

Conséquences comportementales et écologiques de la variation saisonnière de la fréquence des hurlements en journée par les loups de Yellowstone

JM
Journal of Mammalogy, 98(3):827–834, 2017
 DOI:10.1093/jmammal/gyx034
 Published online April 22, 2017



Behavioral and ecological implications of seasonal variation in the frequency of daytime howling by Yellowstone wolves

R. McINTYRE, J. B. THEBERGE,* M. T. THEBERGE, AND D. W. SMITH

Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY 82190, USA (RM, DWS)
651 McCuddy Creek Road, Oliver, British Columbia V0H1T8, Canada (JBT, MTT)

* Correspondent: theberge.jm@gmail.com

Résumé

La communication vocale à longue distance existe chez de nombreux carnivores vivant en groupe. Comprendre son comportement et la signification écologique souffre de quelques études quantitatives dans des populations sauvages non perturbées. Dans le parc national de Yellowstone, Wyoming, États-Unis, nous avons examiné les changements saisonniers dans l'occurrence des hurlements de loup et des réponses aux hurlements provoqués basés sur plus de 11 000 hurlements spontanés donnés sur une période de 10 ans. Les hurlements étaient 5 fois plus fréquents pendant les saisons de pré-reproduction et de reproduction. Les hurlements de meutes principalement, mais aussi des hurlements simples, étaient les plus communs pendant ces saisons. Les réponses durant ces saisons, étaient principalement des hurlements entre les meutes. Ces pics de hurlements étaient corrélés à l'élévation de l'œstradiol, de la testostérone et de l'hormone lutéinisante comme rapportés ailleurs. Après la saison de reproduction, le hurlement global a brusquement diminué en mars et en avril, bien que des hurlements aux sites de tanière étaient fréquents, particulièrement en avril et en mai. **La fréquence des hurlements est restée faible tout l'été**, période au cours de laquelle les réponses sont passées brusquement et presque exclusivement d'interpack à intrapack. Les membres du groupe répondent de plus en plus fréquemment à mesure que l'été avance aux hurlements stimulés. Bien que non indépendant, la fréquence des hurlements totaux et des hurlements interpack a augmenté tout au long de l'automne. Nous relierons ces changements saisonniers de hurlement à des réponses entre meutes liées en grande partie aux comportements de reproduction et d'espacement en pré-reproduction et en saisons de reproduction, et les réponses intrapack à la cohésion de la meute pour les autres saisons. Parce que nos résultats peuvent refléter une forte densité de population de loups inexploités, des études comparatives dans d'autres conditions seraient utiles.

INTRODUCTION

La plupart des canidés et félidés vivant en groupe (dingos, *Canis lupus dingo*, coyotes, *Canis latrans*; loups rouges, *Canis rufus*; loups gris, *Canis lupus*; et loups de l'Est, *Canis lycaon*), les hyènes (hyènes, *Crocuta crocuta*), (lions d'Afrique, *Panthera leo*) s'engagent dans **une communication vocale à longue distance**. Les études détaillées de leur comportement non perturbé sont rare, parce qu'ils sont tous quelque peu insaisissables et nécessitent de grandes zones d'étude. La compréhension actuelle des hurlements du loup est basée sur « des preuves spéculatives anecdotiques à quasi-

expérimentales » (Harrington et Asa 2003). Notre objectif était d'examiner les changements saisonniers dans la **fréquence d'apparition** des hurlements des loups et des réponses aux hurlements pour mieux comprendre leur comportement et signification écologique. En mettant en relation la saisonnalité des hurlements à d'autres changements saisonniers dans les comportements des loups, nous espérons contribuer à la connaissance sur les déclencheurs et les conséquences des hurlements.

Le peu de littérature sur la saisonnalité dans les hurlements des loups est inconsistante. Mech et Boitani

(2003), basé sur Peters et Mech (1975), ont signalé pour les loups de la région des grands lacs de l'Amérique du Nord que « **la démonstration territoriale et de défense** [y compris les hurlements] **ont tendance à augmenter pendant la saison de reproduction** ». Des études sur des loups mexicains en captivité (*C. l. baileyi*, Servin 2000) et les loups des steppes (*C. l. Nubilus*, Klinghammer et Laidlaw 1979) ont abouti à des conclusions similaires. Néanmoins, la recherche sur les loups sauvages dans le sud de l'Europe (Gazzola et al., 2002) et en Pologne (Nowak et al., 2007) a montré que les hurlements ont atteint un pic en été et en automne, sans augmenter quoi que ce soit dans les saisons de pré-reproduction et de reproduction. La première étude à utiliser des enregistrements pour stimuler le hurlement a été conduite au Minnesota, où des imitations humaines ont été utilisées pour susciter les hurlements ; **résultats : le pic n'était pas non plus pendant la saison de reproduction mais en octobre et en novembre** (Harrington et Mech 1979), avec un pic secondaire en mars. **Ces études ont impliqué quelques meutes (2 à 3) dans des populations relativement peu denses, avec seulement 1 ou 2 ans de données.** Les petites tailles d'échantillon peuvent ne pas avoir reflété les tendances au niveau de la population en raison des différences dans l'âge de la meute, la sex-ratio et la composition sociale, ou un nombre limité de partenaires reproducteurs.

Deux grandes catégories ont été avancées pour les vocalisations de loups à longue distance : des hurlements **inter** (entre) meute largement à visée de publicité territoriale et de défense (espacement comportement) et d'attraction du partenaire; et des hurlement **intra** (au sein) packs impliquant la coordination des déplacements, des retrouvailles et des liens au sein des unités sociales (résumé par Harrington et Asa 2003). Les fonctions des hurlements des deux catégories sont aidées par le potentiel de reconnaissance individuelle des loups par leurs hurlements (Theberge et Falls 1967, Palacios et al., 2007).

Nous avons émis l'hypothèse d'un pic de hurlement interpack au cours de la saison de pré-reproduction et de reproduction, en grande partie basée sur l'influence des hormones de la reproduction. Les coyotes (Gese et Ruff 1998), les dingos (Corbett et Newsome 1975, Corbett 1995), et quelques populations de loups (Peters et Mech 1975; Klinghammer et Laidlaw 1979; Servin 2000) ont marqué des pics de vocalisations à longue distance au cours de la saison de reproduction, et tous sont monestrous. En revanche, la saisonnalité ne se produit pas dans les cris de joie des hyènes tachetées (K. Holekamp, Michigan Université d'État, pers. comm.) ou dans les rugissements des lions africains (Schaller 1972), tous deux polyoeustrus.

Seal et al. (1983, 1987), Packard (2003) et Kreeger (2003) ont souligné des changements saisonniers dans les hormones de la reproduction des loups. **L'estradiol** augmente pendant le proestrus en février et chute brusquement à la fin du proestrus et du début de la grossesse à la fin de février ou au début mars, puis lentement jusqu'en mai et reste faible tout l'été. La **testostérone** reste à son pic saisonnier de décembre à mars, puis elle chute jusqu'en juin et reste faible tout l'été. L'hormone **lutéinisante**, impliquée dans la production de testostérone, suit le même modèle que la testostérone.

Renforcer notre prédiction sur un pic pré-reproduction et pendant la reproduction des hurlements interpack correspondait à un niveau élevé de rencontres agressives liées au territoire entre les meutes durant ce temps. Dans le parc national de Yellowstone, au Wyoming, aux États-Unis, un pic marqué dans la distribution de 292 réponses aux hurlements enregistrées s'est produit durant ces saisons (Quimby et al., 2015).

La littérature nous a donné moins de base pour prédire la fréquence des hurlements intrapack. Les hurlements au sein de la meute nécessitent une séparation des membres de la meute. Dans une population de loups d'Alaska, **la cohésion de la meute a chuté tout au long de l'été** (Peterson et al., 1984). Au Yellowstone, Metz et al. (2011) **ont rapporté que la cohésion de la meute était plus élevée en hiver qu'en été.** Par conséquent, bien que les raisons pour ces différences saisonnières dans la cohésion de la meute ne soient pas définies, **nous avons prédit plus de hurlements au sein de la meute en été.** Néanmoins, toute extrapolation à partir d'autres études sur la cohésion de la meute peut être incertaine. Une analyse comparative de la cohésion en hiver parmi 6 populations de loups nord-américaines largement séparés ont montré peu de similitude (Theberge et Theberge 2004).

MATERIAUX ET METHODES

Nous avons étudié la population de loups à haute densité et entièrement protégée dans le nord du parc national de Yellowstone, **sans stimulus artificiels pour provoquer des hurlements.** En 28 735 heures d'observations sur le terrain, l'un d'entre nous (R. McIntyre) a enregistré le lieu, l'heure et d'autres informations sur tous les hurlements qu'il a entendus. Tous les jours sans exception entre le 1^{er} janvier 2001 et le 31 décembre 2010, il a commencé les observations de terrain à l'aube, en moyenne 7,9 heures par jour. Souvent, les loups étaient inactifs à midi, au moment où il a pris une pause (non inclus dans les heures de terrain ci-dessus), reprenant au milieu de la fin d'après-midi et à travers la période crépusculaire jusqu'à la tombée de la nuit. **Aucune donnée n'a été recueillie après la tombée de la nuit.**

L'écosystème vaste, ouvert, de steppes arbustives de la zone l'étude offre d'excellentes possibilités d'observation. Les routes du parc ont fourni l'accès, et la recherche en cours sur d'autres aspects de l'écologie et du comportement des loups a permis de mettre à disposition des informations pertinentes sur les identités individuelles des loups, des structures des meutes, des emplacements, et des déplacements (Smith et al., 2015). De 4 à 8 meutes de loups se trouvaient presque tous les jours dans le secteur nord de Yellowstone. La population variait de 72 à 99 loups /1 000 km² (Smith et al. 2015).

McIntyre avait des loups en vue la grande majorité de ses heures de terrain. Il a utilisé la radiotélémetrie pour localiser les loups afin de savoir où les observer, et il avait un contact radio avec au moins une douzaine de bénévoles «veilleurs de loups». Périodiquement, il a été assisté par d'autres membres du personnel de la direction de recherche sur les loups de Yellowstone avec des équipements de télémetrie.

Toutes les observations ont été faites avec une lunette d'observation directement depuis les routes du parc ou des

promontoires avoisinants. Les loups étaient normalement à 1 ou 3 km de distance. Si McIntyre était plus proche, il était souvent en uniforme officiel du parc, et les contrôles des visiteurs de cette perturbation n'ont pas influencés le comportement des loups et les règles du parc contre le harcèlement de la faune ont été suivies.

McIntyre a enregistré un commentaire courant de tous les comportements des loups avec un enregistreur vocal, et plus tard retranscrit ses observations. Toutes les données utilisées dans nos analyses ont été extraites des transcriptions. La plupart des hurlements pourraient être assignés à des meutes spécifiques, à l'aide d'identification télémétrique ou de marquage visuel. Ainsi, notre analyse pourrait fréquemment distinguer les hurlements des membres de la meute des individus d'autres meutes. Pour éviter les préjugés, seuls les hurlements entendus par McIntyre ont été utilisés, et non ceux qui lui ont été rapportés par d'autres. Nous avons calculé les moyennes mensuelles des hurlements entendus par 100 h de temps de travail.

Plusieurs règles et définitions ont été appliquées pour extraire les données de base sur ce que nous pensions être normal, ou les comportements le plus souvent observés basés sur les 40 000 h d'observation de McIntyre. Nous avons défini un « hurlement » comme 1 ou une séquence de hurlements (typiquement 5-20 par loup mais parfois plus) suivi d'au moins 5 min de silence par les loups qui hurlaient. Un « hurlement unique » était 1 ou une séquence de hurlements donnés par 1 loup, généralement temporairement éloigné de sa meute, mais parfois avec des compagnons de meute qui sont restés silencieux. Un « hurlement de meute » était une séquence, ou un refrain, de > 1 membre de la meute à moins de 1/2 km l'un de l'autre. Les hurlements étaient « spontanés » s'ils n'étaient pas connus avoir été provoqué par d'autres hurlements de loups. Un nombre inconnu de hurlements peut avoir été mal classé s'il est initié par les loups hurlant au-delà de l'audition de McIntyre. Nous supposons la constance dans ce biais à travers les types de hurlements.

Une réponse à un hurlement était considérée comme un autre « hurlement » si elle venait de plus de 1/2 km et dans les 5 min. Nous avons classifiés les réponses données par des loups ou des meutes, et par des compagnons de meute ou des étrangers, ou des inconnues. Les « étrangers » étaient membre (s) d'un autre groupe que celui de l'individu qui a initié le hurlement, le plus souvent un pack adjacent, mais parfois une meute saisonnièrement migratrice ou en voyage temporaire à l'intérieur du parc ou au-delà des limites du parc. Nous avons utilisé le terme « initiateur » pour désigner l'identité des loups qui ont répondu, et évalué leur statut en tant que loups simples ou meute. Tous les hurlements ou une séquence de hurlements ont reçu une note de 1. Lorsque le mot « continu » ou « on et off » ou des termes connexes apparut dans les notes de McIntyre, nous avons ajouté une autre partition (c.-à-d. comptant comme 2), ou occasionnellement un troisième score si noté une troisième fois. Ces scores supplémentaires étaient rares, affectant moins de 1% de tous les enregistrements.

Nous avons également noté si les hurlements au printemps et en été étaient sur les sites de tanières ou sur les sites de rendez-vous. Ces sites étaient sous observation

directe à des distances qui ne dérangent pas les loups. Les loups ont été considérés sur l'un de ces sites si dans une distance arbitraire mais cohérente d'un demi-kilomètre a permis des comparaisons annuelles. Les sites de rendez-vous étaient sous-classés en raison de notre incertitude occasionnelle. Nous avons noté si les louveteaux ont lancé des hurlements ou ont hurlé seuls.

RESULTATS

Sur 11 742 hurlements, 5879 étaient des hurlements de meute, 4287 étaient des hurlements d'individu seul, et 1576 étaient incertains; 2289 hurlements étaient des réponses. Sur une moyenne de 10 ans, des hurlements ont été entendus toutes les 2,4 heures de présence sur le terrain.

Variation saisonnière des hurlements

La variation saisonnière des hurlements était considérable, suivant un modèle de fréquence d'occurrence uniformément similaire chaque année (figure 1). La différence entre les mois était hautement significative ($F_{11,107} = 27,0$, $P < 0,001$). Le nombre moyen mensuel de hurlements par 100 h pendant la saison de pré-reproduction (décembre et janvier), et la saison de reproduction (février) a culminé à 69 et 72, respectivement. Les hurlements ont diminué brusquement au cours de la saison de post-reproduction (mars), de la mise bas (avril) et de la présence de petits au terrier (mai). Le nombre de hurlements en mai en moyenne était seulement de 20% par rapport à ceux en Janvier. Le hurlement a augmenté progressivement pendant l'été quand les louveteaux résidaient temporairement dans divers lieux de rendez-vous, et à l'automne quand les louveteaux ont commencé à voyager avec la meute, s'élevant à un deuxième pic en Octobre, alors le nombre de hurlements était de 69% par rapport à janvier (Fig. 1).

Au cours des 10 années d'étude, seulement 2 incohérences majeures ont cassé ce modèle. Les hurlements en avril 2006 avaient une fréquence anormale, représenté par le point de données le plus élevé indiqué pour ce mois (figure 1). Au cours de ce mois, un groupe d'intrus a envahi le site d'une meute de résidents et montré de nombreux jours de comportements agressifs, empêchant la meute de résident d'apporter de la nourriture à la tanière. Les louveteaux ont fini par mourir de faim (Smith et al., 2015). L'autre incohérence était un faible nombre de hurlements notés en septembre, novembre et décembre 2010, présentés comme point le plus bas pour ces mois (Fig. 1). Au cours de cette période, certaines meutes ont été dissoutes et de nouvelles meutes sont apparues pour prendre leur place. L'incertitude de la population à l'égard des loups qui s'introduisent ou les affiliations de meute peuvent avoir influencé la fréquence des hurlements. La suppression de ces 4 points aberrants réduit l'ensemble de la variabilité mensuelle, mais le schéma général est évident et statistiquement significatif même avec ces points enlevés (figure 1).

Les hurlements totaux comprenaient à la fois des hurlements de meute et des hurlements simples, qui ont suivi des modèles saisonniers similaires de fréquence d'occurrence (figure 2). Les patrons pour le pack et les hurlements simples

différents significativement ($F_{11,216} = 24,8, P < 0,001$; $F_{211,216} = 21,1, P < 0,001$; $F_{311,216} = 2,6, P = 0,003$). Les hurlements de meutes étaient plus fréquents que les hurlements simples de novembre à janvier et encore en mars. Une forte augmentation s'est produite dans les hurlements simples en décembre, janvier et février. Supprimer les hurlements de réponse n'a pas affecté les modèles, et les modèles pour les 2 catégories différaient encore significativement.

Réponses aux hurlements

Les 2 289 hurlements de réponse représentaient 19,5% de tous les hurlements. Répondre aux hurlements a suivi le même motif de saisonnalité cohérente comme les hurlements spontanés, mais avec des différences moins spectaculaires entre les saisons (Fig. 3). Les moyennes et les variations mensuelles différaient significativement ($F_{11,216} = 480,8, P < 0,001$; $F_{211,216} = 24,9, P < 0,001$). Les 2 sous-catégories n'ont pas montré d'effets d'interaction. La contribution mensuelle moyenne des réponses à l'ensemble des hurlements variait entre 13% et 23%, étant marginalement le plus élevé les mois où le total des hurlements étaient les plus élevés: décembre, janvier et février.

Réponses en meute versus loup seul

Les réponses données principalement par les meutes (967 fois ou 67,8%) comparées aux loups seuls. Leurs habitudes mensuelles différaient considérablement ($F_{11,216} = 40,0, P < 0,001$; $F_{211,216} = 9,9, P < 0,001$; $F_{311,216} = 3,0, P = 0,001$). Alors que les meutes et les loups seuls ont répondu à la fin dans les mêmes proportions en été, les meutes ont répondu plus fréquemment d'octobre à mars (figure 4). Les meutes ont initié des réponses (896, 63,1%) significativement plus souvent que des loups seuls (524, 36,9%, figure 5, $F_{11,216} = 27,2, P < 0,001$; $F_{211,216} = 12,5, P < 0,001$; $F_{311,216} = 3,0, P = 0,001$). Les meutes et les loups simples ont commencé à répondre aux hurlements dans des proportions similaires en été, mais les meutes ont initié plus de hurlements de d'octobre à mars, à l'exception de février (figure 5).

Réponses par le (s) compagnon (s) de la meute par rapport à l'étranger (s)

Lorsque les réponses des loups pouvaient être identifiées, elles concernaient des compagnons de meute (874, 57,9%) plus souvent que des loups étrangers (635, 42,1%). Ces taux de réponse ont également montré une saisonnalité marquée ($F_{11,216} = 19,7, P < 0,001$; $F_{211,216} = 10,9, P < 0,001$; $F_{311,216} = 5,9, P = 0,001$). Les réponses des étrangers étaient systématiquement rares pendant la saison de repos et d'été (figure 6). Au lieu de cela, presque toutes les réponses pendant l'été étaient faites par des compagnons de meute, surtout à partir de mai jusqu'en septembre. Les réponses étrangères ont considérablement augmenté en octobre, novembre et décembre (figure 6).

Tout au long de l'année, les réponses à un étranger (single et pack combiné) ont été initiées le plus souvent (454 fois ou 73,8%) par des meutes comparés aux hurlements des loups seuls, mais les différences mensuelles n'existaient que pour octobre et novembre (Figure 7; $F_{11,216} = 24,3, P < 0,001$; $F_{211,216} = 17,5, P < 0,001$; $F_{311,216} = 2,3, P = 0,001$). Les réponses

des compagnons de meute (loups simples et meutes combinés) ont été initiés un peu plus fréquemment (442 fois ou 54,8%) par des hurlements d'autres compagnons distants que par des hurlements provenant de membres seul éloignés du même groupe ($F_{11,216} = 6,3, P < 0,001$; $F_{211,216} = 6,1, P < 0,001$; $F_{311,216} = 4,1, P = 0,001$), avec les plus grandes différences en août et en décembre (figure 8).

Hurlements au printemps et l'été sur les sites de tanière et de rendez-vous

Entre avril et août, 470 hurlements ont été enregistrés lorsque les louveteaux étaient présents dans les tanières (327) ou sur les sites de rendez-vous (143; tableau 1). Les louveteaux étaient confinés dans les tanières en avril, et les 106 hurlements entendus pendant ce mois, étaient tous réalisés par des adultes. En mai, les adultes ont été les premiers à commencer à hurler (90% des 80 hurlements) sur les sites de tanières, et en juin (82% des 81 hurlements). En Juillet, avec environ la moitié des hurlements étant à la tanière et la moitié sur les sites de rendez-vous, les adultes étaient encore les premiers à commencer plus de la moitié des hurlements enregistrés (67% de 119). Les hurlements d'août, où les louveteaux ont été les premiers à prédominer (74% sur 68), presque tous sur des sites de rendez-vous plutôt que sur des sites de tanières. En août, les meutes ont parfois utilisé des sites de repos temporaires pour quelques heures par rapport à des séjours plus longs sur les sites de rendez-vous. En outre, les louveteaux voyageaient parfois avec leurs meutes en août. De mai à août, les hurlements des louveteaux au repaire ou aux sites de rendez-vous constituaient 2%, 7%, 13% et 9% des hurlements totaux entendus partout dans la zone d'étude (tableau 1). Au cours de ces mois, les hurlements totaux ont augmenté, et la contribution des louveteaux à cette augmentation était de 42%, 70% et 55% de mai à juin, de juin à Juillet et juillet août respectivement.

DISCUSSION

Les saisons de pré-reproduction et de reproduction ont été caractérisées par des pics de hurlements totaux comme supposés (figure 1), et les meutes ont contribué plus que les loups seuls (figure 2). Les réponses aux hurlements ont également atteint un pic pendant les saisons de pré-reproduction et de reproduction (figure 3). Les meutes ont lancé des hurlements envers d'autres loups plus que les loups seuls (figure 5). De même, les réponses ont été données par des meutes plus que par des loups seuls (figure 4). Les réponses aux loups étaient envers des étrangers (hurlements interpack) plus que des compagnons de meute (hurlements intrapack; Fig. 6). Les meutes ont initié des réponses plus envers des étrangers (Figure 7) et plus envers des meutes (figure 8) qu'envers des loups seuls.

En été, les loups ont beaucoup moins hurlé (Fig. 1), avec une contribution entre les hurlements de meutes et d'individus seuls à peu près identique (Figure 2). Les hurlements ont augmenté à mesure que l'été progressait, comme prévu. La plus grande proportion de réponses est survenue en mai et Juin (Fig. 3). Des meutes et des loups seuls ont initié des réponses envers d'autres loups à peu près également (Fig. 5).

De même, les réponses elles-mêmes ont été données à peu près également par des meutes ou des loups seuls (figure 4). Les réponses étaient principalement envers les membres de la meute plutôt qu'envers des étrangers, ce qui représente un changement majeur par rapport à l'hiver (figure 6). Les meutes et les loups seuls ont initié très peu de hurlements envers des étrangers (figure 7), mais les loups seuls ont lancé la plupart des hurlements de meute, en particulier en été (figure 8).

Notre étude a évalué les hurlements pendant les heures du crépuscule et de la journée, permettant des observations de loups et une identification individuelle des individus qui ont hurlé. Les loups hurlent le plus souvent au crépusculaire ou après la tombée de la nuit (Joslin 1967, Pimlott et al., 1969; Theberge 1974; Theberge et Strickland 1978; Harrington et Mech 1979). Nous ne savons pas si les modèles saisonniers de hurlements la nuit diffèrent de ceux des hurlements de jour parce qu'il n'existe pas d'étude similaire pour la comparaison.

Hurlement saisonnier et utilisation de l'espace

L'importance relative des réponses interpack contre intrapack était dramatique (figure 6). Ce changement est pertinent avec notre hypothèse que les hurlements interpack culmineraient au cours de la saison de pré-reproduction et de reproduction, reflétant un comportement territorial et d'accouplement accru et des pics dans les niveaux annuels d'oestradiol chez les femelles et de testostérone et hormone lutéinisante chez les mâles, tel que rapporté par Seal et al. (1979, 1987), Packard (2003) et Kreeger (2003). En été, les hurlements, comme les hormones de la reproduction et les agressions interpack, ont été considérablement réduits, avec des réponses interpack ayant diminué de plus de 80%.

Mech et Boitani (2003) ont écrit que « le territoire d'un meute de loups et le domaine vital sont les mêmes », puisque le territoire défendu est le domaine vital. Les concepts de « territoire » et de « domaine vital » ont une histoire d'utilisation incohérente, peut-être extrême de ce qui peut réellement exister à divers degrés, et il n'y a donc pas de consensus pour une définition unique et précise « du domaine vital » (Powell 2000). Néanmoins, à Yellowstone, l'impératif des loups à interagir territorialement envers un étranger était considérablement réduit en été, basé à la fois sur le hurlement intrapack signalé ici, et sur l'agression interpack (Quimby et al., 2015).

Peut-être que les différences saisonnières dans le hurlement ont été influencées par plus d'hormones de la reproduction, comme par des mouvements nécessaires pour les soins aux louveteaux ou pour la chasse. Parce que tout au long de l'été, les rencontres agressives entre meutes étaient faibles, ainsi que les niveaux des hormones de la reproduction, les degrés de causalité sont impossibles à déterminer.

Hurlements entre les meutes

Les hurlements entre les meutes ont augmenté au cours de la progression de l'été (figure 6), comme prévu. Notre prédiction était basée sur la présomption que la diminution de la cohésion de la meute déclencherait des hurlements, puisque les loups étant moins présents sur les sites de rendez-vous, tenteraient de se localiser les uns les autres. Cependant, en hiver, quand la cohésion de la meute à Yellowstone était

plus élevé qu'en été (Metz et al. 2011), les hurlements au sein du groupe étaient étonnamment élevés (figure 6). Ainsi, le lien proposé entre les hurlements intrapack et la cohésion de la meute nécessite plus d'étude, en particulier avec une analyse de l'étendue de la séparation mensuelle des membres de la meute à l'aide de loups radio-équipés. De telles données pourraient être extraites de Yellowstone au cours des mêmes années que notre étude.

Hurlements aux tanières

La saison de mise bas (mars, avril, et mai) représente une période transitoire ou intermédiaire dans l'utilisation de l'espace, reflétée dans nos données de hurlements et dans les rapports entre les rencontres agressives (Quimby et al., 2015). Malgré la baisse de hurlements, nous avons noté 178 hurlements donnés par des adultes aux/ou très proche des tanières pendant ces mois. Hurler sur les tanières semble risqué avec 6 attaques enregistrées par des packs étrangers à Yellowstone, résultant dans la mort de 13 adultes résidents et un nombre inconnu de louveteaux. Plus de morts causées par les loups entre eux ont eu lieu en avril que pendant les autres mois (Smith et al., 2015).

Si un tel niveau de mortalité était une norme dans les populations de loups, alors le hurlement agissant comme un attractif, la sélection naturelle aurait tendance à le purger. Les mortalités aux tanières de Yellowstone ont peut-être été influencées par la population dense de loups. Aucun cas de mortalité à la tanière n'a été enregistré dans l'intérieur de Yellowstone aux endroits où la densité de loup était inférieure. D'autres données sur la fréquence des cas de mortalité au nord de Yellowstone seraient utiles avec la densité de population actuelle, beaucoup plus faible.

Hurlements d'individu seul contre hurlements de meutes

Les hurlements d'individus seul et de meute ont montré des tendances saisonnières et des niveaux très similaires à ceux de janvier jusqu'en septembre, mais les hurlements de meute ont prédominé d'octobre à décembre (figure 2). Les hurlements d'individu seul étaient les plus communs pendant les saisons de pré-reproduction et de reproduction. De tels hurlements ont le potentiel de trouver un compagnon, étant donné les possibilités de reconnaissance individuelle (Theberge et Falls 1967, Palacios et al. 2007). Conformément à une fonction de recherche de partenaire, la plupart des réponses d'individu seul ont eu lieu aussi bien pendant les saisons de pré-reproduction que de reproduction (Fig. 4). Cependant, une partie de ce type de hurlement a également servi des fonctions intrapack, comme illustré par les réponses intrapack (figure 8).

Les hurlements de meute, augmentant rapidement en octobre et culminant bien dans les saisons de pré-reproduction et de reproduction (figure 2), ont montré un lien étroit avec le comportement territorial tout au long des augmentations dans les réponses à des individus étrangers. Cependant, le hurlement de meute fonctionnait aussi dans les hurlements intrapack pendant cette période (Fig. 8).

Généralité de cette étude

Plusieurs études de hurlement mentionnées dans l'introduction ont montré des modèles différents. Les nôtres, cependant, impliquaient des tailles d'échantillons considérablement plus grands avec moins d'interférence humaine et avec une population non-exploitée. Cependant, les conditions environnementales ou sociales peuvent différer. Nos résultats peuvent refléter des conditions écologiques spécifiques à Yellowstone comme par exemple le plus grand troupeau de wapitis d'Amérique du Nord (Peterson et al., 2014), ce qui peut avoir influencé le temps passé à la chasse.

Limiter la généralisation de nos résultats est une flexibilité dans l'utilisation de l'espace saisonnier par différentes populations de loups. Par exemple, certains loups suivent les caribous migrateurs (Stephenson et James 1982, Musiani et al., 2007) ou des cerfs (Forbes et Theberge 1995, Theberge et Theberge 2004). Dans ce dernier cas, les loups étaient plus fortement territoriaux en été qu'en hiver. Néanmoins, nos résultats jettent les bases pour des études comparatives sur les hurlements, en particulier dans les populations de loups où l'exploitation humaine peut avoir réduit la densité et altérée la structure sociale, et donc modifié le rôle écologique que le hurlement peut jouer.

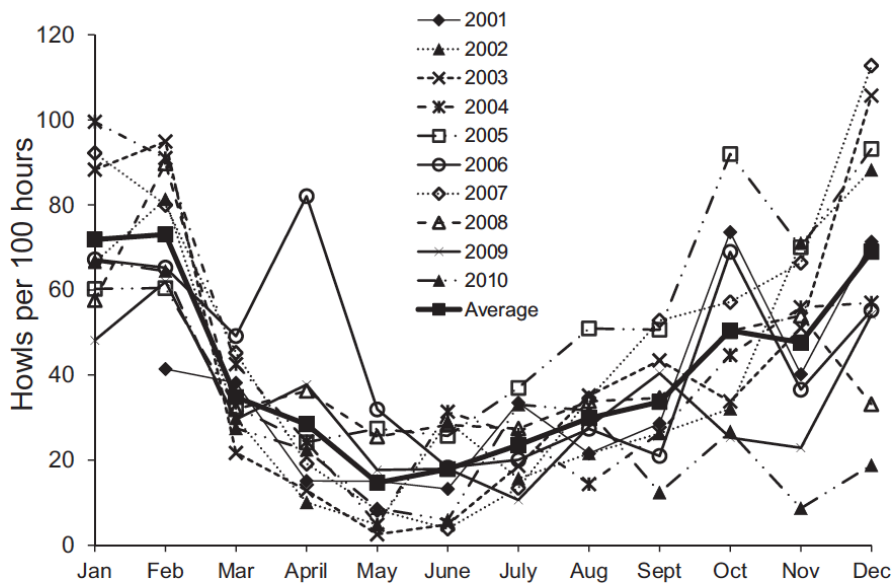


Fig. 1.—Yearly consistency in the monthly pattern of wolf (*Canis lupus*) howls on the northern range of Yellowstone National Park, Wyoming, over 10 years 2001 to 2010. All howls ($n = 11,742$) were unsolicited.

En été : réponses aux hurlements principalement envers les membres de la meute (Intra)

En hiver : réponses aux hurlements principalement envers les autres meutes (Inter)