

Frères combattants : interactions complexes entre les loups (*Canis lupus*) et les chiens (*Canis familiaris*) dans un contexte de conservation

Biological Conservation 171 (2014) 232–245

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon


ELSEVIER

Review

**Warring brothers: The complex interactions between wolves
(*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context**

Nicolas Lescureux*, John D.C. Linnell

Norwegian Institute for Nature Research, Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim, Norway

 CrossMark

1. Introduction
2. Méthodes
3. Loups et chiens: ancêtres et descendants
4. Les chiens en tant que menace pour la conservation du loup
 - 4.1. Hybridation entre loup et chien
 - 4.2. Transmission de maladies entre loup et chien
5. Les chiens comme outil pour aider à conserver les loups
 - 5.1. Chiens gardiens de bétail
 - 5.2. Chiens utilisés pour la chasse au loup
6. prédation des loups sur les chiens
7. Discussion
 - 7.1. Impacts des chiens sur les loups
 - 7.2. Frontières conceptuelles entre le loup et le chien

1. INTRODUCTION

Les loups et les chiens sont deux symboles puissants des relations complexes que les humains forment avec des animaux (Jenkins, 1957; Lopez, 1978; Serpell, 1995; Ariel de Vidas, 2002; Foltz, 2006). Bien que le mécanisme exact, le lieu et le moment de la domestication soient soumis à des débats constants, il est évident que les animaux ressemblant à des chiens domestiques avaient commencé à apparaître entre 15 000 et 10 000 ans BP (Larson et al., 2012). Depuis lors, l'histoire des humains et des loups a été complexe, mais au début du 20^e siècle les humains avaient exterminé les loups d'une grande partie de l'Europe et de l'Amérique du Nord (Boitani, 1995; Mech, 1995; Pluskowski, 2006). Cependant, les dernières décennies ont vu une reprise spectaculaire dans de nombreuses régions (Kaczensky, 1996; Mech, 2010a; Kaczensky et al., 2012).

En revanche, l'histoire du chien apparaît sous forme d'un succès linéaire. En quelques milliers d'années, ils se sont répandus sur tous les continents suivant les humains. Ils sont devenus l'objet d'une grande variété d'utilisations; une source

de nourriture et de fourrure, un outil de travail utile en tant que chasseur, transporteur, garde, combattant, aide pour les personnes handicapées, et pour aimer un compagnon. Les chiens sont devenus l'un des animaux domestiques les plus omniprésents et le carnivore le plus commun. Leur population mondiale est estimée à près de 900 millions et certainement en croissance (Gompper, 2014a).

Bien qu'ils aient traversé différents processus historiques, les loups et les chiens continuent d'interagir sur une grande partie de l'hémisphère nord. Les interactions loup-chien constituent un exemple unique de relation répandue entre un animal domestique et son ancêtre sauvage, puisque la plupart des ancêtres des autres espèces domestiques sont éteintes (aurochs *Bos primigenius*, cheval sauvage *Equus ferus* par exemple) ou ont une distribution très réduite (par exemple chèvre sauvage *Capra aegagrus*, mouton sauvage *Ovis orientalis*, chameau sauvage *Camelus ferus*). En outre, la variété de façons dont les chiens sont utilisés a pour résultat une variété d'interactions loup-chien. En plus de fournir une fascinante et riche étude de cas dans le domaine des

interactions homme-nature, ces interactions sont en réalité des éléments centraux du processus en cours de conservation du loup.

Les chiens en général font l'objet d'une littérature scientifique abondante et les divers impacts des chiens sur la faune sont un phénomène émergent de sujet de recherche, notamment en Afrique et en Inde, et a fait l'objet de plusieurs revues (Butler et al., 2004; Vanak et Gompper, 2009; Hughes et Macdonald, 2013; Gompper, 2014b; Vanak et al., 2014). Cependant, les relations entre les chiens et les loups sont pas les plus étudiées et n'ont pas fait l'objet d'un examen holistique y compris toute la variété d'interactions complexes liant ces deux animaux, en particulier dans un contexte de conservation. À travers cet examen, nous espérons aborder cette lacune et donner un aperçu sur les relations loup-chien et leur implication pour la conservation.

Nous passons en revue les différentes relations entre les loups et les chiens, à partir de celui phylogénétique qui est fondamental pour comprendre les autres types de relations. Suite à la clarification de la pensée actuelle sur l'ascendance des chiens, nous interrogeons comment les chiens peuvent représenter une menace pour la conservation du loup à travers l'hybridation, le transfert de maladies et la compétition. Puis on analyse comment les chiens peuvent aider à moduler les conflits homme-loup par leur rôle de gardiens de bétail ou de chasseurs de loups. Enfin nous décrivons le phénomène complexe de la prédation par le loup sur les chiens avant de discuter des orientations futures de la recherche pour comprendre les relations homme-loup-chien et la manière dont elles pourraient être gérées pour minimiser les conflits dans un contexte de conservation du loup. Comprendre ces conséquences nécessite de prendre en compte l'existence de limites culturellement conceptuelles construites par les humains entre les loups et les chiens et parallèlement entre le sauvage et le domestique, ou la nature et la culture.

2. METHODES

En raison de la diversité des disciplines et des sujets couverts par cet examen, les informations ont été recueillies en utilisant une variété de méthodes. Tout d'abord, diverses bases de données bibliographiques (ISI, SCOPUS, Google Scholar, JSTOR) ont été recherchées par les mots clés pertinents. Deuxièmement, nous avons cherché manuellement dans la littérature des sections d'articles pertinents utilisant l'échantillonnage «boule de neige». Troisièmement, nous avons discuté de nombreux aspects avec des collègues de différentes disciplines qui nous ont orientés vers les publications clés de leurs domaines spécifiques. Enfin, nous avons tiré de nos propres archives, les publications, les livres et les rapports techniques ayant été collectées au cours de plus de 20 ans de recherche. Le fait que l'examen qui en résulte soit très fortement construit sur les ressources publiées qui ne sont pas systématiquement couvertes dans les bases de données de documents, soulignent l'importance de ce type de projet ad hoc pour la collecte de données qui est particulièrement important lorsque vous touchez des disciplines en dehors des sciences naturelles. Linguistiquement, nous avons un biais en faveur de l'anglais, du français, de l'espagnol et des publications de langue

scandinave, mais nous avons réussi à inclure plusieurs sources à partir d'autres langues telles que le russe à travers notre réseau de contacts.

3. LOUPS ET CHIENS: ANCETRES ET DESCENDANTS

L'ascendance du chien a fait et fait encore l'objet de nombreuses études, revues et débats. Notre objectif ici n'est pas de contribuer à ce débat mais de présenter l'état actuel des connaissances concernant la plupart des interactions entre les loups et les chiens, ainsi que nos perceptions de ces interactions, et doit être replacé dans le contexte d'un animal domestique interagissant avec son ancêtre sauvage. Il est donc nécessaire de clarifier la pensée actuelle dans cette relation.

Selon les données archéologiques, les hominidés et les loups entretenaient une relation relativement étroite depuis au moins 300 000 ans (Olsen, 1985). A cette époque, ils partageaient le même habitat, les mêmes grottes et un mode de vie similaire, vivant dans des groupes familiaux et chassant les gros ongulés. En effet, des os de loup ont été trouvés en association avec des os d'hominidés dans des sites très anciens datant de 150 000 à 400 000 avant le présent (BP) (de Lumley, 1969; Olsen, 1985; Clutton-Brock, 1995). Il est probable que cette relation étroite a conduit à l'émergence progressive de loups commensaux vivant en partie sur les déchets laissés par les humains, entrant ainsi dans un processus de domestication conduisant à l'émergence de chiens domestiques (Morey, 1994; Clutton-Brock, 1995). Notamment, une sélection inconsciente ou consciente pour apprivoiser pourrait conduire rapidement à des changements de comportement, de morphologie et de physiologie (Trut et al., 2009). Bien que cela soit encore contesté par quelques auteurs (voir par exemple Koler-Matznick, 2002), la plupart des études génétiques, archéologiques et comportementales tendent à confirmer que le loup gris existant (*Canis lupus*) est le principal ancêtre du chien (Clutton-Brock, 1995; Vilà et al., 1997, 1999; Savolainen et al., 2002; Lindblad-Toh et al., 2005).

Cependant, le débat reste ouvert pour savoir quand, où et comment s'est passé le processus de domestication. Deux archéologues et des généticiens ont récemment fait des progrès importants dans l'étude du sujet. Certains fossiles identifiés morphologiquement comme restes de chien ont été datés de ca. 30 000 ans BP (Germonpré et al., 2009, 2012, 2013; Ovodov et al., 2011). Qu'ils soient chiens domestiques ou d'autres types de canidés sauvages, ils font encore l'objet de débats depuis la distinction morphologique difficile entre canidés sauvages et chiens domestiques et la première phase du processus de domestication (Pionnier-Capitan et al., 2011; Larson et al., 2012). Selon Larson et al. (2012), qui ont récemment passé en revue la littérature archéologique, le premier reste de chien domestique incontesté remonte à ca. 15 000 ans BP en Europe et ca. 12 000 ans BP à plusieurs endroits y compris la Syrie, Chypre, l'Irak, le nord de la Chine et la Russie lointaine de l'est.

Des études génétiques utilisant l'ADN mitochondrial (ADNmt) et basées sur une horloge moléculaire a d'abord suggéré que la séparation loup – chien aurait pu se produire aussi loin que 135 000 ans BP et avec plusieurs événements

(Vilà et al., 1997), mais l'utilisation d'horloges moléculaires a été critiquée pour leurs récentes divergences (Ho et al., 2005). Une autre étude importante basée sur l'ADNmt a suggéré une domestication plus récente avec un événement autour de 15 000 ans BP avec une origine unique à l'Est de l'Asie (Savolainen et al., 2002). Une analyse plus récente prend en charge ces résultats, suggérant une origine unique dans le sud de la Chine moins de 16 300 ans BP (Pang et al., 2009). Cette origine était déjà soupçonnée plus tôt en raison de l'existence de détails ostéologiques présente chez les chiens et les loups chinois (Olsen et Olsen, 1977; Pang et al., 2009).

Cependant, une étude montrant la même diversité d'haplotypes d'ADNmt chez les chiens de village africains comme chez les chiens de village asiatiques a clairement défini l'Asie de l'Est comme seule origine de la domestication du chien (Boyko et al., 2009). En outre, une autre étude récente utilisant une enquête sur le génome à large échelle au lieu de seulement l'ADNmt, indique que les loups du Moyen-Orient ont été une source dominante pour la diversité génétique des chiens (Gray et al., 2010; vonHoldt et al., 2010), même si les loups chinois ont probablement aussi contribué (vonHoldt et al., 2010). Une autre étude basée sur la génétique du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH) a révélé une plus grande diversité chez les chiens asiatiques (Niskanen et al., 2013), tandis qu'une autre analyse basée sur les chiens, loups et l'ADNmt des canidés préhistoriques suggèrent une origine canine en Europe (Thalmann et al., 2013). Il semble également que le métissage (rétrocroisement) entre les chiens et les populations locales de loups se sont souvent produits au début du processus de domestication (Vilà et al., 1997; vonHoldt et al., 2011; Wayne et vonHoldt, 2012).

La combinaison de données archéologiques et génétiques a commencé à mieux comprendre le processus de domestication du chien. Ainsi, la complexité du processus et les mélanges fréquents entre les chiens et les loups renforceraient la suggestion selon laquelle la domestication du chien, du moins à ses débuts, était probablement plus un processus évolutif stochastique plutôt que celui guidé par le dessin de l'homme, n'impliquant aucune intention de domestication, mais plus une spécialisation des loups sur un nouveau créneau offert par les humains (Morey, 1994; Coppinger et Coppinger, 2001; Galibert et al., 2011; Larson et al., 2012). C'est d'autant plus probable que le chien était le premier animal domestiqué par les humains, qui n'avaient aucune expérience préalable de domestication. Selon les études les plus récentes combinant archéologie et données génétiques, les événements de domestication du bétail pour les autres espèces (bovins, ovins, caprins, porcins) se sont tous produits au Proche-Orient vers la même période entre 8500 et 11 000 ans BP (Zeder et al., 2006; Zeder, 2008, 2011; Vigne et al., 2011). Au moment et à l'endroit où ces événements de domestication se sont produits, les chiens étaient déjà domestiqués en Eurasie et certainement présent au Proche-Orient (Dayan, 1994; vonHoldt et al., 2010; Larson et al., 2012). Il se pourrait bien que la séparation définitive entre les chiens et les loups soit relativement récente et aurait suivi la domestication animale néolithique qui impliquait une séparation physique entre les chiens et les loups, à la suite de l'incompatibilité de la présence de loups autour des

établissements humains où du bétail était détenus (Clutton-Brock, 1995; Sablin et Khlopachev, 2002; Verginelli et al., 2005).

La difficulté à définir la nature exacte de la relation entre les chiens et les loups domestiques est résumé dans le statut taxonomique incertain du dingo en Australie, qui est diversement considéré soit comme une sous-espèce de loup, *C. lupus dingo*, soit comme un chien sauvage, *Canis familiaris dingo* (Newsome et al., 1980; Newsome et Corbett, 1982, 1985; Corbett, 1995). La situation est rendue encore plus complexe en raison de l'hybridation documentée entre les chiens domestiques (d'origine européenne) et les dingos (Daniels et Corbett, 2003). Une incertitude similaire taxonomique existe également pour de nombreux autres canidés sauvages, comme le statut du loup oriental en Amérique du Nord (*C. lupus* vs. *Canis lycaon*), le rôle de l'hybridation entre coyotes et loups dans les origines du loup rouge (*Canis rufus*) (Nowak, 1992; Nowak et al., 1998; Wayne et al., 1998; Wilson et al., 2000; Grewal et al., 2004; Mech, 2010b; Benson et al., 2013) et l'identité des loups des de la région des Grands Lacs (Leonard et Wayne, 2008, 2009; Cronin et Mech, 2009; Mech, 2009). Plus récemment, il a été réclamé que les chacals nord-africains pourraient potentiellement être considérés comme des loups africains *C. lupus lupaster* (Rueness et al., 2011; Gaubert et al., 2012). Ce modèle de relation cryptique commence à émerger comme un thème récurrent chez les grandes espèces de canidés et peut refléter une plus grande fluidité entre espèces qu'entre de nombreux biologistes, et que presque toutes les lois sont habituées à traiter.

Le fait que les loups et les chiens soient si étroitement liés est à la base de nombreuses situations controversées et problématiques au sein de la préservation des loups. Par exemple, cette proximité taxonomique permet l'hybridation entre ces deux espèces ainsi que le partage de nombreuses maladies.

4. LES CHIENS EN TANT QUE MENACE POUR LA CONSERVATION DU LOUP

4.1. Hybridation entre loup et chien

Les loups et les chiens étant étroitement liés, ils partagent des caryotypes identiques et peuvent se croiser et produire des progénitures. Ainsi, pendant des siècles, les humains se ont méticuleusement mélangés loups et chiens afin d'obtenir des hybrides loups-chiens. La première trace écrite de cette pratique provient d'Aristote (environ 2400 BP) et Pline (environ 1900 BP) qui ont signalé que les Gaulois attachaient leurs chiennes aux arbres afin qu'elles puissent s'accoupler avec les loups et produire des hybrides (Iljin, 1941). Des croisements délibérés de loups et de chiens pour améliorer les races de chiens étaient apparemment répandu au 17 et 18^{ème} siècle, même s'ils sont pratiqués occasionnellement, ils ont été signalé pour les chiens indiens, les chiens esquimaux, les chiens hongrois, etc. (Iljin, 1941). De nos jours, il existe plusieurs races de chiens-loups (par exemple, le Saarloos chien-loup, le chien-loup Tchécoslovaque, le Lupo Italiano, et le Kunming chien-Loup).

Ces chiens sont souvent soumis à une législation spécifique et sont même interdits dans certains pays, davantage pour des raisons de sécurité publique que pour les problèmes de rétrocroisement avec des populations sauvages de Loup.

Alors que les humains ont fait et font toujours, des croisements loups et chiens, l'hybridation peut également se produire dans des situations non contrôlées. Comme nous l'avons vu dans la section précédente, l'hybridation était certainement une partie récurrente du processus de domestication précoce des chiens et il était probablement un flux fréquent de gènes entre les populations de loups et les premières populations de chiens. C'était rendu possible car les humains et les loups vivaient en contact étroit et aussi parce que les premiers chiens et les loups n'étaient pas si différents morphologiquement.

De nos jours, l'hybridation incontrôlée entre chiens et loups est encore présente. Pour avoir un impact sur les populations de loups, l'hybridation doit passer par deux étapes. Tout d'abord, un croisement entre loup et chien doit générer des hybrides (génération F1). Ces hybrides peuvent se reproduire entre eux, mais peuvent aussi se rétrocroiser avec des loups. En fin de compte, une introgression de gènes de chien survient dans les populations de loups (Randi, 2011). Des preuves anecdotiques sur l'hybridation moderne à l'état sauvage ont été détectées dans de nombreux lieux comprenant : Bulgarie, Canada, Italie, Lettonie, Espagne et Scandinavie (Vilà et Wayne, 1999; Randi et al., 2000; Anderson et al., 2002; Randi et Lucchini, 2002; Verardi et al., 2006; Klütsch et al., 2010; Muñoz-Fuentes et al., 2010; Godinho et al., 2011; Caniglia et al., 2013a).

Les analyses basées sur l'ADNmt détectent rarement beaucoup d'introgression de chien dans les populations de loups (Muñoz-Fuentes et al., 2010). Par conséquent, soit l'hybridation loup-chien est un événement très rare, soit les femelles hybrides F1 ne peuvent pas facilement se reproduire avec un loup ou l'hybridation se produit principalement entre les chiens mâles et les louves (Vilà et Wayne, 1999; Muñoz-Fuentes et al., 2010; Randi, 2011). On a émis l'hypothèse que le croisement entre chiens mâles et louves ait peu de succès, car les chiens mâles n'aident pas les louves qui élèvent et soignent leurs petits (Vilà et Wayne, 1999). Cependant, des études génétiques récentes à partir du chromosome Y ont tendance à montrer que les croisements entre chiens mâles et louves se produisent et soient principalement responsables du processus d'hybridation (Vilà et al., 2003; Iacolina et al., 2010; Godinho et al., 2011). Des croisements entre les chiennes et les loups peuvent se produire mais restent rares (Hindrikson et al., 2012).

L'hybridation peut également se produire entre loup et chien et d'autres canidés comme les coyotes (Leonard et Wayne, 2008; Kays et al., 2010; Rutledge et al., 2012). On suppose souvent que les risques d'hybridation sont plus fréquents dans les régions où les loups sont rares, très perturbés, ou en contact avec une grande population de chiens ensauvagés (Vilà et Wayne, 1999; Randi et al., 2000; Anderson et al., 2002; Randi et Lucchini, 2002; Hailer et Leonard, 2008) ou de Coyotes (Rutledge et al., 2012). Cependant, il semble que l'hybridation entre canidés sauvages et chiens domestiques puisse également se produire

même lorsque la population de canidés sauvages est relativement abondante (Adams et al., 2003).

Les biologistes de la conservation et les gestionnaires de la faune sont concernés par l'hybridation comme menace potentielle pour les petites populations de loups en contact étroit avec des chiens en liberté et des chiens sauvages (Randi, 2008; Iacolina et al., 2010). En effet, l'hybridation pourrait conduire des espèces ou des populations à la perte d'adaptations spécifiques et même de causer leur extinction en tant que taxon distinct (Gottelli et al., 1994; Simberloff, 1996; Randi, 2008; Muñoz-Fuentes et al., 2010; Allendorf et al., 2013). D'autre part, il a été démontré que l'introgression peut également être adaptative (Castric et al., 2008; Hedrick, 2013) et peut être que l'hybridation avec des chiens pourrait parfois fournir des avantages pour leurs descendants. Par exemple, la couleur du manteau noir chez les loups est probablement le résultat d'introgression d'une mutation résultant de l'hybridation avec des chiens (Anderson et al., 2009; Caniglia et al., 2013a). Dans certaines circonstances, l'espérance de vie des loups noirs, notamment face aux problèmes de changements environnementaux (Anderson et al., 2009; Hedrick, 2009; Coulson et al., 2011) même si sa rareté dans les populations de loups et ses débuts d'apparition chez le chien suggérerait que cette mutation soit fortement sélectionnée dans des contextes strictement sauvages (Ollivier et al., 2013).

Quelles que soient les conséquences, une hybridation entre chiens et loups apparaît comme un grand défi pour les gestionnaires de la faune et les biologistes de la conservation pour un certain nombre de raisons. Tout d'abord, l'identification des hybrides loup-chien reste complexe même avec les dernières avancées dans les techniques génétiques (voir notamment Lorenzini et al., sous presse). Deuxièmement, le statut juridique de ces hybrides est très difficile à évaluer. Si le loup est protégé, quel est le statut d'un hybride loup-chien? La seule législation internationale qui aborde spécifiquement la question est la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction qui offre aux hybrides la même protection que les espèces sauvages (CITES, Conf. 10.17, Rev. Cop14). Ces problèmes conduisent à une série de questions difficiles, que les défenseurs de la nature doivent aborder à propos de la gestion des hybrides.

La question a été posée de savoir si tous les loups noirs ou les loups avec les griffes roses (cf. Ciucci et al., 2003) doivent être supprimés de la nature en Italie, car il y a eu une introgression de gènes de chien dans leur caryotype à un moment donné de leur histoire. Cela conduit à d'autres questions techniques sur ce qui est un niveau d'introgression acceptable, ainsi que d'autres questions philosophiques concernant les frontières entre sauvage et domestique. Enfin, un large éventail de questions éthiques sur l'acceptabilité de divers types de gestion et d'interventions reste apparenté. Les pratiques dans différents pays sur l'utilisation du contrôle légal des hybrides (par exemple, Norvège en 2004) pour les capturer et les placer directement dans un milieu captif (par exemple, la Lettonie en 2000, l'Allemagne en 2003 et l'Italie en 2013). Pratiquement toutes les discussions autour de la gestion des hybrides donne lieu à des débats très

émotionnels, et il n'y a pas une meilleure pratique largement acceptée pour leur gestion.

Un parallèle intéressant existe avec les chevaux domestiques qui sont souvent utilisés dans des projets de conservation de la nature pour remplacer le rôle de leurs ancêtres sauvages disparus (par le pâturage de conservation). L'intérêt des hybrides loup-chien en tant que substituts écologiques à la place des loups n'a jamais été soulevé dans la littérature de conservation grand public, bien qu'il y ait eu un débat public local à ce sujet. L'un des principaux problèmes est qu'il n'existe pratiquement aucune donnée sur le comportement et l'écologie des hybrides loup-chien dans des conditions de liberté.

4.2. Transmission de maladies entre loup et chien

En raison de leur étroite similitude génétique, les chiens et les loups partagent les mêmes parasites et les mêmes maladies. Plus de 350 agents pathogènes ont été identifiés pouvant infecter les populations de chiens (Cleaveland et al., 2001). Les populations de chiens, et particulièrement les chiens sauvages, peuvent être un réservoir pour les maladies, ce qui signifie que leur taille critique de communauté soit suffisante pour permettre la persistance de l'infection (Knobel et al., 2014). Ainsi, les maladies maintenues dans une population de chiens (réservoir) peut potentiellement affecter la faune (cible) par un mécanisme de débordement (Daszak et al., 2000) et être considéré comme une menace pour la conservation (Haydon et al., 2002). D'autre part, les loups peuvent également transmettre des parasites et des maladies aux chiens, soit par mécanisme de renversement ou si les loups sont eux-mêmes un réservoir de maladies, causant des problèmes vétérinaires ainsi que des problèmes de santé si les chiens à leur tour, transmettent des parasites à l'homme. En outre, les loups et les chiens peuvent jouer un rôle dans la transmission de maladies sans être une population réservoir si ils font partie d'une communauté de maintenance ou juste des vecteurs pour transmettre l'infection à partir de la population réservoir ou d'une communauté à une population cible (Knobel et al., 2014). Parmi les nombreux agents pathogènes qui affectent les chiens, seuls quelques-uns sont soupçonnés pour la conservation des canidés sauvages, et seulement trois d'entre eux ont été bien étudiés: **virus de la rage (RABV), maladie de Carré canine virus (CDV) et le parvovirus canin (CPV)** (Knobel et al., 2014).

Le virus de la rage est une préoccupation majeure, notamment parce qu'il peut avoir un impact sur la santé humaine. En effet, l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) estime à 37 000 le nombre de décès dus à la rage et 86 000 pour 2010 (intervalles de confiance de 95%) avec la plupart des cas (35 000 à 82 000) survenant en Asie et en Afrique (World Health Organisation, 2013). Il a été suggéré que les différentes clades de RABV proviennent d'un ancêtre chez les chiens domestiques du sous-continent indien, et les chiens sont probablement le principal vecteur pour la transmission interspécifique de la rage (Bourhy et al., 2008). On pense aussi que les chiens sont à l'origine de la lignée de rage la plus répandue en Amérique du Sud, en Afrique du Nord et en Afrique centrale (cf. Smith et al., 1992), originaire d'Europe et

se propageant avec des mouvements de chiens au cours de la colonisation (Baer, 2007; Knobel et al., 2014).

Cependant, mis à part les translocations intercontinentales et à grande échelle, les mouvements humains ne semblent pas être responsables de mouvements d'animaux enrégés et donc de la transmission du virus RABV (Bourhy et al., 2008). Les chiens sont toujours considérés comme le principal réservoir de la rage en Asie et en Afrique (Knobel et al., 2005).

La rage a été fréquemment documentée parmi les populations de loups sauvages et peut localement être importante pour la démographie de l'espèce (Chapman, 1978; Theberge et al., 1994; Ballard et Krausman, 1997; Holmala et Kauhala, 2006). En outre, les loups peuvent être responsable de la transmission directe de la rage à l'homme (Tabel et al., 1974; Cherkasskiy 1988; King et al., 2004; Türkmen et al., 2012). Les loups ont tendance à développer la forme furieuse de la rage et leur capacité à parcourir de longues distances en fait des vecteurs efficaces de la maladie (Holmala et Kauhala, 2006). Les loups enrégés sont très dangereux et il y a eu de nombreux épisodes bien documentés tout au long de l'histoire au cours de laquelle un loup peut mordre plusieurs personnes (voir King et al., 2004; Baer, 2007; Moriceau, 2007). En outre, les attaques de loups enrégés entraînent fréquemment la mort immédiate des victimes de leurs blessures. Cependant, compte tenu des quelques cas attestés de loups enrégés comparés aux autres animaux hôtes, les loups n'apparaissent pas être un hôte principal ou un réservoir de la rage, même si la situation aurait pu être différente quand ils étaient plus abondants en Europe dans le passé (Linnell et al., 2002). Du point de vue de la sécurité humaine, la plupart des pays fortement concernés par la rage humaine sont en dehors de l'aire de répartition du loup, à l'exception notable de l'Inde (6000 à 14 000 décès en 2010) (Organisation mondiale de la santé, 2013). L'épidémiologie de la rage parmi les espèces de canidés sauvages est complexe. Les chiens et les loups peuvent se transmettre la rage. Cependant, rien n'indique que la rage du loup survienne à la suite d'une contamination avec un chien. Même si la rage du loup peut être liée à des chiens errants, elle semble également être liée aux renards et aux chacals (Johnson, 1995; Linnell et al., 2002; Holmala et Kauhala, 2006). D'autre part, il semble peu probable que les loups puissent être à long terme des hôtes réservoir car ils n'ont pas développé une variante unique de virus (Hanlon et al., 2007). Cependant, avec leurs longues distances de dispersion les loups représentent des défis dans les zones où la rage de la faune est en train d'être éradiquée par des campagnes de vaccination.

Bien que certaines preuves indiquent que les chiens servent de réservoir potentiel pour RABV, leur rôle dans la transmission d'autres agents pathogènes comme le CDV et le CPV, au loup gris est moins clair. Les chiens semblent être responsable de la transmission de ces maladies à d'autres canidés sauvages comme les loups éthiopiens (*Canis simensis*) et les chiens sauvages d'Afrique (*Lycaon pictus*) (Cleaveland et al., 2001; Haydon et al., 2006; Woodroffe et al., 2012). Le CPV et le CDV affectent les loups (Mech et al., 1986; Bailey et al., 1995; Sobrino et al., 2008) et il a été montré qu'elles peuvent affecter la survie des louveteaux (Johnson et al., 1994; Mech

et al., 2008). Des contacts plus fréquents avec des chiens sont suspectés responsable de la transmission du CPV et du CDV aux loups dans certains cas (Bailey et al., 1995; Müller et al., 2011) bien que rien ne confirme que le chien domestique soit un réservoir hôte pour ces agents pathogènes (cf. Knobel et al., 2014). Un des épisodes les plus remarquables du transfert de la maladie des chiens aux loups dans un contexte de conservation s'est produit sur la population bien étudiée de l'Isle Royale. Une épidémie de parvovirus (d'origine chien domestique) a conduit à un crash dramatique de la population de loups et à un changement radical dans la dynamique de l'écosystème entier (Wilmers et al., 2006).

Bien que la rage, le CDV et le CPV soient les maladies les plus étudiées chez les canidés, d'autres maladies commencent à faire l'objet d'étude dans un contexte de conservation, par exemple l'adénovirus canin, le virus parainfluenza canin et le *Toxoplasma gondii*, entre autres (Philippa et al., 2004; Almborg et al., 2009). En outre, mis à part les virus et les microparasites, les chiens partagent également des macroparasites avec des carnivores sauvages et notamment avec les loups. Parmi les parasites internes, les cestodes *Echinococcus multilocularis* et *Echinococcus granulosus* sont très préoccupants depuis qu'ils sont responsables de l'échinococcose chez l'homme (Davidson et al., 2012; Grosso et al., 2012; Otero-Abad et Torgerson, 2013). Les chiens et les loups sont des **hôtes définitifs** pour ces parasites (Martínek et al., 2001; Foreyt et al., 2009). ***E. granulosus* a deux cycles, un domestique avec des chiens et des moutons et un sylvatique avec des loups et des ruminants sauvages**, mais ces cycles sont liés lorsque les chiens mangent des carcasses de ruminants sauvages et que des loups mangent des animaux domestiques (Gortázar et al., 2007). Les chiens sont les principaux vecteurs de transmission envers les humains (Grosso et al., 2012). L'augmentation du nombre de chiens ainsi que les mouvements de chiens par des personnes sont considérés comme responsables de l'expansion de *E. multilocularis* (Jenkins et al., 2003, 2011; Davidson et al., 2012). Dans ce contexte également, les longues distances de dispersion des loups ont soulevé des préoccupations de santé publique en raison du risque que les loups puissent amener des parasites dans des zones d'où ils étaient absents (Martínek et al., 2001; Hirvelä-Koski et al., 2003; Romig et al., 2006; Romig, 2009). Bien que cela n'ait pas été documenté et que cela soit réellement arrivé, la probabilité que cela se produise **est devenu une partie des discours anti-loups en Europe et en Amérique du Nord** (Geist, 2010).

Les parasites externes sont également partagés et les loups en Alaska ont été infectés par des poux de chien (*Trichodectes canis*) introduits via des chiens, causant une pédiculose avec diverses conséquences (Gardner et al., 2013). Les poux de chien peuvent causer une **morbidity** individuelle et pourrait affecter la forme physique mais n'apparaît pas comme une menace pour les populations de loups (Mech et al., 1985; Jimenez et al., 2010a). La **gale sarcoptique** *Sarcoptes scabiei* peut affecter les chiens et les loups et la transmission croisée de certaines souches est possible entre espèces (Jimenez et al., 2010b) et entre hôtes sauvages et domestiques (Pence et Ueckermann, 2002), même si les premières tentatives expérimentales de transmission du loup au chien

ont échoué (Samuel, 1981). L'épidémiologie de la gale sarcoptique reste incertaine et maintenant, il n'y a plus d'indication de transmission entre chiens et loups (Knobel et al., 2014).

En raison du rétablissement de la faune, de la mondialisation et du commerce, on observe une tendance générale à la transmission accrue de maladies entre les gens, les animaux domestiques et la faune, avec l'émergence de nouvelles maladies et la réapparition d'autres maladies qui avaient presque disparu (Daszak et al., 2000; Cook et Karesh, 2008). En raison de leur présence généralisée au sein des communautés humaines, les chiens apparaissent clairement comme un réservoir de maladies infectieuses potentiel pour les pays émergents et ré-émergents pour l'homme (Macpherson, 2005; Salb et al., 2008; Quinnell et Courtenay, 2009). **Comme conséquence plutôt positive, les chiens peuvent également jouer un rôle utile en tant qu'hôtes sentinelles contre les maladies** (Cleveland et al., 2006).

Dans une perspective de conservation, il apparaît que les chiens peuvent transmettre de nombreuses maladies pour les populations fauniques et pourraient servir de réservoir hôte, notamment en raison de la taille de leur population. Cependant, notre connaissance de l'épidémiologie et de l'écologie des différents agents pathogènes est insuffisante pour déterminer si les chiens sont les principaux hôtes responsables ou si leur gestion conduirait à une réduction de fréquence d'agents pathogènes chez les populations fauniques (Knobel et al., 2014). Si la transmission de maladie par les chiens apparaît comme une menace pour les canidés sauvages, comme dans le cas des loups éthiopiens et des chiens sauvages africains, son impact sur la démographie du loup gris reste à évaluer. Il y a notamment un manque de surveillance des maladies et des parasites (par exemple, la tuberculose, l'erlichiose et la leishmaniose) considérées comme moins importantes qui peuvent entraîner la mort ou une diminution de la forme physique, même sporadiquement ou chroniquement. De plus, compte tenu des nombreuses maladies et parasites partagés par les chiens et les loups, il est important de prendre en compte la possibilité d'épisodes de co-infections potentiellement mortelles.

Dans un contexte d'hybridation loup-chien, la question du potentiel d'une meilleure résistance des hybrides aux maladies pourrait susciter certaines inquiétudes. En effet, l'introggression peut parfois offrir plus de variation au niveau du complexe majeur d'histocompatibilité (CMH), pouvant mieux résister aux maladies, comme le montrent les coyotes (*Canis latrans*) et les loups rouges (*C. rufus*) (Hedrick et al., 2002; Hedrick, 2013).

Quand ils ont la possibilité de le faire, les chiens agissent généralement comme carnivores, en devenant un membre de la communauté des carnivores et en compétition avec d'autres carnivores. Être le carnivore le plus abondant dans le monde, les chiens sauvages et en liberté ont le plus grand potentiel de concurrence avec les loups pour la faune (Young et al., 2011). Vanak et Gompper (2009) identifient trois types de concurrence d'intragroupe :

- Concurrence d'exploitation: concurrence pour des ressources limitées,

- Concurrence par interférences: exclusion spatiale, harcèlement ou prédation intraguilde,
- Concurrence apparente: sensibilité différentielle à un prédateur commun ou parasite.

Bien que la recherche sur les interactions entre les chiens et la faune sauvage ait suscité un intérêt croissant, au cours des dernières années (Hughes et Macdonald, 2013), notre connaissance sur les interactions de chien avec les carnivores sympatriques reste extrêmement limité (Vanak et Gompper, 2009). Un examen de différentes études analysant ou rapportant les effets concurrentiels des chiens sur les carnivores sympatriques ne mentionne aucune recherche sur la compétition entre loups et chiens (Vanak et al., 2014). Faits surprenants compte tenu de l'étendue de la sympatrie entre les deux et le fait d'être deux canidés, ils devraient montrer une concurrence plus intense par ingénierie (Donadio et Buskirk, 2006). Des études préliminaires ne pourraient que suggérer la forte probabilité de concurrence existant entre les loups et les chiens compte tenu du faible nombre de loups et le nombre élevé de chiens, ainsi que le fait qu'ils partagent les mêmes ressources, c'est-à-dire les déchets et le bétail (Rjabov, 1980; Boitani, 1983; Gipson, 1983; Ovsyanikov et Poyarkov, 1996). En effet, si les chiens n'apparaissent pas comme des prédateurs concurrents efficaces face aux loups dans des environnements naturels, ils peuvent avoir un avantage lors de l'utilisation de matériaux d'origine humaine (HDM) ou en tant que récupérateurs proches des établissements humains (Vanak et Gompper, 2009). Une compétition par interférence peut également se produire entre le loup et le chien, mais en général, il favorise le loup qui est connu pour tuer des chiens dans un contexte de prédation intraguilde. Cependant, les loups ont tendance à vivre par paires ou en petites meutes dans les zones où ils sont très persécutés, leur donnant un désavantage face aux grands groupes de chiens (Boitani, 1983).

Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, les chiens peuvent être un réservoir potentiel pour les maladies affectant les loups et en tant que tel, il pourrait y avoir une concurrence évidente dans ce cas, les loups étant plus sensibles aux parasites en raison de leur plus petite population (par rapport à la population massive de chiens).

Un autre facteur potentiel de concurrence apparente entre loups et chiens pourrait être des différences dans le **système immunitaire**. Effectivement, les petites populations de loups et celles isolées peuvent présenter une faible variabilité au niveau des allèles du CMH (Seddon et Ellegren, 2004), bien que la variabilité soit souvent maintenue dans les populations de loups (Seddon et Ellegren, 2002; Galaverni et al., 2013). Bien qu'il reste à déterminer si la perte de variabilité de CMH menace la viabilité de la population (Radwan et al., 2010), il est probable qu'un nombre élevé d'allèles du CMH soit crucial pour faire face à la diversité des agents pathogènes dans un contexte de concurrence avec de grandes populations de chiens.

Certains auteurs suggèrent que les loups sont souvent blâmés pour la prédation sur le bétail, notamment dans les endroits où des chiens sauvages et en liberté sont nombreux (Boitani, 1983; Cozza et al., 1996). **Ce phénomène pourrait**

survenir lorsque les attaques de loups sont indemnisées et pas les attaques de chiens (Cozza et al., 1996), et également résulter de difficultés pour distinguer les attaques de loups et de chiens en fonction de l'autopsie (Caniglia et al., 2013b). Dans le cas où ce phénomène conduit à des actions de gestion légales comme la réglementation ou l'élimination de loups, ou à une activité de braconnage accrue ciblant les loups, il peut être perçue comme une forme de concurrence apparente, puisque les loups et les chiens partageraient les humains en tant que prédateur commun.

Il a été démontré que les chiens peuvent tuer du bétail, notamment des moutons (Bergman et al., 2009), et peuvent même avoir un impact économique important dans certaines zones sans loups (Taylor et al., 2005). Une étude en Espagne a même trouvé des excréments de chien contenant beaucoup plus de reste d'animaux domestiques que les excréments de loup de la même région, mais ne pouvait pas faire la distinction entre la prédation et le charognage (Echegaray et Vilà, 2009). Ainsi, même s'il semble y avoir certaines indications à ce que les chiens puissent être responsables de dommages attribués aux loups, il n'y a pas de données publiées pertinentes confirmant ce phénomène. De plus, certaines études longitudinales ont montré que lorsque les loups reviennent dans une région, les dégâts sur le bétail augmentent considérablement par rapport à leur absence (Garde et al., 2004; Garde, 2005).

En fait, malgré l'impact potentiel des chiens sur le bétail, et en raison des difficultés rencontrées pour déterminer l'origine de la prédation, il y a un manque d'informations sur ce phénomène. L'utilisation d'une approche de médecin légiste exploitant l'analyse ADN de la salive dans les marques de morsure pourrait probablement aider à mieux comprendre ce phénomène à l'avenir (Caniglia et al., 2013b).

5. LES CHIENS COMME OUTIL POUR AIDER A CONSERVER LES LOUPS

5.1. Chiens gardiens de bétail

Si les chiens peuvent devenir une menace pour les populations de loups à cause de l'hybridation, la concurrence et la propagation de maladies, ils ont également et sont toujours utilisés pour protéger le bétail de la prédation du loup. Par conséquent, ils peuvent contribuer à atténuer les conflits homme-loup et sont souvent proposés comme outil de gestion non légal dans la boîte à outils pour la conservation du loup (Shivik, 2006).

Il est assez fréquent que les bergers soient accompagnés de quelques chiens qui alerteront les humains de la présence de tout intrus, mais tous ne peuvent empêcher l'attaque de carnivores sauvages. Alors que beaucoup de chiens peuvent être utilisés pour protéger le bétail contre les prédateurs, comme le montre l'utilisation efficace des petits métis par les Navajos (Copping et al., 1982; Black and Green, 1985), certains types de chiens semblent être le résultat d'une sélection spécifique pour cette activité. Ces chiens spécifiques proviennent d'Eurasie et sont appelés génériquement Chiens de gardiennage du bétail (LGD) ou Chiens de Protection du

Bétail (LPD). Les LGD présentent des caractéristiques morphologiques et comportementales spécifiques. Ces caractéristiques sont probablement le résultat d'une adaptation aux dures conditions de transhumance, de vie en montagne et de confrontation avec des carnivores sauvages ainsi qu'une sélection post-zygotique de traits de comportements de prédilection des bergers (Coppinger et Coppinger, 2001). Ainsi, les LGD pèsent généralement au moins 30 à 40 kg et atteignent 50 à 60 cm de hauteur (Coppinger et Schneider, 1995). Considérant qu'ils montrent une morphologie spécifique, Breber propose de les catégoriser comme types de mastinoïdes (Breber, 2008).

Les caractéristiques comportementales des LGD résultent de la combinaison de traits innés spécifiques avec le renforcement de certains comportements et la prévention des autres à une période de développement spécifique (Coppinger et Schneider, 1995). **Ainsi, étant élevé au sein d'un élevage, les LGD doivent développer l'attention, c'est-à-dire créer des liens sociaux avec le bétail. La prévention de toute tentative de jouer avec le bétail ou montrer des schémas moteurs de prédation est une partie importante de leur comportement digne de confiance.** La combinaison de

l'attention et la fiabilité devrait conduire le chien à développer un comportement de protection envers le troupeau (Coppinger et Schneider, 1995; Coppinger et Coppinger, 2005). Bien qu'un environnement approprié soit essentiel pour le développement de l'attention, de la fiabilité pour la protection des troupeaux, les LGD montrent quelques prédispositions comportementales qui facilitent l'émergence de ces qualités. En effet, ils ont tendance à avoir une plus longue période de lien social que les autres races, afin de maintenir des comportements juvéniles à l'âge adulte, et leurs schémas moteurs de prédateurs apparaissent ou restent rarement plutôt faible (Coppinger et Schneider, 1995).

Selon Coppinger et Schneider (1995), les LGD ne sont pas des animaux féroces et courageux défendant le troupeau. Ils protègent plutôt le bétail en perturbant le comportement prédateur du loup et en affichant un comportement ambigu et inadaptés au contexte (abolements, salutations sociales, jeu et parfois agression). Cependant, dans certains contextes, notamment face aux grands prédateurs comme le loup, un niveau d'agressivité pourrait être plus efficace pour décourager les attaques (Green et Woodruff, 1990; Sedefchev, 2005). L'utilisation historique répandue des LGD contre le loup en Eurasie (Coppinger et Coppinger, 1995) ainsi que de nombreux comptes rendus populaires (Smith et al., 2000) montre que les LGD ont été et peuvent être potentiellement efficaces contre la prédation des loups dans de nombreux contextes. Une étude en France a montré que la capacité des LGD à réduire la déprédation du loup sur les moutons dépend de plusieurs facteurs, notamment la taille du troupeau et les pratiques d'élevage plus larges dans lesquelles ils sont intégrés (Espuno et al., 2004). Les LGD sont parfois tués par les loups (Bangs et al., 2005; Mertens et Schneider, 2005) et leur efficacité pourrait notamment être limitée dans les systèmes sylvopastoraux où les moutons sont divisés en plusieurs petits groupes (Garde, 1996) ou ne se regroupent pas du tout (voir notamment Hansen et Smith, 1999). Il semble que des recherches supplémentaires soient nécessaires pour

évaluer l'efficacité des LGD pour protéger les troupeaux de la déprédation du loup (Smith et al., 2000; Gehring et al., 2010), compte tenu notamment de la variété des systèmes de pratiques pastorales en Eurasie et en Amérique, ainsi que de l'évolution de la société et du contexte économique (voir par exemple Lescureux et Linnell, 2013) qui affectent le pastoralisme dans le monde entier.

Les LGD sont maintenant utilisés pour protéger le bétail des carnivores sauvages en général, mais aussi des ongulés sauvages pouvant transmettre des maladies (VerCauteren et al., 2012). Ils se rencontrent maintenant sur presque tous les continents à but de protection contre les carnivores aussi divers que le guépard (*Acinonyx jubatus*) en Afrique (Marker et al., 2005), les coyotes, les pumas (*Puma concolor*) et les ours noirs (*Ursus americanus*) en Amérique (Andelt et Hopper, 2000) et les dingos en Australie (Jenkins, 2003). Cependant, historiquement ils sont originaires d'Eurasie et leur existence semble être liée au pâturage extensif des moutons, à la disponibilité en lactosérum (en tant que déchet de la fabrication du fromage) pour nourrir des chiens, et la lignée de loup. En effet, dans plusieurs cas, comme dans les îles Britanniques où les LGD ont disparu rapidement après l'extermination des loups (Pluskowski, 2006; Breber, 2008).

Selon Coppinger et Coppinger (2001), les chiens de protection sont parmi les plus vieux chiens de travail. Les supporters de race de chien ont construit une diversité de mythes non fondés autour de l'origine des LGD, suggérant qu'ils pourraient provenir aussi tôt que 6000 ans BP (Rigg, 2001). Alors que certains auteurs retracent leurs origines au mastiff Tibétain, d'autres suggèrent que les LGD viennent de Molosses donné à Alexandre le Grand par un roi indien (Guardamagna, 1995) ou même que certaines races comme le Slovensky Cuvac sont dérivées de loups arctiques (American Kennel Club, 2013). Il y a aucune donnée archéologique à l'appui de l'une ou l'autre de ces hypothèses (voir notamment Brewer et al., 2001). La plus ancienne association entre les chiens et les moutons dans les archives archéologiques remontent à 3585 av. (Olsen, 1985) et la plus ancienne mention écrite de chiens dédiés pour garder le bétail apparaît dans « History of Animals », d'Aristote, daté à partir de 343 av. J.-C. (cf. Cummins et Lore, 2006). Les chiens gardiens de bétail sont décrits en détail dans « Rerum rusticarum libri de Varro » (116-27 av. III. De « re rustica » est une compilation de textes de Caton l'Ancien, Varro, Columella et Palladius sur l'agriculture et est resté le principal référentiel sur l'agronomie en Europe jusqu'au 17^{ème} siècle (Nisard, 1851) et comprend des sections sur les LGD.

En ce qui concerne l'origine des différentes races, il a été démontré que le terme race est problématique en ce qui concerne l'histoire du chien et qu'il serait plus pertinent de considérer que certaines grandes classes de chiens existaient comme chien de chasse à vue, chasseurs de senteurs, chiens bergers, etc. Les races modernes telles que nous les connaissons, basées sur l'apparence morphologique et la lignée fermée, ne sont apparues qu'au 19^{ème} siècle (Larson et al., 2012). C'est d'autant plus le cas pour les LGD puisque ces chiens étaient principalement utilisés par des bergers transhumants, et le flux de gènes entre les chiens de différentes régions était probablement important (Coppinger

et Schneider, 1995; Coppinger et Coppinger, 2001, 2005). Breber souligne ainsi que dans l'ensemble, la similarité entre les LGD est si évidente que les diviser en différentes races semble arbitraire (Breber, 2008) probablement expliqué par des raisonnements amateurs dans les limites nationales ou régionales récentes (Coppinger et Coppinger, 2001) qui sont séparés de leurs contextes d'origine de travail.

Du point de vue de la conservation du loup, les LGD apparaissent comme un outil potentiel utile pour atténuer les conflits homme-loup, bien que leur rôle d'atténuation variera fortement en fonction de la situation socio-culturelle et du contexte écologique. Dans des endroits où ils ont toujours été utilisés, ils sont généralement bien intégrés au système pastoral et à l'environnement écologique et social, même si des conflits peuvent encore exister avec d'autres utilisateurs des terres, notamment les chasseurs (Sedefchev, 2005, données non publiées de Lescureux). Ils ne sont pas seulement perçus en tant qu'outil d'atténuation des conflits avec les carnivores, mais plus en tant qu'outil pastoral utilisé en combinaison avec d'autres types de mesures, y compris les enclos de nuit, le berger et le contrôle légal. Toutefois, le fait qu'ils réduisent la prédation sur le bétail permet probablement une coexistence plus pacifique avec les loups. Dans des endroits où ils sont introduits ou réintroduits après le retour des loups, la situation est beaucoup plus complexe. Les éleveurs considèrent généralement les LGD comme une nouvelle contrainte. Les LGD génèrent des coûts et du travail supplémentaires (Gehring et al., 2010), les systèmes pastoraux ne sont pas toujours adaptés à leur présence, et il peut y avoir un manque d'informations, de ressources et de lignage de chiens appropriés (Garde, 1996). Le statut juridique des LGD peut également être pris en compte, notamment lorsqu'ils sont réintroduit dans un pays, les éleveurs ont été poursuivis et condamnés à des amendes pour des attaques de LGD contre des randonneurs en France (Linder et Durand, 2001). Dans les systèmes transhumants, la gestion des LGD en période hivernale peut également être difficile si ils doivent être confinés près des habitations, ce qui a parfois amené les autorités locales à interdire les LGD au sein de leurs communautés (Gehring et al., 2010).

D'un point de vue plus anthropologique, les LGD constituent un exemple frappant des relations complexes établies entre les humains et leur environnement, avec l'utilisation d'un descendant de loup pour protéger le bétail contre les loups. Cet exemple montre comment les systèmes pastoraux ont évolué en interaction étroite avec les prédateurs et met l'accent sur le rôle de l'élevage et des chiens de garde dans l'évolution des systèmes pastoraux.

5.2. Chiens utilisés pour la chasse au loup

Certains chiens peuvent être utilisés pour protéger les troupeaux des attaques de loups, alors que d'autres ont également été largement utilisés dans le passé pour les chasser (Association des lieutenants de Louveterie, 1925; Lopez, 1978; Martin, 2005; Hickey, 2011), et sont encore utilisés dans certains pays comme le Kirghizistan (Lescureux, 2007). Diverses races de chiens de chasse, ont été utilisées pour chasser le loup, mais certaines races ont été

spécialement sélectionné pour la chasse au loup, comme le lévrier de Borzoi, le lévrier irlandais, ou le Tajgan kirghize. Si chasser avec des chiens a été décrit comme un divertissement aristocratique (Lopez, 1978), il faut mentionner que la chasse au loup fournit également des produits avec une utilisation utilitaire directe comme les peaux et les organes utilisés dans certaines médecines (Lescureux, 2007). Plus important encore d'un point de vue conservation, la chasse aux grands carnivores peut aussi être considéré comme un outil de gestion (Parker et al., 2009; Treves, 1999). 2009; Bischof et al., 2012) et dans certains cas, peuvent aider à atténuer les conflits entre humains et carnivores (Lescureux, 2006; Lescureux et Linnell, 2010; Mech, 2010a; Knott et al., 2013; Treves et al., 2013). Au cours des périodes historiques, il semble que les chiens de chasse aux loups aient joué un rôle important comme outils de gestion du loup. Par exemple, l'exportation de chiens de chasse irlandais a été interdite par une ordonnance du conseil de Cromwell en 1652 afin d'aider à faire face aux problèmes croissants de loup dans le pays (Hickey, 2011). Cependant, à notre connaissance, chasser les loups avec des chiens n'est plus une pratique utilisée en Europe. Bien que la chasse aux loups avec des chiens a été autorisé dans le Wisconsin en 2012 (cf. Treves et al., 2013), les chiens n'ont pas été utilisés durant la saison 2012, en raison d'un litige non résolu (Wisconsin Department of Natural Resources, 2013), montrant la controverse potentielle existant sur cette forme de chasse, à la fois des protectionnistes et des militants du droit et du bien-être animal concernés par la possibilité de chiens blessés ou tués par les loups.

6. PREDATION DES LOUPS SUR LES CHIENS

Contrairement aux cas où les chiens sont utilisés pour réduire les conflits avec les loups, les chiens peuvent également jouer un rôle central dans l'escalade des conflits entre les humains et les loups. Cela fait référence aux cas des chiens tués par les loups. Le rôle des chiens comme proies ou prédateurs dans divers écosystèmes est bien documenté (Butler et al., 2004, 2014), mais si la prédation par le loup sur les chiens est largement connu de la littérature grise et populaire, elle n'est pas bien documenté dans la littérature scientifique (Butler et al., 2014). Les informations sur les cas de prédateurs de chiens proviennent de deux sources. La première provient d'agences de gestion de la faune qui tiennent des registres d'animaux domestiques tués par de grands carnivores, généralement dans des situations où une compensation est versée pour des conflits. Ces données couvriront que les cas de prédateurs de chiens qui ont un propriétaire clair et lorsque les chiens sont gardés à proximité du propriétaire, de sorte que l'attaque puisse être documenté. Elles ne couvriront pas les cas où les loups tuent des chiens sauvages, par exemple. La deuxième source provient d'études sur le régime alimentaire des loups, qui quantifie l'étendue des poils de chien dans les poils de loup ou l'estomac.

Nous avons pu obtenir les dossiers d'agences de gestion de la faune de sept pays Européens et de six états des Etats-Unis (Tableau S1). À l'exception de la Croatie, le tableau qui se dessine est que les chiens victimes, représentent un conflit chronique mais de faible intensité avec relativement peu de chiens tués chaque année. Cependant, les données montrent

également beaucoup de variations spatio-temporelles dans les zones d'étude. En outre, à ces enregistrements systématiques, une brève enquête parmi nos collègues qui travaillent avec les loups dans d'autres pays, a indiqué que ces attaques se produisent également dans des régions aussi diverses que l'Albanie, la Macédoine, la Bulgarie, la Slovaquie, l'Allemagne, l'Espagne, l'Italie, la Mongolie et le Kirghizistan. La situation où la plupart des chiens sont tués est celle où les chiens en liberté sont utilisés pour la chasse de loisir (30 à 80% des cas, voir Butler et al., 2014). En Fennoscandie, il s'agit principalement de chiens de chasse aux orignaux (*Alces alces*) ou aux lièvres (*Lepus timidus*), alors que dans le Grand Nord, la région des Grands lacs aux États-Unis est principalement composée de chiens de chasse à l'ours noir. Les chiens victimes sont associés à un traumatisme émotionnel considérable en raison de la perte d'un animal de compagnie. De plus, il existe un aspect économique si on considère la valeur de ces chiens à la vente en tant que chiens dressés ou comme matériel de reproduction. Le rôle de la coopération entre chasseur et son chien comme motivation à chasser est bien documenté dans la littérature de chasse et peut donc servir à éroder une tolérance déjà fragile des chasseurs à la présence de loups. La deuxième situation courante concerne les chiens de compagnie ou de garde qui sont emmenés dans les zones de loisirs. De telles attaques en particulier peuvent induire un sentiment de peur chez les ruraux victimes d'agressions prédatrices près de chez eux. Une dernière situation concerne les chiens de garde du bétail qui essaient de défendre le bétail.

Les données sur la présence de chiens dans le régime alimentaire du loup indiquent également que leur prédation est répandue, mais rarement intense, avec la présence de chien généralement ne constituant que quelques points de pourcentage (Tableau S2). **L'exception concerne certaines régions de Russie et d'Espagne dans des lieux et des périodes où les proies sauvages n'étaient présentes qu'à de faibles densités, et des données de Roumanie pour des prédatons de loups spécifiques vivant près des grandes villes.** Ce n'est que dans ces cas-là que les chiens peuvent être considérés comme une composante majeure du régime alimentaire du loup (Bibikov, 1988; Cuesta et al., 1991; Pozio et al., 2001).

Bien que le nombre de chiens tués chaque année soit relativement faible, ces cas peut être le moteur de conflits de conservation très intenses (Redpath et al., 2013) pouvant avoir des impacts négatifs sur les ressources humaines. La volonté de partager l'espace avec les loups en raison de la relation privilégiée qui existe entre les gens et leurs chiens de compagnie, induit une peur des loups qui pénètrent dans les villages et les fermes pour prendre des chiens près des maisons. En effet, dans de nombreuses cultures, il existe de forts facteurs sociaux et des liens émotionnels entre les humains et les chiens et le dernier peut être considéré comme un membre de la famille et / ou un partenaire de travail / un membre sportif (Sanders, 1993; Hart, 1995; Haraway, 2003; Guillo, 2004). 2009). Dans ces situations, la perte de chiens peut entraîner de fortes réponses émotionnelles. Au moins en Fennoscandie et au Wisconsin, la question des attaques de chiens est devenu un moteur central de l'opposition rurale à la présence des loups et les demandes d'une chasse au loup plus

libérale face à d'une population moins nombreuse qui défendent des objectifs de rétablissement (Skogen et Krange, 2003; Skogen et al., 2006; Bisi et al., 2007; Sjolander-Lindqvist, 2009). En plus, les bons chiens de chasse ou de travail sont des animaux précieux qui ne peuvent être remplacés rapidement (voir par exemple Lescureux et Linnell, 2010).

En conséquence, la prédation par les loups sur les chiens affaiblit nettement le soutien communautaire et politique à la conservation du loup (Skogen et Krange, 2003; Skogen et al., 2006; Bisi et al., 2007; Sjolander-Lindqvist, 2009), et si une partie des cas de prédation de chien peut être atténué en évitant d'avoir des chiens perdus ou attachés dans les chantiers la nuit, la question des chiens de chasse est presque impossible à atténuer, car elle fait partie de la tradition, du moins en Europe et dans certaines régions d'Amérique du Nord. Un aspect supplémentaire qui peut être préjudiciable à la conservation du loup est le fait que l'abattage et la consommation de chiens favorisent la transmission de maladies et de parasites du chien au loup (Pozio et al., 2001).

Il y a eu relativement peu d'investissements dans la recherche sur ce sujet (Fritts et Paul, 1989; Kojola et Kuittinen, 2002; Kojola et al., 2004; Edge et al., 2011) et il y a eu encore moins d'analyses qui tentent d'expliquer la variation de cas de prédation des chiens dans l'espace et dans le temps (Butler et al., 2014). La taille de la population de loups, la faible densité de proies sauvages, les endroits dans lesquels les chiens sont gardés ou utilisés, et l'existence de meutes à problèmes sont quatre facteurs qui sont souvent cités comme importants pour déterminer le nombre de chiens tués (Cuesta et al., 1991; Pozio et al., 2001; Kojola et Kuittinen, 2002; Sidorovich et al., 2003; Kojola et al., 2004). Cependant, il n'y a jamais eu d'analyses formelles de ces modèles. Une autre incertitude réside dans la motivation pour que les loups tuent des chiens, ce qui semble être à la fois motivé par la prédation pour l'alimentation et la défense territoriale (Karlsson et Jaxgård, 2004), mais encore une fois, ces schémas n'ont jamais été formellement analysés.

7. DISCUSSION

Au travers de cette revue qui a traversé plusieurs frontières de disciplines, nous avons exploré plusieurs interactions complexes entre chiens et loups. Malgré le nombre relativement important de publications et même de revues qui traitent de chiens ou de loups, la relation entre eux a rarement été spécifiquement étudiée et il semble qu'il y ait un fort besoin de recherches supplémentaires sur ce sujet.

Grâce aux progrès des études génétiques, de nombreuses publications récentes ont mis en lumière les origines des chiens, l'hybridation loup-chien et les relations globales entre les grandes espèces de canidés. C'est presque incontesté maintenant que les chiens descendent des loups et ont été trouvés dans plusieurs endroits de l'Europe au Moyen-Orient et Extrême-Orient, en Russie entre 15 000 et 12 000 ans BP. Les cas d'hybridation loup-chien étaient probablement nombreux à l'époque, et il semble qu'ils se soient également produits dans le passé récent, et se produisent encore de nos jours dans de nombreux endroits (Randi, 2011). En fait, l'hybridation se produit également entre d'autres grands canidés sauvages et les frontières d'espèces appartenant au

genre *Canis* semblent être assez flous avec l'existence de nombreuses relations cryptiques, générant des controverses sur les noms des espèces et leurs statuts de conservation.

7.1. Impacts des chiens sur les loups

Du point de vue de la conservation, l'impact direct des chiens sur les loups n'a pas encore été évalué avec certitude. Alors que plusieurs publications suggèrent qu'il pourrait y avoir plusieurs voies de concurrence entre loups et chiens, il y a un manque d'études confirmant la force de ces interactions. De même, la connaissance de l'épidémiologie et l'écologie des agents pathogènes communs aux loups et chiens semblent être insuffisante pour confirmer que les chiens constituent effectivement une menace pour la conservation du loup par la transmission de maladies. Finalement, la plus grande menace directe que les chiens pourraient causer aux loups semble se faire par l'hybridation puisque son existence a été confirmée. L'ampleur de ce phénomène variera probablement beaucoup en fonction du contexte et il faut de toute urgence enquêter sur de nombreux endroits, notamment le sud et l'est de l'Europe et l'Inde, où les chiens en liberté sont nombreux et sympatriques aux loups. Cependant, son impact sur l'état de conservation du loup n'a pas encore été confirmé, et l'identification (Lorenzini et al., sous presse) et la gestion des hybrides est assez difficile, à la fois technique et du point de vue juridique.

Enfin, il est important de prendre en compte l'impact additif potentiel des différents impacts potentiels que les chiens pourraient avoir sur les loups, comme il est probable que les zones prédisposées à un impact seront également prédisposées à d'autres impacts. L'impact des chiens est susceptible de varier entre les zones en fonction de la façon dont les chiens sont conservés et utilisés à proximité des habitations et de l'accès potentiel à la nourriture anthropique. En général, il y a une nécessité désespérée de nouvelles études sur l'écologie des chiens de toutes les formes, y compris ceux en liberté, errants et sauvages, même si certaines études ont déjà été publiées (Vanak et Gompper, 2009; Young et al., 2011; Paschoal Ana Maria et al., 2012).

Considérant que la principale menace pour les populations de loups concerne généralement les cas de victimes directes (légaux et illégaux) en raison de conflits avec les êtres humains (Fritts et al., 2003), le rôle des chiens dans les conflits homme-loup est probablement aussi important que leur impact direct, sinon plus. Cet impact peut être positif ou négatif, selon le type d'interaction et de contexte. Encore une fois, cet impact est difficile à mesurer et d'avantage de recherches sont nécessaires pour évaluer le rôle des chiens en fonction du contexte et notamment du statut du chien.

Les chiens en liberté et les chiens sauvages représentent clairement une menace potentielle sur les populations de loups, leur impact sur les conflits homme-loup n'est pas évident, sauf dans le cas où les loups sont blâmés pour les attaques de chien sur le bétail. Dans ce cas, les quelques cas existants ne peuvent être généralisés, de nombreux facteurs peuvent influencer l'impact relatif des chiens et des loups sur le bétail selon le statut et les populations de chiens ainsi que les différents systèmes pastoraux.

Bien que les chiens de chasse au loup aient eu un impact négatif sur le statut de conservation du loup dans le passé, cette pratique est actuellement assez rare et les propositions de « réintroduction de la pratique » risquent d'aggraver les conflits, notamment avec les défenseurs des droits et du bien-être des animaux). Les chiens de chasse en général sont associés à l'augmentation des conflits homme-loup depuis que des cas de prédatons de chiens par les loups semblent être l'un des principaux facteurs d'attitudes négatives pour la conservation du loup dans de nombreux domaines. Butler et al. (2014) ont proposé un indice de développement du chien (DDI) mesurant les relations homme-chien qui pourraient permettre d'évaluer les conflits potentiels émergeant de la prédation des carnivores sauvages sur les chiens, selon également la relation entre les humains et les carnivores sauvages. Encore une fois, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour évaluer les facteurs sociaux et écologiques associés à la prédation par le loup sur les chiens, ainsi que ses effets sur les conflits homme - loups.

Les chiens de protection du bétail (LGD) ont l'impact le plus positif sur la conservation du loup en réduisant les dommages causés au bétail aussi bien par les loups que par les chiens et atténuent ainsi les conflits avec les humains. Cependant, leur efficacité varie en fonction de facteurs écologiques, du contexte social, et leur introduction ou réintroduction dans les systèmes pastoraux qui n'y sont pas habitués peuvent générer de nouveaux conflits, notamment s'ils n'ont pas un statut juridique clair. Une comparaison entre différents systèmes pastoraux utilisant des LGD dans divers contextes écologiques et sociaux apparaissent nécessaires pour une meilleure compréhension des LGD sur les dommages causés par le loup ainsi que pour améliorer leur incorporation et leur utilisation dans de nouveaux domaines. Néanmoins, s'ils sont correctement combinés avec d'autres mesures de protection, les LGD apparaissent comme l'un des meilleurs outils d'atténuation dans de nombreux domaines.

7.2. Frontières conceptuelles entre le loup et le chien

Au-delà des problèmes biologiques et techniques, la gestion des relations loup-chien dans un contexte de conservation soulève la question des limites entre ces animaux. En effet, les chiens descendent presque certainement des loups et les deux peuvent se croiser et produire des hybrides. Alors que l'hybridation naturelle (entre vie sauvage et formes) est considéré comme jouant un rôle dans la spéciation, l'hybridation anthropique (entre formes sauvages et domestiques) et l'introgession de gènes de chien dans les populations de loups sauvages est considérée comme une pollution potentielle de l'intégrité génétique des taxons existants (cf. Lorenzini et al., Sous presse). Cette préoccupation exprimée dans plusieurs articles sur l'introgession de gènes de chiens dans des populations de loups pose directement la question des **frontières**, de la **pureté** et de la **pollution** qui sont des concepts bien développés dans des disciplines telles que l'anthropologie de la nature et les sciences sociologiques (voir par exemple Douglas, 1966; Latour, 1993; Chevalier, 2000; Forsyth, 2003). Milton (2000) a suggéré que les défenseurs de l'environnement invoquent

trois méthodes culturellement pour définir les limites: (1) la limite interspécifique, (2) la limite entre les autochtones et les étrangers, et (3) la limite entre l'homme et les processus non humains, ce qui reflète la dichotomie entre la nature et la culture sur lesquelles la science occidentale moderne est largement basée (Latour, 1993; Descola, 2005). Dans de tels contextes, la pureté est associée au respect des frontières alors que la pollution se produit lorsque les frontières sont franchies, c'est-à-dire lorsque la compréhension sociale de l'ordre environnemental contextualisé est perturbé (Knight, 2000).

L'hybridation loup-chien et l'introgression génétique du chien dans les populations de loups sont perçues comme des pollutions car non seulement elles franchissent la frontière entre deux espèces mais aussi la frontière entre sauvage et domestique, ce qui est bien établi dans les sociétés occidentales (Descola, 2004). Dans cette vue dichotomique, les chiens - comme animaux domestiques - sont déjà "pollués" par des processus humains et ne font plus partie de la nature. Cela pourrait probablement expliquer le précédent manque d'intérêt des biologistes pour l'étude de l'écologie du chien (Vanak et Gompper, 2009) car les chiens ne sont pas considérés comme des objets «purs» dignes d'intérêt pour les écologistes de la faune. Un processus de purification similaire a été démontré en Inde avec le choix de zones protégées comme sites d'études (Ghosal et al., 2013).

Par conséquent, lorsque les chiens deviennent sauvages, ils se situent entre les deux catégories car ils ne sont plus domestiques, mais ils n'appartiennent pas à la faune. Ils «polluent» déjà la nature et ils sont perçus comme un problème de conservation et une menace anthropique pour la nature. Quand ils se croisent avec des populations de loups, ils croisent la limite interspécifique ainsi que celle domestique/sauvage générant désordre dans la compréhension sociale de l'environnement par les défenseurs de l'environnement. Cependant, les limites générant ce sentiment de pollution ne sont pas rigoureusement établies une fois pour toutes. Ainsi, il semble que les frontières entre les espèces (avec l'exemple des canidés particulièrement puissant) sont plus fluides que beaucoup de biologistes, et que presque toutes les législations sont habituées à traiter, et d'autre part le concept socialement construit de la nature comme séparé des humains est de plus en plus remis en question dans certaines disciplines et générant de nombreux

«hybrides» conceptuels (Latour, 1993). Cela génère ce que Robbins et Moore (2012) appellent trouble d'anxiété écologique.

Les limites floues et l'impact de la société humaine sur les relations loups - chiens se reflète notamment dans le statut juridique variable des hybrides loups - chiens et le statut juridique des chiens en liberté. Ce dernier est en général beaucoup plus diversifié que la législation régissant les loups et montre une grande variation entre les pays, de la politique de tir à vue pour les chiens en liberté dans les pays Baltes à la pleine protection prévu pour eux en Italie. Ironiquement, les LGD qui peuvent potentiellement atténuer les conflits avec les loups ont aussi un statut juridique très variable et ils semblent être à la frontière entre domestiques et sauvages, appartenant à des propriétaires mais généralement libres, plus attaché au bétail qu'à l'homme, travaillant à l'extérieur des enclos et souvent sans surveillance.

Ce point de vue anthropologique sur les relations loups - chiens ne légitime pas les préoccupations des défenseurs de l'environnement en ce qui concerne les impacts des chiens sauvages sur les loups et l'hybridation, mais montre que, outre les aspects juridiques et techniques leur préoccupation est basée sur des valeurs de limites liées à la définition culturelle (construites socialement). Par conséquent, la gestion des chiens sauvages et de l'hybridation loups - chiens va au-delà d'un problème biologique et nécessite de prendre en compte les perceptions de la société.

La principale conclusion de cet examen est qu'il existe un besoin crucial supplémentaire de recherche sur la question de savoir comment les chiens modulent la relation entre les humains et les loups, ce qui devrait inclure de bonnes études sur le terrain de tous les problèmes écologiques que nous traitons ci-dessus, ainsi que des études sur les perceptions que le public et les experts ont de la relation. En plus d'être un sujet nécessaire concernant la conservation du loup, il représente également une étude de cas fascinants pour explorer la relation humaine plus large avec la nature. Compte tenu des milliers d'années avec lesquelles les humains ont vécu avec les chiens et les loups, et le fait que ces interactions se sont produites sur l'ensemble de la zone Holarctique, il ne faut pas être surpris de l'existence d'une grande diversité de contextes sociaux, culturels et écologiques qui devront être pris en compte.