clark-1993).

Le loup a fait l'objet d'une attention politique depuis que la première prime a été établie en Grèce au 6^{ème} siècle avant J.C. par Solon. La prédation sur les troupeaux a probablement engendré beaucoup plus de fureur que tout autre aspect de la relation homme/loup, le second argument étant celui du contrôle des prédateurs, jugé nécessaire pour maintenir des populations d'ongulés sauvages dévolues à la chasse humaine. Or, le débat politique qui tourne autour du loup comporte souvent des aspects sous-jacents qui sont le reflet des conflits dans la société humaine entre la population citadine et la population rurale.

Dans certains cas, le législateur reconnaît les revendications abusives de l'industrie agricole mais ignore les données scientifiques sur le loup. Dans d'autres cas, certains groupes favorables au loup minimisent les problèmes existants en désinformant le public (Blanco-1998). Si, durant une grande partie de l'histoire des loups et des hommes, un consensus a souvent été trouvé pour mener des actions contre le loup parce que les gens étaient le plus souvent désinformés ou ignorants des problèmes, alors la gestion actuelle est devenue extrêmement complexe et controversée. Les difficultés pour définir simplement le degré de protection des loups dans des zones différentes du monde en est un bon exemple.

L'application de la classification IUCN pour les espèces menacées ne prend en compte que le critère biologique, cependant, les pays opèrent nécessairement à une échelle nationale ou régionale et englobent différents niveaux d'autorités gouvernementales. Au fur et à mesure que l'échelle devient plus petite, l'opinion locale devient un facteur plus déterminant. Ceci est évident en Europe où les attitudes locales envers les loups prédominent de façon négative. A l'inverse, en Amérique du Nord, l'intérêt national pro-loup domine généralement les intérêts locaux. Cela provoque des tensions et de l'animosité et travaille en défaveur du loup dans des endroits comme l'Alaska, le Minnesota ou l'Ouest du Canada où les populations sont en sécurité et florissantes.

Opposition locale aux intérêts nationaux

D'une façon générale, les intérêts régionaux et locaux sont en continuelle confrontation avec les considérations nationales ou même biologiques. Par exemple, dans le Wyoming, le législateur a essayé de réintroduire le versement d'une prime en 1995 en réponse à la réintroduction des loups dans le Yellowstone. Bien qu'au niveau national (fédéral), le statut du loup soit celui qui existe généralement dans l'ensemble du pays et reflète le point de vue que les populations de loups sont en voie de restauration, l'industrie agricole locale essaye d'influencer le gouvernement d'Etat dans le sens inverse. Le même conflit d'intérêts existe d'ailleurs dans la plupart des nations européennes où sont présentes de petites populations de loups et où la loi nationale est souvent peu appréciée localement.

Un changement fondamental du rôle et des responsabilités des gouvernants pourrait cependant être noté. Le paiement de compensations pour les dommages causés par les loups apparaît ainsi comme un développement juste qui a coïncidé semble-t-il avec l'introduction de subventions à la production destinées à stimuler l'économie. Que la société partage le coût de la gestion des loups semble socialement approprié (les producteurs ne peuvent pas être sollicités pour supporter seuls le coût des dommages alors que la loi les en empêche) mais cette politique conduit à un dilemme philosophique : à présent, tout dommage pour cause de calamité naturelle peut faire l'objet d'une demande de compensation. Mais cette politique accentue la séparation entre l'homme et son environnement naturel au niveau idéologique, écologique et pratique.

Économie locale, conservation et gestion du loup

En rendant possible la reconquête de territoires aux loups, nous reconnaissons implicitement l'importance du contrôle des déprédations là où il y a des troupeaux. Ce principe devrait s'appliquer également quand des

populations importantes de loups et d'ongulés sauvages coexistent et qu'une partie du gros gibier est aussi nécessaire à l'économie locale que le bétail l'est dans d'autres régions. Néanmoins, les opinions et les réactions à la gestion des loups dans le système de la vie sauvage sont très diverses (Gasaway-1992, Theberge-1998). Ainsi, la majorité des 70.000 loups d'Amérique du Nord se situent-ils en Alaska et au Canada et exercent leur prédation sur des ongulés sauvages. Même si la densité de population humaine y est faible, des centaines de petites communes et des dizaines de villes sont essaimées dans ces vastes territoires et les habitants (autochtones ou non) dépendent, pour partie, des ressources locales et donc de l'exploitation de la vie sauvage pour survivre et commercer (Weeding-1985).

Si des efforts concertés d'éradication du loup ont atteint leur apogée vers la fin du 19^{ième} siècle et se sont poursuivis jusqu'au seuil des années 1960 (Pimlott-1961, Dean-1983, Hayes et Gunson-1995), la situation semble s'être améliorée récemment à cause d'une attitude nouvelle des hommes et d'un début de perception différente du loup et de son écologie. Dans ces récentes décennies, des programmes temporaires de contrôle ont été appliqués à petite échelle en respectant par ailleurs le principe 7 du manifeste du groupe spécialiste de l'IUCN sur la conservation du loup qui expose les nouvelles lignes de conduite et les conditions de la gestion des populations. Plusieurs autres programmes identiques ont été conduits dans l'Ouest et le Nord du Canada (Gunson-1995) et en Alaska (Stephenson-1995) pour permettre à des populations d'ongulés en déclin de se reconstituer.

Le manifeste sur la conservation du loup apparaît ainsi d'une importance primordiale pour les programmes de contrôle puisqu'il expose des lignes de conduite claires. Néanmoins, les efforts de contrôle déployés tendent à générer de fortes controverses qui sont en fait le reflet des différences fondamentales de valeurs entre le monde rural et le monde urbain. Ces différences pourraient être évaluées à la lumière de la compréhension naissante du rôle des économies locales et de l'utilisation viable des ressources incluant à long terme des stratégies de conservation de la vie sauvage.

Biodiversité, gestion et économie traditionnelle

La déclaration de la mission de l'IUCN concernant la stratégie de conservation au niveau mondial inclut comme principal objectif « d'assurer une utilisation locale viable des espèces sauvages et des écosystèmes ». Le principe « d'utilisation viable » a été incorporé dans la biologie de la conservation parce que la conservation classique des parcs et des réserves a souvent échoué et montré ses limites. Dans la mesure où leur application est placée sous contrôle des autorités de tutelle, les modèles de conservation reconnaissant une utilisation économique de la vie sauvage et des écosystèmes par les populations locales semblent pouvoir offrir en définitif une forme de profit pour les écosystèmes et la biodiversité (Redford-1991). Cette approche n'est cependant pas encore largement prise en compte dans les pays concernés dans lesquels la définition de la conservation exprimée dans les stratégies contraste avec les attitudes environnementales prédominantes dans les pays développés où l'utilisation des ressources renouvelables (particulièrement celle des grands mammifères) tend à être considérée comme inutile et indésirable.

L'objectif principal de la déclaration de l'IUCN pourrait soutenir, quant à lui, que le maintien de relations économiques saines entre la société humaine et la vie sauvage procure à la fois des motivations pour la conservation et une alternative environnementalement solide à la conversion des systèmes de la vie sauvage vers d'autres usages comprenant par exemple la production alimentaire domestique. Il reste toutefois encore à évaluer objectivement l'efficacité de tels modèles de conservation (Herscovici-1985), cette conception nouvelle étant en conflit avec une vision profane largement répandue dans le milieu associatif que la conservation de la vie sauvage est mieux servie en minimisant, voire en éliminant, l'aspect consommation. Selon Gilbert (1995), la population rurale tend à évaluer la vie sauvage selon son propre usage et perçoit le contrôle du loup comme « utilitaire » parce qu'il diminue la concurrence alimentaire. La population urbaine, quant à elle, évalue la vie sauvage selon une approche « naturaliste » qui suppose un système naturel plus performant que la gestion humaine mais ignore que la prédation peut conduire à la chute des densités de proies pour des périodes cycliques relativement longues durant lesquelles aucune exploitation n'est disponible pour la population locale (Stephenson et autres-1995).

Il existe cependant dans l'argumentaire des opposants à la gestion des situations qui soutiennent avantageusement que le contrôle peut s'opposer à la propre conservation des loups. Selon les principes de l'IUCN, un tel conflit se produit lorsque le contrôle est prolongé, aveugle et biologiquement non justifié. Ce fut le cas de la situation globale du loup dans le monde avant les années 1950. Il est moins probable aujourd'hui qu'un tel contrôle abusif et sans discernement se produise, aussi longtemps que la période de prospérité actuelle, la disponibilité résultant des ressources alimentaires et les attitudes environnementales contemporaines prévaudront. Aux USA principalement, chaque plan de reconquête des loups proposé et accepté a reconnu dans ses textes qu'un certain contrôle était

nécessaire pour apporter un équilibre et donc obtenir finalement le soutien local de ces plans. La même procédure devrait permettre et favoriser la reconquête des loups en Europe, a fortiori quand celle-ci peut dépendre en fin de compte de l'éloignement des loups des régions agricoles à forte densité de population humaine.

Valeurs locales de la vie sauvage

Un des résultats les plus importants de l'opposition au contrôle des loups est lié aux coûts économiques, environnementaux et sociaux de la réduction de quantité de substances renouvelables disponible à partir des systèmes naturels (Weeden-1985). Diminuer l'exploitation des systèmes naturels augmenterait la dépendance à la production de nourriture domestique et aux systèmes de distribution qui ont un coût élevé non soutenable. En d'autres termes, lorsque les loups ne sont pas contrôlés, les résidents locaux doivent plus compter sur une nourriture domestique que sauvage, ce qui affecte par ailleurs les systèmes de l'environnement.

Une inquiétude réelle des biologistes existe cependant quand leur demande de protection intégrale finit par augmenter la résistance locale aux loups et à leur occupation de territoires nouveaux (Mech-1995). Les plans de reconquête des loups qui ont reconnu l'importance d'un soutien local ont conçu des programmes de contrôle qui répondaient à la demande publique de protection du bétail (Bangs-1995), cependant, les dynamiques économiques et politiques restent les mêmes, que les loups aient une incidence sur les troupeaux domestiques ou que la vie sauvage soit propriété publique dont les hommes dépendent.

Le paradoxe dans le débat moderne sur la gestion des loups est que leur récente expansion, tant en Amérique du Nord qu'en Europe, a été possible grâce à la prospérité de ces régions et à la politique mise en place pour accompagner cette expansion. Cette prospérité a permis une tolérance relative de la présence de prédateurs qui sont parfois en concurrence directe avec les hommes ailleurs

Dans les pays moins prospères comme la Russie, les loups et les autres prédateurs ont été mis en péril à cause de la conservation et les maintenir en l'état est un luxe inabordable. Dans les pays prospères, s'opposer au contrôle des loups peut être moralement gratifiant, créant l'illusion de faire quelque chose pour l'environnement. Peu de gens cependant, y compris les gestionnaires de la vie sauvage, soutiennent l'élimination du loup pour maximaliser l'exploitation des ongulés sauvages. Le problème est plutôt de trouver l'équilibre dans un partage raisonnable entre toutes les formes de vie. De plus, une opposition organisée au contrôle détourne l'attention du problème du maintien à long terme des territoires sauvages où les loups peuvent vivre.

Plan de gestion du loup en Alaska et au Yukon

Tuer des loups à partir d'un avion est une méthode efficace et performante. Elle est aussi la méthode la plus controversée et ne se pratique plus qu'en Amérique du Nord (Boertje-1995, Cluff et Murray-1995). Des programmes de contrôle récents en Alaska et au Yukon ont concerné 60% (ou plus) des loups tués dans des zones particulières sur une période de trois à sept ans. Tandis que ces efforts produisent généralement dans l'instant une augmentation des ongulés disponibles pour les humains, ils ont eu pour effets également de provoquer une vive opposition chez les gens qui souhaitent voir partager autrement les objectifs de la conservation à long terme. Manœuvrer au-delà de telles impasses nécessite des négociations et des compromis entre différents intérêts en plus d'un changement d'argumentation des positions de base sur où, quand et comment pourrait-on gérer les populations de loups.

Les populations indigènes ou non, vivant sur les territoires des loups, commencent seulement à exprimer une logique pour une utilisation viable de la vie sauvage et une part de la responsabilité des décisions de gestion s'est déplacée vers les communautés locales. Les politiques de gestions semblent s'orienter aujourd'hui vers le principe de la cogestion. Plutôt que d'ignorer les valeurs locales et créer une opposition des communautés, certains intérêts urbains de conservation sont débattus au niveau local et des plans progressifs et équilibrés sont développés. En 1990, Les plans de gestion proposés ont établi des lignes de conduites rigides pour assurer la conservation du loup à long terme et pour se prémunir contre un contrôle inutile. Ils ont également conseillé des moyens pour accroître le respect des humains envers la nature et la vie sauvage par l'éducation, plus de lois conservatrices sur la chasse et la reconnaissance des valeurs de non consommation.

Un exemple de la réussite des négociations basées sur l'intérêt commun concerne le plan de reconquête des caribous en Alaska et dans le Yukon (Todd-1995). L'objectif de restauration de ce troupeau autrefois abondant et aujourd'hui décimé par une trop lourde exploitation humaine fut soutenu par les résidents, les associations de

protection et les agences de la vie sauvage. Plutôt que d'essayer à court terme d'obtenir une augmentation à grande échelle des caribous, le plan négocié préconisa une approche plus modérée qui nécessitait des méthodes moins importunes. Le contrôle aérien fut ainsi rejeté en faveur d'une combinaison de trappage, de contrôle de fertilité et de déplacement des loups. Le seul contrôle des loups fut limité aux zones de vêlage des caribous où une diminution de la prédation augmenterait plus probablement le taux de survie des veaux. L'exploitation des caribous fut réduite au niveau nécessaire des besoins et le soutien public au plan fut largement sollicité.

Cette procédure novatrice de gestion illustre comment on peut trouver un consensus pour résoudre certains problèmes. Des compromis et des concessions sont nécessaires pour établir un équilibre honnête entre les valeurs rurales et urbaines. Par exemple, le compromis obtenu par les locaux concernant la substitution d'un contrôle aérien par une technique expérimentale de fertilité fut apprécié, les résidents locaux s'engageant à réduire la chasse aux caribous pour témoigner de leur respect envers les loups.

Conclusion

Beaucoup de facteurs, à la fois historiques et contemporains, sont impliqués dans la perception humaine du loup. Dans une grande partie du monde, le statut des populations de loups s'est amélioré dans ces récentes décennies parce que la société humaine est devenue plus tolérante et plus attentive à son environnement. Cela dit, les attitudes continuent à être diverses, le loup étant vénéré comme symbole de la vie sauvage par certains, considéré comme une menace pour les intérêts humains par d'autres, ce qui ne laisse probablement pas présager de grands changements dans un avenir immédiat. Son avenir semble donc dépendre, pour une grande part, de la façon dont les valeurs et les intérêts des populations locales qui vivent sur le territoire des loups sont incluses dans la gestion de la vie sauvage.

La coexistence à long terme lui sera bénéfique si les déprédations sur les troupeaux sont minimisées et si la prédation sur les ongulés sauvages peut être contrôlée dans les deux sens pour permettre un partage honnête de l'exploitation de la vie sauvage. En fin de compte, la survie et le bien être des populations de loups nécessiteront que des compromis soient négociés pour équilibrer les besoins, les valeurs et les désirs des différents intérêts de certaines corporations avec les besoins biologiques des loups. Le loup que nous avons imaginé au début de ce chapitre serait probablement d'accord avec le fait que les circonstances actuelles sont meilleures pour lui que ce qu'il a expérimenté pendant une très longue période. Il serait probablement optimiste sur ses chances de coexister avec l'espèce humaine dans ce nouveau millénaire. Il lui faudra cependant rester profondément prudent malgré tout, l'espèce à deux pattes n'a pas fini de contrôler fortement sa destinée...

CHAPITRE XIII : CONSERVATION DU LOUP ET RECONQUÊTE

L. Boitani

En cette nuit du 26 juin 1976, comme au cours d'autres nuits, nos loups équipés de radio-colliers erraient sur les routes, dans les villages, les champs et les forêts du massif de la Maiella, une région montagneuse à l'Est de Rome, dans le centre de l'Italie. Je les suivais parfois au volant de ma Land-Rover à moins de cinquante mètres. En l'absence de proies de grande taille, les loups effectuaient des rondes pour trouver quelques sources alimentaires alternatives sur les décharges publiques des villages ou à proximité des bergeries où étaient gardés les moutons la nuit venue.

Normalement, les enclos et les chiens de garde suffisaient à décourager les loups d'entreprendre une action. Cependant, les loups pouvaient s'approcher d'une bergerie, sous le vent, observer et attendre des heures durant une opportunité, puis s'éclipser sans avoir causé le moindre dommage. Souvent d'ailleurs, les chiens ne les remarquaient même pas.

Mais cette nuit là, il y avait quelque chose d'autre dans l'air et je le pressentais. C'était au milieu de l'été, la garde de la bergerie avait été laissée au soin des chiens tandis que les bergers étaient rentrés au village. J'avais l'impression que les deux loups que je pistais étaient cette fois-ci déterminés à entreprendre une approche de la bergerie qui leur soit profitable mais, dans l'obscurité, je ne pouvais deviner que leurs mouvements grâce aux signaux des colliers et aux sons reçus. Les chiens se mirent soudain à aboyer, signifiant qu'ils avaient découvert les intrus. Puis, brusquement, les aboiements devinrent plus furieux et semblèrent s'éloigner de la bergerie. Les signaux indiquaient une forte activité dans la bergerie et les sons perçus laissaient entendre que les loups devaient être passés à l'attaque. Près d'une demi-heure plus tard, ils quittaient le site et disparaissaient. Le lendemain, je découvris une quarantaine de moutons morts.

Je me souviens encore aujourd'hui des sentiments mêlés qui étaient en moi au cours de la demi-heure où les chiens avaient disparu. Il y avait d'abord l'excitation du moment où je m'identifiais aux loups, espérant leur réussite mais ensuite, me mettant à la place du berger, je m'inquiétais des conséquences probables. Et puis, tôt ou tard, quelque part, un loup pourrait mourir à cause d'un raid de ce genre. Il est sans doute plus facile d'être d'un côté ou de l'autre, pour le berger ou pour les loups ; aller au-delà et essayer d'accepter un compromis l'est sans doute beaucoup moins. Comment concilier les lois naturelles de la vie sauvage avec les souhaits de la société humaine ? Avec le loup, tout est plus compliqué à cause de son image préconçue depuis des millénaires dans les cultures et les perceptions modernes et actuelles de beaucoup de gens qui militent pour une approche différente du prédateur.

Certes, on est généralement plus inquiet pour une espèce qui est menacée par l'extinction mais plus de 200.000 loups vivent aujourd'hui dans le monde ! Pourquoi alors la conservation de ce prédateur est-elle un problème si complexe à résoudre ? Pourquoi existe-t-il aujourd'hui tant de gens et tant d'associations qui s'engagent dans la conservation du loup et qui s'intéressent à la reconquête de ses territoires ? Je vais tenter de répondre à ces questions tout au long de ce chapitre mais il est déjà suffisant de dire pour l'instant que le loup est un animal, le seul probablement, réparti sur autant de variétés de cadres environnementaux, écologiques, culturels politiques et économiques et que les pressions locales à supporter sont souvent, et de loin, plus fortes que toutes tentatives d'explication globale.

Si la gestion du loup pouvait être globalement planifiée, sa conservation en serait assurée. Cependant, les territoires du loup se divisent en une myriade de zones, chacune limitée par des frontières politiques imposant une gestion différente. Aucune autorité mondiale de gestion des ressources naturelles n'a encore été mise en place. Aussi, la

gestion du loup demeure-t-elle encore une prérogative nationale ou locale sujette à une importante variété d'approches biologiques, philosophiques et politiques dominant les politiques locales de conservation. Cette fragmentation est l'une des menaces qui justifient l'inquiétude constante autour de la conservation du loup.

EXTERMINATION DU LOUP

A l'origine, le loup étendait son territoire de vie dans tout l'hémisphère Nord, au-delà du 15^{ème} parallèle de latitude Nord, comprenant le centre du Mexique, la péninsule Arabe et le Sud de l'Inde. Cet immense territoire, probablement le plus étendu de tous les mammifères terrestres, fut, au fil de siècles de persécutions, réduit à son minimum par les humains.

Les premiers comptes rendus d'une action planifiée contre les loups datent du 6^{ème} siècle avant JC, quand Solon, législateur grec d'Athènes, introduisit une prime de cinq drachmes pour chaque loup mâle tué et de un drachme pour chaque femelle. Au cours des époques humaines suivantes, les motivations, les techniques et les effets des campagnes anti-loups ont évolué. Dans certaines cultures, la guerre déclarée aux loups était seulement défensive, dans d'autres, elle manquait de fondement rationnel. La persécution fut menée par tous les moyens possibles et imaginables, des collets aux perforateurs d'estomac (Young et Goldman-1944), plus communément par l'utilisation de pièges et de poisons, avant que n'apparaissent les armes à feu et les moyens ultrasophistiqués de déplacements que sont les engins des neiges, les hélicoptères et les avions (Cluff et Murray-1995). La battue aux loups impliquant un grand nombre de personnes est encore utilisée en Pologne (Okarma-1992), des chiens de grande taille type Irish Wolf Hund furent spécialement élevés par les Celtes dès le 3^{ème} siècle avant J.C. pour la chasse en terrain découvert.

C'est au début du moyen-âge que les persécutions envers les loups devinrent un effort organisé dans le but d'en exterminer le plus grand nombre, effort qui se poursuivit sans relâche jusqu'au début du 20^{ème} siècle (Zimen-1978). Dans le temps, le fait que l'économie était basée autant sur l'élevage nomade, l'agriculture sédentaire que sur l'élevage de proximité a généré diverses formes d'hostilités envers les loups où ont alterné des périodes d'attitudes positives et des périodes dévastatrices, quand la vie sauvage était perçue comme une force d'opposition. Selon les flux migratoires des populations humaines à travers les continents, traditions, croyances et superstitions se sont répandues dans un vaste brassage d'opinions qui toutes ont desservi le prédateur.

Dans les îles britanniques

L'histoire de l'extermination des loups en Grande Bretagne est probablement la plus ancienne (Fiennes-1976). Ce fut un processus très efficace mené par une forte et constante détermination à les éliminer jusqu'au dernier. Renforcées par la législation, les persécutions du loup furent encouragées à outrance et les derniers d'entre eux avaient quasiment disparu du territoire au début du 16^{ème} siècle, sous Henri VII (Harmer et Shipley-1902). En Ecosse, malgré des efforts intensifs pour les détruire de la même façon, l'échéance a été quelque peu retardée de quelques dizaines d'années à cause des immenses forêts profondes qui offraient des refuges impénétrables. La solution finale fut donc de brûler les forêts (Mc. Intyre-1993). Quelques loups survécurent encore dans les forêts de Braemar et de Sutherland jusqu'en 1680, date probable de leur extinction définitive selon les derniers comptes rendus. En Irlande enfin, l'histoire se déroula de la même façon, conduisant à l'extinction vers 1770 (Harmer et Shipley-1902).

En Europe centrale

Les populations de loups d'Europe centrale ont été spectaculairement réduites au cours du 18^{ème} siècle, en même temps qu'étaient décimées et réduites à de très faibles niveaux par le même effet anthropique des chasses à outrance, les plus importantes populations d'ongulés ainsi que quelques autres populations de prédateurs telles les ours et les rapaces. A la fois persécutés et privés de leurs proies essentielles, les loups ont fini par disparaître presque entièrement. Au Danemark, le dernier loup a été tué en 1772, en Suisse, les loups ont disparu avant la fin du 19^{ème} siècle, le dernier loup en Bavière est probablement mort en 1847 et en 1899, les loups avaient disparu des régions du massif rhénan (Zimen-1978, Boitani-1986).

En France, Charlemagne fut l'un des premiers instigateurs de la destruction des loups en publiant entre 800 et 813 deux capitulaires établissant un corps spécial de chasseurs de loups « les luparii » (Hainard-1961). Quand un

membre de ce corps tuait un loup, il avait droit au paiement d'une prime par les résidents vivant à deux lieues à la ronde (huit km environ). Plus tard, des événements dramatiques tels que la peste et la famine de 1033 qui ravagèrent le pays donnèrent plus de poids encore à l'acharnement destructeur contre les loups dont certains erraient dans les rues de la capitale. Réformée par François 1^{er} puis abolie à la révolution de 1789, la louveterie fut rétablie dès 1814 en rendant plus performant encore le principe des primes à l'abattage. En 1883, au lendemain de la promulgation d'une nouvelle loi destinée à éradiquer définitivement l'espèce en France, 1386 loups étaient recensés avoir été tués dans le pays. A cette cadence de destruction massive, les derniers loups de la population de France (mais peut-être n'était-ce même pas des loups) ont été aperçus vers le milieu des années 1930 dans le centre Ouest, en Saône et Loire et en Lorraine (De Beaufort-1987).

En Scandinavie

En Suède, la première prime pour l'abattage d'un loup fut introduite dans la législation dès 1647. Les proies principales du loup qu'étaient le renne et l'original ayant été quasiment réduites à néant soit pour la consommation de leur viande soit pour libérer des espaces pour les animaux domestiques, c'est au loup que fut reproché son appétit retourné vers ces mêmes animaux domestiques et c'est vers le loup que s'orienta aussi la colère des hommes. Dans les montagnes du Nord de la Suède, les peuples lapons éliminèrent ainsi les loups en organisant des battues avec des centaines de personnes (Turi-1931, Promberger et Schröder-1993). Au 20^{ième} siècle, outre l'utilisation de pièges et de poisons, la mise à disposition d'engins des neiges ne laissa aucune chance aux derniers loups survivant et dans les années 1960, il n'en restait plus guère que quelques-uns alors que la population d'originaux offrait dans le même temps un potentiel de chasse de 70.000 têtes. L'un des derniers loups fut abattu en Suède en 1966, après que l'espèce ait été déclarée « légalement protégée » dans le pays.

La situation du loup en Norvège suivit sensiblement la même trajectoire puisque l'un des derniers rescapés fut tué en 1973 et que la protection légale fut alors déclarée (Promberger-1993). Bien que des loups régulièrement dispersés de la Russie voisine soient tout aussi régulièrement entrés en Finlande, la population du pays fut largement décimée au cours du 19^{ième} siècle. Dans les années 1900, les loups n'étaient plus présents que dans la partie Nord et Est du pays (Palmier-1913). La population fluctua ensuite selon le statut de l'espèce dans la Carélie voisine (Pulliainen-1965, 1985, 1993).

En Europe de l'Est

Dans l'Est de l'Europe, la densité humaine ainsi que l'organisation sociale et politique n'ont jamais atteint les niveaux qu'elles avaient en Europe centrale. En outre, l'étendue et la diversité géographique de cette région contiguë de l'Asie ont quelque peu freiné la disparition totale du loup bien que les populations aient été constamment réduites au cours du 19^{ième} siècle. En Pologne, au milieu du 20^{ième} siècle, les loups étaient limités à quelques zones de l'Est couvertes de forêts (Okarma-1992) et avaient déjà disparu de Slovaquie dans les premières décennies avant de redevenir, plus tard, communs dans les zones orientales du pays (Hell-1993). Dans les régions orientales des Balkans, les loups semblent avoir bénéficié de leur proximité avec les grands espaces de l'ancienne URSS ainsi que de la mosaïque de plaines et de forêts de montagnes qui ont permis à certaines populations de persister (Frago-1993).

En Roumanie, la population de loups semble être restée relativement substantielle (Ionescu-1993) bien que les données d'avant la seconde guerre mondiale manquent pour confirmer cette hypothèse. Nous savons cependant qu'entre 1955 et 1965, une moyenne de 2.800 loups étaient tués par an sur une population estimée à environ 4.600. Cette élimination drastique conduisit à chute de la population au chiffre le plus bas enregistré dans le pays, à savoir environ 1550 individus (Ionescu-1993). En Bulgarie, les estimations les plus réalistes donnaient environ 1.000 animaux en 1954 et moins de 200 en 1964, confirmant que l'extermination récente de l'espèce était bien engagée (Bibikov-1988).

Enfin, les petites populations de loups du Nord de la Grèce subsistent toujours en connexion avec la population des Balkans mais celles du Péloponnèse, plus au Sud, ont disparu dès 1930 (Adamokopoulos-1993). Plus à l'Ouest, de l'Albanie aux régions de l'ancienne Yougoslavie, il semble que les loups n'aient jamais disparu entièrement malgré des périodes de chasse intenses au cours des 18 et 19^{ième} siècles et un programme de persécution qui débuta en 1923 avec la mise en place d'un « comité d'extermination du loup » à Kocevje, en Slovénie. En réduisant la population de loups dans toute la partie centrale des Alpes Dinariques, cette campagne fut estimée « remarquable » (Frkovic et Huber-1993).

Dans le Sud de l'Europe

Dans cette grande zone méridionale, les attitudes envers le loup ont toujours été notablement différentes de celles du reste de l'Europe. Historiquement, mais surtout au travers de l'aspect culturel lié à l'écologie des populations méditerranéennes, une relative tolérance a toujours été perceptible envers l'animal (Boitani-1995), avec pour conséquence que la persécution, en Italie et en Espagne principalement, ne fut jamais destructrice des populations comme elle le fut ailleurs. Dans la péninsule ibérique, on dispose de comptes rendus de chasses aux loups similaires à ce qui avait été mis en place en France sous Charles VI, en 1404. Le territoire des loups commença à diminuer au début de l'année 1800 et, cent ans plus tard, il était réduit de moitié (Blanco-1990). En Italie, les primes à l'abattage étaient régulièrement payées déjà aux 12 et 13^{ième} siècles et encore récemment, en 1950. Comme en France, la chasse était financée par une contribution volontaire des fermiers mais les chasses ne s'organisaient pas dans les zones éloignées des villages et les chasseurs ne montraient pas autant de détermination ni d'organisation que leurs homologues français (Boitani-1986). Exterminés dans les Alpes à la fin de 1800, les loups d'Italie n'étaient plus qu'une centaine en 1970 et occupaient à peine 3 à 5% de leurs territoires d'origine, principalement dans les zones montagneuses. C'est cette petite population jamais totalement éteinte qui sera à l'origine de la reconquête dans les années qui suivirent, à partir de la région des Abruzzes (Boitani et Ciucci-1993).

En Asie

Malgré des fluctuations importantes dans leur nombre et leur répartition, les loups vivant sur la plus grande partie des immenses territoires de l'ancienne URSS n'ont jamais été totalement éradiqués (Bibikov-1988). Il n'existe que peu d'informations sur les populations de loups d'Asie, nous pouvons cependant supposer un modèle d'élimination des territoires où l'espèce n'est plus présente comprenant 80% de la Chine et de l'Inde (Ginsberg-1990). Dans le Nord de la Mongolie intérieure, territoires et nombre de loups ont fortement diminué depuis 1940, principalement dans le but de réduire les déprédations sur le cheptel, mais également à cause d'une réduction importante des troupeaux d'antilopes saïga (principale proie du loup) due au braconnage et à la chasse (Maruyama-1996).

Aux États Unis d'Amérique

Alors que la relation des Amérindiens avec les loups n'a jamais été conduite dans le sens de l'élimination d'un prédateur nuisible à leur propre survie mais plus souvent dans le sens du respect de l'animal, le principe de la disparition du loup de l'ensemble du territoire des USA s'enclencha sitôt que les premiers colons venus d'Angleterre posèrent le pied sur le sol colonisé, avec leurs préjugés, leurs croyances, leurs lois et leurs solutions déjà testées chez eux pour éradiquer l'espèce (Young et Goldman-1944, Lopez-1978, Dunlap-1988, Mc.Intyre-1995). Des récits à foison existent qui traitent de l'extermination des loups dans le S.O. (Brown-1983), le Wisconsin et le Michigan (Thiel-1993) et dans le Nord des Montagnes Rocheuses (Curnow-1969, Fritts et autres-1994).

La guerre contre les loups débuta officiellement dès 1609, quand les premiers troupeaux de bétail furent débarqués à Jamestown (Virginie). La colonie promulgua l'attribution d'une prime pour chaque loup abattu, système qui fut aussitôt repris par l'ensemble des colonies le long de la côte Est. En 1700, les loups avaient disparu de toute la Nouvelle Angleterre. Quand la vague colonisatrice déferla vers l'Ouest, les chasseurs furent temporairement divertis par les immenses troupeaux de bisons, le temps d'en éliminer en fait plus de 90% des millions d'individus qui peuplaient les plaines du centre. Mais l'énorme quantité de carcasses abandonnées peut avoir entretenu une augmentation (tout aussi temporaire) des populations de loups, ce qui aviva un commerce croissant et florissant de fourrures et donc un intérêt mercantile de tuer plus de loups encore (Mc.Intyre-1995).

Dans les années 1870, l'expansion colonisatrice de l'industrie zootechnique vers l'Ouest coïncida avec la disparition des troupeaux de bisons. Représentant sans doute l'état le plus symbolique de ce processus, le dernier bison du Montana fut tué en 1884, alors que le nombre de bovins passait de 67.000 à 1,1 million et celui des moutons de 300.000 à 2,2 millions entre 1867 et 1890 (Services de l'agriculture du Montana-1992). La raréfaction des proies naturelles provoqua un accroissement de la prédation sur le cheptel et, inévitablement, l'extermination de tous les loups devint l'une des principales activités des propriétaires terriens et des autorités locales (Rutter et Pimlott-1968, Dunlap-1988). La chasse aux loups fut même autorisée sur les territoires protégés tels que les parcs nationaux. Entre 1870 et 1877, 100.000 loups sont censés avoir été tués dans le seul Montana (Fritts-1994), affirmation jugée peu probable par Mech (com. perso.) qui mit en cause la difficulté de faire la distinction entre loup et coyote.

Finalement, en 1915, la guerre aux loups devint de la responsabilité du gouvernement US avec la création d'un « Service de contrôle des prédateurs » dont la mission était de rétribuer des chasseurs professionnels à temps complet pour en finir avec les derniers loups. La persécution devint alors une obsession irrationnelle sans aucune relation objective avec la menace encourue. C'est dans ce contexte de délire que des légendes de bêtes insaisissables toujours existant aux limites de l'imaginaire et du fantasme prirent naissance un peu partout (Brown-1983, Gipson-1998).

Vers 1930, le loup avait quasiment disparu de presque tous les Etats, y compris du parc national Yellowstone, et ce malgré l'abrogation des primes à l'abattage (Jones-2002) ; les derniers étant tués en 1943 dans le Colorado et le Wyoming. Seules ne réussit à subsister que quelques petites populations de la région du lac supérieur et du Michigan grâce notamment à l'éloignement de leurs territoires et leur proximité avec les vastes étendues sauvages du Canada (van Ballenberghe-1974) ainsi que quelques individus réfugiés sur le territoire du parc national de l'île Royale (Mech-1966). Ce n'est qu'en 1974 que les loups furent finalement protégés aux USA par « l'acte fédéral des espèces en voie de disparition ».

Au Canada et en Alaska

Dans ce pays et cet Etat fédéral des USA, les loups ont généralement mieux supporté le harcèlement, survivant dans environ 90% de leurs territoires d'origine (Theberge-1973). Cependant, dans la première décennie du 20^{ième} siècle, la persécution en avait déjà éliminé de nombreuses populations dans le Sud du Canada, notamment dans la province de Québec, où l'utilisation de poisons était commune, et en Ontario malgré l'abrogation de l'attribution des primes en 1972. En 1880, les loups avaient déjà disparu du Nouveau Brunswick, de la Nouvelle Ecosse en 1900 et de Terre Neuve avant 1930 (Hayes et Gunson-1995). Dans l'Ouest du Canada, quelques sévères campagnes d'élimination menées au début des années 1900 et en 1930 ont fait chuter la population au plus bas avant qu'elle ne puisse se reconstituer par la suite (Nowak-1983) grâce à une moins forte pression anthropique. En général, le Canada n'a pas institué de protection totale du loup et celui-ci peut donc être traqué sur le seul principe d'espèce chassable selon les périodes autorisées (Hayes et Gunson-1995).

DIFFERENTS STATUTS DU LOUP DANS LE MONDE

A quelques exceptions près, comme celles du Canada, de l'Alaska et du Nord de l'Asie, la plupart des populations de loups ont continué à décliner dans le monde jusqu'à la fin des années 1960, quand enfin elles furent, un peu à la fois, selon la bonne volonté des Etats, classées comme « espèce en voie de disparition » (Mech-1982). Il semblait pourtant inévitable que les territoires des loups continueraient à diminuer un peu partout, particulièrement dans le cas des petites populations européennes isolées.

Cette réalité apporta cependant deux types de réponses aux observateurs : d'une part, celle de l'extraordinaire capacité et la ténacité des loups à survivre dans des habitats fortement dégradés, même en petites populations, d'autre part, celle du choix de la protection légale, imposé malgré les oppositions et l'interdiction de l'usage de poisons, deux décisions majeures pour la préservation et la restauration des populations. Ajoutons à cela, principalement dans l'Europe de l'Ouest, le changement substantiel apporté aux conditions écologiques par le déplacement de certaines populations humaines rurales vers les villes et qui a eu pour conséquence directe le retour à l'état naturel des régions de moyennes montagnes, refuges de la faune sauvage par excellence. L'expansion des territoires des loups et l'amélioration de leur statut de protection sont relativement bien documentées aujourd'hui, à l'exception de certaines incertitudes au sujet de certaines régions d'Asie (Carbyn-1995, Schröder et Promberger-1992). Actuellement, *Canis lupus* est globalement considéré dans le monde selon le critère « d'espèce vulnérable » proposé par l'IUCN avec plusieurs petites populations isolées « localement menacées » (Tab. 13.1).

En Amérique du Nord

Autrefois, c'est à dire probablement avant la colonisation européenne, les loups occupaient l'ensemble des territoires du continent à l'exception peut-être de la presqu'île de Californie. Leur statut variait ainsi selon le pays, les états et les provinces occupés.

Alaska et Canada

Les loups d'Alaska, au nombre de 6 à 7.000, peuvent être légalement abattus au cours de la saison de chasse et de trappage avec des limites de prise et autres restrictions légales conduisant à une réduction annuelle régulière de 15% de la population (Stephenson-1995).

Au Canada, le statut du loup a périodiquement été révisé selon les circonstances mais il semble qu'en général, les populations existantes soient en bonne condition biologique avec un effectif variant entre 52.000 et 60.000 individus (Theberge-1973, Carbyn-1983, Hayes et Gunson-1995). Le statut légal varie selon les provinces et les territoires occupés. Les autochtones sont, par exemple, laissés libres de chasser sans restriction alors que d'autres résidents doivent détenir une licence pour les différentes saisons de chasse et de trappage en fonction des règlements locaux. Une moyenne de 4.200 loups sont tués chaque année au Canada, ce qui représente entre 4 et 11% de la population (Hayes et Gunson-1995) mais une telle exploitation n'affecte probablement que les populations se situant en limite des territoires (Theberge-1991).

Etats Unis

A partir de 1970, la population de loups du S.O. du Canada qui continuait d'augmenter régulièrement commença à s'étendre vers le sud en direction des Montana. Pour la première fois, en 1986, depuis plus de 50 ans, les chercheurs découvrirent une tanière dans le parc national du Glacier (Montana) et, quelques années plus tard, les loups réapparaissaient dans leurs territoires d'origine en Idaho et dans le Wyoming (Fritts-1995). Compte tenu de l'effort de reconquête amorcé depuis le Nord des Rocheuses, les autorités scientifiques fédérales proposèrent alors la réintroduction de loups dans le parc national Yellowstone et dans le centre de l'Idaho, d'où ils avaient été exterminés jusqu'au dernier depuis 1930. Fortement controversé, ce projet de réintroduction dut s'appuyer sur une déclaration d'impact environnemental et la désignation des loups en tant que « population expérimentale non essentielle » pour passer le cap des oppositions. Cette désignation permettait en effet davantage d'options de gestion pour minimiser les conflits avec les populations locales. Sur une période de 32 mois, quelques 130 réunions publiques furent nécessaires pour présenter le plan de restauration et 750.000 documents d'informations furent publiés et diffusés.

Durant l'hiver 1995, 14 loups capturés en Alberta et en Colombie Britannique (au Canada) furent relâchés dans le Yellowstone et 15 en Idaho. En 1996, la même opération libérait 17 loups dans le Yellowstone et 20 en Idaho (Fritts et Bangs-1996). La rapidité de l'établissement de la population ayant dépassée les prévisions permirent même d'annuler les réintroductions supplémentaires et, au début de 2002, 250 loups répartis en 28 meutes vivaient sur le territoire de Yellowstone et 260 loups répartis en 25 meutes sur celui du centre de l'Idaho (Smith et Mack-com. perso.).

Dans le S.O. des USA, aux limites de la frontière avec le Mexique, un programme de restauration de la population des loups du Mexique fut réalisé à partir de 1998 à partir d'une petite population reconstituée en captivité durant plusieurs années. En mars de cette même année, 11 loups ont été relâchés dans différents endroits de la forêt nationale Apache, en Arizona. Depuis lors, et jusqu'en mars 2001, 45 autres loups ont également été remis en liberté. A la fin de 2002, un premier bilan mitigé indiquait malgré tout qu'au moins 28 loups répartis en six meutes occupaient une partie des territoires de reconquête en Arizona et au Nouveau Mexique (USFWS-2002).

Ces restaurations de la population de loups aux USA, bien que controversées, ont montré que les réintroductions étaient une option viable pour rétablir des loups dans des territoires appropriés. Il apparaît cependant essentiel qu'une procédure soit mise en place bien avant la réintroduction afin de prévoir tous les obstacles et d'anticiper les problèmes que pourraient causer les loups, ou certains d'entre eux, face aux éleveurs et aux propriétaires terriens (Mech-1979). Grâce aux lois de protection obtenues en 1974 sur l'ensemble du pays, les loups réoccupent aujourd'hui une grande partie de leurs territoires d'origine, dans le Minnesota, le Wisconsin et le Michigan. En 1978, compte tenu de son bon état de santé, la population du Minnesota fut reclassée « espèce menacée » au lieu « d'espèce en voie de disparition ». En 2003, la même proposition fut appliquée aux populations du Michigan et du Wisconsin pour la même raison. Du Minnesota et de la province du Manitoba (Canada), des loups ont commencé à se disperser vers le Dakota du Nord (10 individus ont été tués entre 1981 et 1992) (Licht et Fritts-1994). Plus à l'Ouest, les loups réoccupent des territoires au Montana, dans le centre de l'Idaho et dans le Yellowstone alors que, dans le même temps, les loups du Mexique ont fait leur retour dans le S.O. et la population de loups rouges en Caroline du Nord a été restaurée.

En Europe

Le statut du loup en Europe semble s'être dynamisé à partir des années 1980. De petites populations ont commencé à se disperser dans des habitats divers après que la densité humaine rurale ait diminué et que le nombre de proies sauvages se soit partiellement reconstitué (Delibes-1990, Promberger-1993, Boitani-2000). Les économies traditionnelles pastorales qui ont perduré jusque dans les années 1950 ont profondément changé, le nombre de troupeaux a fortement diminué et les techniques de l'agriculture de montagne apparaissent aujourd'hui moins rentables. Ces changements ont été profitables au retour des espèces proies et des prédateurs, d'une part à cause d'une moins forte pression anthropique sur eux, d'autre part parce qu'une meilleure appréciation de la nature a augmenté le nombre des européens pro-loups.

Même si la qualité et la quantité de données sur les populations de loups varient, il y a néanmoins suffisamment d'informations pour donner une image réaliste de chaque pays concerné (Tab. 13.1). En Scandinavie, une première meute fut observée dans le centre de la Suède en 1978 (Wabakken-2001) et l'on peut estimer aujourd'hui la population à une centaine d'individus qui bénéficient d'un statut de protection totale, comme en Norvège. En Finlande par contre, la pression des éleveurs de rennes a imposé une protection par zone, totale dans le 1/3 sud du pays, périodique dans les autres territoires d'élevage (Pulliainen-1993).

En Europe centrale, la Pologne semble jouer un rôle primordial avec les itinéraires qu'elle offre à l'expansion du loup. La population qui avait atteint son niveau le plus bas (une centaine) dans les années 1950 a retrouvé son niveau normal (800 à 900) après que le statut de l'espèce soit passé à « espèce gibier » au lieu « d'espèce à détruire » (Okarma-1989). Dans le nord du pays, la population chevauche celles de Lituanie, d'Ukraine et de Bélarus alors que celle du sud interfère avec celle de Slovaquie. Une nouvelle petite population installée depuis peu dans l'ouest permet actuellement à quelques individus de se disperser vers l'Allemagne où l'éventualité d'une reproduction dans une meute a récemment été rapportée.

En Slovaquie, entre 1968 et 1990, une moyenne de 60 loups ont été tués chaque année. Ces chiffres suggèrent soit une population substantielle de quelques centaines d'animaux avec une migration partielle vers la République Tchèque où ils sont protégés, soit une immigration significative venant de Pologne. Le loup est protégé en Slovaquie depuis 1995. La Hongrie reçoit des animaux dispersés de Slovaquie, de Croatie et de Roumanie (Farago-1993) mais le manque relatif de couverture boisée semble avoir entravé le développement d'une population autonome.

En Roumanie, après être tombée à un niveau sans précédent de 1.500 individus en 1967, la population s'est aujourd'hui de nouveau stabilisée à environ 2.500 loups qui bénéficient d'un statut de protection légal (peu respecté selon l'avis de Promberger : com. perso.). Ancienne région des Balkans aujourd'hui partagée entre la Grèce, la Bulgarie et l'ex-Yougoslavie, la Macédoine ne fournit pas de données précises sur ses populations de loups mais, pour le moins, nous savons qu'elle offre, avec l'Albanie, une importante voie de communication entre les populations de Bosnie, de Croatie et de Grèce dont les estimations officielles demeurent très approximatives. Les populations de loups au sud du 39^{ième} parallèle Nord sont en principe protégées mais beaucoup d'animaux sont tués chaque année au point que leur avenir en semble même compromis (Hatzirvassanis-1991).

Les dernières estimations de la population de loups en Bosnie (environ 400 répartis sur 36.000 km²) datent de 1986 ; cependant, tous les comptes rendus actuels mettent l'accent sur un fort déclin depuis cette date (Promberger et Schröder-1993). Les petites populations restantes de Slovénie et de Croatie sont, quant à elles, totalement protégées et en relative augmentation (Huber-1999).

Tableau 13.1 : Nombre, tendance et statut légal des populations de loups dans le monde en 2000.

Territoire	Nombre	Tendance	Protection légale	compensation
EtatsUnis	9000	augmentation		
Alaska	6000-7000	Idem/stable	Espèce chassable	Non
Minnesota	2500	augmentation	Oui (sous contrôle)	Oui
Montana	70	//	Oui	Non
Idaho	185	//	Oui (pop. Expérim.)	Non
Wyoming	165	//	idem	Non
Washington	?	//	Oui	Non
Michigan	200	//	Oui	Non
Wisconsin	200	//	Oui	Non
Canada	52 à 60000	augment/stable	Chassable. Protect 3%	Non
Terr. Nord-Ouest	5000	stable	Chassable	Non
Nunavut	5000	//	//	Non
Yukon	5000	//	//	Non
Colombie Brit	8000	augmentation	//	Non
Alberta	4200	//	//	Non
Saskatchewan	4300	stable	//	Non
Manitoba	4000-6000	//	//	Non
Ontario	9000	augmentation	//	Non
Quebec	5000	//	//	Non
Labrador	2000	stable	//	Non
Groenland	50-100	?	Oui (90%)	Oui
Portugal	200-300	stable	Oui	Oui
Espagne	2000	augmentation	Chassable (prot au sud)	Oui (régions)
France	40	//	Oui	Oui
Italie	450-500	//	Oui	Oui
Suisse	1-2 ?	?	Oui	Oui
Allemagne	5 ?	stable	Oui	Non
Norvège	10-15	augment. Stable	Oui	Oui
Suède	70-80	augment.	Oui	Oui
Finlande	100	augment. Stable	Chassé (aire d'élevage)	Oui (assurances)
Pologne	600-700	augmentation	Oui (sauf Bieszczady)	Non
Estonie	<500	stable. diminut.	Non	Non
Lituanie	600	augmentation	Non	Oui si assurance
Lettonie	900	stable	Non	Non
Bélarus	2000-2500	augment. Stable	Non	Non
Ukraine	2000	stable	Non	?
Rép. Tchèque	<20	//	Oui	non
Slovaquie	350-400	//	Oui (sauf exception)	non
Slovénie	20-40	augmentation	Oui	non
Croatie	100-150	//	Oui depuis 1995	oui
Bosnie	400 ?	diminution	Non	non
Féd. Yougoslave	500	stable	?	non
Hongrie	<50	//	Oui (sauf exception)	non
Roumanie	2500	augmentation	Oui	non
Bulgarie	800-1000	stable	Non	non
Grèce	200-300	//	Oui	Oui 80% assur.
Macédoine	>1000	augmentation	Non	Non
Albanie	250	//	Oui	Non
Turquie	1000 ?	?	Non	Non
Syrie	200 ?	?	Non	Non
Liban	<50	?	Non	Non
Israël	150	stable	Oui	//
Jordanie	200 ?	?	Non	//
Egypte (Sinai)	<50	stable	Non	//
Péninsule Arabe	300-600	//	Non	//

Inde	1000	diminution	Oui	Non
Chine				
Cheiludjiang	500 ?	diminution	Non	Non
Xinjiang	10000	//	//	//
Tibet	2000	//	//	//
Mongolie	10000-20000	stable ?	Non	Non
Russie	25000-30000	augment. Stable	//	//
Kazakhstan	30000	stable	//	//
Turkmenistan	1000	//	//	//
Uzbekistan	2000	//	//	//
Kirgistan	4000	//	//	//
Tadjikistan	3000	//	//	//

La situation des loups sur les péninsules italienne et ibérique est particulière depuis que ces deux populations ont été isolées sur leurs territoires respectifs depuis un peu moins d'un siècle. Partiellement protégée en Italie depuis 1971 puis totalement en 1976 (Ciucci et Boitani-1998), la population est en constante augmentation et atteint aujourd'hui le nombre de 450 à 500 individus (Corsi-1999). Le braconnage continue cependant d'en prélever 15 à 20% chaque année mais cela n'a pas empêché une augmentation annuelle de 6% de la population. Les loups ont aujourd'hui recolonisé toutes les zones montagneuses des Apennins, remontant la chaîne jusqu'à atteindre les Alpes françaises. En 1992, pour la première fois depuis près de 60 ans, des loups ont été aperçus dans le parc national du Mercantour (Pouille-1995) et en 2000, une cinquantaine de loups au moins ont parcouru le massif alpin au travers des frontières franco-italo-suisse.

En 1996, un loup de la population italienne tua plusieurs moutons en Suisse mais il disparut après avoir été blessé (Breitenmoser-1998). Depuis lors, six autres loups au moins ont été tués dans le sud du pays, ne bénéficiant pas à priori de leur statut légal de protection.

Dans la péninsule ibérique, les loups occupent les territoires du N.O. du pays (Galice, Léon et Asturies) ainsi que le N.E. du Portugal. Seuls les loups du sud de la rivière Duero bénéficient en principe de la protection légale. La population globale est estimée à environ 2.000 individus auxquels s'ajoutent la petite population du Portugal estimée quant à elle entre 200 et 300 (Blanco-1993). Plusieurs centaines de loups sont tués dans le nord, là où l'espèce est classée « gibier chassable » une partie de l'année (Vilà-1993). Malgré cela, la population semble plutôt en augmentation et tend à s'étendre vers le Sud et vers l'Est, dans la chaîne pyrénéenne. Tout indique que les loups d'Espagne pourraient ainsi atteindre le côté français des Pyrénées dans ces prochaines années.

Compte tenu de la nature dynamique de l'extension des populations de loups, la distribution européenne dans le Sud et l'Est de l'Europe est appelée à changer dans les années à venir, plus particulièrement dans les Alpes, jusqu'en Suisse ainsi qu'en Allemagne, en république Tchèque et en Autriche.

Au moyen Orient

A l'exception d'Israël et de l'Arabie-Saoudite, nous disposons de peu d'informations sur le statut du loup dans le Moyen Orient. Quelques données anecdotiques ont été saisies par les membres de l'IUCN qui ont visité la région. Les estimations de la population sont ainsi données à titre indicatif et ne peuvent être utilisées dans des programmes de gestion ou de restauration. Trois pays jouent probablement un rôle central dans le maintien des loups dans la région : la Turquie, avec ses frontières communes contiguës avec les vastes territoires de l'Asie, Israël, dont la politique de conservation maintient une population modérée qui rayonne dans les pays voisins et l'Arabie Saoudite avec ses vastes contrées relativement non perturbées.

Les hauteurs du Golan ainsi que les collines s'étendant entre la Syrie et Israël supportent un petit noyau de loups bien protégés à cause des activités militaires dans la région. En 1980, les loups occupaient encore une partie de l'Est et du Sud israélien (Mendelsohn-1982), le Sinaï égyptien et la Jordanie (Hefner et Geffen-1999), où ils survivent en partie grâce aux moutons qui continuent de prospérer sous le contrôle des bédouins.

Les loups de la péninsule Arabe sont estimés entre 300 et 600. Même s'ils sont chassés toute l'année, ils sont naturellement protégés par l'inaccessibilité des zones montagneuses occidentales et les déserts du centre et du nord. Globalement, le nombre de loups au Moyen Orient semble être stable et probablement qu'il le restera.

En Asie du Sud

Turquie, Syrie, Jordanie, autant de pays dont nous n'avons quasiment aucune donnée sur le nombre de loups qui pourraient y vivre. En 1970, en Iran, le loup était présent sur presque tout le territoire, mais en faible densité. Cependant, beaucoup de changements sont intervenus au cours des vingt dernières années et la situation des loups peut avoir également changé. L'Afghanistan et le Pakistan sont certainement des bastions importants pour les loups, particulièrement dans le Nord. Fox et Chundawat (1995), qui ont débattu de la faiblesse de la densité de loups dans la région trans-himalayenne de l'Inde, suggèrent que leur statut de conservation est probablement semblable dans le Nord du Pakistan et en Chine. Ils estiment qu'il y aurait environ 300 loups répartis sur les 60.000 km² de l'Etat du Jammu et Cachemire, dans le Nord de l'Inde, et 50 de plus dans l'habitat similaire de l'Himachal Pradesh.

Somme toute, l'Inde supporterait une population de loups variable de 1000 (Shahi-1983) à 2.500 (Jhala-2000) dispersée en plusieurs populations. Même s'il a été totalement protégé en Inde en 1972, le loup est considéré comme espèce en voie de disparition et de nombreuses populations sont à la limite d'une très faible densité là où ils évoluent dans des régions de plus en plus sujettes à exploitation anthropique (Jhala et Giles-1991).

En Asie du Nord et centrale

Dans ces immenses régions peu peuplées, le loup a toujours été réparti de façon homogène dans le temps et l'espace et cette immensité ne permet justement aucune évaluation des populations à une échelle continentale. Le seul critère possible utilisé se réfère finalement au niveau d'exploitation des populations. Dans l'ancienne URSS, à la fin des années 1940, c'est à dire après la seconde guerre mondiale, le nombre de loups était évalué à plus de 200.000 dont 30 à 40.000 étaient tués chaque année. Aux alentours de 1970, la population était réduite à son taux le plus bas, certaines régions n'en contenant plus aucun. Dans les années 1980, la population globale semblait avoir remonté jusqu'à 75.000 environ, avec toutefois un prélèvement ahurissant de 32.000 pour la seule année 1979 (Bibikov-1982).

Avec l'effondrement du système soviétique, le contrôle s'effondra également et le nombre de loups semble aujourd'hui avoir augmenté de nouveau. Quelques 25 à 30.000 loups étaient estimés présents en Russie en 2000 (Ovsyanikov-com. perso.).

A l'exception des réserves, les loups ne sont pas protégés en Mongolie ni en Chine. Les estimations du nombre d'individus ne sont pas pour autant très fiables et varient par exemple entre 10.000 (Bibikov-donnée non publiée) et 20.000 (Tungalagtuya-com. perso.) pour la Mongolie. L'information en provenance de Chine est plus fragmentaire. Gao Zhong Xin (com. perso.) a estimé la population du Nord à environ 400 loups éparpillés sur un vaste territoire et déclinant à cause de la persécution. Bibikov (donnée non publiée) a estimé une population de 10.000 loups au Xinjiang (région autonome de l'ouest) et une autre de 2.000 au Tibet, mais ces estimations sont largement au delà d'autres comptes rendus (Schaller-1988, Achuff et Petocz-1988, Fox et Chundaxat-1995).

MENACES SUR LA CONSERVATION DU LOUP

Une des plus grandes menaces pour la conservation du loup réside dans tout facteur destiné à anéantir ou à faire chuter continuellement une population. Evaluer la signification de cette menace doit être placé dans une perspective spatiale et temporelle. Par exemple, un taux de mortalité annuel de 35 à 50% des individus ayant plus de cinq mois, pour cause d'interférences anthropiques, peut provoquer le déclin d'une population (Fuller-chap. VI). Un taux plus élevé est donc une raison d'inquiétude. Cependant, tout dépend de la taille de la population considérée. Dans une plus grande population, un taux de mortalité équivalent à celui cité ci-dessus serait sans doute sans conséquences immédiates alors qu'il serait une menace directe dans une population minimum ou ayant un faible taux de reproduction.

La distinction entre une espèce réellement menacée de disparition et une espèce que l'on pourrait croire en voie de disparition n'est pas toujours facile à faire lorsque les populations s'inscrivent dans les modèles écologiques naturels alors que la menace résulte généralement d'actions humaines fixées par des limites arbitraires étayées par des lois. Dans les analyses suivantes des menaces qui pèsent sur la conservation ne sera traité que le sens biologique de certains facteurs qui mettent en danger les populations locales de loups. Ces derniers sont appréhendés ici comme si leur conservation pouvait être planifiée et appliquée sans tenir compte des complexités de la relation écologique d'un prédateur avec son environnement. C'est évidemment une simplification. Les buts de la conservation peuvent varier de la simple persistance de l'espèce à de faibles densités au maintien ou à la restauration de l'ensemble de l'espèce en activité dans son écosystème. Cette échelle de variation est le cheval de bataille de la conservation où les idéologies, les philosophies, les pressions catégorielles et politiques essaient de trouver un compromis raisonnable.

La persécution humaine

C'est le facteur qui a dominé et prévalu depuis toujours dans l'élimination du loup de l'ensemble de ses territoires historiques, même quand on admet le fait que cette persécution a pu varier en intensité ou a eu des motivations différentes à différentes époques. De la création de la louveterie sous Charlemagne aux campagnes massives d'empoisonnement en passant par quelques rares cas d'humanisme sélectif pour déplacer quelques individus perturbateurs (Fritts-1982), l'objectif a toujours été de réduire la prédation du loup sur les troupeaux domestiques et sur les proies sauvages convoitées également par les chasseurs humains. Cependant, cette nécessité locale affichée s'est très souvent étendue à l'extermination pure et simple de millions de loups sur des espaces immenses.

La différence entre la défense du cheptel et la tentative d'extermination réside essentiellement dans le fait de l'intensité de l'effort produit dans le temps. Dans l'ancienne URSS, Bibikov (1985) cite le chiffre de 1,6 million de loups tués entre 1925 et 1992, soit dix fois la population de ce territoire. Aux USA, à l'exception de l'Alaska et d'une partie du Minnesota (Young et Goldman-1944), l'extermination s'est poursuivie jusqu'à ce que le dernier loup soit tué. Bien que l'échelle des massacres ait été comparable, ces derniers n'ont cependant pas été uniformes dans le temps ni dans l'espace et les effets ont été différents. Alors que plus aucun loup n'existait aux USA après l'éradication, il en est toujours resté localement en URSS, ce qui leur a permis de récupérer durant les moments d'accalmie.

L'exploitation du loup

L'exploitation du loup par la chasse (sportive ou aristocratique), et surtout par le trappage, a rarement été une menace pour sa conservation, principalement parce que la méthode est difficile, peu rentable et qu'elle prend du temps. Il en va autrement lorsque ces techniques sont développées à outrance dans le but d'une éradication de l'espèce. Dans les années 1920 à 1930, la combinaison des ces deux modes d'intervention aux USA réussissait à éliminer quelques 21.000 loups chaque année (Busch-1995). De même entre 1976 et 1988 en URSS, 30.000 fourrures par an étaient fournies sur le marché (Promberger-1993). La chasse depuis un avion (ou un hélicoptère), déjà en usage dès la fin des années 1940 en Alaska et au Canada, rencontre aujourd'hui plus d'hostilités que d'avis favorables de la part de l'opinion publique même si aucune étude n'a encore démontré qu'elle était une menace directe pour les populations de loups.

Pour en revenir à l'aspect chiffré de l'exploitation des loups, ce ne sont plus qu'environ 3.000 individus qui sont tués chaque année en Alaska et au Canada et les statistiques les plus récentes de la CITES indiquent que 6.000 à 7.000 peaux sont négociées au niveau international chaque année entre le Canada, la Russie, la Mongolie et la Chine en tant que grands exportateurs et les USA et la Grande Bretagne en tant qu'importateurs privilégiés (Ginsberg et Mc.Donald-1990). Cette raison de l'exploitation des loups ne semble pas représenter une menace sérieuse pour les populations si seules les fourrures de ces quatre pays ont une valeur marchande. Encore sera-t-il nécessaire de faire un jour l'effort d'une étude pour évaluer les effets de l'exploitation des loups dans les pays de l'Asie où aucune donnée n'est jamais publiée.

La destruction de l'habitat

Sur le long terme, la destruction de l'habitat est assurément une des plus grande menace pour les loups de tous les pays, c'est en ce sens que l'IUCN a placé ce facteur au second rang des menaces potentielles de l'espèce dans sa publication sur le statut du loup. La raison en est en effet fort simple à saisir puisque c'est bien l'augmentation constante de la population humaine en recherche de développer l'occupation de nouveaux espaces qui conduit à la

diminution des territoires appropriés pour la survie du loup (Mech-1996). Un habitat approprié pour des loups signifie un habitat en mesure de leur assurer, pour le moins, la nourriture et le gîte. Aussi, sa destruction signifie-t-elle également la disparition des proies de base en même temps que de l'habitat de ces proies.

Cependant, les loups peuvent prospérer à des densités relativement élevées en consommant une large variété de proies autres qu'une proie principale identifiée, et une nourriture alternative peut comprendre aussi des rongeurs, des charognes, voire des aliments trouvés dans les décharges publiques (Peterson et Ciucci-chap.IV). Il apparaît donc invraisemblable que toutes les nourritures potentielles du loup sur un habitat donné disparaissent, sauf peut être là où les terrains cultivés prédominent ou si l'on s'acharne à réduire drastiquement par des chasses déraisonnables, le nombre, donc la disponibilité et la qualité des proies principales. En Amérique du Nord par exemple, quelques 72% de la variation de la densité des loups est expliquée par la biomasse d'ongulés (Keith-1983).

Dans les zones à plus fortes densités humaines, l'appauvrissement en proies principales ne menace pas nécessairement les populations de loups qui se sont, d'une part adaptées par la réduction naturelle de leur population et qui, d'autre part, comme en Italie ou en Israël, dépendent souvent de plus petits animaux, de détritiques voire de proies domestiques pour survivre et persister (Ciucci-1998). En Arabie Saoudite, les proies de taille moyenne et grande ont presque toutes été exterminées, pourtant les loups persistent grâce aux petits animaux et à une plus grande prédation sur le cheptel. Que ce soit en Espagne (Vilà-1993), en Italie (Boitani-1982), en Roumanie (Promberger-com. perso.), ou encore aux USA (Thiel-1998) et en Israël (Mendelsohn-1982), de nombreuses meutes de loups ont été observées vivant à proximité d'activités humaines sans en être autrement perturbées, aussi longtemps du moins qu'elles n'en sont pas éliminées. Cependant, le fait que les sites les plus éloignés restent des refuges privilégiés et que les territoires inaccessibles demeurent ceux de loups qui sont moins souvent tués a longtemps laissé croire que tous les loups avaient besoin de vivre dans un habitat essentiellement sauvage (Theberge-1975).

Certaines caractéristiques de l'habitat telles que la densité de routes, la densité des populations humaines, la couverture forestière ou encore une combinaison des trois ont quelquefois défini la distribution des loups dans certaines zones. Ces facteurs sont réellement des indices des effets anthropiques sur les loups et leurs valeurs sont débattues dans les conseils pour la gestion de l'habitat (Wydeven et Schultz-1993), mais il est difficile de savoir jusqu'à quel point les infrastructures humaines affectent la présence des loups. Ainsi, les routes et les autoroutes peuvent-elles apparaître comme un obstacle important. Pourtant, les données préliminaires consacrées à la recherche en Espagne ont montré que même les autoroutes protégées par des clôtures ne gênaient en rien les déplacements essentiels des loups (Blanco-com. perso.) et des preuves ont été rapportées qu'ils traversaient les routes, les voies ferrées ou les espaces fortement utilisés sans que rien ne soit de fait une barrière infranchissable (Merrill et Mech-2000).

Risques pour les petites populations

Une petite population de loups isolée présente toujours le risque de la perte de la diversité génétique, donc à plus long terme, de la dégradation de l'état physique des individus qui la composent (Allendorf et Leary-1986). Plusieurs populations sont si petites (moins de 200 individus) que théoriquement, les mécanismes négatifs liés à la taille, à la dérive génétique et aux croisements consanguins pourraient les condamner rapidement si aucun apport extérieur nouveau ne se présentait. Nous n'avons cependant actuellement aucune preuve que des populations de loups sauvages aient été menacées de disparition à cause d'une perte de la diversité génétique (Fritts et Carbyn-1995). Nous n'avons pas non plus à ce jour prouvé que des accouplements consanguins aient pu être la cause du déclin d'une espèce sauvage (Caro-1994).

J'ai cependant tendance à être en accord avec les conclusions de Ballou (1997) que nous pouvons manquer de preuves parce que tous les cas rapportés soutenant cette approche ont disparu avant que nous ayons pu avoir un point de vue sur le processus de déclin. Maintenus longtemps en captivité, des petites populations de loups ont montré certains signes de « dépression de croisement » (Laikre-1991, Frederikson-2002, Kalinowsky-1999).

Dans l'une des petites populations les mieux étudiées, celle de l'île Royale, dans le Michigan, Wayne (1991) découvrit qu'après un déclin du nombre d'individus à environ une petite douzaine, seulement 50% des caractères hétérozygotes des loups du continent avaient été retenus. Cependant, les loups de l'île Royale ont survécu par croisements consanguins pendant plus de 50 ans. Du seul couple qui colonisa l'île en 1949 (Mech-1966), la population augmenta jusqu'à un maximum de 50 loups avant de retomber à une douzaine entre 1981 et 1993, puis

de remonter à 29 en 2000, nombre relativement proche de sa moyenne analysée sur le long terme (Peterson-2000). Que les croisements consanguins aient eu ou auront un effet sur la population est encore hypothétique comme l'est notre capacité d'obtenir une indication convaincante de la taille minimum d'une population pour qu'elle soit viable, c'est à dire de son seuil de persistance dans de telles conditions (Fritts et Carbyn-1995).

Parmi ces petites populations, celle des loups vivant en Italie est également instructive. Cette population a en effet été isolée pendant au moins 100 à 150 ans et a souffert d'une diminution ramenant à environ une petite centaine le nombre d'individus au début des années 1970 (Zimen et Boitani-1975). Sa caractéristique ADN monomorphique confirme qu'elle a été une petite population isolée durant une période significative mais montre cependant un niveau moyen de polymorphisme suffisant pour n'avoir apparemment souffert d'aucune perte de variabilité (Lorenzini et Fico-1995). En outre, la capacité de reconquête dont elle a fait preuve au cours de ces vingt dernières années est une indication de sa viabilité.

Sans entrer en profondeur dans le débat prenant en compte la génétique moderne et tout ce qu'elle peut offrir de possibilités futures pour la recherche, il semble que les considérations l'impliquant dans la pérennité des populations de loups ne soient que purement théoriques car le hasard qui la gouverne a probablement un effet relativement moindre que le hasard démographique ou environnemental (lande-1988, Wayne et Vilà-chap. VIII). Par contre, l'un des aspects de la génétique qui a été peu exploré chez les loups est sa possible signification évolutionniste, c'est à dire la valeur de la conservation de populations localement adaptées. Parce que les loups occupent une grande variété d'habitats en une large distribution, ils pourraient avoir développé des adaptations locales susceptibles de renforcer leur aptitude physique. Si c'était le cas, une gestion peu attentive de cet aspect génétique des populations locales pourrait être une menace à la conservation par le biais, par exemple, de réintroductions ou de déplacements hasardeux d'individus. Néanmoins, les distances de dispersion très longues des loups et la réussite des populations transplantées sont une preuve contre cette inquiétude (Mech et Boitani-chap. 1).

Hybridation et pénétration génétique

Dans certains territoires, les loups peuvent s'hybrider avec les coyotes, plus rarement avec des chiens. Aussi, l'hybridation peut-elle apparaître ici comme une éventuelle menace pour la conservation des espèces. Aux USA, le problème a été significativement mis en évidence dans l'hybridation avec les coyotes. La controverse continue d'ailleurs à propos du loup rouge dans le centre sud du pays. Dans les années 1970, la compétition portant sur la nourriture dans les décharges publiques et sur l'occupation de l'espace entre loups et chiens en Italie a pu représenter un danger de dérive génétique à cause de la possibilité d'accouplement entre les deux espèces. Ces deux premières formes de compétition ont été confirmées récemment (Boitani-1995) et après un premier cas d'hybridation rapporté par Zimen et Boitani (1978) les méthodes modernes de la recherche génétique ont démontré une certaine « pénétration » de gènes de chiens domestiques dans certaines populations de loups où six hybrides au moins ont été identifiés (Randi et Lucchini-2002).

L'hybridation loup/chien a également été rapportée en Lettonie (Anderson-2002), en Israël (Mendelshon-1982) et dans plusieurs régions en Russie où Bibikov (1988) note une certaine prolifération des cas. En 1996 et en 1998, quelques allusions à certains relâchers d'hybrides ont été avancées en Ontario par les agents forestiers lors de deux incidents avec des campeurs dans le parc Algonquin. En Estramadura (Espagne), Blanco (1990) et Valverde (1992) notèrent également quelques cas d'hybridation dans différentes zones. Les hybrides sont généralement plus intrépides et plus agressifs que les loups et ont un impact important à la fois sur les proies sauvages et sur le cheptel. Néanmoins, l'hybridation loup/chien demeure un phénomène extrêmement difficile à évaluer et à quantifier. Les analyses génétiques commencent seulement à apporter quelques informations, avec pour conséquence que l'inquiétude pourrait être justifiée jusqu'à ce qu'on dispose d'informations plus précises.

Maladies

L'impact des maladies et des infections parasitaires en général dans la conservation du loup n'a retenu que peu d'attention jusqu'à présent dans la recherche, seuls Mech (1970) et Brand (1995) ont résumé les ouvrages traitant des maladies infectieuses et parasitaires et débattu de leurs implications dans les programmes de gestion et de réintroduction. Même si le rôle des maladies dans la limitation des populations de loups reste encore inconnu, il y a certainement une inquiétude à avoir quand des petites populations sont déjà menacées par d'autres facteurs réducteurs. La rage, la maladie de Carré, la gale sarcoptique et la parvovirose sont autant de facteurs potentiels de mortalité pouvant avoir des effets conséquents sur ces populations (Fuller et Kreeger-chap. VII).

EVALUATION DU STATUT DE CONSERVATION

Estimation du nombre de loups et densités

Dans les territoires ayant une couverture forestière dense, ou bien là où il y a peu de neige, le loup est l'un des animaux les plus difficiles à recenser. Hayes et Gunson (1995) ont décrit les diverses méthodes utilisées au Canada telles que les questionnaires aux trappeurs, les observations de terrain, les estimations du passé, les tendances des proies, la radio-téléométrie, le recensement aérien, le pistage, les extrapolations et les corrélations... Toutes ces techniques sont susceptibles de fournir un ordre de grandeur d'une population locale mais ne permettent généralement pas de corriger les erreurs statistiques prévisibles.

Finalement, la méthode la plus commune pour estimer un nombre de loups sur un grand territoire reste l'extrapolation des densités connues sur de plus petits territoires, la technique de la radio-téléométrie qui a été largement utilisée aux USA pouvant certes rapporter des comptages plus précis mais demeurant toujours coûteuse et prenant beaucoup de temps (Kolenovsky et Johnson-1967, Mech et Frenzel-1971, Peterson et Bailey-1984, Fuller-1989, Hayes et Harestad-2000...).

En terrains semi-couverts ou découverts, comme ceux qui caractérisent une grande partie des territoires nordiques du loup, le pistage aérien sur neige avec un petit avion et le repérage des pistes au sol apportent des données de recensement relativement précises en permettant de survoler des territoires de plusieurs milliers de km² (Ballard-1995).

Le relevé d'indices de présence de loups sur un territoire, ainsi que les réponses à des questionnaires présentés aux trappeurs ou aux forestiers occupés en nature ont souvent été utilisés, même si la solution ne permet que de fichier un certain degré d'abondance et certaines tendances des populations (Crête et Messier-1987). Suivre les traces des loups sur le sol jusqu'à ce que tous les individus soient pris en compte au travers d'un quadrillage serré du terrain a été la méthode choisie dans le recensement des loups en Italie (Zimen et Boitani-1975). En Finlande et dans le centre de l'Europe de l'Est, des chercheurs pistent et comptent les traces laissées par les loups pour extrapoler ensuite des estimations de populations dans chaque unité de gestion (Pulliainen-1985, Okarma-1989) mais la fiabilité de la méthode n'a pas encore été démontrée. Enfin, Pimlott (1960), Joslin (1967) ou encore Theberge (1978) ont testé l'évaluation d'une population en essayant de décompter le nombre de réponses de loups à des hurlements enregistrés (ou éventuellement imités par des humains). Si un certain nombre de meutes peuvent parfois être ainsi localisées, la méthode d'extrapolation qui suit cette collecte aléatoire est des plus imprécise quant à en définir un nombre de loups plus précis (Fuller et Sampson-1988). En outre, l'application du système devient plus aléatoire encore là où des chiens, ou des hybrides, sont également présents (Boitani et Ciucci-1993).

A la décharge de toutes ces méthodes de recensement plus ou moins sujettes à caution, notons que si des estimations précises sont nécessaires dans les études scientifiques, la même exactitude n'est pas forcément indispensable pour établir un programme de gestion. L'ordre de grandeur d'une population, voire sa seule tendance, peut être suffisant pour décider des actions à mener.

Évaluation de l'identité génétique

L'identité génétique d'une population de loup est importante pour définir le choix des décisions concernant la conservation. Les méthodes d'investigation comprennent à la fois la taxonomie classique et la génétique. Il est important de clarifier au départ si la diversité d'une population a une base naturelle ou si elle provient d'une fragmentation de son territoire d'action causée par les activités humaines. Seule la génétique moléculaire peut fournir les réponses décisives à ce sujet.

Prise en compte de la tradition

Une approche relativement nouvelle de la recherche est proposée pour prendre en compte l'importance que pourrait avoir la tradition dans une population animale (Theberge-com. perso., Haber-1996), approche particulièrement intéressante dans le cas de loups dont la sociabilité pourrait leur offrir un potentiel considérable dans la transmission culturelle. Dans le débat ainsi soulevé, Mech et autres (1998) pensent qu'aujourd'hui les populations naturelles de loups vivent un tel revirement face à la situation passée dans les contacts avec les sociétés humaines que leur potentiel de transmission culturelle de la tradition en est minimisé. Ils pensent aussi qu'aucune preuve de l'importance des traditions n'a encore été documentée chez les loups et que le succès actuel des populations

transplantées et recolonisatrices suggère plutôt une appréciation de moindre importance de la tradition (Mech et Boitani-Chap.1).

Évaluation de la distribution des loups

Une évaluation de la répartition des loups dans une vaste région pourrait être importante quant à leur gestion. Souvent, la relation entre la densité de loups et les caractéristiques environnementales telles que la densité de routes ou la biomasse de proies est directe et étroite (Fritts-1988, Fuller-1992). Il arrive cependant qu'aucun signe environnemental isolé ne puisse expliquer une part significative de la variété de la densité observée. Utilisant le système géographique d'information (GIS), Corsi (1999) a proposé qu'en Italie, une carte de distribution probabiliste décrive de façon plus appropriée la distribution des loups. Selon lui, la technique GIS semble être porteuse de promesses pour définir les types de distribution, la fragmentation des populations et le caractère approprié de l'habitat et des corridors de déplacements (Haight-1998, Mladenhoff-1998, Harrison-1998). Toutefois, selon Mech et Boitani-com. perso.), il doit être ressorti de la proposition qu'un tel modèle décrit avant tout les distributions courantes de loups mais ne prévoit pas les distributions futures.

Viabilité des populations

Les deux éléments d'information qui seraient utiles pour évaluer le statut de conservation d'une petite population de loups seraient : d'une part l'estimation de sa population minimum viable (PMV) et, d'autre part, le territoire minimum indispensable (TMI) pour supporter cette population (Schaffer-1987). Des modèles théoriques utilisant ces mesures ont déjà été proposés et appliqués (Ciucci et Boitani-1991) mais ils n'ont pas été satisfaisants. Fritts et Carbyn (1995) ont d'ailleurs contesté la fiabilité de ces modèles théoriques puisque les analyses finales ne donnaient même pas la mesure exacte de la résistance des populations de loups à la complexité des conditions locales et que le traitement purement théorique de la viabilité des populations créait surtout un dilemme inutile pour les programmes de reconquête. Plus récemment, White (2000) contesta à son tour l'existence même de ces modèles théoriques parce qu'ils ne rendent pas compte de la variation individuelle, un problème particulièrement important dans une population de loups. Le processus peut être néanmoins utile en tant qu'outil analytique des différentes variables et pour définir les priorités de la recherche et de la conservation.

Évaluation de la relation loups/proies

De la même façon que précédemment, de nombreux modèles théoriques ont été construits çà et là pour analyser les relations fonctionnelles et numériques des loups avec les proies. La relation générale entre la densité de loups et la biomasse d'ongulés développée par Keith (1983) et Fuller (1989) semble être, alors qu'elle présente une certaine limite de confiance, utilisable pour les environnements trouvés en Amérique du Nord. Le modèle aléatoire plus complexe de Boyce (1990) simulant la reconquête des loups dans le Yellowstone permettrait, en principe, une exploitation des dynamiques de populations de loups et de proies dans différents contextes de gestion et de géographie. Cependant, alors que le modèle prévoyait que la population de loups du Yellowstone atteindrait le nombre de 50 à 120 en un siècle (Boyce-1990), il y avait déjà 131 loups six ans après la première réintroduction.

Stratégie de conservation et plan de gestion

Une gestion moderne des populations de loups nécessite des objectifs précis et une cohérence des actions basée sur le développement de plans de gestion qui ciblent des territoires spécifiques et qui tiennent compte des besoins de la conservation. Les plans de reconquête du loup aux USA, le plan d'actions de l'IUCN, la stratégie de conservation en Europe et les plans de gestion développés à l'échelle nationale en Italie font parties de ce type de gestion moderne. Aux USA, après une consultation importante et la participation du public, le Wisconsin, le Michigan et le Minnesota ont approuvé les plans de la reconquête des loups sur leurs territoires. Ces plans ont pour but de gérer le retour des loups en identifiant des objectifs clairs et des moyens indispensables après qu'ils auront été retirés de la liste fédérale des espèces menacées.

GESTION ET CONSERVATION

Gestion et conservation des espèces sont un concept humain dicté par des motivations diverses éthiques, économiques, politiques et sociales et la gestion du loup y est incluse, proposant un éventail de solutions allant de l'éradication la plus totale à la protection légale la plus complète. Le loup a été l'objet d'une attention politique continue depuis plusieurs millénaires déjà, un « privilège » et une malédiction que peu d'autres espèces ont connu à un pareil degré. Jusqu'à récemment, le consensus sur la gestion du loup était automatique en ce sens qu'il consistait pour l'essentiel à tuer des loups, le plus souvent et le plus discrètement possible. Aujourd'hui, avec l'accroissement de l'urbanisation, le nouvel intérêt pour l'environnement et la prise d'importance des médias, cette méthode de « gestion » est devenue plus complexe et surtout plus controversée.

Les problèmes de la gestion du loup

Malgré la grande diversité biologique, sociale et économique avec laquelle sont gérées les populations de loups, certains problèmes demeurent néanmoins communs à tout type de gestion. Le premier qui apparaît en ce sens est la profonde différence qui existe entre la biologie du loup et la structure de la société humaine (Sax-1991). Alors que la biologie du loup est faite d'une dimension naturelle dynamique, spatiale et temporelle, la société humaine fonctionne sur le principe d'une structure politique artificielle basée sur des lois. Si le loup a pu surmonter cette différence, il le doit à son énorme capacité d'adaptation qu'il a su développer au cours de son histoire.

Le second problème provient de la biologie même du loup et de son écologie qui, tous deux, sont d'une complexité telle que les spécialistes ont des difficultés à les comprendre et que le public y a renoncé depuis longtemps. Cependant, les décisions politiques que nous avons prises et que nous prenons sont plus souvent basées sur des émotions que sur des données réelles, et l'opinion publique ne maîtrise pas cette situation complexe et confuse, chaque élément devenant blanc ou noir, sans plus aucune nuance.

Le troisième problème émerge du fait que le principe de la conservation est un processus multidisciplinaire et que, comme tel, il devrait bénéficier d'équipes multidisciplinaires de travail comprenant des biologistes, des sociologues, des économistes, des opérateurs de terrain et autres spécialistes dont la présence serait utile même si tous ne peuvent être unanimes dans les choix de gestion opérés (Mech-2000). Or, la gestion des loups est généralement entre les mains de spécialistes d'un seul secteur, souvent de celui des choix politiques arbitraires (Clark-1993).

Le quatrième problème enfin est que les préjugés, l'ignorance et une connaissance superficielle du loup sont toujours largement répandus ; ceci est vrai tant pour les anti-loups que pour les pro-loups. En fin de compte, la survie du loup dépend des attitudes humaines à son égard alors que les décisions qui le concernent devraient être basées sur des faits réels, non déformés par les préjugés et les attentes impossibles.

Gestion des petites populations

Législation

A l'exception du loup du Mexique, la plupart des petites populations de loups en voie de disparition sont localisées dans l'ouest de l'Europe, au Moyen Orient et en Inde (voir Tab. 13.1). Certes, toutes les nations européennes ont souscrit à la Convention de Berne instituant les protocoles d'une protection totale des loups sur leur territoire mais toutes n'en appliquent pas les obligations et parfois même les méprisent totalement. L'Espagne, la Slovaquie, la Pologne et la Finlande ont fait une exception dans le cadre de cette protection en déplaçant le loup de l'annexe II de la Convention (espèce totalement protégée) à l'annexe III de cette même Convention (espèce pouvant être soumise à une chasse contrôlée).

En Espagne par exemple, chaque région autonome a le droit de décider de sa propre politique de contrôle, aussi le loup est-il chassé dans six des neuf régions administratives et intégralement protégé au Sud du fleuve Duero (Blanco-1992). En Grèce, la population de loup est aussi sous le coup d'une protection totale sauf toutefois pour la population qui se trouve au Nord du 39^{ième} parallèle.

En dehors de l'Europe, l'inquiétude pour les autres petites populations de loups a incité Israël à déclarer une protection totale en 1954 (Mendelsohn-1982), en Inde en 1972 (Shahi-1983) et en Croatie en 1995 (Huber-1999) dont les autorités souhaitent d'ailleurs actuellement réexaminer ce statut. La Convention du 3 mars 1973 sur le commerce international des espèces de la faune sauvage et de la flore en voie de disparition (CITES) répertorie le loup dans l'appendice II (potentiellement en voie de disparition) sauf au Bhoutan, au Pakistan, en Inde et au Népal où il est répertorié dans l'appendice I (en voie de disparition).

Application de la loi

Malgré les effets relativement probants de la protection légale, le degré d'application des lois étatiques varie cependant considérablement. En Eurasie, l'approche la plus courante semble être une politique de négligence affable tacitement acceptée. Dans ces 25 dernières années par exemple, en Europe, pas un seul braconnier n'a été appréhendé ou légalement poursuivi. En Italie, ce n'est pas moins, comme dans beaucoup d'autres pays européens et même en Inde, de 15 à 20% de la population de loups qui est ainsi illégalement éliminée chaque année dans l'indifférence laxiste de l'administration publique (Ciucci et Boitani-1993) alors qu'en Espagne, ajouté à la mortalité légale due à la chasse, quand bien même est-elle réglementée, le braconnage élimine régulièrement environ 40% de la population de loups. (Blanco-1992). Ne pouvant, par définition, être réglementé et n'étant pas puni par la loi, le braconnage pourrait ainsi, selon certaines estimations, causer de sérieux préjudices aux populations les plus faibles. Dans d'autres pays tels qu'Israël, la France et, dans une certaine mesure, la Pologne et la Slovaquie, les citoyens sont plus susceptibles de se plier à la loi.

Coordination nationale et internationale

Il est de fait qu'au-delà de plans de gestion visant à seulement réduire par la mort d'individus les populations de loups, on peut noter l'absence de stratégies plus complètes. Non seulement la gestion apparaît-elle comme fragmentée en systèmes d'efficacité différente, mais la collaboration entre juridictions voisines qui se partagent des populations communes comme par exemple l'Espagne et le Portugal, le Minnesota et le Michigan, La France, la Suisse et l'Italie, est à peu près inexistante. Or, tant que la gestion restera limitée à des populations individuelles, elle ne pourra pas offrir une garantie de conservation à long terme dans les pays voisins. La Suède et la Norvège semblent, en ce sens, montrer un chemin différent dans une collaboration significative d'un contrôle commun (Promberger et Schröder-1993).

Au niveau européen, « l'Initiative pour les Grands Carnivores d'Europe » (LCIE) récemment lancée par le WWF international en collaboration avec le groupe des spécialistes européens du loup de l'IUCN propose un tel plan (Boitani-2000). Ce plan d'actions adopté par la Convention de Berne est basé sur le concept d'un réseau de territoires et de corridors les reliant où les loups peuvent survivre avec le moins de conflits possibles face aux activités humaines. Un système de zonage modulaire de la gestion apparaît comme un point clé de ce plan en proposant l'éloignement des loups des territoires où il y a le plus de conflits avec les éleveurs. A ce jour, les seuls pays qui ont adopté un tel système de zonage sont la Finlande et la Norvège (Pulliainen-1993).

En Europe, les territoires protégés sont généralement beaucoup plus petits que les « quelques milliers de km² » suggérés par Mech (1976) comme territoires d'actions pour des populations viables de loups. Néanmoins, ces zones protégées pourraient être incluses dans un réseau de plus grands territoires réservés aux loups et, dans les cas extrêmes, pourraient fonctionner comme des lieux de retraits temporaires pour une population menacée. Contrairement à la situation nord-américaine où les parcs nationaux et les territoires de vie sauvage peuvent servir de refuges et d'éventuels réservoirs, la conservation européenne de petites populations ne peut pas dépendre de la préservation de ce genre de territoires sauvages car il y en a trop peu. Aussi, la conservation doit-elle être basée plus sur une intégration du loup dans les activités humaines en fonction d'une étendue maximum autorisée par les économies locales. Cette philosophie est étrangère à la gestion du loup en Amérique du Nord mais elle peut être la seule approche possible pour l'avenir (Mech-1995).

Conflits hommes/loups

Les petites populations de loups du vieux continent ont été capables de résister autant qu'elles ont pu dans un environnement dominé par les activités humaines pour deux raisons essentielles : d'abord, les populations humaines locales ont toléré un certain niveau de déprédations et ont réussi à limiter les attaques de loups par les méthodes traditionnelles de gardiennage ; deuxièmement, les territoires d'actions des loups, relativement

inaccessibles, leur ont offert des possibilités de refuges. Aujourd'hui, les changements profonds apportés par les nouvelles économies productivistes ont participé à l'augmentation des dommages causés aux troupeaux. L'approche la plus rationnelle et la plus efficace pour atténuer la somme de ces déprédations a cependant rarement été appliquée d'une manière coordonnée. Une telle approche impliquerait au moins trois niveaux successifs : (1) la prévention des dommages en utilisant les moyens traditionnels de défense qui ont fait leurs preuves dans la protection du bétail (clôtures, chiens de garde, bergers...), (2) l'instauration d'un système de compensations aux éleveurs pour les dommages éventuellement commis, (3) l'élimination individuelle des loups causant des dommages à répétition.

En Europe, les deux premières composantes sont plus ou moins appliquées (malgré le coût qu'elles représentent) ou en voie de l'être (malgré leurs insuffisances) dans les pays où les loups reviennent. Mais la troisième composante n'a jamais été appliquée, principalement à cause de la forte opposition des groupes de défense de l'animal.

Le retour de nuit des troupeaux à l'enclos, les chiens de garde et la présence de bergers sur les estives demeurent, quoi qu'il en soit, une solution utile et efficace dans la mesure où les méthodes traditionnelles d'élevage le permettent et où cette solution a, de plus, et depuis longtemps, démontré que les déprédations pouvaient être sérieusement réduites quand elle était acceptée et bien utilisée. Il est cependant dommage que la détermination des éleveurs à la mettre en place rencontre encore trop de refus de principe et implique la nécessité d'une « paperasserie » encore trop conséquente (Blanco-1990, Fritts-1992). Il semble toutefois que les lourdeurs de la mise en place de ces mesures (financement et surveillance) tendent à orienter la prévention vers la solution la plus facile de tuer les loups malgré les compensations versées, c'est en tout cas la tendance prise en Amérique du Nord, lorsque l'importance d'une population de loups la rend apparemment moins vulnérable (Fritts -1992).

En Europe principalement, la gestion des déprédations se heurte en outre au problème des subventions versées par l'Union européenne et les gouvernements aux éleveurs, chaque mouton étant en effet déjà directement subventionné pour au moins 60% de sa valeur (82% en Norvège et en Suisse) (Savelli-1998). Cette anomalie financière a au moins pour conséquence de déresponsabiliser l'éleveur vis à vis de la prévention des risques et de la notion même de propriété de l'animal qui, de fait, semble plus appartenir à la communauté qu'à l'éleveur lui-même.

Un autre type de conflit entre hommes et loups qui peut avoir de sérieuses conséquences sur la conservation concerne les interactions directes que l'espèce animale peut avoir sur l'espèce humaine (Linnell-2002). En 1996 et 1998, deux incidents se sont produits dans un parc national du Canada ouvert aux randonneurs dans lequel « l'habituation » des loups aux personnes et aux reliefs de leurs repas ont pu provoquer des rencontres dangereuses voire des morsures sur des enfants. En Inde, Une étude de Shahi (1983) rapporte que des loups ont pu manger des corps humains sur des sites de crémation et que d'autres loups avaient attaqué des enfants dans des régions reculées et pauvres. Il est alors évident que de tels faits, avérés ou non, peuvent retarder d'autant des efforts de conservation d'une espèce jugée aussi dangereuse même si les circonstances de ces incidents sont passées sous silence (Mc. Nay-2002).

Habitat et restauration des populations de proies

Le plan de conservation des loups en Europe a également eu à s'attaquer au problème clé de la reconquête de l'environnement. En Italie et au Portugal par exemple, cela a signifié la réintroduction des proies originales du loup telles que le chevreuil et le cerf, là où ces espèces avaient été exterminées par une exploitation humaine intensive (Boitani-1992). Une seconde action importante de la restauration de l'habitat devrait être maintenant le contrôle des chiens errants retournés, ou non, à l'état sauvage. Ces animaux, parfois même hybrides loups/chiens, sont une concurrence déloyale pour les loups dans la mesure où ils occupent le même espace et se nourrissent de la même nourriture.

Cependant, toutes les tentatives de contrôle des chiens semblent vouées à l'échec, du moins dans les pays méditerranéens, à cause de l'amplitude du problème et de son ancrage culturel et affectif (Boitani-1995).

Recherche et contrôle

Le contrôle du statut des petites populations de loups pourrait être un des éléments essentiels de leur conservation. La recherche scientifique ne peut certes pas apporter la somme d'informations fournie par les plus grandes populations, néanmoins, les résultats obtenus sont extrêmement utiles et suffisamment importants pour la compréhension des besoins de ces petites populations ainsi que pour leur capacité d'adaptation à vivre dans l'environnement immédiat des populations humaines (Vilà et Castroviejo-1993, Boitani et Ciucci-1993).

Gestion de la reconquête des territoires

Les raisons de la promotion du retour des loups sont éthiques, biologiques, génétiques, économiques et culturelles. Il existe cependant deux autres raisons pour lesquelles la reconquête des territoires par le loup doit être contrôlée : **(1)** les loups se dispersant dans des zones agricoles ou urbanisées augmentent sans aucun doute la possibilité de conflits avec les hommes ; **(2)** tous les moyens de prévention des déprédations sur le cheptel sont difficiles à mettre en place et sont coûteux. De forts niveaux de conflits ne sont évidemment pas viables et risquent de menacer la conservation dans son intégralité.

Après avoir débattu des possibles alternatives, Mech, Fritts et Nelson (1996) ont suggéré que là où les populations de loups s'étendent, le contrôle légal restera l'ultime moyen de diminuer les dommages susceptibles d'être causés au cheptel. Sans un contrôle limitatif permanent, les populations de loups ont la capacité de récupérer rapidement des niveaux de populations volontairement réduits, cependant, les contrôles doivent être basés sur un principe de zonage pour permettre la persistance de populations viables protégées (Mech-1979, Boitani-1982, Clarkson 1995).

En Amérique du Nord, les grands parcs nationaux sont mieux adaptés qu'en Europe pour protéger les loups. Leurs grandes tailles et l'absence de principe d'activités humaines permettent à ces zones de jouer un rôle essentiel dans la conservation des loups, particulièrement en tant que réservoirs pour la reconquête. Néanmoins, les populations de loups finissent par déborder les limites de la zone protégée et se dispersent dans les zones voisines, présentant alors les mêmes problèmes que précédemment et obligeant aux mêmes compromis.

Les oppositions publiques les plus fortes à l'égard du contrôle des populations de loups sont venues des groupes de protection et de défense du prédateur. Tandis que certains se plaignent du manque d'équilibre de la gestion, les groupes les plus radicaux ont souvent échoué dans la compréhension et la prise en compte de la biologie du loup (taux d'accroissement d'une population, taux de dispersion, adaptabilité écologique...) et des effets potentiels de la présence de l'animal sur les économies locales (Voir Fritts et autres-chap. 12). Mech (1998) pense que c'est une erreur aujourd'hui de s'opposer systématiquement à une gestion du loup en retardant les interventions létales jusqu'à ce qu'elles deviennent inévitables et engageant alors, en fin de compte, à tuer beaucoup plus de loups.

La gestion des déprédations susceptibles d'être commises semble être la seule voie possible pour permettre aux loups de reconquérir convenablement, et de façon soutenue, de plus grands territoires en Europe ou ailleurs, plus à l'Est, là où leur survie doit être coordonnée avec les activités humaines pour minimiser les conflits qui risquent de se produire (Boitani et Fabbri-1983). Cela est également vrai pour l'Amérique du Nord, là où les conditions environnementales changent, et même si existe toujours une différence d'échelle de grandeur avec les territoires européens.

Plans de reconquête aux USA

Avec la promulgation de « l'Acte des espèces en danger » de 1976, les agences fédérales américaines ont été chargées de restaurer les espèces menacées, ou en voie de disparition, jusqu'au moment où elles pourront être enlevées de cette liste après reconstitution de leur population. Des équipes furent ainsi mises en place dans trois régions (le nord des Montagnes Rocheuses, le sud-ouest et le centre-sud) pour prendre en charge la restauration des populations de loups des Rocheuses, du Mexique et de Caroline du Nord. Un autre plan fut également consacré au niveau étatique au Minnesota et au Wisconsin.

Pour le loup des forêts du Minnesota : Ce fut le premier plan à entrer en action en 1975, avant qu'il ne soit revu en 1990. Ce plan prévoyait à l'origine l'augmentation de la population de loups du Minnesota jusqu'à un minimum de 1250 individus et le rétablissement d'une seconde population d'au moins 100 loups sur cinq ans dans le Wisconsin et le Michigan. Il identifiait quatre lignes directrices pour une reconquête à long terme au travers : **(1)** de vastes

territoires sauvages avec une faible densité humaine, **(2)** un sondage d'opinion pour une gestion écologique, **(3)** une disponibilité de proies sauvages appropriées et **(4)** une documentation publique sur l'écologie du loup (USFW-1992).

Les résultats obtenus par ce plan ont largement dépassé les objectifs souhaités puisqu'à ce jour, la population pour les trois Etats du Minnesota, du Wisconsin et du Michigan se situe à plus du double des prévisions originales et il est même question de proposer la mise en place du processus de « délistage » du loup de la liste des espèces en danger. Ce succès a marqué une avancée significative de la gestion en mettant en place des normes, des objectifs et des méthodes qui se sont avérées réalisables et fiables. Il n'a pas pour autant fait cesser le débat de la conservation du loup ni le braconnage (Peterson-1986).

Pour le loup des Rocheuses : Le plan de reconquête fut approuvé en 1980 puis révisé en 1987 pour définir la nécessité de la présence d'au moins dix couples reproducteurs dans le N.O. du Montana, le parc Yellowstone et le centre de l'Idaho pour trois années successives (USFW-1987). De fait, c'est la colonisation naturelle en provenance du Canada vers le Montana qui fut le déclencheur du plan de restauration dans la mesure où : **(1)** l'événement du retour naturel fut, dans un premier temps, jugé comme la meilleure méthode de réintroduction (Ream-1991) et **(2)** dans celle où la réintroduction de loups dans le Yellowstone et le centre de l'Idaho n'était finalement qu'un coup de pouce pour accélérer le phénomène. Là encore, la réussite du plan de réintroduction a pu être estimée comme un succès.

Pour le loup du Mexique : Considéré comme disparu de son environnement aux USA dès 1970 alors que quelques observations occasionnelles (non vérifiées) étaient notées au Mexique (Carrera-com. perso.), la sous-espèce *Canis lupus Baileyi* fut enregistrée comme « espèce menacée » en 1976. Entre 1977 et 1980, quatre loups mâles et une femelle gestante furent capturés au Mexique et déplacés vers les USA pour établir un programme de reproduction en captivité (Parsons et Nicholopoulos-1995). Le principal objectif du plan de reconquête, approuvé dès 1982, était de maintenir le programme de reproduction en captivité puis de rétablir une population sauvage se suffisant par elle-même d'au moins 100 loups.

Cette restauration est actuellement en bonne voie avec une population croissante en Arizona et dans le Nouveau Mexique. Une initiative privée proposée par la fondation « Turner » espère pouvoir relâcher des loups sur une vaste propriété dans le Nord du Nouveau Mexique (Phillips-com. perso.) pour participer à l'effort de restauration. Comme pour les loups réintroduits dans le Nord des Rocheuses, les loups du Mexique ont été désignés en tant que « population expérimentale non essentielle » pour permettre une gestion plus souple.

Gestion des populations de loups abondantes

Exploitation non contrôlée

Durant des centaines d'années, la plupart des populations de loups ont été gérées (ou décimées) sans aucune planification des périodes, des territoires ni des méthodes utilisées, ainsi que sans aucun contrôle des effets de cette « exploitation » (ou gestion). Actuellement, les populations de Russie, tout comme la plupart de celles du Canada, sont chassables et exploitées en toute saison, en tout endroit et par tous les moyens (Bibikov-1985, Hayes et Gunson-1995). Pourtant, cette approche ne semble pas avoir été préjudiciable à ces populations. La même absence de politiques et de règlements caractérisait, il y a peu, la gestion des loups dans beaucoup de républiques de l'ancienne URSS et en Roumanie où la chasse au loup, y compris l'élimination par usage de poisons, était autorisée toute l'année (Ionescu-1993). La situation est semblable en Turquie, en Mongolie, en Chine, en Arabie Saoudite et dans la région s'étendant entre la Syrie et le Pakistan. Les populations de loups de ces pays, bien que survivant plutôt dans des zones désertiques, ne semblent pas pouvoir supporter encore longtemps ce type d'exploitation aveugle et tendent de ce fait à se réduire.

Statut de gibier

Dans quelques autres pays, comme en Alaska, le loup est simplement considéré comme une espèce gibier. Ce fut également le cas en Pologne pendant de nombreuses années où, avec une population estimée à 900 loups, le quota de prises était fixé à 110 individus (Bobek-1993). Aujourd'hui, les loups sont officiellement protégés et une augmentation de la population est attendue. C'est actuellement aussi le cas en Espagne où le quota de prises dans les six provinces du Nord est fixé à 20% de la population (Blanco-1992). Cependant, ce mode de gestion par

élimination directe est fortement contesté par les protectionnistes les plus radicaux qui en appellent à une réduction du quota et à une meilleure application de la loi face au braconnage qui s'ajoute de fait à l'élimination officiellement autorisée.

Les autorités estiment quant à elles que la protection des quelques 2.000 loups recensés en Espagne ne peut être rationnellement proposée car une augmentation de la population ne serait plus supportable pour l'économie rurale locale. Selon Blanco (1992), chaque loup en Espagne cause en moyenne pour 500 euros de dommages par an et ces dommages surviennent même dans les régions où les proies sauvages sont apparemment en nombre suffisant ; ce que ne supporte pas l'opinion publique rurale dont les avis sont plutôt, en la circonstance, défavorables au prédateur.

Politique active et plans de gestion

Les plans de gestion du loup mis en place en Alaska et au Canada entre 1960 et 1970 ont été à plusieurs reprises largement médiatisés, la controverse augmentant lorsqu'un plus grand sentiment protectionniste a conduit l'opinion publique à s'interroger sur les méthodes classiques de gestion qui la divisaient entre l'acceptation et le refus de considérer les actions gouvernementales comme profitables au seul groupe social des chasseurs.

En Alaska (6 à 7.000 loups), et au Canada (50 à 60.000 loups), le loup est classé comme gibier avec de longues saisons de chasse et de trappage ouvertes, souvent sans aucune limite de prises (Stephenson-1995, Hayes et Gunson-1995). La situation la plus extrême étant celle de l'Alberta et de l'Ontario où des propriétaires terriens peuvent, sans la moindre licence, tuer des loups à volonté sur leurs terrains à n'importe quel moment de l'année. La chasse aérienne a été interdite en Alaska depuis 1972 pour être remplacée par une procédure permettant d'observer et de harceler les loups depuis les airs puis de les tuer après avoir posé l'appareil au sol. Cette procédure est difficile à contrôler et, associée aux limites libérales de prises et à la possibilité d'œuvrer sur de vastes étendues, peut réduire de façon significative les densités locales de loups dans les zones de forêts clairsemées (Van Ballenbergh-1991).

Les loups de ces régions ne sont généralement pas contrôlés pour les déprédations commises sur un cheptel quasi inexistant mais le ministère de la Pêche et de la vie sauvage a réalisé au moins cinq programmes de contrôle dans le but de diminuer la prédation sur les orignaux au profit de la « vie sauvage » et des chasseurs. Alors qu'environ 1.400 loups étaient éliminés chaque année jusqu'en 1986, les programmes de contrôles semblent avoir réduit les prises officielles au niveau de 100 à 150 loups par an par la suite et ni les loups ni les ongulés n'ont risqué l'extinction.

Au Canada, le pourcentage estimé de loups pris chaque année (principalement par trappage) varie d'une région à l'autre de 4 à 11% et a décliné de 40% entre 1983 et 1990. Ces taux de prises ne limitent quasiment pas les populations sauf peut-être le long des territoires Sud de leur distribution où a lieu justement la plus grande partie de l'exploitation dont ils sont l'objet (Theberge-1991). La plupart des provinces contrôlent les loups pour cause de déprédations sur le bétail à une moyenne d'environ 240 individus par an (entre 1986 et 1991) ; de plus, la Colombie Britannique élimine environ 120 loups par an et le Yukon environ 40 par an dans le but de favoriser l'augmentation du nombre d'ongulés destinés à la chasse (Hayes et Gunson-1995). Cependant, malgré des plans de gestion apparemment bien étudiés et une participation publique significative dans l'élaboration de ces plans, une forte opposition basée sur des principes éthiques s'est élevée contre ces schémas de contrôle.

Le contrôle intensif des loups dans ces conditions semble être toutefois aujourd'hui en train de décliner, du moins quant à l'information qui en est donnée. De nouvelles techniques sont proposées telles la stérilisation chirurgicale ou d'autres moyens non létaux d'effarouchement mais toutes sont loin de fournir une alternative à la méthode classique d'élimination (Spence-1999). Des solutions à cette impasse nécessiteront des concessions des partis en cause et d'autres négociations encore sur l'intérêt de savoir où et quand des loups auront à être gérés, et de quelle façon.

Gestion des réactions publiques

Etant donné que la gestion des loups est généralement fort controversée dans ses solutions actuelles d'élimination directe, ce sont les réactions publiques qui vont devoir être prises en compte d'une manière différente (Zimen et Boitani-1979, Ginsberg et Mc. Donald-1990, Fritts-1995, Thiel et Valen-1995, Mech-1995). Certains

professionnels de la gestion croient qu'il est crucial de tenir compte des réactions de l'opinion publique pour la conservation du loup alors que d'autres pensent que la gestion des réactions publiques est une opportunité que les gestionnaires n'ont pas les moyens de manquer (Nie-2003). En tout cas, la question est rarement ignorée et doit être analysée au travers de deux étapes distinctes. La première est d'analyser les attitudes humaines et les attentes, la seconde est de gérer ces attentes pour atteindre les objectifs de la gestion.

Les études analytiques des comportements humains envers la vie sauvage se sont principalement développées aux USA et le loup n'a pas manqué d'en être un support fréquent. Le premier résultat que l'on puisse en tirer révèle combien les comportements humains sur le sujet loup sont différents et variés selon la région, la profession, l'âge et l'éducation des personnes, la proximité d'un l'habitat naturel ou encore d'autres paramètres sociaux et économiques. La connaissance de ces attitudes a été ainsi utilisée pour mettre en place des projets de conservation, par exemple, la proposition de réintroduction de loups dans le Yellowstone qui fut soutenue par l'avis favorable des résidents locaux et les visiteurs du parc non-résidents (Mc. Naught-1987).

Il ne semble pas cependant y avoir une approche standard pour inclure l'opinion publique dans les décisions de gestion. La première en tout cas consiste à l'informer du projet mis en route (Gilbert-1964). Boitani et Mech (1992) en soulignent l'importance. Intégrer ensuite l'avis public dans le cadre des choix à faire implique la participation des principaux détenteurs des divers intérêts sur deux considérations principales : la première postulant que la démocratie nécessite cette participation publique, la seconde que l'implication publique est une bonne solution pour chercher à réconcilier les controverses (Thiel et Valen-1995). Plusieurs tentatives ont été faites pour se servir de ce processus avec des résultats différents. Alors que la tâche des agences gouvernementales est de faciliter le consensus parmi les groupes d'intérêts en les informant des données techniques de base, le rôle des organisations pro-loups et anti-loups est à la fois légitime et fondamental, même si leurs argumentations sont extrêmes. Cette approche semble bien être le seul cadre où les conflits biologiques et sociaux peuvent se résoudre.

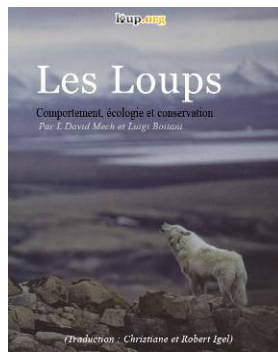
CONCLUSION

Les loups et la conservation du loup ont des significations différentes pour des personnes différentes mais ne laissent personne dans l'indifférence (Mech-1970). L'éventail de l'opinion publique à propos du loup va du fait de le considérer comme une vermine à détruire à celui d'en faire un symbole de la conservation de la nature. Le loup lui-même, en fait, l'animal réel, montre une telle souplesse d'adaptation et une telle complexité de comportements que les scientifiques, malgré les nombreuses recherches déjà faites et celles encore plus coûteuses qu'il reste à mener, ont encore beaucoup à apprendre sur lui. Il ne peut donc y avoir une solution unique à sa conservation, applicable dans tous les contextes écologiques et sociaux.

Au début des années 1970, D. Pimlott (1975), un pionnier de la conservation du loup aux USA, affirmait que la politique de conservation à mener ne pouvait qu'être le reflet de l'équilibre de la pluralité des points de vue véhiculés sur le loup. Trente ans plus tard, et après beaucoup de recherches et de débats menés par de nombreux biologistes, sociologues et autres militants du monde entier, nous suggérons que découvrir cet équilibre est possible seulement à un niveau local de la présence de l'animal. Des traités internationaux et des textes gouvernementaux peuvent et doivent offrir une structure globale institutionnelle et législative, mais, une conservation utile, efficace et sérieuse ne peut être mise en œuvre sans la participation de tous les acteurs concernés.

Ce que l'histoire nous enseigne est que les loups ont été anéantis avec une relative facilité des plus grands territoires. Elle nous enseigne aussi la formidable capacité de résilience de l'espèce et son aptitude à récupérer partout où une chance lui est donnée de le faire. Les hommes ont donc le pouvoir technique de décider du destin du loup. L'époque actuelle lui est heureusement favorable et probablement que cela va se poursuivre dans l'avenir. La clé de sa conservation sur le long terme dépendra seulement du degré de tolérance et de rationalité que les humains seront capables de réunir. La tolérance peut signifier que les loups seront totalement protégés dans certaines régions, interdits dans d'autres ou encore, contrôlés dans d'autres. Cela peut vouloir dire aussi que les loups pourront continuer à chasser et à vivre de proies de grande taille sur des territoires non pollués, tuer parfois des animaux d'élevage dans certains endroits ou vivre dans des territoires marginaux de la vie sauvage.

En tant qu'espèce, le loup sait comment se débrouiller avec tout ça ; l'espèce humaine a encore beaucoup à apprendre de lui.



CONCLUSION

L.D. Mech et L. Boitani

Les loups peuvent vivre presque partout dans l'hémisphère Nord mais presque partout où ils le font, ils sont un problème.

Dans les vastes espaces de la toundra arctique ou dans le désert arabe, dans la périphérie des villes européennes ou dans la sécurité d'un parc national américain, sur les terrains pauvres de l'Inde ou dans les montagnes de la riche Norvège, les loups attirent toujours l'attention des hommes.

Les loups sont un élément important de nombreux écosystèmes et sont souvent considérés comme des créatures charismatiques dans la plupart des cultures humaines. Ils polarisent l'opinion publique et sont, de ce fait, un sujet récurrent. Si nous regardons seulement 60 ans en arrière la première monographie de Young et Goldman (1944) ou encore, il y a seulement 30 ans, l'étude faite par D. Mech (1970), nous constatons qu'à la fois, la connaissance scientifique du loup et les comportements humains envers lui se sont considérablement améliorés. Le loup en a bénéficié, il est devenu un protagoniste et un symbole de la façon dont la société occidentale perçoit aujourd'hui la nature et sa préservation. Cependant, une grande part de cette amélioration et à mettre en parallèle avec la distance croissante qui existe entre la perception urbaine et la perception rurale de l'environnement, la plupart des changements d'opinion s'opérant dans la population urbaine.

Ces changements ont été utiles en renversant certaines tendances négatives de la conservation telles que le déclin général de la faune ou la disparition de certaines petites populations dérangeantes de loups. Ils ont cependant conduit à une idéalisation de la nature et ont probablement participé à fausser la perception et le dynamisme de son fonctionnement. Pour résumer cette tendance par rapport aux loups, plus de gens en sont devenus partisans mais le nombre de ceux qui comprennent son contexte écologique a diminué. De l'excès d'un loup identifié néfaste qu'il faut tuer, nous sommes passés à l'excès d'une surprotection revendiquée. Nous sommes maintenant face au difficile défi de réorienter le soutien pour la conservation vers une perception plus rationnelle et contextuelle dans laquelle le loup, mais également les intérêts légitimes de l'homme, doivent être pris en compte.

Après des décennies de luttes et de plaidoyers pour la conservation du loup qui ont conduit à la mise en place de nombreux plans de reconquête, et autant de mesures de protection, il est maintenant nécessaire de commencer à défendre l'idée d'un compromis entre les intérêts humains et les intérêts de l'animal. La recherche scientifique joue un rôle particulier dans ce processus car elle offre une base commune, rationnelle et solide. Cependant, les efforts de cette recherche et les moyens dont elle bénéficie pour la gestion et la conservation présentent deux handicaps : d'une part, la majorité de ces efforts nous vient essentiellement d'Amérique du Nord et n'est pas forcément transposable partout ; d'autre part, en Europe, nous avons vu se mettre en place des actions de gestion prises sans aucune considération appropriée aux données existantes et manquer ainsi une précieuse opportunité d'éloigner la conservation d'une confrontation entre des groupes de pressions opposés.

Nous avons besoin de trouver d'autres moyens plus efficaces pour aider ceux qui ont à prendre les décisions politiques à s'informer des données disponibles puis à orienter leurs choix de gestion vers des compromis acceptables par tous. Au sens le plus large, la société humaine sera bénéficiaire d'une utilisation accrue et d'une plus grande familiarisation avec les données scientifiques, particulièrement au sujet du loup qui a été tout autant idéalisé que mal compris comme peu d'autres espèces l'ont été.

Dans les chapitres précédents, nous avons débattu des raisons historiques de poursuivre le combat de la conservation et de la gestion des populations de loups ainsi que de la reconnaissance de leur extraordinaire capacité d'adaptation biologique et écologique. Malgré une quantité remarquable de données scientifiques disponibles et une bibliographie dense d'études et de comptes rendus des problèmes de gestion posés, il est toujours aussi difficile de définir des orientations générales sur la meilleure façon de gérer des conflits d'intérêts. La seule conclusion que l'on pourrait en tirer c'est que chaque cas est unique et particulier.

Nous, et beaucoup de nos collègues dans le monde, avons été impliqués pendant des années dans la gestion du loup, et chaque fois, ce fut une histoire différente, une combinaison locale unique des comportements humains face à l'écologie de l'animal. Pas plus qu'il n'existe une solution unique présentable à chaque cas particulier, il n'existe pas non plus de recette spécifique pouvant conduire à une solution. Le loup a prouvé depuis longtemps qu'il était un défi permanent et obstiné pour les responsables des décisions politiques, partout et de tout temps ; la raison principale n'étant pas tant la somme des conflits que le fort niveau d'émotion présent dans toutes les confrontations.

Les difficultés rencontrées pour naviguer entre les nombreuses positions des investisseurs, des militants, de l'opinion publique ainsi que des responsables politiques ont été débattues ailleurs. Cependant, comme nous sommes arrivés à un stade réussi de la gestion du loup dans laquelle des petites populations ont été restaurées et de nouvelles établies, nous pouvons peut-être nous servir de ces expériences pour rechercher une base commune définissant l'avenir de cette gestion. Si l'Amérique du Nord peut revendiquer les meilleures bases de données, l'Europe et l'Asie nous offrent des exemples vivants de la facilité avec laquelle des populations de loups réussissent à se développer à proximité des zones à forte densité humaine. Le besoin existe aujourd'hui de revoir la philosophie de la conservation pour ces prochaines décennies. Si la guerre était plus ou moins justifiée dans le passé pour renverser les tendances négatives de la conservation, nous avons à trouver pour l'avenir la stratégie d'un nouveau mode de coexistence entre hommes et loups.

Le premier point de cette stratégie devra être la remise en cause du vieux préjugé que les loups ont essentiellement besoin de la vie sauvage pour vivre. Naturellement, dans les zones d'une écologie idéale, les loups sont exposés à l'éventail complet des conditions naturelles libres de toute influence humaine. Ces territoires doivent rester la composante essentielle d'une plus large stratégie de conservation, mais le concept que la survie des loups ne passe que par l'existence de ces vastes territoires est dépassé. Si les loups se débrouillent très bien dans ces espaces sauvages, ils sont aussi capables de vivre à proximité de terrains agricoles surpeuplés, à la périphérie des agglomérations. L'idée que les loups vivant dans ces conditions écologiques différentes ont une vie dégradée est anthropocentrique et le produit d'une vision stéréotypée de la nature. Ce concept est d'ailleurs souvent utilisé pour justifier l'éloignement des loups des régions habitées comme pour les sauver d'une vie dégénérée mais en fait, il tend à empêcher les loups d'exploiter une autre niche écologique.

En second lieu, nous avons besoin d'accepter tout à fait que les loups et les hommes puissent vivre une coexistence intégrée sur un même territoire plutôt que d'avoir à être séparés pour toujours dans des zones attribuées aux uns et aux autres. De nombreux exemples de loups vivant dans des environnements à usages multiples peuvent être trouvés au travers de presque tous leurs territoires d'action en Europe, au Moyen Orient, en Asie et même en Amérique du Nord. Des solutions locales appropriées pour conserver l'intégration dans des limites supportables doivent certes être trouvées, mais une stratégie générale doit être maintenue, du moins dans les endroits autres que les grands espaces sauvages, dont la préservation face à l'envahissante présence humaine peut bien être la seule option que nous ayons pour l'avenir du loup, et de beaucoup d'autres espèces d'ailleurs.

Troisièmement, nous avons besoin d'une évolution de notre modèle de conservation à long terme en l'orientant d'un succès mesuré en terme de nombre de loups vers la réussite d'une expansion des territoires. Demander que la population de loups soit autorisée à s'accroître n'est pas seulement un but erroné de la conservation mais également une tactique qui va à son encontre et un échec à court terme.

Il est stratégiquement préférable de promouvoir l'expansion du territoire d'action des loups et d'accepter la réduction des conflits par une élimination planifiée et contrôlée plutôt que par un braconnage non contrôlé. La protection totale des loups vivant à proximité d'installations humaines conduit plus ou moins tardivement à un surplus de loups tués, légalement ou non. S'opposer au fait de tuer des loups implique d'accepter que tous les loups seront probablement éloignés de ces territoires alors qu'accepter un certain contrôle leur permettra d'avoir de plus grands espaces (Mech-1995). Cette vision nécessite une évolution dans la manière dont les loups sont perçus par les gens qui considèrent chaque loup comme un symbole de la bataille pour la conservation ou comme un animal ayant des droits spéciaux parmi toutes les autres espèces.

Quatrièmement, nous aurons à faire un effort supplémentaire à tous les niveaux de la gestion pour garder l'objectivité des données scientifiques séparée de nos liens émotionnels envers les loups. Trop souvent, les confrontations mélangent les deux. Certes, les deux aspects sont importants mais ils appartiennent à deux étapes différentes du processus de négociations qui conduit aux décisions finales. Les scientifiques sont particulièrement ombrageux sur cette question car ils sentent qu'ils pourraient souvent perdre leur crédibilité s'ils agissaient également comme des avocats de la conservation. Or, ils sont moralement obligés d'être ces avocats pour la conservation de l'espèce qu'ils sont en train d'étudier (Bekoff-2001), leur connaissance de l'écologie et leur entraînement au sens critique font d'eux une force irremplaçable pour informer et faciliter les décisions des autres participants. En défendant la conservation, ils doivent continuellement s'évertuer à séparer leurs sentiments de leur recherche et de leur connaissance objective.

Enfin, cinquième et dernier point de la stratégie pour affirmer que les méthodes de gestion devraient être indépendantes de la prospérité de la société. Le résultat de la conservation ne peut pas en effet dépendre de la somme d'argent qu'un pays est disposé à verser pour soutenir une action envers les loups mais doit être la réponse à une acceptation philosophique de la coexistence homme/loup. La récente reconquête territoriale de plusieurs populations de loups en Europe et en Amérique du Nord a apporté une grande variété de réponses au niveau local. Chaque type de société a son propre éventail de moyens techniques et culturels pour mener à terme une gestion rationnelle et peut opter pour des méthodes traditionnelles et modernes dans le but de diminuer le préjudice causé en même temps qu'accroître le niveau de tolérance envers ce préjudice, et donc envers les loups. Pourtant, quelle que soit la réussite de ces stratégies, elle dépendra plus souvent des facteurs sociaux et politiques que des moyens techniques. La conservation du loup a trop souvent tendance à mettre l'accent sur la seule gestion sans s'intéresser aussi au reste de l'environnement dans lequel il vit. Or, elle serait sans doute mieux réalisée dans une approche holistique (globale) des autres composantes de l'écosystème plutôt qu'en tant que population isolée d'une espèce spécifique.

Le défi de la conservation du loup auquel nous aurons à faire face dans les prochaines décennies sera de revoir les manières de faire accepter les efforts à produire pour la réaliser. Dans un passé récent, le loup a été labellisé comme étant l'emblème d'une espèce, un symbole de la protection, un indicateur de la vie sauvage ou encore comme la clé de voûte de l'écologie pour les plus radicaux. Certains des auteurs des chapitres précédents ne sont pas d'accord entre eux mais nous pensons malgré tout que les arguments avancés ne desservent aucune de ces représentations (Linnel-2000). Une espèce emblématique est généralement une attraction pour une large public or, le loup n'est pas le bienvenu partout. A quelques exceptions près, le monde rural le rejette et s'oppose à sa présence, aussi apparaît-il comme symbole de poids dans les mouvements écologistes dans la société d'abondance urbaine qui contient beaucoup de groupes de pression.

Les loups ne sont en aucune façon une espèce modèle (c'est à dire une espèce située généralement en haut de la pyramide écologique dont la conservation entretient nécessairement celles du reste de la chaîne) en ce sens qu'ils peuvent très bien vivre d'une variété de ressources alimentaires et dans des zones appauvries en proies. Ils ne sont pas non plus essentiels pour la présence d'autres espèces (les populations d'herbivores sont florissantes sur des territoires dépourvus de loups). Et, étant trop généralistes, ils ne sont pas nécessairement de bons indicateurs de la qualité de l'habitat ni de la présence écologique d'une chaîne trophique parfaite.

Les « étiquettes » appliquées ci-dessus au loup ont été très utiles dans de nombreuses circonstances pour contribuer significativement à la reconquête de nouveaux territoires dans le monde. Elles le seront encore à l'avenir mais il faudra être conscient qu'elles sont des « raccourcis favorables » à tendance émotionnelle forte ne concernant qu'une part de la population mondiale. Dans un avenir proche, quand le problème principal de la conservation ne sera plus qu'affaire de gestion des petites populations plus proches de nous, nous aurons besoin d'abandonner

momentanément l'utilisation de labels inappropriés et de nous tourner vers des concepts plus substantiels et des solutions plus pragmatiques.

Une telle approche sera particulièrement sensible lorsqu'il s'agira de présenter l'utilisation de moyens de contrôle aussi impopulaires que le zonage, le délistage des listes protectionnistes ou le contrôle légal des populations. Nous aurons alors besoin de changer les valeurs, les stratégies et les techniques de la conservation en proposant l'utilisation de différents mécanismes pour la résolution des conflits et les prises de décision. Les échelles spatiales et temporelles avec lesquelles nous avons pris en compte les actions de conservation dans ces trente dernières années ont besoin maintenant d'être étendues à des stratégies incorporées dans le long terme. Les réponses rapides données pour renverser les tendances négatives à des niveaux locaux devront être remplacées par des efforts attentionnés qui s'étendent aujourd'hui bien au-delà des frontières nationales.

Si nous renonçons à utiliser les anciennes symboliques du loup, nous pourrions repartir sur les bases réelles de sa conservation que sont la compréhension de sa biologie et l'acceptation de cette créature pour son esthétique intrinsèque et ses valeurs éthiques, même si cela signifie une certaine tolérance pour certains conflits inévitables.

Nous espérons que ce document participera à façonner cette nouvelle attitude envers le loup.

Appendice des espèces animales citées

Antilope cervicapre	<i>Antilope cervicapra</i>	Dohle	<i>Cuon alpinus</i>
Antilope saïga	<i>Saïga tatarica</i>	Elan	<i>Alces alces</i>
Belette	<i>Mustella ?</i>	Geai gris	<i>Perisoreus canadensis</i>
Bison d'Amérique	<i>Bison bison</i>	Glouton	<i>Gulo gulo (carcajou)</i>
Bison d'Europe	<i>Bison bonasus</i>	Hyène	<i>Hyenidae</i>
Bœuf musqué	<i>Ovibos moschatus</i>	Ibex	<i>Capra ibex</i>
Bovin domestique	<i>Bos taurus</i>	Lièvre arctique	<i>Lepus arcticus</i>
Blaireau d'Amérique	<i>Taidea taxus</i>	Lion d'Afrique	<i>Panthera leo</i>
Blaireau d'Europe	<i>Meles meles</i>	Loup à crinière	<i>Chrysocyon brachyurus</i>
Caribou (Renne)	<i>Rangifer tarantus</i>	Loup (Mexique)	<i>C. l. baileyi</i>
Castor	<i>Castor canadensis</i>	Loup gris	<i>C.l.lupus</i>
Cerf à queue noire	<i>Odocoileus hemionus</i>	Loup rouge	<i>C.rufus</i>
Cerf mullet	<i>Odocoileus hermionus</i>	Loutre	<i>Lutra canadensis</i>
Cerf porte musc	<i>Moschus moschiferus</i>	Lynx du Canada	<i>Lynx canadensis</i>
Cerf elaphe	<i>Cervus elaphus</i>	Lynx Pardelle	<i>Lynx pardicus</i>
Cerf à queue blanche	<i>Odocoileus virginianus</i>	Martre	<i>Martes americana</i>
Cerf Wapitti	<i>Cervus elaphus</i>	Mouflon	<i>Ovis musimon</i>
Chacal doré	<i>Canis aureus</i>	Mouton domest.	<i>Ovis aries</i>
Chamois	<i>Rupicapra rupicapra</i>	Mouton (Dall)	<i>Ovis dalli</i>
Chat domestique	<i>Felis domesticus</i>	Mouton bighorn	<i>Ovis canadensis</i>
Chevreuil	<i>Capreolus capreolus</i>	Ours brun	<i>Ursus arctos</i>
Cheval	<i>Equus caballus</i>	Ours polaire	<i>Ursus maritimus</i>
Chèvre domestique	<i>Capra hircus</i>	Ours noir	<i>Ursus americanus</i>
Chèvre des mont ^{agnes}	<i>capra caucasia (Europe)</i>	Petit panda	<i>Ailurus fulgens</i>
Chèvre des mont ^{agnes}	<i>Oremnos americanus</i>	Porc domest.	<i>Sus scrofa</i>
Chimpanzé	<i>Pan troglodytes</i>	Putois	<i>Mustela nigripes</i>
Chien des buissons	<i>Speotos venaticus</i>	Ragondin	<i>Myocastor coypus</i>
Chien domestique	<i>Canis familiaris</i>	Raton laveur	<i>Procyon lotor</i>
Chien viverin	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Renard arctique	<i>Alopex lagopus</i>
Condor de californie	<i>Gymnogyps californianus</i>	Renard roux	<i>Vulpes vulpes</i>
Corbeau	<i>Corvus corax</i>		
Coyote	<i>Canis latrans</i>		
Daim	<i>Dama dama</i>		
Dingo (Australie)	<i>Canis familiaris dingo</i>		

ONT CONTRIBUÉ À CET OUVRAGE

Chéryl S. Asa

Research Department
St Louis Zoo
1, Government Drive
St Louis MO 63110

Warren B. Ballard

Department of Range and Wildlife Management
Texas Tech University
Box 42125
Lubbock TX 79409

Luigi Boitani

Department of animal biology
University of Rome « La Sapienza »
Viale Università, 32
Rome, Italy 00185

Ludwig N. Carbyn

Canadian Wildlife Service
4999, 98 th Avenue 2nd Floor
Edmonton, Alberta
Canada T6B 2X3

Paolo Ciucci

Department of Animal biology
University of Rome
Viale Università, 32
Rome, Italy 00185

Jean Fitts Cochrane

US Fish and Wildlife Service
P.O. Box 668
Grand Marais, MN 55604

Steven H. Fritts

US Fish and Wildlife Service
P.O. Box 25486
Denver, CO 80225

Todd K. Fuller

Department of Natural Resources
University of Massachusetts
Amherst, MA 011003-4210

Rolf O. Peterson

School of Forest Resources
Michigan Technological University
Houghton, MI 4993

Fred H. Harrington

Psychology Department
Mt. St. Vincent University
Halifax, Nova Scotia
Canada B3M2J6

Robert D. Hayes

Box 5499
Haines Junction
Yukon, Canada YoB 1Lo

V. Gary Henry

206 Arrowhead
Asheville, NC 28806

Brian T. Kelly

USDA-APHIS
National Wildlife Center
Utah State University
Logan, UT 84322-5295

Terry J. Kreeger

Wyoming Game
Sybille Wildlife Unit
2362 Hwy. 34
Wheatland, WY 82201

L. David Mech

Department of Biology
University of Minnesota
1920 Fitch Avenue
St. Paul, MN 55108

Ronald M. Novak

2101 Greenwich Street
Fallas Church, VA 22043

Jane M. Packard

Department of Wildlife
Texas A & M University
College Station, TX 77843-2258

Robert O. Stephenson

Alaska Department of Game
1300 College Road
Fairbanks, AK 99701

Michael K. Phillips
Turner Endangered Species Fund
1123 Research Drive
Bozeman, MT 59718

Carles Vilà
Department of Biology
Uppsala University
Norbyvägen 18D
S-75236 Uppsala (Sweden)

Georges B. Rabb
Brookfield Zoo
3300 Golf Road
Brookfield, IL 60513

Robert K. Wayne
Biology Department
University of California
621 Circle Drive South
Los Angeles, CA 90024

Douglas W. Smith
US Park Service
Yellowstone Center for resources
P.O. Box 168
YNP, WY 82190

Suivent dans l'édition originale : 56 pages de références aux textes.
30 pages d'index des sujets traités.
7 pages d'index des auteurs.
2 pages de remerciements.

Ces pages ne sont ici ni traduites ni reproduites ici.

Il est donc conseillé de disposer également de la version originale ([disponible ici](#)).

Remerciements particuliers à Christiane et Robert Igel pour leur traduction initiale (décembre 2005) et aux nombreux internautes qui ont contribué à la réalisation de cet ouvrage - Mise en forme par loup.org

(Version 2 - décembre 2014)

