

Infanticide chez les loups : la saisonnalité des mortalités et des attaques dans les tanières confirme l'évolution de la territorialité



Journal of Mammalogy, 96(6):1174–1183, 2015
 DOI:10.1093/jmammal/gyv125
 Published online August 18, 2015



Infanticide in wolves: seasonality of mortalities and attacks at dens support evolution of territoriality

DOUGLAS W. SMITH,* MATTHEW C. METZ, KIRA A. CASSIDY, ERIN E. STAHLER, RICHARD T. MCINTYRE,
 EMILY S. ALMBERG, AND DANIEL R. STAHLER

Yellowstone Center for Resources, Wolf Project, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA (DWS, MCM, KAC,
 EES, RTM, ESA, DRS)

* Correspondent: doug_smith@nps.gov

Résumé

Les preuves de la territorialité sont généralement corrélatives ou après coup, car nous observons les résultats d'une sélection passée qui sont difficiles à détecter. Les loups (*Canis lupus*) sont considérés comme territoriaux en raison de la concurrence pour la nourriture (défense des ressources), mais ils présentent des comportements intrinsèques classiques de régulation sociale (protection contre l'infanticide). L'accent mis sur les proies et la rareté des occasions d'observer le comportement des loups sauvages ont conduit à peu d'investigations sur les causes ou les fondements compétitifs de l'évolution de la territorialité des loups. Nous rapportons 6 cas de meutes de loups territoriales attaquant des meutes voisines sur ou près de leur tanière ; 2 attaques ont été observées en détail. **Dans tous les cas, sauf peut-être un, la meute attaquante a tué des loups adultes sur la tanière ou à proximité** ; dans 4 cas, des petits ont probablement été perdus. **La perte des petits a conduit à une perte future de territoire et, dans un cas, à la cessation de la meute.** Les mortalités intra-spécifiques (mesurées uniquement chez les adultes munis d'un collier) ont atteint un pic en avril, le mois où les petits étaient nés et sans défense dans les tanières, même si les interactions agressives étaient à leur niveau le plus bas de la saison. Douze des 13 (92%) loups tués pendant la saison de mise-bas (mars, avril, mai) étaient des reproducteurs (mâles et femelles), et 8 sur 12 étaient des individus dominants (loup le plus haut placé pour ce sexe dans la meute). Les mortalités de loups étaient également élevées en octobre et en décembre, respectivement au début et au milieu de la **saison de nomadisme**. **Les interactions agressives étaient plus fréquentes pendant la saison nomade, lorsque les loups parcouraient leur territoire en groupe, que pendant la saison de mise-bas, lorsque l'activité des loups était centrée sur la tanière et les membres de la meute moins soudés.** Nous concluons que les attaques sur les tanières sont une forme plus efficace de compétition entre meutes que les interférences pendant la saison de reproduction, l'hypothèse actuelle la mieux étayée, et que la protection de l'espace d'élevage des petits est la cause principale de la territorialité des loups.

INTRODUCTION

Les animaux **régulés** intrinsèquement (c'est-à-dire territoriaux), par opposition aux animaux régulés extrinsèquement (non territoriaux, régulés par la nourriture - Wolff 1997), contrôlent la taille et le positionnement de leur territoire afin de maximiser l'acquisition de nourriture et de créer

un espace social pour la protection et l'éducation de la progéniture (Pimlott 1967 ; Macdonald 1983 ; Rich et al. 2012). La **territorialité** chez les loups (*Canis lupus*) est bien étudiée et sert à espacer les meutes pour éviter des quantités excessives de conflits et de mortalité (Mech 1973 ; Packard et Mech 1980 ; Mech et Harper 2002). Dans les meutes de loups, les territoires sont maintenus à la fois par des comportements non agressifs (par exemple, les hurlements et le marquage olfactif) et agressifs. Les interactions agressives peuvent parfois conduire à la mort de loups individuels et ces mortalités ont été utilisées comme une mesure des conflits intraspécifiques au sein des populations de loups (Mech et Boitani 2003). Les pics de mortalité entre loups pendant la saison de reproduction (milieu de l'hiver), supposés interrompre la reproduction, ont été interprétés comme une forme de compétition interférente (Mech et Boitani 2003). Mais l'œstrus chez les loups est en moyenne de 9 jours dans une étude (Seal et al. 1979) et de 15 dans une autre (Zimen 1976), et Kreeger (2003 : 194) a décrit la durée de l'œstrus comme variable et pouvant durer jusqu'à un mois. Par conséquent, il serait potentiellement difficile pour une autre meute (un concurrent) d'interférer avec la reproduction car l'œstrus peut être long, offrant de nombreuses opportunités de se reproduire. **De plus, nous avons constaté que les mortalités entre loups atteignent un pic pendant la saison de mise-bas (mars, avril et mai), alors que c'est la saison où les meutes sont le moins susceptibles de se rencontrer.** Ces résultats suggèrent que les attaques pendant la saison de reproduction (février) ne sont pas des tentatives délibérées de perturber la reproduction, mais plutôt des conséquences de la circulation des loups sur leur territoire et des rencontres entre eux, ou des attaques opportunistes contre un concurrent. D'un autre côté, les attaques sur les tanières conduisent généralement à la mortalité des petits ou des adultes, un comportement plus évolutif pour interférer avec la reproduction.

La conclusion de Mech et Boitani (2003) selon laquelle les mortalités atteignent un pic au milieu de l'hiver (« ...dans les quelques mois précédant et suivant la saison de reproduction... » - Mech et Boitani 2003 : 28) peut être le résultat d'une surveillance intensive en hiver et d'une forte cohésion de la meute rendant la découverte d'une mortalité plus probable. En été, les mortalités sont plus susceptibles d'être manquées en raison d'une surveillance généralement moins intense (la plupart des études sur les loups se concentrent sur les saisons hivernales sur le terrain - Mech 1974) et les individus sont plus difficiles à localiser et donc manqués. **Les meutes sont moins cohésives dans la saison d'élevage des petits (Peterson et al. 1984 ; Metz et al. 2011) et circulent sur un territoire souvent plus grand** (par exemple, Demma et Mech 2009), ce qui rend les rencontres avec les voisins moins probables et probablement moins agressives (moins de loups par rencontre et moins de chances de rencontrer des loups de haut rang). En bref, la défense du territoire diminue au profit d'une acquisition plus efficace des proies et des soins aux petits (Metz et al. 2011 ; Cassidy 2013). **La tanière devient le centre d'activité où les loups se localisent les uns les autres et échangent des informations** (par exemple, la localisation des animaux tués - Demma et Mech 2009). Cela a pour effet secondaire de désengager les meutes les unes des autres et devrait conduire à moins de conflits, ce qui est conforme à l'explication de Mech et Boitani (2003), **mais malgré cela, nous avons constaté que ce n'était pas le cas.** Avec plus de données, nous avons constaté que les conflits sont plus souvent fatals pendant la mise-bas (qui a lieu plus de « quelques mois » après la saison de reproduction (Mech et Boitani 2003 - voir ci-dessus) et que les tentatives d'interférer avec la reproduction en hiver sont probablement inefficaces en raison de la mobilité de la meute et du potentiel de reproducteurs multiples (Smith 2005 ; Smith et Bangs 2009). L'hiver est également la période de l'année où les loups défendent plus vigoureusement les territoires (Fig. 1), contrairement à l'été, ce qui pourrait rendre une tanière vulnérable (Peters et Mech 1975 ; Zimen 1976 ; Harrington et Mech 1979 ; Cassidy 2013).

Par conséquent, nous émettons l'hypothèse que les attaques sur les loups en tanière qui sont actuellement considérées comme rares (Mech 1994 ; Latham et Boutin 2011) peuvent avoir été négligées comme une cause de territorialité des loups (protection de l'espace d'élevage-Wolff 1997). De plus, si l'on considère la définition de Wolff (1997) des espèces intrinsèquement ou extrinsèquement régulées, les loups sont actuellement considérés comme **extrinsèquement régulés** (défense des ressources - Packard et Mech 1980 ; Kruuk et Macdonald 1985 ; Fuller et al. 2003) alors qu'ils présentent toutes les caractéristiques d'une espèce **intrinsèquement régulée** (sociale ou espace d'élevage protégé). Comme les loups sauvages en tanière sont rarement observés en détail, notre objectif était de tester la prédiction de l'espace d'élevage de la progéniture et de l'infanticide comme étant essentiels à la territorialité des loups, comme proposé par Wolff (1997). Nous voulions également tester la prédiction selon laquelle les conflits intraspécifiques entre les meutes diffèrent selon les saisons, ou que l'intensité de la défense du territoire varie tout au long de l'année. Nous avons testé cette prédiction car il existe des différences substantielles dans la recherche de nourriture (Peterson et al. 1984 ; Metz et al. 2011) et dans le comportement territorial (Jedrzejewski et al. 2001, 2007) entre les périodes de mise-bas (c'est-à-dire lorsque les loups utilisent généralement un « *homesite* ») : avril-septembre sur l'aire d'hivernage des ongulés du nord [NR-Houston 1982] du parc national de Yellowstone (YNP)) et les **saisons de nomadisme** (octobre-mars). Si le comportement territorial varie, comme le suggèrent les citations ci-dessus, un test plus approprié pourrait être d'examiner le moment de l'agression et de la mortalité (et ils devraient être corrélés) pour expliquer plus complètement la territorialité des loups.

MATERIEL ET METHODES

Contexte - L'examen de ces idées a été possible en raison de la forte densité de loups (21-98 loups/1 000 km² ; 3-7 meutes) combinée à l'observabilité des loups dans la partie nord (NR ; également appelée aire d'hivernage des ongulés du nord - Houston 1982) du YNP. La compétition entre les meutes sur le NR du YNP était intense (Smith 2005 ; Smith et Bangs 2009). Les territoires annuels étaient petits (96-448 km²) et le **chevauchement** était important (10-60%) avec peu **d'espace interstitiel** (Smith 2005 ; Smith et Bangs 2009). Cette forte densité et ce chevauchement entraînaient des taux élevés de mortalité intraspécifique et constituaient la principale cause de mortalité des loups dans le YNP (Smith 2005 ; Smith et al. 2009).

Zone d'étude - Le YNP est une région montagneuse et tempérée, ce qui crée une variation extrême du climat et des conditions météorologiques. Les altitudes variaient de 1 500 à 3 800 m environ. La végétation varie de la prairie (fétuque de l'Idaho [*Festuca idahoensis*] et agropyre à grappes bleues [*Pseudoroegneria spicata*]) à l'alpage avec des prairies de haute montagne et des plateaux sans arbres, mais les forêts de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), de pin tordu (*Pinus contorta*) et d'épicéa (*Picea engelmannii*) - sapin (*Abies lasiocarpa*) sont communes (Despain 1990). L'armoise (*Artemisia tridentata*) est abondante dans les zones non boisées jusqu'à environ 2 500 m d'altitude.

Les températures mensuelles moyennes vont de 12°C à -13°C et les précipitations annuelles vont de 25 à 180cm, selon l'altitude (Despain 1990). La durée de l'hiver peut varier considérablement, la couverture neigeuse commençant dès octobre et se prolongeant jusqu'en juillet à haute altitude, mais la durée moyenne de la couverture neigeuse était de 213 jours à 2 200 m (Despain 1990). Les altitudes inférieures étaient généralement exemptes de neige à la fin avril. Au cours de notre étude, la plupart des hivers ont été doux, à l'exception des hivers 1996-1997 et 2010-2011, qui ont été

considérés comme sévères, et des hivers 2005-2006 et 2007-2008, qui ont été de gravité moyenne (sur la base des équivalents en eau de la neige [EEN ; une mesure des chutes de neige]).

Données sur les loups - Environ 35 à 40% des loups du NR ont été équipés de collier-radio à très haute fréquence (Telonics Inc., Mesa, Arizona) ou GPS (Televilt, Lindesberg, Suède ; Lotek, Newmarket, Ontario, Canada) chaque année entre 1995 et 2013 (voir Smith et Bangs 2009). La manipulation de tous les loups a été effectuée en stricte conformité avec les protocoles approuvés par les vétérinaires et le National Park Service ; la manipulation de tous les loups était conforme aux directives de l'American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2011).

Des données sur la population et le comportement des loups du NR ont été recueillies par radiopistage systématique, à la fois par voie aérienne et terrestre, tout au long de l'année, d'avril 1995 à mars 2013 (voir Smith et Bangs 2009). Nous avons déterminé la population de loups NR par des comptages annuels au début de l'hiver et nous avons utilisé ces données pour calculer la densité de la population. Lorsque les conditions météorologiques le permettaient, les loups étaient surveillés quotidiennement à la fois par voie aérienne et terrestre pendant deux périodes de 30 jours de l'année (mars et mi-novembre à mi-décembre - Smith et al. 2004). Le reste de l'année, les loups étaient surveillés environ une fois par semaine depuis les airs, mais ils étaient toujours surveillés quotidiennement depuis le sol, bien que le nombre de groupes d'observateurs au sol soit moins important (voir ci-dessous). Nous avons découvert des mortalités grâce à un interrupteur dans le collier émetteur activé lorsque le collier était immobile pendant 5h, ce qui a doublé la fréquence du poulx et a déclenché une enquête de notre part sur la cause de la mort. Lorsque nous avons découvert le cadavre d'un loup radio-équipé, nous avons enquêté sur la carcasse pour déterminer la cause de la mort.

Les rencontres entre meutes ont été enregistrées tout au long de l'année et ont été classées comme **non agressives** (pas de poursuite ; généralement des hurlements uniquement) ou **agressives** (incluant une poursuite ou une attaque physique d'au moins un individu). Les rencontres ont également été classées comme suit : meute - meute (au moins 2 loups de chaque meute présents), meute - individu (au moins 2 loups interagissant avec un seul loup d'une autre meute), ou individu - individu (loups uniques de différentes meutes). Nous présentons ici des données sur les interactions agressives observées par le biais d'observations au sol sur le NR. Nous n'avons utilisé que les rencontres agressives entre meutes, car les interactions impliquant des individus (meute-individu et individu-individu) étaient très susceptibles de se produire pendant la saison de reproduction et d'inclure des comportements non agressifs (c'est-à-dire la reproduction et la socialisation entre des non-membres de la meute). **De plus, les rencontres agressives entre meutes étaient plus susceptibles de causer des mortalités (14 des 15 mortalités observées) que les rencontres entre individus et reflètent mieux la compétition entre meutes.**

En raison des périodes de suivi intensif susmentionnées en mars et en novembre-décembre, l'effort d'observation depuis le sol a varié tout au long de l'année. En moyenne, 4 groupes d'observateurs par jour étaient présents en mars, 3 en novembre (2 du 1^{er} au 14 novembre, 4 du 15 au 30 novembre), 3 en décembre (4 du 1^{er} au 14 décembre, 2 du 15 au 31 décembre), et 2 par jour le reste de l'année. Pour tenir compte de cette variation, nous avons ajusté le nombre d'interactions agressives observées pour chaque mois afin de refléter le nombre attendu d'observations par 2 groupes d'observateurs. Pour ce faire, nous avons divisé le nombre d'interactions agressives par 2 en mars et par 1,5 en novembre et décembre. Les autres mois n'ont pas été ajustés. Les mortalités

entre loups et les interactions agressives étant relativement peu fréquents, nous avons ensuite regroupé chacune de ces mesures de conflits intraspécifiques sur plusieurs années pour chaque mois.

Saisonnalité des conflits intraspécifiques - Pour évaluer cette prédiction, nous avons effectué des tests t pour déterminer si les mortalités de loups et/ou les interactions agressives observées différaient selon les saisons. Nous avons utilisé une analyse de régression pour évaluer la prédiction selon laquelle les mortalités de loups sont corrélés aux interactions agressives. En outre, pour chaque mois de l'année, nous avons également calculé un indice d'efficacité d'interaction (IEI) :

$$IEI = k/a$$

où k est le nombre de loups morts radio-équipés et a est le nombre d'interactions agressives observées (ajusté pour l'effort des observateurs comme décrit ci-dessus). Un IEI de 0 est obtenu lorsqu'aucune mortalité n'est enregistrée, quel que soit le nombre d'interactions agressives observées, et un IEI de 1 est obtenu lorsque le nombre de mortalité est égal au nombre d'interactions agressives observées. Il est à noter que l'IEI est un indice et non une proportion car seules les interactions agressives observées ont été incluses.

Attaques de tanières - Nous décrivons les détails et les conséquences de 6 interactions entre meutes sur ou à proximité de tanières que nous avons découvertes lors de notre suivi de routine (Tableau 1). Quatre de ces interactions n'ont été que partiellement observées ou les résultats de l'interaction ont été déduits du suivi radio, de l'inspection du site et de la nécropsie des loups individuels. Deux interactions ont été observées dans leur intégralité et des données détaillées ont été obtenues. L'interaction entre la meute de Slough Creek et la meute inconnue en avril 2006 était la plus détaillée, elle s'est déroulée sur deux semaines et a été observée depuis la route du parc à l'aide d'un télescope et de plusieurs observateurs (Informations complémentaires S1). L'autre interaction complètement observée l'a été de la même manière (Tableau 1 ; attaque de tanière #5), mais contrairement aux observations de Slough Creek/Inconnu, elle s'est déroulée sur plusieurs heures et non sur plusieurs jours. Pour toutes les interactions, l'observation à travers une lunette d'approche a été combinée avec l'utilisation d'un dictaphone et de notes qui ont été ensuite transcrites et analysées.

RESULTATS

Population de loups

Après la réintroduction, la population de loups du NR a connu une croissance rapide. Les densités de loups en décembre étaient modestes de 1995 à 1999 (19-42 loups/1 000 km²), mais ont augmenté pour atteindre une densité élevée de 2000 à 2008 (54-98 loups/1 000 km²) avant de retomber à des niveaux modérés de 2009 à 2013 (34-40 loups/1 000 km²). Les affrontements territoriaux ont augmenté avec la densité. **D'avril 1995 à mars 2012, nous avons documenté 66 morts naturelles de loups munis de colliers.** Parmi celles-ci, 65% (43 sur 66) étaient dues à des meurtres entre loups (2,4 ± 0,5 loups porteurs de colliers-radio tués par année biologique [$X \pm SE$] ; fourchette = 0-7). **Les adultes d'âge primaire (2,0-5,9 ans) représentaient le plus grand pourcentage de loups tués par d'autres loups (53%),** 30% étant des adultes âgés (> 6,0 ans) et 16% des jeunes d'un an. Aucun petit (< 1 an) n'a été enregistré comme ayant été tué par d'autres loups ; cependant, ces données ne comprennent que les loups munis d'un collier et, comme nous avons capturé des loups pendant l'hiver, les petits munis d'un collier radio ont généralement passé moins de 3 mois avant de devenir des jeunes d'un an. **Les reproducteurs dominants représentaient le**

pourcentage le plus élevé de loups tués par d'autres loups (53%), suivis par les subordonnés (30%), la classe sociale inconnue (9%) et les non-reproducteurs dominants (7%). Sur la base des loups munis de colliers, ces mortalités étaient proportionnelles à la disponibilité (Kolmogorov-Smirnov D_n à $P = 0,05$ est de 0,14 avec le D le plus élevé = -0,077).

Saisonnalité des mortalités intraspécifiques

Les meurtres de loups entre eux ont atteint un pic pendant la **saison de mise-bas** (mars, avril et mai ; derniers stades de la gestation et naissance des petits dans les tanières), en **octobre** (début de la phase **nomade**) et en **décembre** (Fig. 1 ; Tableau 1). Parmi les loups tués pendant la saison de mise-bas, 12 sur 13 (92%) étaient actifs sur le plan reproductif (Tableau 2). Les interactions agressives **entre meutes** ont atteint un pic en **février** (pic de la saison de reproduction) et étaient également élevées **d'octobre à janvier** (Fig. 1). Notre évaluation des différences saisonnières dans les conflits intraspécifiques a indiqué que les interactions agressives étaient plus importantes pendant les mois de la saison **nomade** ($t_{5,5} = 6,28$, $P = 0,001$), mais que les meurtres de loups ne l'étaient pas ($t_{10} = 1,24$, $P = 0,25$).

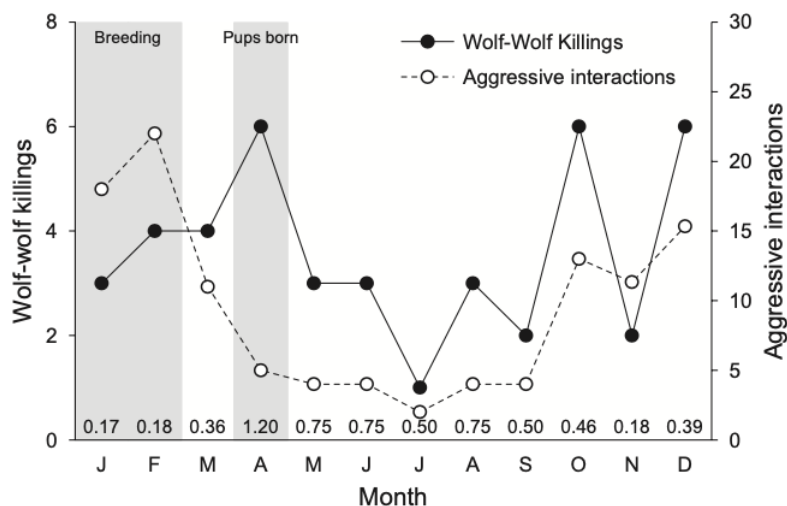


Fig. 1 - Mortalité des loups (*Canis lupus*) porteurs de colliers émetteurs et interactions agressives entre meutes observées par mois, avril 1995-mars 2013. Les interactions agressives entre loups ont été mises à l'échelle pour refléter les changements dans l'effort d'observation. Les nombres affichés au-dessus de l'axe des abscisses représentent la valeur de l'indice d'efficacité des interactions (nombre de loups tués divisé par le nombre d'interactions agressives entre meutes) pour chaque mois de l'année

Les mortalités mensuelles ne sont pas corrélées avec le nombre d'interactions agressives observées pour ce mois ($R^2 = 0,15$, $P = 0,21$; Fig. 1). Le mois d'avril a été l'un des mois où le nombre de mortalités a été le plus élevé ($n_{\text{Avril}} = 6$, fourchette = 1-6 ; Fig. 1), mais c'est aussi un mois où le nombre d'interactions agressives observées a été faible ($n_{\text{Avril}} = 5$, fourchette = 2-22 ; Fig. 1). En conséquence, l'IEI le plus élevé a été observé en avril (1,2), ce qui était 1,6 fois plus élevé que n'importe quel autre mois, et 2,3 fois plus élevé que l'IEI moyen (0,52 ; Fig. 1). Comme le mois d'avril semblait fondamentalement différent de tous les autres mois, nous avons évalué comment notre analyse de régression précédente serait influencée en retirant le mois d'avril de notre analyse. Après avoir fait cela, le nombre d'interactions agressives observées est devenu un meilleur prédicteur des meurtres entre loups mais n'était toujours pas significativement corrélé ($R^2 = 0,31$, $P = 0,07$; Fig. 2).

Tableau 1 - Détails des attaques entre meutes sur les tanières de loups dans le parc national de Yellowstone entre avril 1995 et mars 2013

Den attack #	Date(s) of attack	Attacking pack	Attacking pack whelp date(s)	Denning pack	Denning pack whelp date	Adult(s) killed	Pups lost	Territory changes for denning pack
1	16 May 1996	Druid Peak	Did not den	Crystal Creek	17 Apr. 1996	4M	Yes, entire litter of unknown size	Lost entire territory, moved to new territory 30 km away
2	22 Apr. 1997	Druid Peak	19 Apr. 1997 and 28 Apr. 1997	Rose Creek	12 Apr. 1997	19F	Yes, entire litter of 4	No loss of territory
3	5 May 2002	Geode Creek	15 Apr. 2002	Leopold	8 Apr. 2002	7F	No, pack mates raised pups	No loss of territory
4	4–28 Apr. 2006	Unknown	27 Apr. 2006	Slough Creek	13 Apr. 2006	489M, 377M	Yes, both packs lost entire litters	Lost significant part of territory, 72% decline in territory size
5	14 Apr. 2009	Cottonwood Creek	15 Apr. 2009	694F Group	9 Apr. 2009	694F	Yes, entire litter of unknown size	Lost entire territory because pack ceased to exist
6	25 Apr. 2012	Mollie's	28 Apr. 2012	Lamar Canyon	21 Apr. 2012	None confirmed, possibly uncollared male yearling	No	No loss of territory

Tableau 2 - Sexe, âge, statut social et résultats reproductifs des loups radio-équipés du Northern Range tués lors de conflits intraspécifiques pendant la saison de mise-bas dans le parc national de Yellowstone entre avril 1995 et mars 2013

Wolf ID	Age	Social status	Breeding status	Date of death	Pack size at death	Part of den attack?	Pregnancy status	Did pack reproduce?
4M	7.1	Alpha	Breeder	16 May 1996	3	Yes	Not applicable	No, part of den attack
19F	2.0	Subordinate	Breeder	22 Apr. 1997	9	Yes	Whelped 12 Apr. 1997, 4 pups, all died of exposure	Yes, dominant female and another subordinate female reproduced
40F	5.1	Alpha	Breeder	8 May 2000	8	No	Whelped 13 Apr. 2000	Yes, pack raised her pups and 2 litters from subordinate females
7F	8.1	Alpha	Breeder	5 May 2002	10	Yes	Whelped 8 Apr. 2002	Yes, pack raised her pups
206M	7.9	Alpha	Breeder	24 Mar. 2004	11	No	Not applicable	Yes, mate 152F still had pups
227M	4.9	Alpha	Breeder	27 Mar. 2005	11	No	Not applicable	No, pack disintegrates after his death, unknown fate of pregnant female
204M	7.0	Subordinate	Unknown	5 Apr. 2005	7	No	Not applicable	Yes, alpha female had pups
489M	5.0	Subordinate	Breeder	4 Apr. 2006	12	Yes	Not applicable	No, part of den attack
377M	5.0	Beta	Breeder	28 Apr. 2006	11	Yes	Not applicable	No, part of den attack
694F	3.0	Alpha	Breeder	14 Apr. 2009	2	Yes	Whelped 12 Apr. 2009, Cottonwood pack killed ≥ 2 pups	No
830F	2.9	Beta	Breeder	22 Mar. 2012	10	No	Pregnant with 6 pups	Yes, another subordinate female had pups
471F	9.0	Alpha	Breeder	10 Apr. 2012	7	No	Pregnant with 7 pups	No
759F	3.9	Alpha	Breeder	14 Mar. 2013	2	No	Pregnant with 1 pup	No

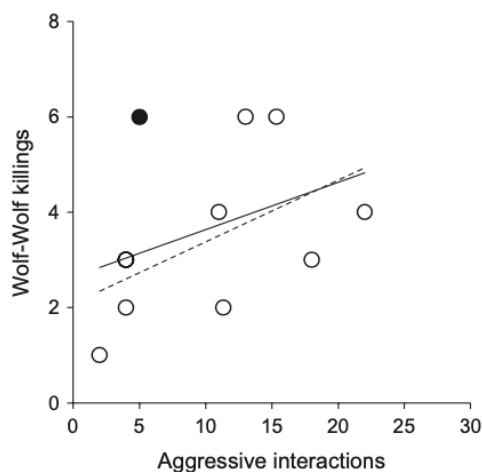


Fig. 2 - Mortalité mensuelle des loups (*Canis lupus*) porteurs de colliers émetteurs en relation avec le nombre d'interactions agressives observées pour ce mois. Les interactions agressives inter-meutes ont été mises à l'échelle pour refléter les changements dans l'effort d'observation. Chaque observation indique le nombre de meurtres de loups et d'interactions agressives pour chaque mois de l'année (regroupés sur plusieurs années). La ligne continue représente une régression linéaire simple pour toutes les données ($R^2 = 0,15$; $P = 0,21$) et la ligne pointillée représente une régression linéaire simple qui exclut le mois d'avril (cercle rempli ; $R^2 = 0,31$; $P = 0,07$)

Attaques de tanières

Attaque de tanière #1 - En avril 1996 (Tableau 1), alors que la densité de loups était faible et que les loups étaient activement réintroduits, la meute de Crystal Creek (3 loups), relâchée en mars 1995, a fait sa tanière au cœur de son territoire fin avril 1996. Nous avons localisé les 3 loups munis d'un collier dans leur tanière pendant 2 à 3 semaines. La meute de Druid Peak, libérée en mars 1996, n'avait pas de territoire établi et **errait** largement, entrant en conflit avec au moins une autre meute

territoriale (Rose Creek, libérée en mars 1995). A la mi-mai, la meute de Druid Peak, qui n'avait pas de femelles en gestation et ne s'était donc pas installée dans une tanière, a découvert les loups de Crystal Creek en gestation et a tué le mâle reproducteur (#4) et blessé la femelle reproductrice (#5). La recherche de petits et d'une tanière n'a pas abouti, mais les observations susmentionnées suggèrent fortement que des petits ont été produits et perdus. En juillet, les deux loups restants de Crystal Creek ont abandonné leur ancien territoire sur la NR et ont établi un nouveau territoire dans l'intérieur du YNP, qui ne comptait pas encore de meutes de loups résidentes. Bien que nous reconnaissons le caractère unique de la situation (c'est-à-dire l'effort de réintroduction), le comportement des loups était toujours pertinent.

Deuxième attaque de tanière - En 1997, après la fin de l'intervention humaine active liée à la réintroduction (Tableau 1), une autre attaque a eu lieu. A la mi-avril, 3 femelles (#9 [dominante], 18 et 19) de la meute de Rose Creek (9 loups) ont fait leur tanière, bien que chacune d'entre elles ait fait sa tanière à un endroit différent. Parmi celles-ci, la femelle #19 a mis-bas dans une zone considérée comme une **limite territoriale** entre les meutes de Rose Creek et de Druid Peak (8 loups). Le 22 avril, #19 a été attaquée et tuée par la meute de Druid Peak (d'après le radiotracking), et ses 4 petits ont péri dans la tanière. Bien que 2 femelles de la meute de Druid Peak (sans compter la femelle dominante #40) aient produit des petits en 1997, une seule était devenue mère le 22 avril. Comme la meute de Rose Creek avait produit plusieurs portées, 9 petits (sur 22) ont survécu jusqu'à la fin de 1997, et la meute de Rose Creek a continué à maintenir son territoire après la mort de #19 et de ses petits.

Attaque de tanière #3 - En mai 2002, une attaque s'est produite qui met en lumière l'impact potentiel que le timing des meurtres entre loups peut avoir sur la dynamique des populations de loups (Tableau 1). La meute de Geode Creek (7 loups) a attaqué la meute voisine de Leopold (19 loups), tuant la femelle reproductrice et allaitante (#7) à environ 2,5 km de sa tanière et de ses petits âgés d'environ 4 semaines. Bien que la meute de Leopold soit plus importante que celle de Geode Creek, tous les loups de Leopold n'étaient probablement pas présents lorsqu'ils ont été attaqués par la meute de Geode Creek. La perte de la femelle reproductrice n'a pas entraîné de mortalité des petits, probablement parce que les petits étaient suffisamment âgés pour survivre sans être allaités. En hiver, 4 des 8 petits ont survécu et la meute de Leopold (16 loups) a conservé son territoire.

Attaque de tanière #4 - Notre interaction la plus détaillée a eu lieu entre le 4 et le 28 avril 2006 (Supporting Information S2). Un grand nombre de ces loups étaient équipés de colliers émetteurs (6 sur 12 ; Informations complémentaires S3), dont un collier GPS qui collectait 1 localisation/heure placé sur la femelle gestante de 2^{ème} rang (#527) qui a mis-bas pendant l'interaction. Aucun des individus de la meute inconnue n'avait de collier radio fonctionnel.

Le 4 avril, une meute « inconnue » a été observée à l'intérieur du territoire de la meute de Slough Creek. Les deux meutes comptaient 12 loups et 2 des femelles de Slough Creek étaient visiblement gestante. Plus tard, nous avons déterminé qu'une des femelles de la meute « Inconnue » était également gestante. Les deux meutes étaient conscientes l'une de l'autre par leurs hurlements, mais il ne semblait pas y avoir d'interactions agressives. Par la suite, un loup adulte mâle (#489) portant un collier-radio à Slough Creek a été retrouvé mort et une nécropsie a indiqué qu'il avait été tué par d'autres loups. Nous avons estimé la date de la mort au 4 avril. Les autres meutes proches de Slough Creek ont également été radio-équipées et aucun de leurs signaux n'a été détecté dans la zone ; nous avons supposé que le loup mâle de Slough Creek avait été tué par la meute inconnue.

Le 12 avril, les deux louves gestantes de Slough Creek ont fait leur tanière en commun. Le 13 avril, dans la tanière de Slough Creek, avec 6 femelles Slough Creek estimées (d'après les colliers-radio et les observations), il y avait des preuves d'une interaction agressive puisque 2 loups inconnus ont été blessés. Des loups inconnus ont été observés près de la tanière de Slough Creek ce matin-là. Aucun des loups de Slough Creek n'a été observé.

Du 13 au 24 avril, au moins un loup inconnu était présent dans la tanière de Slough Creek pendant 91% du temps d'observation (7 686 sur 8 409 min). Les données du collier émetteur GPS indiquent qu'une des femelles reproductrices (#527) était à l'intérieur de la tanière 90% du temps (259 des 285 emplacements ; Fig. 3). Les données diurnes indiquaient que les 2 femelles reproductrices passaient pratiquement tout leur temps à l'intérieur de la tanière, alors que 4 autres loups femelles y passaient un certain temps. Il n'y a eu aucune visite documentée de la tanière par les loups mâles de Slough Creek. Il y a eu 35 approches de la tanière par des loups inconnus : 30 d'entre elles étaient des tentatives d'entrée dans la tanière.

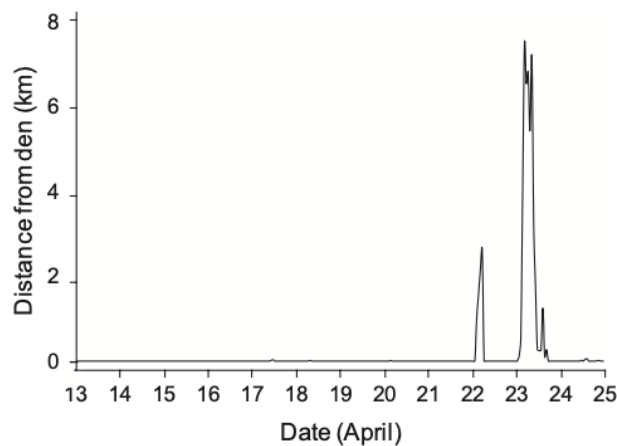


Fig. 3 - Distance par rapport à la tanière natale du loup (*Canis lupus*) de Slough Creek (femelle reproductrice #527) ayant posé un collier GPS, du 13 au 24 avril 2006. La louve #527 a eu ses petits le 12 avril et a abandonné sa tanière le 25 avril

Le 25 avril, les femelles de Slough Creek ont abandonné la tanière et les petits ont été présumés morts. Une fouille de la zone après le départ des loups n'a trouvé aucune trace des petits, mais nous n'avons pas fouillé la tanière (la politique du National Park Service interdit la profanation des caractéristiques naturelles). Les femelles de Slough Creek ont ensuite rejoint les loups mâles de Slough Creek.

Le 24 avril, la louve inconnue gestante a fait sa tanière à 130 m de la tanière de Slough Creek qui était maintenant abandonnée (Informations complémentaires S4). Le 28 avril, une interaction agressive a eu lieu entre les 2 meutes et le loup mâle adulte #377 de Slough Creek a été tué et le mâle adulte #490 (mâle dominant de la meute) de Slough Creek a été observé boitant. Après cette interaction, la femelle inconnue a abandonné sa tanière. Une recherche ultérieure n'a pas permis de retrouver de petits.

Après l'échec complet de la reproduction de la meute de Slough Creek, son territoire hivernal a diminué de 72%, passant de 337 km² (2005-2006) à 93 km² (2006-2007 ; Figure 4). Il est à noter que les meutes Slough Creek et Inconnue ont probablement interagi au moins une fois de plus le 29 décembre 2006, lorsque le mâle dominant (#490) de la meute Slough Creek a été retrouvé mort,

tué par d'autres loups près de la limite du territoire de Slough Creek et de la limite présumée du territoire de la meute Inconnue.

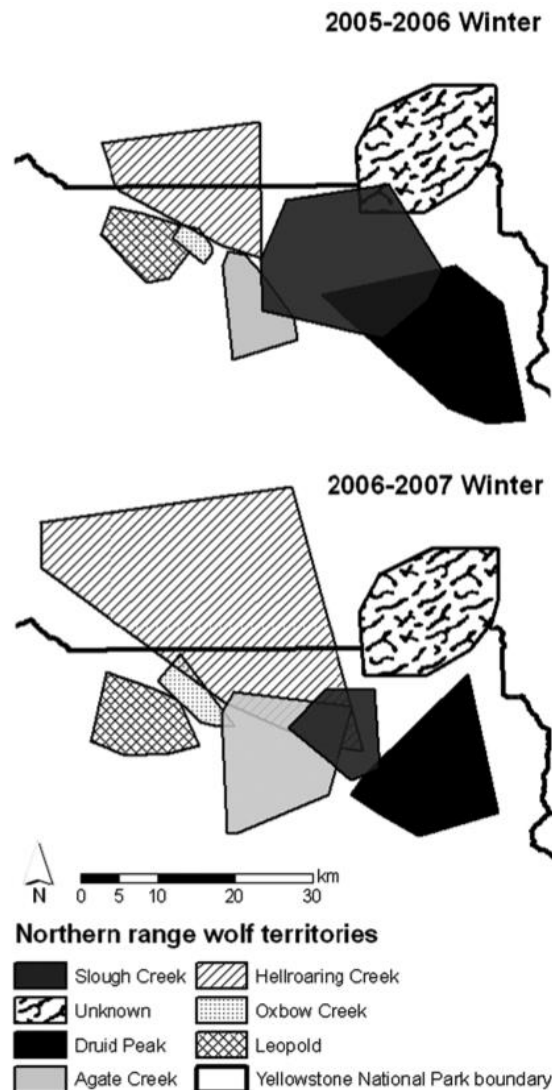


Fig. 4 - Territoires hivernaux des meutes de loups du Nord (*Canis lupus*) avant (2005-2006) et après (2006-2007) l'attaque de tanière qui a réduit la taille de la meute de Slough Creek. Les territoires sont des polygones convexes minimum à 95% des emplacements des loups radio-équipés par voie aérienne de novembre à mars, sauf pour la meute Inconnu. Aucun loup de la meute Inconnu n'a été marqué par des colliers-radio fonctionnels, et nous affichons donc leur territoire estimé qui est en partie basé sur la géographie

Attaque de tanière #5 - En 2009, une nouvelle meute de deux loups (groupe 694F), comprenant un mâle non enregistré et la femelle #694, a fait sa tanière entre deux meutes plus importantes (Cottonwood Creek [5 loups] et Druid Peak [11 loups] ; Tableau 1). La louve #694 a fait sa tanière le 9 avril et l'a située presque à équidistance de l'endroit où la meute de Druid Peak devait faire sa tanière le 10 avril et de celui où la meute de Cottonwood Creek devait faire sa tanière le 15 avril. Le 14 avril, les 5 loups de la meute de Cottonwood Creek, y compris la femelle dominante gestante #527, ont chassé à plusieurs reprises le mâle non élevé du groupe 694F de la zone immédiate autour de la tanière et ont ensuite tué #694 et au moins 2 petits (~1 semaine), en consommant au moins 1, à la tanière. S'il y avait d'autres petits, ils ont probablement été tués aussi. Le mâle sans collier a perdu son territoire et est devenu nomade, bien qu'il n'ait été observé que quelques fois après l'interaction car il n'était pas muni d'un collier émetteur.

Attaque de tanière #6 - En avril 2012, 16 loups d'une meute de l'intérieur de Yellowstone (la meute de Mollie) ont attaqué une meute de 9 loups (Lamar Canyon) vivant sur le NR (Tableau 1). Le radiopistage et les observations de la femelle gestante #832 ont indiqué qu'elle avait mis-bas le 20 ou le 21 avril. La meute de Mollie a été observée pour la première fois à 7h20 le 25 avril, bien à l'ouest de la tanière de Lamar Canyon. A 18h58, elle a été observée à moins de 600 m de la tanière de Lamar Canyon. Les données de radiopistage ont indiqué que 2 mâles adultes de Lamar Canyon étaient près de la tanière (#754 et #755, tous deux de rang social élevé), mais la couverture forestière a empêché toute observation de la zone de la tanière. La femelle reproductrice #832 était à l'intérieur de la tanière d'après son signal radio. Les loups de Mollie sont entrés dans la forêt et ont perdu de vue l'endroit où se trouvait la tanière. Quelques instants plus tard, la femelle #832 est poursuivie par les 16 loups de Mollie. Le #832 s'est enfui vers le sud et les loups de Mollie n'ont pas pu continuer à le poursuivre, peut-être à cause de la proximité de la route du parc. Ils ont alors poursuivi une femelle de 2 ans (sans collier) sur une courte distance, puis ont repris leurs recherches dans la zone de la tanière. #832 s'est aventuré en arrière et a rejoint un autre loup de Lamar Canyon, une femelle d'un an, et ils ont observé attentivement la zone de la tanière. À 20h16, les loups de Mollie ont quitté la zone et #832 est retourné à la tanière. Les deux mâles adultes n'ont pas été observés pendant toute la durée de l'interaction, mais on suppose qu'ils se trouvaient à proximité de la tanière. Bien qu'aucun des 4 loups de Lamar Canyon munis d'un collier n'ait été tué au cours de l'interaction, un mâle d'un an non muni d'un collier, habituellement avec la meute, n'a jamais été observé après cette rencontre. Le 7 juillet, 4, des petits ont été observés près de la tanière, ce qui n'indique qu'aucun d'entre eux n'est probablement mort au cours de la rencontre, car la taille moyenne des portées des loups du YNP est de 4,4 pour une femelle de 6 ans (estimée à partir du modèle de reproduction par âge de Stahler et al. 2012).

DISCUSSION

Après la réintroduction, puis la colonisation et la **saturation** de la population, les loups de Yellowstone ont interagi de manière agressive à un rythme élevé. Différents types d'agression ont été enregistrés, du hurlement à la mise à mort en passant par le comportement territorial sans territoire. Un schéma saisonnier était évident : les meurtres entre meutes atteignaient un pic en avril (mise-bas) et en octobre et décembre (début de la saison nomade) mais étaient également élevés les autres mois autour de la saison de mise-bas (Fig. 1). Inversement, les interactions agressives étaient faibles pendant la période de mise-bas et pendant toute la saison d'élevage des petits, mais élevées pendant les mois de la saison de reproduction (Fig. 1). **Par conséquent, nous avons trouvé un modèle saisonnier de comportement territorial conforme à notre prédiction, mais contrairement à notre prédiction, l'agression et la mortalité n'étaient pas corrélées** (Fig. 2). L'ensemble de ces données suggère que les loups ont évolué pour attaquer leurs concurrents lorsqu'ils sont le plus susceptibles d'avoir un impact sur leur reproduction, avec le plus grand succès pendant la saison de mise-bas lorsqu'ils attaquent la tanière d'une meute rivale. Lorsqu'ils attaquent à la tanière, les petits meurent généralement, ce qui, dans certains cas, représente la totalité de la production reproductive de l'année. **La perte des petits réduit la taille de la meute et peut conduire à la perte du territoire, ou dans certains cas à la dissolution de la meute** (Tableau 1 ; Cassidy 2013). Il s'agit d'une interprétation différente de celle présentée par Mech et Boitani (2003), qui affirme que le moment le plus efficace pour interférer avec la reproduction est pendant les quelques mois entourant la saison de reproduction (Mech et Boitani 2003 : 28). Cette interprétation basée sur nos observations détaillées des loups en liberté fournit une compréhension plus profonde de leur territorialité : une **hypercompétitivité** où pratiquement tous les mouvements sont une sorte de

patrouille de territoire, avec des attaques dirigées préférentiellement à la tanière, puis pendant la saison de reproduction, les deux ayant pour fonction de réduire la compétitivité des voisins (Mech et Boitani 2003).

Nous reconnaissons qu'il s'agit d'une population à **haute densité** et que le comportement des loups est plastique (Packard 2003). Néanmoins, ces résultats, en particulier la prévalence de **l'infanticide** sur une période relativement courte (18 ans), soulignent l'importance d'événements rares dans l'évolution d'un comportement (par exemple, la territorialité). Cependant, les taux de mortalité intraspécifiques sont très similaires à ceux d'autres populations de loups non exploitées en Alaska, au Minnesota et à l'île Royale (Mech 1994 ; Mech et al. 1998 ; Peterson et al. 1998). Cette agression souligne l'importance d'un espace d'élevage protégé car les loups défendent vigoureusement leurs territoires, en particulier les noyaux de territoire où se trouvent les tanières (Packard 2003 ; Trapp et al. 2008 ; Unger et al. 2009). De même, si l'occasion se présente, les loups attaquent et tuent volontiers les loups dans leurs tanières, ce qui n'a pas été largement rapporté dans la littérature (Theberge 1998 ; Latham et Boutin 2011) et doit être noté comme une forme efficace de compétition.

D'autres recherches menées à Yellowstone ont montré que la taille de la meute était essentielle à l'acquisition et à la conservation du territoire (Cassidy 2013). Par conséquent, un territoire peut être plus important comme espace d'élevage (Wolff 1997 ; Jedrzejewski et al. 2007) que comme terrain de chasse, ce qui a été souligné pour les loups (Packard et Mech 1980 ; Mech et Boitani 2003 : 19-27). D'autres carnivores (par exemple, les cougars [*Puma concolor*]) évoluent dans un environnement similaire sans être territoriaux et les infanticides sont fréquents dans les populations protégées (parcs) (Logan et Sweanor 2001), ce qui suggère que la territorialité protège la progéniture. D'autres arguments en faveur de notre point de vue proviennent de la preuve que, malgré des taux d'interaction plus élevés pendant la saison **nomade** (l'hiver, lorsque les meutes sont généralement cohésives), les meurtres intraspécifiques ne sont pas plus nombreux. Pendant l'hiver, les petits se déplacent et fonctionnent avec la meute et sont plus difficiles à tuer (80% de la taille totale - MacNulty et al. 2009), et il n'est pas possible de tous les tuer, contrairement à la saison de mise-bas. Ainsi, l'abattage en hiver est plus opportuniste.

L'abattage opportuniste est différent de l'interprétation articulée par Mech et Boitani (2003) qui ont déclaré que les « détenteurs de territoires » ou les loups « en voie de maturation ou matures » étaient ciblés. Si l'on choisit de tuer pour réduire la taille de la meute, alors tuer les petits lorsqu'ils sont les plus vulnérables est le plus efficace, et après cela, les meutes devraient essayer de tuer tout concurrent lorsque cela est possible. Nos données, qui n'utilisent que les interactions fatales observées pour éliminer le biais du collier (seuls 5 des 15 loups [33%] tués observés avaient des colliers-radio en état de marche), indiquent que les loups « matures » n'ont pas été tués plus que leur disponibilité (20%, 3 des 15 interactions fatales observées). Il est probable que les meutes tuent le 1^{er} loup qu'elles peuvent attraper, car les louveteaux représentent 26% (4 interactions sur 15) des mortalités observées et les adultes subordonnés 53% (8 sur 15).

Nous émettons l'hypothèse que **l'infanticide** chez les loups n'est pas aussi rare qu'on le pensait, juste difficile à détecter, et qu'il est l'un des **moteurs** de la territorialité des loups (Wolff 1997 ; Mech et Boitani 2003). Par exemple, en 18 ans de surveillance étroite, nous avons découvert 6 événements de ce type, tous dans le nord de Yellowstone où notre surveillance est la plus intense (au sol et dans les airs), et si notre surveillance n'avait pas été intensive, nous aurions manqué

plusieurs de ces interactions. Par exemple, lors d'un vol de radiopistage, nous avons suivi par radio les deux femelles reproductrices de Slough Creek jusqu'à la tanière et avons observé visuellement 6 loups couchés autour de la tanière. Les équipes au sol avaient identifié ces loups comme des loups de la meute inconnue intruse, alors que l'équipe aérienne ne l'a pas fait, ce qui souligne le fait que sans une surveillance détaillée et continue depuis le sol, les événements que nous rapportons ici auraient pu passer inaperçus. Il est possible que d'autres attaques de tanières dans tout Yellowstone, en particulier dans la population de loups de Yellowstone intérieur, aient été manquées.

Les attaques sur la tanière d'un concurrent sont possibles, et peut-être même courantes, car chaque année dans le YNP, au moins une meute ne se reproduit pas, et plusieurs années, il y en a plus d'une (Smith et Bangs 2009). Les loups non reproducteurs ne sont pas liés à une tanière et sont donc capables de se déplacer ensemble sur tout leur territoire (**nomades**), comme ils le font en hiver. **De plus, les loups qui n'ont pas encore mis-bas se déplacent également de cette manière, ce qui peut sélectionner la synchronisation des mises-bas, comme chez les ongulés, ce qui réduirait la probabilité de subir une attaque de tanière.** Dans un cas comme dans l'autre, la meute attaquante (qui peut être plus petite que la meute en train de mettre-bas) peut donc bénéficier d'un avantage numérique lorsqu'elle attaque une tanière, car tous les loups en train de mettre-bas sont rarement présents, car beaucoup d'entre eux sont souvent partis chasser (Demma et Mech, 2009). En hiver, les meutes de loups se déplacent généralement ensemble et les rencontres entre meutes sont plus susceptibles d'impliquer tous les loups de chaque meute, la plus grande meute ayant plus de chances de l'emporter, à moins qu'une meute ne possède plus de vieux adultes ou de mâles adultes - les individus les plus agressifs d'une meute (Cassidy 2013). Lors de la rencontre entre les meutes Slough Creek et Inconnue, la meute Inconnue était toujours plus nombreuse que les loups de Slough Creek dans la tanière : 2 femelles étaient généralement dans la tanière, parfois avec des femelles subordonnées, mais les autres loups de Slough Creek n'ont pas été enregistrés tous ensemble autour de la tanière. En fait, les mâles de Slough Creek évitaient la tanière et ne défiaient jamais les loups inconnus, probablement parce qu'ils étaient en infériorité numérique. Ce n'est qu'après la réunion de la meute, lorsque les petits sont morts, que la meute de Slough Creek a défié la meute Inconnue.

D'autres études sur l'écologie des tanières de loups soutiennent la suggestion que la territorialité des loups a au moins partiellement évolué en réponse à la protection contre l'infanticide. Plus précisément, Trapp et al. (2008) et Unger et al. (2009) ont trouvé des tanières situées au centre des territoires des loups, ce qui suggère qu'ils évitent les frontières et les rencontres avec les meutes voisines. Bien que Ciucci et Mech (1992) aient trouvé des tanières réparties de manière aléatoire sur l'ensemble du territoire, Trapp et al. (2008) ont suggéré que cela était dû à des raisons analytiques (polygone convexe minimum par rapport à l'estimateur à noyau) plutôt que comportementales, laissant ouverte la possibilité que les loups choisissent l'emplacement des tanières pour éviter les attaques des voisins. La plupart des attaques en dehors de la saison d'hiver se produisent à la périphérie du territoire (risque faible car la retraite vers son propre territoire est relativement facile - Mech 1994), alors que les attaques sur les tanières sont généralement faites au cœur du territoire où elles sont typiquement situées, ce qui pose un risque élevé pour la meute intrusive (profondément dans le territoire d'un concurrent). **L'emplacement des tanières est donc stratégique pour réduire les tentatives d'infanticides de la part d'un concurrent, ce qui, selon nous, est la cause ultime de la territorialité des loups.** Ces résultats, combinés à nos données et à d'autres rapports d'attaques sur des tanières (Theberge 1998 ; Latham et Boutin 2011), suggèrent que la territorialité des loups a évolué comme espace d'élevage protecteur et secondairement pour sécuriser la nourriture (Mech et Boitani 2003).