

Dominance du statut alpha et division du travail dans les meutes de loups

Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs

L. David Mech

Can. J. Zool., Vol. 77 : 1196-1203 (1999)

Résumé

La vision dominante d'une meute de loups (*Canis lupus*) est celle d'un groupe d'individus qui rivalisent pour la dominance mais qui sont contrôlés par le couple « *alpha* », le mâle alpha et la femelle alpha. Cependant, la plupart des recherches sur la dynamique sociale des meutes de loups ont été menées sur des assortiments non naturels de loups captifs. Je décris ici l'ordre social des meutes de loups tel qu'il se présente dans la nature, je discute du concept d'alpha, de la domination et de la soumission sociales, et je présente des données sur les relations précises entre les membres des meutes vivant en liberté, en me basant sur une revue de la littérature et sur 13 étés d'observation de loups sur l'île d'Ellesmere, dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada. Je conclus que la meute de loups typique est une famille, les parents adultes guidant les activités du groupe dans un système de répartition des tâches dans lequel la femelle prédomine principalement dans des activités telles que les soins aux petits et la défense et le mâle principalement dans la recherche de nourriture et les déplacements qui y sont associés.

INTRODUCTION

Les meutes de loups (*Canis lupus*) ont longtemps servi d'exemples pour décrire les relations comportementales entre les membres de groupes sociaux. Le sujet de la dominance sociale et du statut d'alpha a pris une importance considérable (Schenkel 1947 ; Rabb et al. 1967 ; Fox 1971 *b* ; Zimen 1975, 1982), et la vision dominante d'une meute de loups est celle d'un groupe d'individus qui rivalisent pour la dominance mais qui sont contrôlés par le couple « alpha », le mâle alpha et la femelle alpha (Murie 1944 ; Mech 1966, 1970 ; Haber 1977 ; Peterson 1977).

Cependant, la plupart des recherches sur la dynamique sociale des meutes de loups ont été menées sur des loups en captivité. Ces meutes captives étaient généralement composées d'un assortiment de loups de diverses origines placés ensemble et autorisés à se reproduire à volonté (Schenkel 1947 ; Rabb et al. 1967 ; Zimen 1975, 1982). Cette approche reflétait apparemment l'opinion selon laquelle, dans la nature, « la formation d'une meute commence avec le début de l'accouplement » (Schenkel 1947), ce qui implique une sorte d'assemblage annuel de loups indépendants. (Schenkel a envisagé la possibilité que la meute soit une famille, comme Murie (1944) l'avait déjà signalé, mais seulement dans une note de bas de page).

Dans les meutes captives, les loups qui ne se connaissaient pas formaient des hiérarchies de dominance avec des animaux alpha, bêta, oméga, etc. Dans de tels rassemblements, ces étiquettes de dominance étaient probablement appropriées, car la plupart des espèces réunies en captivité s'organisent généralement de la sorte.

Dans la nature, cependant, une meute de loups n'est pas un tel assemblage. Il s'agit plutôt d'une famille (Murie 1944 ; Young et Goldman 1944 ; Mech 1970, 1988 ; Clark 1971 ; Haber 1977), comprenant un couple reproducteur et sa progéniture des 1 à 3 années précédentes, ou parfois deux ou trois familles de ce type (Murie 1944 ; Haber 1977 ; Mech et al. 1998).

Occasionnellement, un loup non apparenté est adopté dans une meute (Van Ballenberghe 1983 ; Lehman et al. 1992 ; Mech et al. 1998), ou un parent de l'un des reproducteurs est inclus (Mech et Nelson 1990), ou un parent mort est remplacé par un loup extérieur (Rothman et Mech 1979 ; Fritts et Mech 1981) et une progéniture de sexe opposé du nouveau venu peut alors remplacer son parent et se reproduire avec le beau-parent (Fritts et Mech 1981 ; Mech et Hertel 1983).

Néanmoins, ces variations sont des exceptions, et la meute, même dans ces situations, se compose d'un couple de reproducteurs et de leur jeune progéniture (Mech 1970 ; Rothman et Mech 1979 ; Fritts et Mech 1981 ; Mech et Hertel 1983 ; Peterson et al. 1984). La meute fonctionne comme une unité tout au long de l'année (Mech 1970, 1988, 1995b).

Lorsque la progéniture commence à devenir mature, elle se disperse de la meute dès l'âge de 9 mois (Fritts et Mech 1981 ; Messier 1985 ; Mech 1987 ; Fuller 1989 ; Gese et Mech 1991). La plupart se dispersent à l'âge de 1 à 2 ans et peu restent au-delà de 3 ans (Mech et al. 1998). Ainsi, les jeunes membres constituent une partie temporaire de la plupart des meutes, et les seuls membres à long terme sont le couple reproducteur. En revanche, les meutes captives comprennent souvent des membres contraints de rester ensemble pendant de nombreuses années (Rabb et al. 1967 ; Zimen 1982 ; Fentress et al. 1987).

Tenter d'appliquer des informations sur le comportement d'assemblages de loups captifs non apparentés à la structure familiale des meutes naturelles a donné lieu à une confusion considérable. Une telle approche est analogue à la tentative de tirer des conclusions sur la dynamique familiale humaine en étudiant des humains dans des camps de réfugiés. Le concept du loup alpha en tant que « chien supérieur » dirigeant un groupe de compatriotes d'âge similaire (Schenkel 1947 ; Rabb et al. 1967 ; Fox 1971a ; Zimen 1975, 1982 ; Lockwood 1979 ; van Hooff et al. 1987) est particulièrement trompeur.

Parce que les loups ont été persécutés pendant si longtemps (Young et Goldman 1944), ils ont été difficiles à étudier dans la nature (Mech 1974) et, par conséquent, les informations sur les interactions sociales entre les membres des meutes vivant en liberté se sont accumulées lentement. On sait peu de choses sur les interactions entre les mâles reproducteurs et les femelles reproductrices dans des conditions naturelles, sur le rôle de chacun dans la meute et sur la façon dont la dominance est liée à ces relations.

Quelques personnes ont observé le comportement social des loups sauvages autour des tanières, mais Murie (1944) a donné un compte anecdotique, Clark (1971), dans une thèse non publiée, n'a présenté qu'un résumé quantifié des relations hiérarchiques de la meute, et Haber (1977) a décrit son interprétation de la hiérarchie sociale d'une meute mais n'a donné aucune preuve à l'appui. Ainsi, personne n'a encore quantifié les relations hiérarchiques dans une meute de loups sauvages. Je tente ici de clarifier l'ordre social naturel des meutes de loups et de faire progresser nos connaissances sur la dynamique sociale des meutes de loups en discutant du concept d'alpha et de

la dominance sociale et en présentant des informations sur les relations de dominance entre les membres de meutes vivant en liberté.

METHODES

Cette étude a été menée durant les étés 1986-1998 sur l'île d'Ellesmere, dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada (80°N, 86°W). Là, les loups s'attaquent aux lièvres arctiques (*Lepus arcticus*), aux bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) et aux caribous de Peary (*Rangifer tarandus pearyi*), et vivent suffisamment loin de l'exploitation et de la persécution par les humains pour ne pas craindre ces derniers (Mech 1988, 1995a). En 1986, j'y ai habitué une meute de loups à ma présence et j'ai renforcé cette accoutumance chaque été. La meute fréquentait la même zone chaque été et utilisait généralement la même tanière ou des tanières voisines. L'accoutumance m'a permis, ainsi qu'à un assistant, de renouer quotidiennement avec les loups, de les reconnaître individuellement et de les observer régulièrement jusqu'à 1 m de distance (Mech 1988, 1995a ; National Geographic Society 1988).

Nous avons noté chaque fois qu'un loup se soumettait posturalement à un autre loup. Habituellement, cette déférence se caractérisait par un « léchage » vers la bouche de l'animal dominant dans la posture de « soumission active » (Fig. 5 de Schenkel 1967), similaire à celle décrite par Darwin (1877) pour les chiens domestiques. Souvent, ce comportement a lieu lorsqu'un animal retourne à sa tanière après avoir cherché de la nourriture, et parfois l'individu qui revient dégorge de la nourriture au loup qui le sollicite (Mech 1988 ; Mech et al. 1999). D'autres comportements ont été notés comme le « pinning », ou soumission passive (Schenkel 1967), dans lequel le loup dominant menaçait l'autre, qui se mettait alors à genoux, et le « standing over », dans lequel un loup se tient au-dessus d'un autre, qui s'allonge souvent de manière nonchalante et dans quelques cas renifle les parties génitales de l'autre. Je n'ai pas considéré le « standing over » comme un comportement de dominance (L.D. Mech, soumis pour publication).

Ce qui suit est un résumé des généralisations documentées dans les références citées ci-dessus, ainsi que de nouveaux résultats quantifiés.

RESULTATS ET DISCUSSION

Le statut d'alpha

Le terme « alpha » évoque le rang le plus élevé dans une certaine hiérarchie, de sorte qu'un loup alpha est, par définition, le loup le plus haut placé. Comme chez les loups en captivité, les hiérarchies sont basées sur le sexe, il existe un mâle alpha et une femelle alpha (Schenkel 1947).

La façon dont le statut d'alpha a été considéré historiquement peut être observée dans des études dans lesquelles une tentative est faite pour distinguer les futurs alphas dans les portées de petits loups captifs. Par exemple, on a émis l'hypothèse que « la réactivité émotionnelle du louveteau dominant, l'animal alpha potentiel (c'est moi qui souligne) de la meute, pourrait être différente de façon mesurable des individus subordonnés » et « qu'il pourrait alors être possible d'identifier les caractéristiques du tempérament ou la réactivité émotionnelle des loups alpha ou leaders potentiels (c'est moi qui souligne), et des subordonnés » (Fox 1971b, p. 299). De plus, « dans des conditions normales de terrain, il semble improbable que des loups timides et de rang inférieur puissent se reproduire » (Fox 1971a, p. 307). Ce point de vue implique que le rang est inné ou formé tôt, et que certains loups sont destinés à diriger la meute, alors que d'autres ne le sont pas.

Contrairement à cette opinion, je propose que tous les jeunes loups soient des reproducteurs potentiels et que lorsqu'ils se reproduisent, ils deviennent automatiquement des alphas (Mech 1970). Même dans les meutes captives, les individus gagnent ou perdent le statut d'alpha (Zimen 1976), les loups individuels n'ont donc pas un statut social permanent inhérent, même si les louveteaux captifs montrent des différences physiologiques et comportementales liées au rang social en cours (Fox 1971*b* ; Fox et Andrews 1973). Deuxièmement, les loups en captivité se reproduisent facilement, et je ne connais pas d'individus matures en captivité qui n'ont pas réussi à se reproduire lorsqu'ils ont été accouplés séparément d'un groupe, comme ce serait le cas s'il y avait des non-reproducteurs de rang inférieur.

Troisièmement, dans la nature, la plupart des loups se dispersent de leur meute natale et tentent de s'accoupler avec d'autres loups dispersés, de faire naître des petits et de créer leur propre meute (Rothman et Mech 1979 ; Fritts et Mech 1981 ; Messier 1985 ; Mech 1987 ; Gese et Mech 1991 ; Mech et al. 1998). Je ne connais aucun disperseur permanent qui n'ait pas réussi à se reproduire s'il a vécu assez longtemps.

Les loups présentent des variations considérables en ce qui concerne l'âge, la distance, la direction et d'autres comportements de dispersion (voir les références ci-dessus), et on peut imaginer que ces variations sont liées à la variation intra portée évoquée ci-dessus (Fox 1971*b* ; Fox et Andrews 1973). Cependant, à moins qu'un membre de meute en pleine maturité n'hérite d'une position lui permettant de se reproduire avec un beau-parent dans sa propre meute (Fritts et Mech 1981 ; Mech et Hertel 1983), tôt ou tard, il se dispersera et tentera de se reproduire ailleurs.

Le fait de qualifier un loup de haut rang d'alpha souligne son rang dans la hiérarchie de la dominance. **Cependant, dans les meutes de loups naturelles, le mâle et la femelle alpha sont simplement les animaux reproducteurs**, les parents de la meute, et les luttes de dominance avec les autres loups sont rares, si elles existent. Au cours de mes 13 étés d'observation de la meute de l'île d'Ellesmere, je n'en ai vu aucune.

Ainsi, qualifier un loup d'alpha n'est généralement pas plus approprié que de qualifier un parent humain ou une biche d'alpha. Tout parent est dominant pour sa jeune progéniture, donc « alpha » n'apporte aucune information. Pourquoi ne pas désigner un mâle alpha comme la femelle parent, la femelle reproductrice, la matriarche ou simplement la mère ? Une telle désignation met l'accent non pas sur le statut dominant de l'animal, qui est une information triviale, mais sur son rôle de géniteur de la meute, qui est une information essentielle.

Le seul usage que l'on puisse encore réserver au terme « alpha » concerne les relativement rares grandes meutes de loups composées de plusieurs portées. Bien que les relations génétiques des mères dans de telles meutes restent inconnues, les mères comprennent probablement la matriarche d'origine et une ou plusieurs filles, et les pères sont probablement le patriarche et des adoptés non apparentés (Mech et al. 1998). Dans de tels cas, les reproducteurs les plus âgés sont probablement dominants par rapport aux plus jeunes et peuvent peut-être être appelés de manière plus appropriée les alphas. La preuve d'une telle affirmation serait qu'un reproducteur plus âgé domine constamment la disposition de la nourriture ou les déplacements de la meute.

Le problème ici n'est pas tant la terminologie que ce qu'elle implique faussement : une hiérarchie de dominance rigide et basée sur la force.

La mesure dans laquelle ces arguments s'appliquent à d'autres espèces varie sans doute considérablement et dépasse le cadre de cet article. Cependant, il est à noter que des arguments similaires pourraient être avancés pour les chiens de chasse africains (*Lycan pictus*), qui sont écologiquement similaires aux loups (Mech 1975). Alors que certains chercheurs n'ont observé aucun comportement de rang chez cette espèce (Kuhme 1965 ; Estes et Goddard 1967), d'autres parlent abondamment d'animaux « alpha » (Creel et Creel 1996).

Domination et soumission entre les membres de la meute

Le concept, la nature et l'importance de la hiérarchie de dominance ou de la hiérarchie de soumission (Schjelderup-Ebbe 1922) lui-même chez de nombreuses espèces sont contestés (résumé dans Wilson 1975). **De même, dans une meute de loups naturelle, la dominance n'est pas considérée comme une hiérarchie et semble avoir beaucoup moins d'importance que ne le laissent supposer les résultats d'études sur des meutes en captivité** (Schenkel 1947, 1967 ; Rabb et al. 1967 ; Zimen 1975, 1982 ; Lockwood 1979). Dans une meute de loups naturelle, les règles de dominance ne ressemblent en rien à celles de la hiérarchie, celle d'un groupe d'individus similaires en compétition pour le rang.

La seule démonstration cohérente du rang dans les meutes naturelles est la posture des animaux lors des interactions sociales. Les loups dominants adoptent la posture classique des canidés, la queue relevée au moins à l'horizontale, tandis que les individus subordonnés ou soumis se baissent et « rampent » (Darwin, 1877). En fait, la soumission elle-même peut être aussi importante que la dominance en termes de promotion des relations amicales ou de réduction de la distance sociale.

Schenkel (1967), qui a promu l'importance de la soumission, a reconnu deux types principaux, actif et passif. Il pense que la soumission active soit dérivée du comportement de mendicité de la nourriture, et je trouve que la soumission active et la mendicité de la nourriture sont indissociables. Le loup mendiant ou soumis s'approche d'un autre loup avec excitation, en remuant la queue, en baissant les oreilles et en « léchant » vers l'autre loup. L'autre loup peut régurgiter ou non de la nourriture, selon les circonstances (Mech et al. 1999). Dans la soumission passive, le loup soumis se roule sur le côté ou sur le dos et le loup dominant renifle son aine ou ses parties génitales (Schenkel 1967). La soumission active était plus courante dans la meute de l'île d'Ellesmere.

Dans cette meute, tous les membres, y compris la femelle reproductrice, se soumettaient posturalement au mâle reproducteur, à la fois activement et passivement (Schenkel 1967). Les loups d'un an et de deux ans ainsi qu'une vieille femelle post-reproductive se soumettaient aux deux reproducteurs. Ces règles étaient valables quelle que soit la composition de la meute : couple reproducteur ou couple reproducteur avec des petits (tableau 1) ; couple reproducteur avec des jeunes d'un an (tableau 2) ; couple reproducteur avec des jeunes d'un an et des petits (tableau 3) ; couple reproducteur avec des petits et des **auxiliaires** de 2 ans (tableau 4), ou couple reproducteur avec des petits et une femelle post-reproductive (tableau 5).

Le fait que ces règles de soumission favorisent les relations amicales a été démontré de façon spectaculaire par une observation que j'ai faite le 22 juin 1991. Une femelle post-reproductive est revenue dans la zone du terrier avec une carcasse de lièvre très séchée, plus une distraction intéressante que de la nourriture. Au lieu d'apporter le lièvre séché directement aux petits, la vieille femelle a fait tout son possible pour l'apporter de manière soumise au mâle reproducteur, qui le lui

a instantanément arraché. Il a refusé les supplications de ce mâle et même de la femelle reproductrice et l'a mâché lui-même pendant 20-30 minutes.

Les seules autres règles générales de dominance que j'ai discernées concernent le marquage olfactif et la propriété et le transfert de la nourriture. En ce qui concerne le marquage olfactif, le mâle et la femelle reproducteurs marquent, mais les subordonnés ne le font pas, à moins de lutter pour la dominance (Packard 1989 ; Asa et al. 1990), et je n'ai vu aucune exception. En ce qui concerne la propriété et le transfert de la nourriture, lorsque la meute contenait des petits ou des jeunes d'un an, le mâle reproducteur que j'ai observé régurgitait ou laissait tomber la nourriture vers sa compagne ou la laissait la lui arracher, ou encore la donnait directement à sa progéniture.

En dehors de ces livraisons de nourriture, il semble exister une zone de propriété (Mech 1970) autour de la gueule de chaque loup, et quel que soit le rang d'un challenger, le propriétaire tente de conserver la nourriture qu'il possède, comme Lockwood (1979) l'a également constaté avec des loups en captivité. Les loups de tout rang pouvaient essayer de voler la nourriture d'un autre de tout rang, mais chaque loup défendait sa nourriture (tableau 6). En général, les loups dominants semblaient réussir davantage à voler de la nourriture, mais la taille de l'échantillon était trop petite pour qu'une conclusion définitive puisse être tirée.

Deux autres comportements entre les membres de la meute pourraient être liés à la dominance, bien que les données soient insuffisantes pour en être certain. Il s'agit du « standing over » et du « hugging » (L.D. Mech, voir note de bas de page 2). Dans le cas du « standing over », un loup se tenait au-dessus (Schenkel 1947) d'un loup couché, plaçant son aine au-dessus du nez du loup couché. Parfois, le loup couché renifle l'aine ou les parties génitales du loup debout.

Schenkel (1947) n'a vu le fait de se tenir debout que pendant les périodes de « paix » et ne semble pas le considérer comme lié à la dominance. Dans le cas des étreintes, la taille de mon échantillon (5) était insuffisante pour déterminer si elles étaient liées à la dominance (L.D. Mech, voir note de bas de page 2).

Les règles de dominance ci-dessus, qui impliquent un ordre naturel basé sur l'âge, avec les reproducteurs actuels au sommet et les non-reproducteurs subordonnés, sont si automatiques qu'elles sont rarement contestées. À cet égard, les interactions sociales entre les membres des meutes de loups naturelles sont beaucoup plus calmes et pacifiques que ce que Schenkel (1947) et Zimen (1982) ont décrit pour les loups en captivité, comme l'a également noté Clark (1971). De la même façon, les louveteaux s'en remettent aux adultes et aux frères et sœurs plus âgés de manière automatique et pacifique. La question de savoir si et quand un ordre de classement se développe parmi les louveteaux est controversée (cf. Zimen 1975 et Fox et Andrews 1973 ; Haber 1977), et je ne peux pas apporter de lumière sur cette question. Même parmi les jeunes d'un an et de deux ans, il y avait peu de manifestations de rang (tableaux 2-5).

Il est concevable que les tensions sociales augmentent pendant la saison de reproduction (Schenkel 1947), mais le fait que la plupart des meutes naturelles ne contiennent qu'un seul couple reproducteur exclut de telles tensions. L'âge le plus précoce auquel les loups sauvages sont connus pour se reproduire est de 22 mois (Seal et al. 1979), et certains individus ne sont pas sexuellement matures avant d'avoir au moins 4 ans (Haber 1977 ; Mech et Seal 1987). Comme la plupart des loups se dispersent avant l'âge de 2 ans, et la plupart avant 3 ans (Mech 1987 ; Gese et Mech 1991 ;

Mech et al. 1998), il n'y aurait pas de source de compétition sexuelle au sein de la plupart des meutes.

Ainsi, ce n'est que dans les meutes relativement peu nombreuses où il y a plusieurs reproducteurs qu'il peut y avoir des rivalités intenses comme celles que Haber (1977) a rapportées pendant la saison de reproduction dans sa meute inhabituelle. D'autre part, au moins une partie de la différence dans « l'hostilité » rapportée pourrait être due aux différents points de vue des observateurs. Au cours de l'été 1994, j'ai parfois vu une femelle de 2 ans se faire épingleur intensément par sa mère, ce que certains pourraient qualifier « d'hostile ». Cependant, pour moi, ce comportement semblait être simplement le type d'interaction que j'ai observé entre la mère et un louveteau errant qu'elle ne pouvait pas contrôler. Quoi qu'il en soit, ces types d'interaction étaient rares au cours de mon étude.

Quant aux animaux de haut rang qui exercent un contrôle pratique sur leurs subordonnés, la nature de l'interaction est hautement conditionnelle. Par exemple, avec de grandes proies comme des élan adultes (*Alces alces*), les membres de la meute de tous les rangs (âges) se rassemblent autour d'une carcasse et se nourrissent simultanément, sans privilège de rang apparent (Mech 1966 ; Haber 1977) ; cependant, si la proie est plus petite, comme un petit bœuf musqué, les animaux dominants (reproducteurs) peuvent se nourrir en premier et contrôler le moment où les subordonnés se nourrissent (Mech 1988 ; National Geographic 1988).

De même, les petits sont subordonnés à la fois aux parents et aux frères et sœurs plus âgés, mais ils sont nourris de préférence par les parents et même par leurs frères et sœurs plus âgés (dominants) (Mech et al. 1999). D'autre part, les parents dominent les frères et sœurs plus âgés au printemps et limitent leur consommation de nourriture lorsque celle-ci est rare, nourrissant les petits à la place. Ainsi, l'effet le plus pratique de la dominance sociale est de permettre à l'individu dominant de choisir à qui attribuer la nourriture.

Le seul autre privilège de rang que je connaisse dans des situations naturelles est que les petits de haut rang sont plus assertifs dans la compétition pour les livraisons de nourriture par les adultes et accompagnent parfois les adultes en quête de nourriture à un âge plus précoce que les subordonnés (Haber 1977).

Dominance entre le mâle et la femelle reproducteurs

La relation entre le mâle et la femelle reproducteurs est complexe et mérite des recherches plus approfondies. Dans les meutes captives, il existe des affirmations contradictoires concernant les rôles dominants des « mâles alpha » et des « femelles alpha » les uns par rapport aux autres et par rapport aux subordonnés. Cette question est également étroitement liée au concept de leadership mais n'est pas nécessairement la même (L.D. Mech, soumis pour publication).

La question de savoir si chaque sexe a sa propre hiérarchie de dominance a fait l'objet de désaccords. Comme van Hooff et al. (1987, p. 248) l'ont également noté, Schenkel (1947) et Zimen (1982) ont affirmé que chez les loups captifs, chaque sexe possède une hiérarchie distincte. Cependant, dans les études sur les loups sauvages, les résultats ont tendance à être en désaccord. Les données de Clark (1971) indiquent que le mâle reproducteur domine tous les autres loups et que la femelle reproductrice domine tous les autres loups sauf le mâle reproducteur. Haber (1977, p. 203) affirme que chez les loups sauvages qu'il a étudiés, les mâles dominent généralement, « à quelques exceptions près ». Mes données concordent dans le sens où les mâles reproducteurs

dominant posturalement dans la mesure où je n'ai vu qu'une seule fois le mâle reproducteur déferer posturalement à la femelle (tableaux 1-5).

Les désaccords sur les relations entre les mâles et les femelles reproducteurs résultent probablement des grandes différences de composition et de contexte entre les meutes captives et les meutes naturelles évoquées précédemment. Il est donc utile de décrire les interactions typiques entre le mâle reproducteur et la femelle reproductrice dans les meutes naturelles, car ces interactions n'ont pas été décrites auparavant.

Lorsque le mâle reproducteur et la femelle reproductrice sont séparés, se reconnaissent, puis se rencontrent, la femelle reproductrice s'approche du mâle dans une posture de subordination typique : la queue baissée ou entre les pattes, le corps accroupi ou au sol, les oreilles en arrière et le nez pointé vers le haut, et lèche la bouche du mâle (Schenkel 1947). Le mâle reste là sans broncher, levant parfois sa queue à l'horizontale.

Durant les étés où la meute que j'ai observée avait des petits ou des enfants d'un an, une telle rencontre avait lieu le plus souvent près d'eux, alors que le mâle revenait de la recherche de nourriture. Sa réponse à la salutation de la femelle était de laisser tomber la nourriture qui se trouvait dans sa gueule et (ou) de la régurgiter (Mech et al. 1999). La femelle mangeait alors la nourriture ou la donnait à sa progéniture. Je n'ai pas pu distinguer les salutations de ce type qui entraînent une régurgitation de celles qui ne le font pas.

En 1998, alors que le couple reproducteur n'avait pas de progéniture, les quatre rencontres des membres du couple que j'ai observées ont toutes eu lieu immédiatement après que la femelle ait été temporairement en train de chercher de la nourriture séparément ou qu'elle ait caché de la nourriture provenant d'une proie. Chaque fois que la femelle est retournée auprès de son compagnon, elle a adopté la posture active-soumise lorsqu'elle a rencontré le mâle, et une de ces fois, elle s'est soumise abondamment pendant environ 90 s. Même une fois, lorsque la femelle reproductrice poursuivait intensément un autre loup et a été rattrapée par son compagnon (17 juin 1991), elle s'est soumise momentanément lorsque le mâle l'a dépassée. Il semble raisonnable de conclure de ces observations que la femelle reproductrice était subordonnée à son compagnon.

Les implications pratiques de cette soumission posturale ne sont cependant pas évidentes. Ce comportement ne semble pas constituer un acte de mendicité. Par exemple, lors d'une rencontre en 1998, la femelle a adopté la posture décrite ci-dessus à l'égard du mâle alors qu'elle tenait un os long dont elle venait de manger beaucoup. Le mâle, qui ne s'était pas nourri depuis au moins plusieurs heures, a tenté de prendre l'os. Cependant, la femelle s'est mise sur la défensive et a réussi à conserver l'os malgré les tentatives répétées du mâle pendant une heure pour le voler.

Même si la soumission active de la femelle reproductrice à son compagnon était en réalité de la mendicité de nourriture plutôt que de la subordination, on doit toujours faire face au fait que parfois la femelle reproductrice se soumet passivement (Schenkel 1967) au mâle. J'ai observé cela trois fois sur l'île d'Ellesmere (Tableau 1), mais je n'ai jamais vu le mâle reproducteur se soumettre passivement à la femelle. Puisque la soumission passive semble n'avoir rien à voir avec la mendicité de nourriture, ces observations semblent être une preuve claire de subordination.

Lors de l'attaque de proies, y compris des bœufs musqués adultes et des veaux, le mâle et la femelle reproducteurs semblent être impliqués de manière égale, et ils se nourrissent ensemble, côte à côte, même si parfois ils éloignent les jeunes d'un an. Les deux reproducteurs chassent également le lièvre ensemble, bien que lors des chasses qui impliquent également des jeunes de l'année, le mâle reproducteur semble plus persistant que la femelle (Mech 1995*b*).

Le mâle reproducteur et la femelle reproductrice marquent leur odeur, et l'un ou l'autre peut initier un double marquage (Haber 1977 ; Rothman et Mech 1979), en fonction de celui qui est en tête à un moment particulier du voyage. Par exemple, le 16 juillet 1993, au cours d'un déplacement de 4 km, le couple reproducteur de l'île d'Ellesmere a effectué trois doubles marquages olfactifs, le mâle étant à l'origine de deux d'entre eux. Le mâle et la femelle lèvent tous deux une patte arrière pendant le marquage urinaire, bien que le mâle lève la sienne plus haut, peut-être en accord avec son anatomie ; les deux grattent parfois le sol en association avec le marquage.

Au cours des premières phases de soins aux petits, le couple reproducteur montre une nette division du travail, la femelle s'occupant de la tanière et de l'allaitement des petits (Packard et al. 1992) et le mâle chassant loin de la tanière et ramenant la nourriture à la femelle et aux petits (Mech et al. 1999).

Le mâle montre un fort impératif à céder de la nourriture à la femelle reproductrice. Par exemple, le 8 juillet 1992, alors que le mâle et la femelle d'Ellesmere étaient équidistants de moi dans des directions opposées, j'ai lancé au mâle une carcasse de lièvre adulte pesant environ 5 kg. Le mâle l'a attrapée, mais instantanément la femelle s'est précipitée vers lui, l'a arrachée de sa bouche et l'a emportée dans la tanière. Le mâle n'a fait aucune tentative pour garder ou récupérer le lièvre. J'ai alors donné au mâle un deuxième lièvre de la même taille. Il a mangé la tête, puis a emporté le reste de la carcasse à 0,5 km de la femelle et le lui a donné. Elle l'a caché. Des tests similaires avec des morceaux plus petits ont donné des résultats similaires.

Néanmoins, lorsqu'il s'agit de tenir les autres membres de la meute à l'écart des jeunes, la femelle reproductrice semble régner en maître, surtout lorsque les louveteaux ont moins de trois semaines. Dans la meute de l'île d'Ellesmere, il était courant que la femelle reproductrice se précipite vers les jeunes louveteaux dès que le mâle reproducteur ou tout autre loup commençait à s'approcher d'eux.

En outre, le mâle reproducteur s'abstient de toute action lorsqu'il s'approche de la femelle reproductrice qui s'occupe de ses petits. Le 26 juin 1990, j'ai observé le mâle reproducteur s'approcher de la femelle dans la tanière « en remuant la queue et le corps avec excitation ». De même, le 18 mai 1990, dans le parc Denali, en Alaska, j'ai observé le mâle reproducteur 251, muni d'un collier émetteur, de la meute Headquarters (Mech et al. 1998) s'approcher de la femelle reproductrice 307, alors qu'elle se trouvait dans une tanière avec des petits, et commencer à « marcher en se tortillant », en agitant son arrière-train et sa queue comme un subordonné s'approchant d'un dominant. La femelle est sortie de la tanière et le mâle a alors régurgité vers elle. Ce sont les seules fois où j'ai vu un mâle reproducteur agir de manière soumise envers un autre loup, et cela semble indiquer que la femelle reproductrice est temporairement dominante même pour le mâle reproducteur avant que les petits n'émergent de la tanière.

La femelle reproductrice s'occupe des petits et les protège plus que tout autre membre de la meute. Par exemple, les mères sont les seuls membres de la meute que j'ai jamais vu ramasser les petits et

les porter. De plus, à une occasion, j'ai observé la femelle reproductrice de la meute de l'île d'Ellesmere être très agressive envers un bœuf musqué qui se tenait à l'entrée de la tanière (L.D. Mech, voir note de bas de page 3). Cela correspond aux observations de Joslin (1966) et de Clark (1971). D'autre part, Murie (1944) a rétorqué que c'était le mâle reproducteur qui chassait le plus agressivement les grizzlis (*Ursus arctos*) autour d'une tanière de petits.

CONCLUSIONS

Les observations ci-dessus montrent que, au moins en été, les interactions sociales entre les membres d'une meute de loups ne sont pas très différentes en intensité ou en qualité de celles entre les membres de tout autre groupe d'individus apparentés. Même la fameuse hiérarchie de dominance des loups est avant tout le reflet naturel de l'âge, du sexe et de la structure reproductive du groupe, le mâle reproducteur dominant tous les autres posturément et la femelle reproductrice se procurant la nourriture du mâle lorsqu'elle s'occupe des jeunes.

La meute de loups typique doit donc être considérée comme une **famille**, les parents adultes guidant les activités du groupe et partageant la direction du groupe dans un système de répartition des tâches dans lequel la femelle prédomine principalement dans des activités telles que les soins et la défense des petits et le mâle principalement dans la recherche de nourriture et les déplacements qui y sont associés (L.D. Mech, voir note 3).

Les manifestations de dominance sont rares, sauf lors de la compétition pour la nourriture. Elles permettent alors aux parents de monopoliser la nourriture et de l'allouer à leur progéniture la plus jeune. La soumission active semble être principalement un geste de mendicité de la nourriture ou une motivation de collecte de nourriture (Mech 1970). Le rôle de la soumission active et passive dans les interactions entre le mâle et la femelle reproducteurs en l'absence de progéniture doit être étudié plus avant.