

# L'agressivité sexuellement dimorphique indique que les loups mâles se spécialisent pour la défense contre les autres groupes de loups

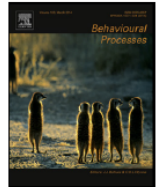
Behavioural Processes 136 (2017) 64–72



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Behavioural Processes

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/behavproc](http://www.elsevier.com/locate/behavproc)

Research paper

## Sexually dimorphic aggression indicates male gray wolves specialize in pack defense against conspecific groups



Kira A. Cassidy<sup>a,b,\*</sup>, L. David Mech<sup>c</sup>, Daniel R. MacNulty<sup>d</sup>, Daniel R. Stahler<sup>b</sup>, Douglas W. Smith<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Natural Resource Science and Management, 115 Green Hall, 1530 Cleveland Avenue N, University of Minnesota, St. Paul, MN, 55108, USA

<sup>b</sup> Yellowstone Wolf Project, PO Box 168, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY, 82190, USA

<sup>c</sup> U. S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711–37th St., S.E., Jamestown, ND, 58401-7317, USA

<sup>d</sup> Department of Wildland Resources, Utah State University, Logan, UT, 84322, USA

### Résumé

L'agression à l'encontre des groupes conspécifiques est fréquente chez les espèces grégaires et territoriales, telles que les loups gris (*Canis lupus*) sont les principales causes de mortalité naturelle. Chaque individu dans un groupe a probablement différentes mesures de **coûts** et **d'avantages** associés à une tâche de groupe, comme une attaque agressive sur un autre groupe, ce qui peut modifier sa motivation et son comportement. Nous avons observé 292 interactions agressives inter-pack dans le parc national de Yellowstone entre le 1<sup>er</sup> avril 1995 et le 1<sup>er</sup> avril 2011 (> 5300 jours d'observation) afin de **déterminer le rôle des deux sexes, et l'influence de la meute, de l'âge et d'autres traits sur l'agression**. Nous avons enregistré les comportements et les caractéristiques de tous les individus responsables d'interactions (n = 534 individus) et les individus qui ont participé à chaque étape (c.-à-d. poursuite, attaque, mise à mort, vol) de l'interaction. Dans l'ensemble, tous les loups étaient susceptibles de poursuivre leurs rivaux s'ils étaient plus nombreux que l'adversaire, suggérant que les meutes évaluent avec précision la taille de leur adversaire lors de rencontres et que les individus ajustent leur comportement en fonction de la taille relative de la meute. **Les mâles étaient plus susceptibles que les femelles de chasser les meutes rivales et les loups gris étaient plus agressifs que les loups noirs**. Les loups mâles et les loups de couleur grise ont également enregistré des niveaux de **cortisol** plus élevés que les femelles et les loups de couleur noire, ce qui indique un soutien hormonal pour un comportement agressif plus intense. En outre, nous avons trouvé une corrélation positive entre l'âge des mâles et la probabilité de chasser, tandis que la participation selon l'âge pour les femelles est restée constante. Le comportement de poursuite était influencé par le sexe des intrus isolés, les mâles étant plus susceptibles de poursuivre les intrus masculins. Cette différence de comportement suggère que les loups mâles et femelles peuvent avoir des stratégies et des motivations différentes lors d'interactions agressives entre les meutes liées aux systèmes d'accouplement de l'espèce. Une division du travail entre les membres de la meute concernant la défense des ressources et des territoires suggère une sélection pour des traits spécifiques liés à l'agression comme une réponse adaptative à la compétition intense entre les groupes conspécifiques.

### INTRODUCTION

La défense territoriale collective est courante chez les mammifères sociaux (par exemple les lions africains [*Panthera leo*] Heinsohn, 1997, Mosserand Packer, 2009, les chimpanzés [*Pan troglodytes*] Wilson et Wrangham, 2003, les loups gris [*Canis lupus*] Mech et Boitani, 2003; les lémurs [*Propithecus verreauxi*], Koch et al., 2016, les hyènes [*Crocuta crocuta*] Henschel et Skinner, 1991, Boydston et al., 2001) avec une

agression définissant de nombreuses interactions intergroupes. Chez certaines espèces, ces rencontres mènent à une part importante de mortalité naturelle (Mech, 1977, Mech, 1994, Creel et Creel, 1998, Murray et al., 2010, Cubaynes et al., 2014). Bien que les études de groupes soient souvent examinées par rapport à l'évaluation individuelle (McComb et al., 1994; Bonanni et al., 2011; Furrer et al., 2011), quelques études ont examiné la composition des groupes et

les rôles de certains individus durant les interactions intergroupes (par exemple, les chimpanzés Wilson et al., 2001, Wilson et al., 2012, les macaques Japonais [*Macaca fuscata yakui*] Majolo et al., 2005, les babouins [*Papio anubis*] MacCormick et al., 2012, les loups gris, Cassidy et al., 2015).

Des différences d'agressivité entre les mâles et les femelles ont été démontré chez de nombreuses espèces (par exemple, les chiens domestiques sauvages [*Canis familiaris*] Pal et al., 1998, les hyènes brunes [*Hyaena brunnea*] Mills, 1983, les lions africains McComb et al., 1994; Doolan et Macdonald, 1996, les hyènes tachetées Boydston et al., 2001 et chimpanzés Wilson et al., 2001). Les individus d'un groupe vont probablement **investir** dans un comportement territorial agressif en fonction du coût individuel potentiel ou **profiter** de la défense territoriale du groupe (Milinski et Parker, 1991, Pusey et Packer, 1997, Boydston et al., 2001). **Le comportement dimorphique sexuel au cours d'interactions agressives avec des groupes rivaux, suggère que les sexes ont des coûts et des avantages différents tels que des changements dans les possibilités de reproduction** (Darwin, 1871, Clutton-Brock, 2016); **particulièrement parce que l'agression est souvent dirigée contre les intrus du même sexe** (Rood, 1983, Grinnell et al., 1995, Heinsohn et Packer, 1995, Boydston et al., 2001). Mech (1999) a d'abord utilisé le terme «**division du travail**» en ce qui concerne le comportement des loups gris sauvages en relation avec l'élevage des jeunes qui était divisé en défense (les femelles dominant) et l'approvisionnement alimentaire (les mâles dominant). **Les loups mâles étant plus gros que les femelles** (Butler et al., 2006; Mech, 2006), sont plus aptes à capturer de grandes proies (MacNulty et al., 2009a) et peuvent avoir des adaptations physiologiques spécialisées pour les conflits agressifs et avoir un rôle plus significatif lors d'interactions (Morris et Brandt, 2014). **La dichotomie entre les rôles spécifiques des mâles et des femelles dans la meute résulte probablement de différences physiologiques, comportementales et hormonales.**

Les différences de comportement peuvent suggérer que les meutes de loups gris connaissent un problème d'action collective (Olsen 1965), comme cela a été décrit chez d'autres espèces (Heinsohn et Packer, 1995, Bonems et al., 2010, Willems et al. Ce sont des stratégies utilisées par certains individus pour obtenir les avantages de la réaction coopérative de groupe sans en subir les coûts ou les risques (MacNulty et al., 2012; Willems Andvan Schaik, 2015). Cependant, pour une espèce vivant en groupe, comme le loup gris, coopérer pour maintenir une taille du groupe peut être une force motrice dans la participation lors de rencontres intergroupes agressives, car la plupart des mortalités naturelles sont causées par des conflits intraspécifiques entre groupes (Cubaynes et al. 2014). Par conséquent, les loups gris peuvent opter plutôt en alignement avec la théorie de l'augmentation de groupe qui prouve que les membres du groupe participeront si le résultat de leur aide augmente leur survie ou leur reproduction future (Kingma et al., 2014). L'examen des taux d'interaction agressifs entre les sexes, les classes d'âge, les caractères phénotypiques et le statut de reproduction permettra de déduire quelle stratégie a conduit à l'évolution du système social des loups gris.

Nous avons évalué les différences spécifiques liées aux caractères dans le comportement agressif des interactions entre les meutes en utilisant 16 ans d'observations comportementales individuelles, après la réintroduction du loup gris dans le parc national de Yellowstone, au Wyoming (Bangs et Fritts, 1996; Smith et Bangs, 2009). Pendant la période de collecte de données, nous avons étudié et documenté 292 interactions intergroupes impliquant 534 individus. Dans presque tous les cas, nous avons pu déterminer le résultat de l'interaction et le rôle individuel des membres de la meute identifiables et cataloguer leur niveau de participation.

**Nous avons prédit que les mâles présenteraient systématiquement une plus grande participation que les femelles pendant les parties agressives de l'interaction**, comme certains primates (par exemple, Wilson et autres chimpanzés, 2014, MacCormick et al., Baboons, 2012), les carnivores (par exemple les lions Africains Mosser et Packer, 2009) et d'autres espèces sociales (par exemple, les chevaux sauvages [*Equus ferus*] Miller, 1981). Chez certaines espèces, les juvéniles ne participent pas, l'agressivité augmentant avec l'âge (Feldman, 1990, Pal et al., 1998). Chez les loups, l'âge a de forts effets sur le comportement de chasse et de reproduction, les individus plus âgés ayant une probabilité moindre de réussite de chasse (MacNulty et al., 2009b) et les femelles plus âgées produisant moins de louveteaux par portée (Stahler et al. 2013) suggérant que les loups **d'âge adulte** pourraient être les plus en forme et donc les plus agressifs. Cependant, l'examen des interactions intergroupes chez les loups gris vivant à Yellowstone (utilisant les mêmes données d'interaction que cette analyse), **montrent que la présence de vieux adultes (> 6 ans) était un facteur important de protestation réussie** (Cassidy et al., 2015). Les individus adultes sont à leur apogée physique, les individus les plus âgés peuvent manifester une agression accrue envers leurs adversaires en protégeant leur avenir, en réduisant leurs possibilités de reproduction (ie **l'Hypothèse d'investissement terminal** (Williams, 1966)) et l'investissement en cours dans leur progéniture. Nous avons donc prédit que l'agression augmenterait avec l'âge, mais peut-être pas au même taux pour les deux sexes. Nous avons également testé l'effet de l'état reproducteur sur l'agression, tel qu'observé pour le statut social et l'agression chez d'autres espèces sociales telles que les chimpanzés (Muller et Walham, 2004) et les chevaux. (York et Schulte, 2014). Les reproducteurs peuvent être plus susceptibles de chasser d'autres loups qu'ils pensent comme concurrents pour de futures occasions de reproduction.

**Nous avons inclus la couleur du pelage** dans notre analyse pour tester les différences dans le comportement agressif entre les phénotypes noirs et gris. La couleur noire du pelage chez les loups et les chiens est due à une mutation dans un gène  $\beta$ -defensin (CDB103 ou K-locus) dont l'allèle  $K^b$  domine les allèles sauvage pour agouti et se lie au récepteur de la mélanocortine 1 (Candille et al., 2007; Anderson et al., 2009). La capacité de liaison  $K^b$  de compétition avec d'autres récepteurs de la mélanocortine (Candille et al., 2007) qui modulent le comportement agressif (Ducrest et al., 2008) peut diminuer l'agressivité chez les loups noirs. Par exemple, le déplacement compétitif de l'hormone adrénocorticotrope (ACTH) du récepteur de la mélanocortine 2 inhiberait la

synthèse des glucocorticoïdes (Almasi et al., 2010), et des taux plus faibles de glucocorticoïdes ont été corrélés à une agression diminuée chez les chiens (Rosado et al. ) et d'autres vertébrés (Kruk et al., 2004, Summers et Winberg, 2006). À l'appui de ce mécanisme, il existe des preuves que les chiens noirs ont des niveaux inférieurs de cortisol basal (Bennett et Hayssen, 2010) et des taux d'agression (Haupt et Willis, 2001 ; Amat et al., 2009) que les chiens pas noirs. Des études antérieures sur cette population indiquent que les niveaux de glucocorticoïdes ont changé avec le statut de dominance, mais pas avec l'agression à l'intérieur de la meute (Creel, 2005).

Sur la base d'études d'agressions individuelles chez d'autres espèces, nous avons pré-établi que :

(1) les loups mâles seraient plus agressifs que les femelles pendant les interactions interpack,

(2) les mâles seraient plus agressifs lors d'interactions avec les mâles intrus,

(3) les femelles seraient plus agressives lors d'interactions avec les femelles intrusives,

(4) l'agressivité chez les deux sexes augmenterait avec l'âge mais peut-être à des taux différents,

(5) les reproducteurs seraient plus agressifs que les non-reproducteurs,

(6) les loups gris seraient plus agressifs, avec un niveau de cortisol plus élevé que les loups noirs.

Nous discutons les implications de nos résultats en ce qui concerne les **avantages adaptatifs** et les complications des différences physiques, hormonales et comportementales entre les individus lors des conflits intergroupes.

## AIRE D'ETUDE

Nous avons recueilli toutes les données dans la chaîne nordique (1000 km<sup>2</sup>) du parc national Yellowstone (8991 km<sup>2</sup>). La distribution septentrionale est définie par la répartition hivernale de la population de wapiti de Yellowstone (*Cervus elaphus*). Les altitudes y varient de 1500 à 2400 m, avec des altitudes élevées caractérisées par des forêts de conifères et des dépressions par des prairies ouvertes et une végétation arbustive-steppe (Houston, 1982). La région connaît de longs hivers froids et des étés courts et frais (Dirks et Martner, 1982) et présente une forte densité de loups oscillant entre 20,1 et 98,5 loups/1000 km<sup>2</sup> avec une moyenne de 55,8 (Smith et al., 2011). Les wapitis sont principalement chassés Northern Range (Smith et al., 2004, Metz et al., 2011) et toutes les zones du Yellowstone National Park sont protégées des activités humaines telles que le développement, la chasse **et le pâturage du bétail**.

## METHODES

### Colliers de télémétrie

Dans le cadre de ces recherches à long terme, le projet loup de Yellowstone capture 15 à 30 loups chaque année durant les mois d'hiver par tirs aérien. Les biologistes adaptent des colliers radio à très haute fréquence standard (Telonics, Inc. Mesa, AZ) ou des colliers radio Global Positioning System (Smith et Bangs, 2009).

### Interactions intergroupes

Nous avons déterminé qu'une interaction se produisait lorsqu'au moins un loup avait un contact auditif (hurlement) ou visuel (regardant dans la direction de l'adversaire et réagissant soit en s'enfuyant, soit en allant vers lui) avec un loup solitaire ou au moins un loup d'une meute différente. Nous avons ensuite défini les interactions comme agressives ou non agressives. **Les interactions non agressives** consistaient à hurler et/ou à « socialiser » (interactions amicales lorsqu'un loup/loup de différentes meutes étaient distants de moins de 2 mètres où il n'y avait pas de chasse, souvent caractérisés par des remuements de queue et des reniflements). **Les interactions agressives** comprennent une poursuite à un moment donné au cours de l'interaction. Une chasse s'est produite si au moins un loup courait vers au moins un loup adverse, et que ce loup a fui. De temps en temps, des loups ou des meutes couraient vers l'autre et poursuivaient avant et après la fuite d'une meute ou d'un individu. Dans de tels cas, une poursuite était toujours accompagnée d'un loup qui fuyait. Les interactions ont dégénéré en une attaque si au moins deux individus sont entrés en contact (habituellement en mordant) et à tuer si un individu a été attaqué et tué ou mortellement blessé. Pour chaque interaction, nous avons déterminé un gagnant et un perdant en fonction du pack qui a déplacé l'autre.

Nous avons également classé les interactions agressives basées sur les compositions des deux groupes. Lorsque deux packs de deux individus ou plus interagissent, nous considérons qu'il s'agit d'une interaction pack-pack (**PP**), lorsque le pack interagit avec un seul membre non-pack, une interaction pack-individu (**PI**) et lorsque deux individus uniques interagissent, une interaction individu-individu (**II**).

## RESULTATS

Au cours des > 5300 jours d'observation, nous avons enregistré 292 interactions intergroupes pour l'analyse: 121 PP (41,4%), 166 PI (56,9%) et 5 actions II (1,7%). **Pendant les interactions PI, le pack a toujours déplacé l'individu**. Un total de 543 individus distincts était présent pour les interactions enregistrées. Il y avait 246 mâles et 197 femelles avec une tranche d'âge de 55 jours à 10,55 ans. La taille moyenne des packs était de 8,07 (st dev = 4,62).

Les résultats de l'essai de spline linéaire par morceaux ont indiqué un **point de rupture à 1,5 ans pour les mâles seulement** (Informations complémentaires A et B). Cela démontre que la probabilité de participer à des chasses augmente rapidement à partir du moment où les loups mâles commencent à voyager à plein temps avec des adultes, c'est à dire à partir de six mois jusqu'à ce qu'ils entrent dans leur deuxième hiver à 1,5 an. **De 1,5 ans à 10 ans, la probabilité de poursuite des mâles augmente alors plus lentement**. Le test de splines n'indique aucun point de rupture pour les femelles, bien que certains points de rupture des premiers âges aient des scores  $\Delta$ AIC de 2 et pourraient être les meilleurs.

Parmi les quatre modèles testés, le modèle nul a été le plus pauvre (tableau 1). Le meilleur modèle (avec un  $W_i$  de 0,66) comprenait RPS, sexe, spline âge<1,5 ans, spline âge>1,5 ans, interaction sexe X âge<1,5, interaction sexe X âge>1,5, couleur, statut de reproduction et poids corporel (Tableau 2). Le deuxième meilleur modèle (avec un  $W_i$  de 0,34) incluait

toutes les trois variables sauf la couleur, le statut de reproduction et le poids corporel. Ce modèle avait un  $\Delta AIC_c$  de 1,33 et pouvait donc être considéré comme le modèle le plus performant. Comme prévu, RPS ( $\beta = 0.083, 95\%$  ICs: 0,067-0,100) était un facteur important dans l'agression individuelle, car un loup était plus susceptible de courir après l'augmentation du RPS (quand  $RPS > 0$ , le loup fait partie d'une meute en nombre croissant), et la probabilité de poursuite augmente dans toutes les mesures RPS (figure 1). Chaque loup supplémentaire par rapport à un rival a augmenté ses chances de poursuite de 1,6%.

L'augmentation du RPS (**Taille Relative de la meute**, le RPS est équivalent à la différence entre les tailles de groupes de deux adversaires (par exemple  $RPS = 0$  pour les interactions entre deux adversaires de taille égale et peut être bénéfique [si la meute est plus petite que l'adversaire] ou positif [si la meute est plus grande que l'adversaire]). a entraîné une augmentation des probabilités masculines et féminines de chasse, les mâles étant toujours plus susceptibles de chasser que les femelles. En tenant le RPS fixé à 0, la probabilité masculine de courir était de 0,57 et la probabilité féminine était de 0,47. De plus, les mâles étaient plus susceptibles que les femelles de chasser même lorsque leur meute était dépassée. La probabilité masculine de chasser a franchi le seuil de 0,50 à un SRP de -3,5, tandis que les femelles ont franchi 0,50 à 1,5 loup, soit une différence de cinq membres de meute. La probabilité qu'un mâle passe de 0,52 à 0,5 à 0,70 à l'âge de 1,5 ans augmente ensuite fortement jusqu'à atteindre 0,90 à l'âge de 10 ans (figure 2). La probabilité de poursuite d'une femelle était de 0,59 à l'âge de 0,5 et de 0,67 à 10 ans, demeurant constante avec l'âge, bien que l'intervalle de confiance à 95% s'élargisse avec l'âge de la femelle (figure 2). De plus, les mâles présentaient des niveaux plus élevés de cortisol que les femelles ( $\beta = 1,948$ , IC à 95%: 0,600-3,296, tableau 3, figure 3).

La couleur du manteau était également incluse dans le modèle le mieux ajusté comme prédicteur de l'agression. Plus précisément, un loup gris était plus susceptible de chasser qu'un loup noir ( $\beta = 0,384$ , IC à 95%: 0,091-0,677, tableau 2). Les résultats du cortisol indiquent que les loups gris ont des niveaux plus élevés de cortisol que les loups noirs ( $\beta = 1,560$ , IC à 95%: 0,208-2,911, tableau 3, figure 3). Cependant, l'autre modèle le mieux ajusté (modèle n° 2 du tableau 1) avec  $W_i = 0,34$  ne contenait pas la couleur de la robe, de sorte que cet effet devrait être interprété avec prudence.

### Différences sexuelles dans le comportement envers les loups intrusifs de sexe connu

Durant les interactions PI avec des intrus mâles, les femelles sont plus susceptibles que les mâles de la meute de chasser un mâle seul ( $\beta = -0,749$ , IC à 95%, -1,143 à -0,354, Figure 4). Lorsque les femelles solitaires étaient chassées par les loups de la meute, il n'y avait pas de différence de taux de participation entre les mâles et les femelles ( $\beta = -0,458$ , IC à 95%: -1,684 à 0,768, tableau 4), peut-être en raison de la rareté des femelles puisque les intrus étaient souvent des mâles (75%,  $Z = -10,3$ ,  $p < 0,001$ ).

## DISCUSSION

Notre analyse démontre que les mâles sont plus susceptibles de participer à des comportements agressifs que les femelles. Ces résultats confortent l'hypothèse que les mâles jouent un rôle important dans la protection des ressources et des territoires (Stahler et al., 2013) et expliquent pourquoi les meutes avec plus de mâles réussissent mieux les interactions intergroupes (Cassidy et al., 2015). En outre, l'agressivité chez les mâles augmente avec l'âge et les loups gris sont plus agressifs que les loups noirs, peut-être en raison des différences de taux de cortisol. Ces résultats améliorent notre compréhension sur les rôles spécifiques liés aux caractères aux systèmes d'agression et d'accouplement chez les espèces vivant en groupe. En plus de confirmer les variations individuelles du comportement agressif, notre analyse confirme que les loups adaptent leur comportement en fonction d'une évaluation numérique de leur rival et sont plus susceptibles de participer à une chasse si leur propre meute dépasse l'adversaire. Ces résultats sont similaires aux études d'évaluation numérique chez les chimpanzés (Wilson et al., 2001), les lions africains (Mosser et Packer, 2009) et les hyènes tachetées (Benson-Amram et al., 2011).

### Effets du sexe et de l'âge sur le comportement agressif

L'agressivité biaisée en faveur du mâle est souvent corrélée avec un système polygynique où les mâles maximisent leur reproduction en luttant contre d'autres mâles pour maintenir l'accès aux femelles (Lindenfors et al., 2007, Clutton-Brock, 2016). Bien qu'ils soient généralement classés comme reproducteurs monogames, les loups gris présentent des systèmes de reproduction coopératifs et flexibles, notamment avec des formes variées de polygamie et de promiscuité (Harrington et al., 1982, Mech et Boitani, 2003; Kleiman, 2011, Stahler et al., 2013), qui peuvent influencer le dimorphisme sexuel, les mâles étant 20% plus gros que les femelles (MacNulty et al., 2009a). Avoir une taille corporelle importante s'est révélé bénéfique pour les loups dans l'efficacité de la chasse (MacNulty et al., 2009b). De plus, la corrélation entre le dimorphisme sexuel et l'agression, suggère que les mâles se spécialisent dans la lutte contre les individus conspécifiques (Morris et Brandt, 2014).

Lorsque les comportements masculins et féminins diffèrent lors d'interactions intergroupe, les chercheurs suggèrent que les deux sexes ont des motivations différentes (Wrangham, 1980, Cheney, 1981, Kumar et Kurup, 1985, Watts, 1989, Kinnaird, 1992, Sicotte, 1993, Fashing, 2001). Plusieurs études sur des espèces de primates ont conclu que les mâles pratiquent la recherche de ressources alimentaires et la défense de partenaires tandis que les femelles sont plus susceptibles de ne pratiquer que la défense de ressource (par exemple Cheney, 1981, Cheney et Seyfarth, 1987, Isbell, 1991, Kinnaird, 1992). Chez les lions africains, et même les hyènes tachetées matriarcales, les mâles sont particulièrement agressifs envers les autres mâles, indiquant qu'ils pratiquent la défense du partenaire, tandis que les femelles pratiquent la défense de la progéniture et des ressources (Packer et al., 1990; Heinsohnd Packer, 1995). Wolff et Peterson, 1998; Boydston et al., 2001).

Si les loups ne pratiquaient que la défense des ressources contre d'autres meutes, on pourrait s'attendre à ce que tous

(indépendamment de l'âge, du sexe, de l'état de reproduction, etc.) soient aussi agressifs envers les groupes rivaux et intrusifs. En outre, le niveau d'agression pour tous les membres de la meute serait plus affecté par les changements de population ou d'écosystème, tel qu'une baisse du nombre de proies ou une augmentation de la densité de loups, créant une compétition accrue pour des ressources limitées. Deux explications liées à l'agression comprennent la défense de la descendance (sélection de la parenté) et le maintien du nombre de meutes et de compétitivité (Cassidy et al., 2015). L'infanticide des meutes voisines a été enregistré (Lathamand Boutin, 2012, Smith et al., 2015) et favoriserait la défense de la progéniture et, à son tour, l'augmentation de la taille de la meute. Cependant, les avantages et les coûts de la participation ne sont probablement pas uniformes pour chaque loup, ce qui donne des individus avec des modèles de participation différents pendant les conflits.

Les loups mâles dirigent l'agression vers d'autres groupes et vers des intrus mâles. Cela contribue probablement à protéger l'investissement et les futures opportunités de reproduction car les loups mâles investissent massivement dans la progéniture par les comportements directs (par exemple, alimentation, nettoyage, maintien au chaud) et indirects (lutte contre d'autres packs pour le territoire et les ressources) (Smith et al., 2015). Plus d'informations peuvent aider à élucider les coûts et les avantages du comportement féminin lors d'interactions agressives. L'acquisition d'un partenaire peut aussi être un avantage ultime d'une agression, car les mâles ont parfois obtenus une position de reproducteur dans une meute laissée vacante après une interaction agressive, et plusieurs nouvelles meutes se sont formées après l'interaction agressive de leurs meutes (Yellowstone Wolf Project: données non publiées).

L'âge a également des effets significatifs sur les événements critiques de la vie du loup. Les loups âgés de deux à trois ans ont la plus forte probabilité de réussite pendant les chasses (MacNulty et al., 2009a), et les femelles âgées de quatre à six ans produisent les plus grandes portées (Stahler et al., 2013). Les deux mesures présentaient des tendances non linéaires à des intervalles d'âge optimaux apparents pour le succès lié à la performance. Cependant, l'agressivité envers les intrus et les autres groupes ne diminue à aucun âge, et pour les mâles, elle augmente. Les mâles les plus âgés peuvent participer à des interactions agressives au-delà de leurs années de prédilection. Ces résultats suggèrent que l'agression des mâles correspond à l'hypothèse de l'investissement terminal (Williams, 1966) qui postule que les espèces montrant un déclin de la valeur reproductive lié à l'âge augmentent l'effort de reproduction avec l'âge. Dans ce cas, les mâles deviennent de plus en plus agressifs dans la défense des opportunités d'élevage, car ces occasions se raréfient avec l'âge.

Les différences de comportement au cours des rencontres agressives intergroupes peuvent suggérer que les meutes de loups éprouvent un problème d'action collective où certains individus profitent de la coopération du groupe sans participer aux comportements potentiellement coûteux (Olson, 1965, MacNulty et al., 2012). Cependant, les taux de participation de tous les membres de la meute étaient assez élevés, ce qui indique que les loups peuvent ne pas utiliser les renforts de

groupe (Kingma et al., 2014) et que les membres de la meute s'entraident (Cassidy et McIntyre, 2016) ce qui en résulte le maintien d'une grande meute où ils peuvent tous bénéficier de vivre dans un grand groupe. Sur la base de cette analyse, nous croyons que l'augmentation de groupe correspond au comportement du loup gris et qu'il y avait peu de preuves de défection au cours des rencontres.

La familiarité pourrait expliquer pourquoi les membres mâles de la meute montrent moins d'agression que prévu envers les mâles seuls. Au cours de certaines interactions entre les meutes et les mâles solitaires, l'intrus a interagi avec la meute plusieurs fois en quelques jours à quelques mois. Un tel comportement pourrait favoriser la familiarité tout en diminuant les réactions agressives de la part des loups. Il n'était pas rare que des mâles solitaires se reproduisent avec des femelles d'une meute ou se joignent parfois à la meute en tant que subordonnés. Une louve n'a été enregistrée qu'une seule fois en tant que subordonnée (Mech et al., 1998). Comme il est dangereux de se joindre à la meute, les femelles n'initient probablement pas d'interactions et, par conséquent, la plupart des rencontres avec des intrus femelles sont accidentelles et rares.

#### Effets du statut d'élevage sur le comportement agressif

En dépit de nos prédictions selon lesquelles le statut reproducteur influencerait le comportement agressif (les reproducteurs étant plus susceptibles de montrer une agression), ce n'était pas un facteur important ( $\beta$ : -0.169, IC 95%: -0.508 à 0.170). Cela peut être dû à la catégorisation des reproducteurs dans notre ensemble de données. Nous avons enregistré si un loup a été reproducteur ou non chaque année et utilisé ceci comme statut de reproduction jusqu'à la prochaine saison de reproduction. Cette méthode combinait les reproducteurs dominants, les autres loups éleveurs (*helpers*) dans la meute mais aussi les subordonnés et les loups qui se sont reproduits dans un groupe: les reproducteurs. Ces différents types de reproducteurs peuvent présenter des comportements différents lors des rencontres avec d'autres meutes qui auraient pu résulter d'une catégorie de reproducteur ne montrant aucun effet apparent sur l'agression.

#### Effets de la couleur de la robe sur le comportement agressif

La couleur a également été incluse dans notre meilleur modèle et les loups de couleur grise avaient des niveaux de cortisol plus élevés que les loups noirs. Cependant, le deuxième modèle le plus performant n'incluait pas la couleur de la robe et basé sur son  $W_i$  of 0.34 pourrait également être considéré comme un descripteur approprié des données. Il est possible que le locus K, comme d'autres gènes à la base de coloration mélanique, sont associés à des traits de comportements et physiologiques (par exemple, la fonction immunitaire, la réponse au stress) grâce à un effet *pleiotropic* sur le système de mélanocortine (Ducrest et al., 2008) comme on l'a bien vu chez les chiens noirs ayant des niveaux de cortisol basaux inférieurs (Bennett et Hayssen, 2010) et des taux d'agressivité (Haupt et Willis, 2001; Amatet et al., 2009) que les chiens qui ne sont pas noirs. Nos résultats indiquent que le locus K peut influencer les hormones et, par conséquent, influencer le comportement, les loups noirs étant

moins agressifs que les loups gris au cours de rencontres agressives. Anderson et al. (2009) ont déterminé que la couleur noire apparaissait chez les loups gris lorsqu'ils se croisaient avec des chiens domestiques (d'où provenait la mutation génique), de sorte que des facteurs hormonaux ou physiologiques liés à la domestication jouent également un rôle dans le comportement différentiel. Les travaux futurs visent à évaluer ces hypothèses.

## CONCLUSIONS

Cette étude démontre que les loups mâles et femelles se comportent différemment lors d'interactions agressives avec leurs adversaires. Les mâles, plus gros, présentent une agression plus intense que les femelles, protégeant ainsi leurs compagnes et leurs rejetons contre leurs rivaux et les autres groupes. De plus, les mâles et les femelles montrent des différences d'agressivité tout au long de leur vie avec un comportement agressif masculin augmentant rapidement jusqu'à 1,5 an (juste avant la maturité sexuelle) puis plus lentement avec l'âge alors que les comportements femelles agressifs restent constants. La couleur a également influencé les comportements agressifs, les loups gris étant plus agressifs que les loups noirs, comme en témoignent les différences hormonales.

Les groupes territoriaux qui battent leurs adversaires connaissent probablement une survie plus élevée et une stabilité à long terme en réduisant leur mortalité intraspécifique et en augmentant leur accès aux ressources telles que la nourriture et les aires protégées pour élever les jeunes. Ces groupes sociaux sont composés d'individus pour qui les coûts et les avantages de l'engagement dans un conflit intergroupe agressif varient. Chez les loups, certains individus (loups gris et mâles plus âgés) sont plus agressifs que d'autres et cela peut affecter la compétitivité d'un groupe. Les meutes de loups avec plus de mâles adultes et de vieux adultes - *les individus les plus agressifs de la meute* - ont de meilleures chances de vaincre un adversaire (Cassidy et al., 2015), et ces individus sont plus précieux que les femelles et les loups plus jeunes. Ces différences spécifiques de caractéristiques dans la défense des ressources et des territoires indiquent qu'il existe une «*division du travail*» dans les meutes de loups (Mech, 1999) et suggère que l'agression est une réponse adaptative aux environnements compétitifs avec certains individus d'une grande importance pour le succès à long terme de la meute.

PHOTO © R. DONOVAN



**Kira Cassidy** is a research associate with the Yellowstone Wolf Project. After graduating from Southern Illinois University in 2007, Kira started as a biological technician with the Wolf Project in 2008. For two years Kira worked on the Druid Road Management crew and participated in six winter studies, all but one following the famous Druid Peak pack. In 2013 she completed a MS degree at the University of Minnesota, advised by wolf biologist Dr. L. David Mech. Her projects focused on territoriality and aggression between wolf packs. In 2014 Kira accompanied a film crew to Ellesmere Island, Canada, to document arctic wolves. Living next to a wolf den for six weeks fostered Kira's desire to help communicate science through media, art, and writings for the public. Kira's current projects focus on wolf pack behavior and sociality. Results from some of these projects highlight the importance of old adults in a wolf pack and led Kira to consider connections to other social species, including humans. This was the topic of Kira's TEDx talk in Bozeman, Montana, in April 2016.