



# Perspectives écologiques comparatives de deux anciennes lignées de loups gris : le loup laineux (*Canis lupus chanco*) et le loup Indien (*Canis lupus pallipes*)

**frontiers**  
in Ecology and Evolution

**ORIGINAL RESEARCH**  
published: 15 March 2022  
doi: 10.3389/fevo.2022.775612



**Citation:**  
Khan S, Shrotriya S, Sadhukhan S, Lyngdoh S, Goyal SP and Habib B (2022) Comparative Ecological Perspectives of Two Ancient Lineages of Gray Wolves: Woolly Wolf (*Canis lupus chanco*) and Indian Wolf (*Canis lupus pallipes*). *Front. Ecol. Evol.* 10:775612. doi: 10.3389/fevo.2022.775612

## Comparative Ecological Perspectives of Two Ancient Lineages of Gray Wolves: Woolly Wolf (*Canis lupus chanco*) and Indian Wolf (*Canis lupus pallipes*)

Shaheer Khan, Shivam Shrotriya, Sougata Sadhukhan, Salvador Lyngdoh, Surendra P. Goyal and Bilal Habib\*

Wildlife Institute of India, Dehradun, India

## Résumé

L'isolement géographique peut souvent conduire à la spéciation, et deux populations déconnectées de la même espèce vivant dans des régions bioclimatiques radicalement différentes permettent de comprendre le processus de spéciation. Le loup laineux vit dans le paysage froid et aride de la Trans-Himalaya, tandis que le loup Indien habite les prairies semi-arides du centre de l'Inde. Les deux lignées de loups de l'Inde ont suscité un débat scientifique sur leur statut taxonomique au cours des dernières années. Dans cette étude, nous avons collecté des données et passé en revue la littérature publiée pour documenter les différences écologiques et comportementales entre le loup laineux et le loup Indien. La plupart des études ont utilisé des données génétiques ; nous discutons donc des variations dans l'écologie spatiale, les préférences d'habitat, la vocalisation, la diversité du régime alimentaire et les mesures crâniennes de ces deux sous-espèces. L'écologie spatiale des deux lignées a été comparée à partir des données sur trois loups laineux et dix loups Indiens marqués par des colliers GPS. Les données de télémétrie montrent qu'il n'y a pas eu de différence dans les déplacements jour-nuit des loups laineux, alors que les loups Indien montrent un déplacement important pendant la nuit. La méthode BBMM a indiqué que les domaines vitaux des loups laineux étaient trois fois plus grands que ceux des loups Indiens. Le régime alimentaire du loup laineux est composé de 20 types d'aliments différents, alors que celui du loup Indien en compte 17. Le loup laineux et le loup Indien dépendent largement de la base de proies domestiques, soit 48,44 et 40,34%, respectivement. Nous n'avons trouvé aucune différence dans les paramètres de hurlement de ces sous-espèces. De plus, le crâne du loup laineux était significativement plus long et plus large que celui du loup Indien. Les loups de l'Inde sont anciens et ont divergé du clade principal il y a environ 200 000 à 1 000 000 d'années. Leur évolution génétique et écologique dans différentes zones bioclimatiques a donné lieu à des différences considérables en tant que sous-espèces distinctes. La présente étude est une étape dans la compréhension des différences écologiques entre deux sous-espèces importantes et génétiquement uniques de loups.

## INTRODUCTION

La sélection divergente peut se produire entre des populations dont les conditions environnementales, les habitats, les climats, les types de ressources et les modèles phylogéographiques varient (Schluter, 2000 ; Dieckmann et al., 2004). Les schémas phylogéographiques isolent les populations qui habitent la même aire géographique mais qui sont incapables d'interagir en raison de la présence de **barrières naturelles**, d'un habitat inadapté ou d'une combinaison de ces facteurs qui pourraient entraver les mouvements (Avisé et al., 1987). Le long isolement de populations étroitement apparentées pourrait éventuellement conduire à la spéciation par l'accumulation de changements génétiques au fil du temps. L'étude et le suivi des différences dans l'écologie des espèces, les conditions climatiques et l'isolement reproductif entre les populations sont essentiels pour comprendre la formation des espèces naissantes et planifier des stratégies de conservation appropriées (Moritz, 1994 ; Rundell et Price, 2009 ; Sobel et al., 2010). Le **mécanisme de l'isolement géographique** entraînant une **évolution divergente** est bien connu chez les oiseaux, par exemple les pinsons de Darwin dans la sous-famille des Geospizinae (Sulloway, 1982) et cinq sous-espèces de la grive masquée (*Geothlypis aequinoctialis*) en Amérique centrale et du Sud (Curson et al., 1994). Chez les mammifères aussi, quatre sous-espèces de guépard (*Acinonyx jubatus*) (Kitchener et al., 2017) et trois sous-espèces de panthère des neiges (*Panthera uncia*) (Janecka et al., 2018) ont évolué dans différentes zones géographiques. Si la spéciation est le résultat d'un long isolement, une échelle de temps plus courte pourrait placer les populations d'une même espèce sur des chemins évolutifs différents. Les loups de Colombie britannique ont montré une forte différenciation génétique entre les populations adjacentes, expliquée par la discontinuité de l'habitat entre les régions côtières et intérieures (Muñoz-Fuentes et al., 2009).

Le loup gris (*Canis lupus*), l'un des mammifères les plus répandus et l'une des espèces les plus étudiées dans le monde (Mech et Boitoni, 2003), a eu plusieurs populations dans le monde qui ont évolué de manière isolée. Les loups sont considérés comme l'un des carnivores les plus **résilients** qui se sont adaptés et ont réussi dans un large éventail d'habitats, de la toundra aux déserts (Mech et Boitoni, 2003). Actuellement, au moins quarante-quatre sous-espèces de loups sont décrites sur la base des variations des caractéristiques morphologiques, des aspects comportementaux et de la répartition géographique (Wozencraft, 2005). Cependant, le statut de nombre de ces sous-espèces est incertain et contesté parmi les scientifiques (Busch, 2018), ce qui rend la taxonomie du loup gris très discutable (Shrotriya et al., 2012 ; Pilot et al., 2014 ; Ersmark et al., 2016). Plusieurs résolutions taxonomiques sont en attente de validation et de révision au niveau de l'espèce ainsi que des sous-espèces. Au milieu d'une comptabilité confuse du nombre d'espèces et de sous-espèces, des études ont suggéré que les loups des régions Indiennes pourraient former les plus anciennes lignées (Aggarwal et al., 2003, 2007 ; Sharma et al., 2004 ; Shrotriya et al., 2012 ; Werhahn et al., 2017, 2018 ; Hennelly et al., 2021).

Il existe deux grandes populations de loups en Inde, à savoir le loup laineux (*C. l. chanco*) (également connu sous le nom de loup Tibétain ou Himalayen) et le loup Indien (*C. l. pallipes*). Ces loups sont censés avoir divergé du clade principal il y a environ 800 000 et 400 000 ans, respectivement (Sharma et al., 2004 ; Aggarwal et al., 2007 ; Shrotriya et al., 2012 ; Werhahn et al., 2017 ; Joshi et al., 2020). Cependant, une étude récente a suggéré une possibilité contradictoire, à savoir que le loup Indien pourrait être basal au loup laineux (Hennelly et al., 2021). L'étude indique que les loups Indiens et les loups laineux/Tibétains ont partagé les ancêtres les plus communs avec les loups

holarctiques il y a respectivement 200 000 et 500 000 ans (Hennelly et al., 2021). Ces différences dans l'année de divergence sont principalement dues à la sélection des gènes et à la méthode utilisée pour l'analyse. L'évolution isolée du loup laineux correspond au soulèvement rapide du plateau Tibétain et aux modifications de l'habitat associées (Sun et Liu, 2000), ce qui pourrait les avoir dotés d'une adaptation génétique pour le paysage froid et aride du Trans-Himalaya (Werhahn et al., 2018). Le loup Indien aurait évolué pendant la période plus sèche du Pléistocène et se serait adapté pour survivre dans les zones arides (Sharma et al., 2004 ; Singh et Kumara, 2006). **Après l'extinction du guépard en Inde, il est devenu la principale espèce carnivore des plaines ouvertes Indiennes** (par exemple, les prairies semi-arides, les broussailles et les pâturages). Certaines études ont proposé que les loups de l'Inde ne soient pas des sous-espèces mais des espèces distinctes, à savoir *Canis himalayensis* et *Canis indica* (Aggarwal et al., 2007). Le débat concernant leur statut taxonomique n'est pas encore tranché (Alvares et al., 2019). Néanmoins, les deux loups pourraient être présumés deux lignées distinctes (Pocock, 1941) et sont géographiquement isolés, ayant une distribution **allopatrique** en Inde (Aggarwal et al., 2003). Le loup laineux se trouve dans la zone froide et aride de la partie supérieure de l'Himalaya en Inde, couvrant l'état de Himachal Pradesh et deux territoires de l'Union, Ladakh et Jammu et Cachemire, avec des observations enregistrées dans l'Uttarakhand et le Sikkim (Bhattacharya et Sathyakumar, 2010 ; Habib et al., 2013 ; Choudhury, 2015). Les estimations de population pour les deux lignées ne sont pas très précises. Selon la dernière estimation disponible, seulement 350 individus du loup laineux ont été trouvés (Fox et Chundawat, 1995), ce qui est une estimation approximative pour le loup laineux car il a été évalué pour les régions du Ladakh et du Spiti en Inde, couvrant une superficie de 60 000 km<sup>2</sup>.

Le loup Indien est réparti dans 13 états de l'Inde, principalement dans la zone semi-aride avec la dernière estimation de la population de 1200 à 1800 meutes (Jhala et al., 2013). Les deux loups habitent des habitats ouverts et des prairies et survivent principalement en dehors des zones protégées. Cependant, le loup laineux subit beaucoup moins de pression anthropique que le loup Indien. Les loups en Inde se trouvent principalement dans des zones non protégées avec de faibles populations de proies naturelles (Habib, 2007 ; Maurya et al., 2011 ; Shrotriya et al., 2015 ; Habib et al., 2021*b*). Par conséquent, dans la majeure partie de leur aire de répartition en Inde, les loups subsistent principalement sur le bétail domestique (Shahi, 1982 ; Mishra, 1997 ; Jethva et Jhala, 2004 ; Habib, 2007 ; Werhahn et al., 2019 ; Lyngdoh et al., 2020 ; Habib et al., 2021*b*) et sont sévèrement persécutés en conséquence. Bien que ces deux loups soient protégés en tant qu'espèces de l'annexe I en vertu de la loi Indienne sur la faune (protection) de 1972. Malgré cette protection, la conservation d'une espèce qui réside dans un paysage dominé par l'homme et qui entre en conflit direct est un défi.

Les deux lignées de loups de l'Inde sont uniques et nécessitent des mesures de conservation ciblées. Les deux lignées étant restées isolées pendant une longue période et fonctionnant dans deux zones **bioclimatiques** différentes, des différences biologiques, écologiques et comportementales devraient apparaître dans ces deux populations. Il est important de comprendre ces différences car les deux sous-espèces sont soumises à des mesures de gestion puisqu'elles survivent dans un paysage dominé par l'homme en Inde. Dans cette étude, nous fournissons une perspective écologique comparative sur l'écologie spatiale, la vocalisation, les habitudes alimentaires et la morphométrie crânienne de ces deux lignées. L'étude actuelle aidera à planifier et à mettre en œuvre de meilleures actions de conservation et de gestion. De plus, des informations intégrant des analyses génétiques, la morphologie et le comportement en utilisant une approche comparative aideront à comprendre les différences clés entre les deux lignées.

## MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Nous avons utilisé des données primaires et secondaires pour élucider les différences dans les déplacements, l'utilisation de l'espace, l'utilisation de l'habitat, les caractéristiques des hurlements, la morphologie crânienne et le régime alimentaire.

### Préférences d'habitat, mouvements et utilisation de l'espace à l'aide de données primaires

Un total de 14 individus (11 loups Indiens et trois loups laineux) ont été capturés, équipés de colliers émetteurs et suivis de 2015 à 2021 pour comprendre les mouvements, l'utilisation de l'espace et les préférences d'habitat des deux lignées de loups (Tableau 1). Les loups laineux ont été capturés dans l'Himachal Pradesh et les loups Indiens dans le Maharashtra, états de l'Inde. Ces loups ont été capturés à l'aide de pièges mous à pattes. Les pièges ( $n = 25$ ) ont été placés dans une configuration circulaire (rayon = 70-80 cm), placés à ~20 cm les uns des autres et attachés les uns aux autres à l'aide d'une corde (Habib, 2007). Le leurre à glandes pour loups n° 100 (Stanley Hawbaker and Sons, Fort London, Pennsylvanie) a été utilisé pour attirer les loups vers les pièges. Nous avons également utilisé des excréments frais collectés dans différentes zones, considérant que les excréments provenaient de différentes meutes, et placés autour des pièges pour attirer le loup. Les pièges étaient connectés à un dispositif GSM appelé « MinkPolice ». Ce dispositif fonctionne avec un interrupteur magnétique et déclenche un message sur les numéros de téléphone et d'email enregistrés. Les loups piégés étaient maintenus à l'aide d'un filet de hockey en nylon à double fil. Les loups capturés étaient immobilisés par injection de Ketamine-Xylazine (doses basées sur le poids du loup capturé) par voie intramusculaire sur leur patte arrière (Habib, 2007 ; Habib et al., 2021a). Les loups immobilisés ont été équipés de 10 colliers iridium, 3 colliers Globalstar et 1 collier VHF.

**TABLEAU 1.** Détail des caractéristiques de chaque individu et nombre d'emplacements utilisés pour étudier les déplacements, l'utilisation de l'espace et de l'habitat du loup en Inde

Species	Individual ID	Sex	Age	Area	GPS location used in the study	Monitoring days	Monitoring period
Indian Wolf	IW_F1	Female	Adult	Solapur	6748	615	25.12.17 to 01.09.19
Indian Wolf	IW_M1	Male	Adult	Solapur	2148	217	28.12.17 to 01.08.18
Indian Wolf	IW_F2	Female	Adult	Morgaon	6049	604	22.01.18 to 16.09.19
Indian Wolf	IW_M2	Male	Adult	Morgaon	*VHF Collar	604	22.01.18 to 16.09.19
Indian Wolf	IW_F3	Female	Sub-Adult	Ahmednagar	8452	416	25.06.19 to 14.08.20
Indian Wolf	IW_M3	Male	Sub-Adult	Ahmednagar	3185	141	23.06.19 to 15.11.19
Indian Wolf	IW_F4	Female	Sub-Adult	Saswad	7663	371	27.06.19 to 14.08.20
Indian Wolf	IW_M4	Male	Sub-Adult	Saswad	3111	137	27.06.19 to 11.11.20
Indian Wolf	IW_F5	Female	Adult	Solapur	2717	170	05.12.20 to 23.05.21
Indian Wolf	IW_M5	Male	Adult	Solapur	1998	141	03.01.21 to 23.05.21
Indian Wolf	IW_F6	Female	Sub-Adult	Solapur	1908	140	04.01.21 to 23.05.21
Woolly Wolf	WW_F1	Female	Adult	Spiti Valley	1049	260	06.07.15 to 21.03.16
Woolly Wolf	WW_F2	Female	Adult	Spiti Valley	729	189	03.09.16 to 10.03.17
Woolly Wolf	WW_M1	Male	Adult	Spiti Valley	1483	308	01.10.17 to 05.08.18

\*IW\_M2 fitted with VHF collar was not used in the analysis.

### Diversité du régime alimentaire, paramètres du hurlement et mesures crâniennes à l'aide de données secondaires

Les données sur le régime alimentaire des deux lignées de loups ont été collectées à partir de sources publiées en utilisant des recherches par mots-clés spécifiques dans Google Scholar, comme par exemple : Tibetan wolf, Tibetan wolf diet, Himalayan wolf diet, Woolly wolf diet, *Canis lupus chanco*, Indian wolf diet, Indian gray wolf diet, *Canis lupus pallipes*. Nous avons trouvé sept études (deux en Inde, trois au Népal et deux au Pakistan) pour comprendre le loup laineux. Pour le régime

alimentaire du loup Indien, nous avons trouvé sept études exclusives sur le régime alimentaire des États Indiens du Maharashtra, du Gujarat et du Bihar.

Pour comprendre les habitudes alimentaires du loup laineux et du loup Indien, nous avons rassemblé des données publiées provenant de différentes sources (détail fourni dans le Tableau supplémentaire 1). Les différentes études ont présenté les résultats sous diverses formes, telles que la fréquence absolue et la fréquence relative. Pour réduire l'effet de la variabilité propre à chaque étude, nous avons d'abord calculé le nombre d'éléments alimentaires dans le nombre de crottes (Tableaux supplémentaires 2, 3), puis la fréquence relative d'occurrence (%RFO).

Jusqu'à présent, il existe deux études publiées sur le paramètre de hurlement des loups du sous-continent Indien (Hennelly et al., 2017 ; Sadhukhan et al., 2019). Hennelly et al. (2017) ont comparé la vocalisation de plusieurs populations de loups à travers le monde, y compris le loup laineux et le loup Indien, et Sadhukhan et al. (2019) ont caractérisé la vocalisation des loups Indiens exclusivement. Les deux études ont utilisé neuf paramètres, tels que la fréquence moyenne, la fréquence maximale, la fréquence minimale, la plage de fréquences et la fréquence finale, pour comprendre le comportement de hurlement de ces deux lignées. Dans ces études, les données acoustiques ont été recueillies dans la région de Trans-Himalaya pour le loup laineux et dans le Maharashtra pour le loup Indien.

Les données sur la morphométrie crânienne de 14 loups Woolly et 20 loups Indiens ont été obtenues à partir de trois études, Allen (1938), Pocock (1941), et Srinivas et Jhala (2021). Les données sur la longueur totale (longueur maximale du crâne de la pointe du rostre à la crête nucale), la longueur basale du condyle (distance entre la projection postérieure des condyles occipitaux et le bord antérieur des os prémaxillaires), la largeur zygomatique (distance entre les points les plus externes des arcs zygomatiques), la longueur mandibulaire (distance entre l'incisive inférieure et le bord antérieur du condyle) ; largeur inter-orbitaire (distance minimale entre les orbites antérieures) ; largeur post-orbitaire (distance minimale entre les orbites postérieures) et largeur maxillaire (distance entre la fosse centrale des premières molaires maxillaires droite et gauche), PM4 (prémolaire 4) et M1 (molaire 1) ont été comparées pour comprendre les différences entre les deux sous-espèces (Figure supplémentaire 1). Les détails des études utilisées pour les perspectives écologiques comparatives sont fournis dans le Tableau supplémentaire 1.

### **Analyse des données**

Les schémas de déplacement des loups ont été évalués à l'aide de paramètres tels que le déplacement moyen quotidien (distance en ligne droite entre deux points fixes consécutifs) et le déplacement moyen de jour et de nuit. Les intervalles inter-fixes variables ont été uniformisés en post-traitant toutes les données dans un format de données horaires (Abrahms, 2015 ; Habib et al., 2021*a*). Les déplacements moyens pendant le jour et la nuit ont été calculés en classant les emplacements. Les déplacements moyens des deux lignées ont été comparés à l'aide du test de la somme des rangs de Wilcoxon. Les domaines vitaux ont été calculés à l'aide du modèle de polygone convexe minimal (MCP) et du modèle de mouvement du pont brownien (BBMM) (Horne et al., 2007). Pour comprendre les préférences d'habitat des loups laineux et des loups Indiens, les données d'utilisation des terres pour les États de l'Himachal Pradesh et du Maharashtra ont été acquises à partir du site Web à code source ouvert de Bhuvan (NRSA, 2016). L'utilisation et la préférence de l'habitat des lignées de loups laineux et Indiens ont été analysées à l'aide de la fonction de sélection des ressources de Manly (Manly et al., 2002). Le cadre d'étude design-III de l'utilisation de l'habitat,

où les animaux sont identifiés individuellement et où l'utilisation et la disponibilité sont mesurées pour chacun d'eux, a été appliqué (Thomas et Taylor, 1990). Les données sur « l'utilisation » ont été calculées à partir du nombre de repérages GPS et la « disponibilité » des catégories d'utilisation du sol a été calculée dans le domaine vital de 100% du MCP. Toutes les mesures des paramètres de mouvement et les analyses ont été effectuées à l'aide de l'outil ArcMET (Wall, 2014) dans ArcGIS 10.6 et du paquet « adehabitatLT », version 0.3.25 (Calenge, 2015a) et de l'outil de mouvement des animaux (amt, version 0.1.3) (Signer et al., 2017) dans le programme R 4.0.3 (R Core Team, 2021). L'analyse de l'utilisation de l'habitat a été réalisée à l'aide du paquet « adehabitatHS », version 0.3.15 dans le programme R, version 4.0.3 (Calenge, 2015b ; R Core Team, 2021). Pour la comparaison des mesures crâniennes du loup laineux et du loup Indien, nous avons utilisé le test T à deux échantillons de variance inégale et le test g de hedge pour évaluer la taille de l'effet.

Nous avons combiné les aliments consommés dans toutes les études pour représenter le régime alimentaire global des loups dans le paysage et calculé la fréquence relative d'occurrence (RO) de chaque aliment. Nous avons calculé la fréquence relative d'apparition de chaque aliment (nombre d'occurrences de chaque proie dans les excréments/nombre total d'excréments  $\times$  100). Nous avons classé les aliments selon qu'il s'agisse de proies sauvages ou domestiques, ainsi que selon les classes de poids corporel (0-10 kg pour les petites proies, 11-70 kg pour les proies de taille moyenne et  $>$ 70 kg pour les grandes proies) afin de comparer les habitudes alimentaires. Les détails des études utilisées pour comprendre les habitudes alimentaires des deux sous-espèces sont fournis dans les Tableaux supplémentaires 2, 3.

## RÉSULTATS

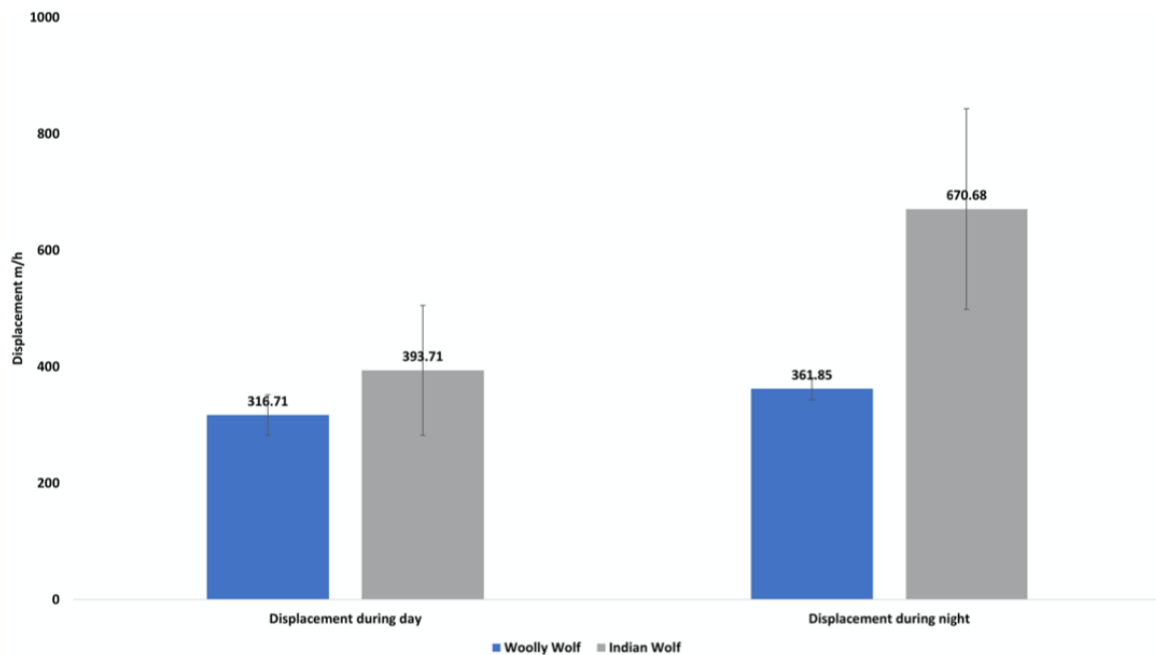
### Perspectives écologiques spatiales basées sur les caractéristiques de déplacement et les domaines vitaux des loups laineux et des loups Indiens

Un total de 47 240 fixations sur 13 individus (cinq mâles et huit femelles) des loups a été analysé (Tableau 1) afin d'examiner les déplacements quotidiens, les déplacements de jour et de nuit, l'utilisation de l'espace et l'utilisation de l'habitat. Le déplacement horaire moyen du loup Indien ( $527,68 \pm 111,52$  m/hr) était significativement ( $W = 29, p = 0,01$ ) plus élevé que celui du loup laineux ( $338,54 \pm 34,82$  m/hr).

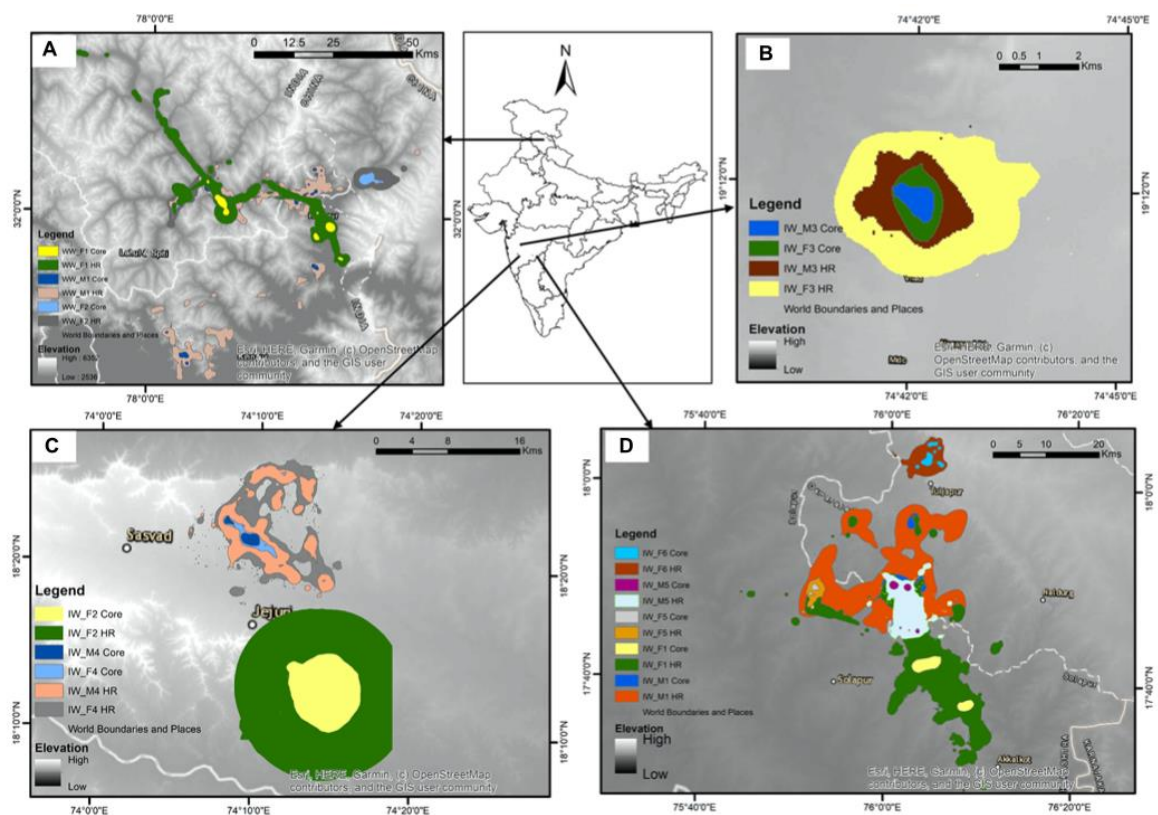
Le déplacement horaire moyen pendant le jour du loup Indien ( $393,71 \pm 172,43$  m/hr) et du loup laineux ( $316,70 \pm 18,7$  m/hr) n'était pas significativement différent ( $W = 12 ; p = 0,6$ ). Cependant, le déplacement horaire moyen pendant la nuit était 53% plus élevé pour le loup Indien que pour le loup laineux et le résultat était significativement différent ( $W = 28, p = 0,02$ ) (Figure 1).

Nous avons évalué le domaine vital et la taille des zones centrales des deux lignées (loup laineux  $n = 3$  ; loup Indien  $n = 10$ ) afin de comparer l'utilisation de l'espace (Figure 2). Le domaine vital du loup laineux était significativement plus grand ( $1689,80$  km<sup>2</sup>, étendue  $827,54$ - $3055,45$  km<sup>2</sup>) que celui du loup Indien ( $212,26$  km<sup>2</sup>, étendue  $4,92$ - $981,48$  km<sup>2</sup>) sur la base d'un MCP de 95% ( $W = 1 ; p = 0,01$ ). La zone centrale (MCP 50%) du loup laineux était également plus grande ( $352,71$  km<sup>2</sup>, étendue  $273,18$ - $477,51$  km<sup>2</sup>) que celle du loup Indien ( $20,37$  km<sup>2</sup>, étendue  $0,53$ - $51,05$  km<sup>2</sup>) (Figure 3). La BBMM à 95% du loup laineux était significativement plus grande ( $374,17$  km<sup>2</sup>, étendue  $283,93$ - $422,17$  km<sup>2</sup>) que celle du loup Indien ( $130,86$  km<sup>2</sup>, étendue  $4,7$ -  $399,56$  km<sup>2</sup>) ( $W = 3 ; p = 0,04$ ). La zone centrale (50% BBMM) du loup laineux était également plus grande ( $37,74$  km<sup>2</sup>,

étendue 37,74-28,37 km<sup>2</sup>) que celle du loup Indien (13,07 km<sup>2</sup>, étendue 0,63- 54,43 km<sup>2</sup>), mais les valeurs n'étaient pas statistiquement significatives ( $W = 4$  ;  $p = 0,07$ ) (Figure 3).



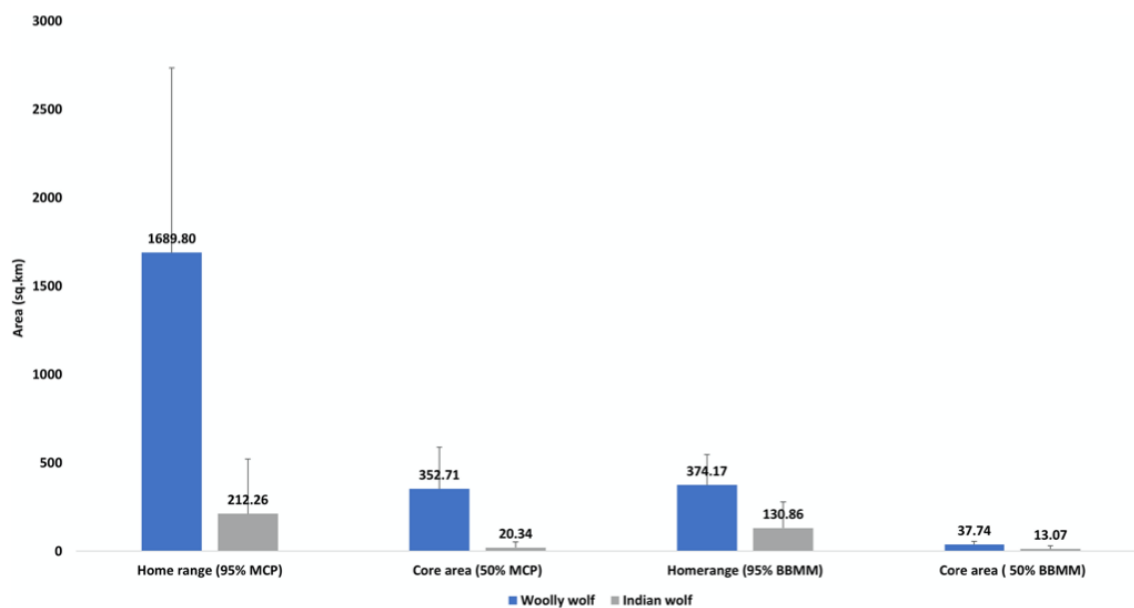
**FIGURE 1.** Déplacement global quotidien, déplacement moyen diurne et nocturne (mètre par heure ; m/h) du loup laineux et du loup Indien



**FIGURE 2.** Schéma de distribution des individus munis d'un collier [(A) loup laineux, (B-D) loup Indien] à l'aide du BBMM (50% de la zone de contour-cœur ; 95% de la zone de contour-domicile) dans l'Himachal Pradesh et le Maharashtra, en Inde, respectivement (BBMM : Brownian bridge movement model)

## Écologie de l'habitat basée sur les préférences d'utilisation des terres des loups laineux et des loups Indiens

La fonction de sélection des ressources a révélé une sélection préférentielle des catégories d'utilisation des terres par les lignées de loups laineux ( $Khi2L = 77,26$ ,  $df = 6$ ,  $p < 0,001$ ) et Indien ( $Khi2L = 520,3487$ ,  $df = 35$ ,  $p < 0,001$ ). Alors que les bords de rivières, les marais (habitat de vallée) ( $W_i = 6,44 \pm 3,86SE$ ) et les forêts de broussailles ( $W_i = 2,58 \pm 3,39SE$ ) étaient préférés par le loup laineux, le loup Indien préférait les zones de prairies ( $W_i = 2,86 \pm 0,37SE$ ) et les plantations ( $W_i = 2,71 \pm 1,25SE$ ). Les zones bâties et agricoles ont été très peu utilisées par les deux loups, proportionnellement à leur disponibilité (Figure 4A). **En outre, le loup laineux et le loup Indien évitaient respectivement la couverture neigeuse et les plans d'eau** (Figure 4B).



**FIGURE 3.** Comparaison des domaines vitaux (MCP et BBMM à 95%) et de la zone centrale (MCP et BBMM à 50%) utilisés par le loup laineux et le loup Indien (MCP : polygone convexe minimum ; BBMM : modèle de mouvement à pont brownien)

## Comparaison des paramètres de hurlement des loups laineux et des loups Indiens

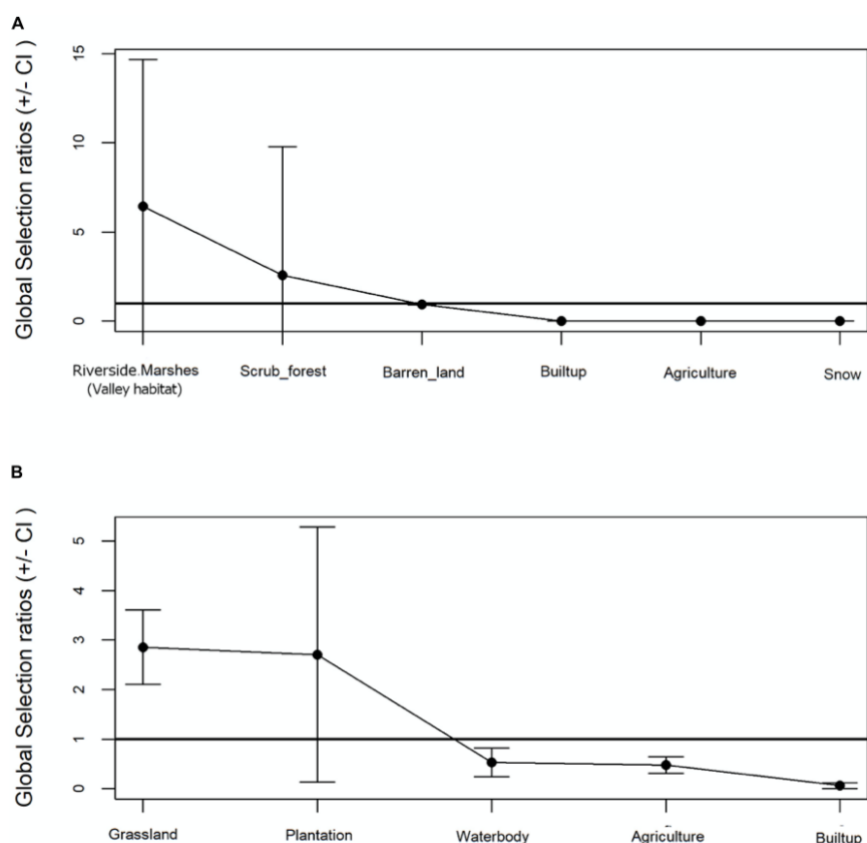
Hennelly et al. (2017) ont suggéré que le loup Indien présentait des fréquences moyennes plus élevées ( $593,5 \text{ Hz} \pm 211,4SE$ ), des plages de fréquences plus larges ( $197,1 \text{ Hz} \pm 137,4SE$ ) et une durée plus longue ( $2,71 \text{ s} \pm 2,11SE$ ) sur la base de 117 enregistrements de hurlements. D'autre part, les 301 hurlements du loup laineux avaient une fréquence moyenne plus basse ( $428,5 \text{ Hz} \pm 125,7SE$ ), une durée plus courte ( $2,56 \text{ s} \pm 1,68SE$ ) et une variation de fréquence non modulée ( $101,8 \text{ Hz} \pm 107,1SE$ ) (Tableau 2). Contrairement à Hennelly et al. (2017), les paramètres du hurlement du loup Indien rapportés par Sadhukhan et al. (2019) étaient plus larges et se chevauchaient avec les paramètres du hurlement du loup laineux (Tableau 2). Sadhukhan et al. (2019) ont signalé une fréquence moyenne de  $422,2 \text{ Hz} \pm 126,40SE$  et une durée plus longue de  $5,21 \text{ s} \pm 2,49$  pour le hurlement du loup Indien (Tableau 2). Sadhukhan et al. (2019) ont recueilli des données sur 238 enregistrements de hurlements des loups Indiens du Maharashtra, dans le même paysage où Hennelly et al. (2017) ont recueilli leurs échantillons de 117 hurlements de loups Indiens.



## Comparaison des habitudes alimentaires du loup laineux et du loup Indien

Nous avons trouvé sept études exclusives sur le régime alimentaire du loup laineux couvrant la région Himalayenne en Inde, au Pakistan et au Népal. Vingt éléments différents (Tableau supplémentaire 2) ont été rapportés dans le régime alimentaire du loup laineux à partir de 869 excréments, avec 124,14 ( $\pm 190,94$  SD) excréments par étude. La fréquence relative des occurrences (RO) dans les excréments des proies sauvages, des proies domestiques et des matières végétales était respectivement de 41,93, 48,44 et 6,46%. La RO dans les excréments de loups laineux pour les proies de grande, moyenne et petite taille était respectivement de 32,32, 33,87 et 24,18% (Figure 5A). Environ 70% du régime alimentaire du loup laineux était composé de chèvres, de marmottes, de moutons bleus et de pikas, avec une contribution majeure des bovins.

Sept autres études portant exclusivement sur le régime alimentaire des loups Indiens des états du Rajasthan, du Bihar et du Maharashtra en Inde ont révélé 17 proies différentes dans 6 877 excréments, avec 982,42 ( $\pm 1363,67$  SD) excréments par étude (Tableau supplémentaire 3). Le RO dans les excréments pour les proies sauvages, les proies domestiques et les matières végétales était de 49,32, 40,34 et 9,31%, respectivement. Le régime alimentaire du loup Indien se compose principalement de 67,95% de proies de taille moyenne, suivies de proies de petite taille (13,65%) et de grande taille (7,15%) (Figure 5B). Dans le régime alimentaire des loups Indiens, 75% des aliments étaient constitués de sangliers, de chèvres, de moutons et de lièvres, le bétail constituant la principale contribution.



**FIGURE 4.** Proportion d'utilisation des terres en fonction de la disponibilité par rapport à l'utilisation selon le test de Manly pour (A) le loup laineux et (B) le loup Indien

## Mesure crânienne des loups laineux et loups Indiens

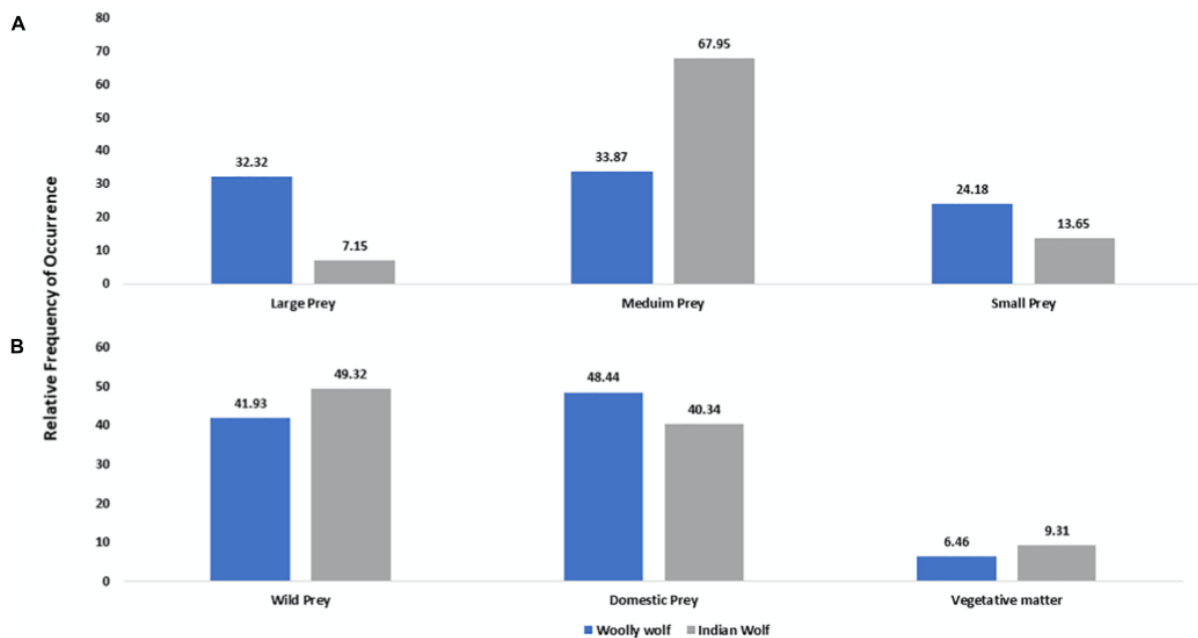
Nous avons réexaminé les données et comparé les différences morphologiques entre les deux sous-espèces. Nous avons trouvé une différence significative entre les deux sous-espèces dans la

longueur totale du crâne ( $p = 0,004$  ; g de hedge = 2,15), la longueur basale du condyle ( $p = 0,003$  ; g de hedge = 1,21), la largeur zygomatique ( $p < 0,001$  ; g de hedge = 1,31) et la longueur mandibulaire ( $p = 0,04$  ; g de hedge = 1,002) (Figure 6A), largeur inter-orbitaire ( $p < 0,001$  ; g de hedge = 1,79), largeur post-orbitaire ( $p < 0,001$  ; g de hedge = 1,12), largeur maxillaire ( $p = 0,001$  ; g de hedge = 1,29), prémolaire4 ( $p < 0,001$  ; g de hedge = 1,52), et molaire1 ( $p < 0,001$  ; g de hedge = 1,65) (Figure 6B).

**TABLEAU 2.** Comparaison des paramètres de vocalisation du loup laineux et du loup Indien d'après la littérature publiée

Variable	Woolly wolf * No. of howls = 301	Indian Wolf * No. of howls = 117	Indian Wolf # No. of howls = 238
Meanf	428.5 ± 125.7	593.5 ± 211.4	422.2 ± 126.40
Maxf	465.4 ± 141.9	692 ± 243.3	469.7 ± 141.6
Minf	369.5 ± 126.3	496.9 ± 202.6	359 ± 116.8
Rangef	101.8 ± 107.1	197.1 ± 137.4	110.6 ± 65.8
Endf	404.5 ± 141.9	572.5 ± 225.8	390.4 ± 124.3
Cofv	6.22 ± 5.97	8.96 ± 4.87	7.17 ± 3.69
Posmax	0.33 ± 0.28	0.38 ± 0.33	0.41 ± 0.28
Posmin	0.53 ± 0.45	0.57 ± 0.38	0.48 ± 0.44
Duration	2.56 ± 1.68	2.71 ± 2.11	5.21 ± 2.49

Les données concernant le loup laineux ont été recueillies dans les Trans-Himalayas de la vallée de Spiti dans l'Himachal Pradesh et sur le plateau de Changthang au Ladakh dans le Jammu et le Cachemire, et celles concernant le loup Indien dans le Maharashtra. [Fréquence moyenne-Fréquence moyenne de la fondamentale ( $f_0$ ) à un intervalle de 0,1 s sur la durée ; Maxf-Fréquence maximale de  $f_0$  ; Minf-Fréquence minimale de  $f_0$  ; Rangef-Gamme de  $f_0$  (maxf-minf) ; Endf-Fréquence finale de  $f_0$  ; Duration-Durée du hurlement mesurée à  $f_0$  (tend-tstart) ; Cofv-Coefficient de variation de fréquence de  $f_0$  ; Posmax-Position dans le hurlement à laquelle la fréquence maximale se produit ; Posmin-Position dans le hurlement à laquelle la fréquence minimale se produit]. Toutes les fréquences indiquées dans le tableau ont été mesurées en Hz et la durée en secondes avec  $\pm$  SE. (Sources : \*Hennelly et al., 2017 ; #Sadhukhan et al., 2019)



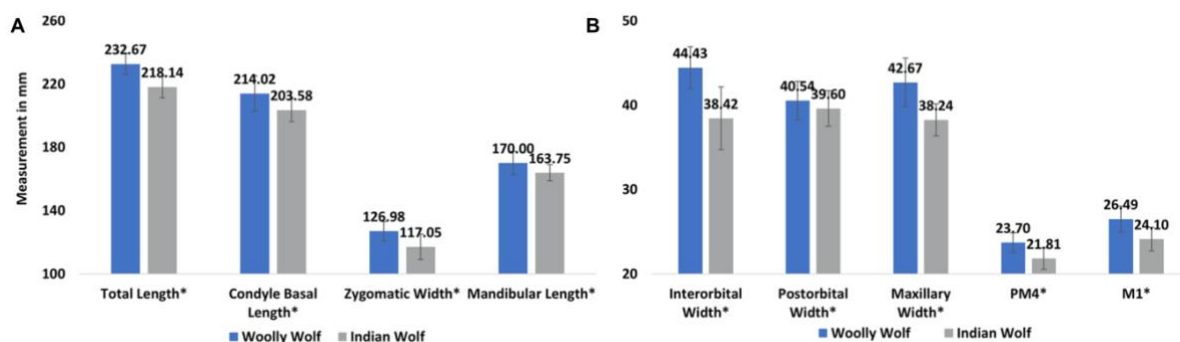
**FIGURE 5.** Comparaison de la fréquence relative d'occurrence de différents types de nourriture chez le loup laineux et le loup Indien ; en fonction (A) de la taille des proies (0-10 kg de petites proies ; 11-70 kg de proies de taille moyenne ; >70 kg de grandes proies) et (B) des types de proies dans le régime alimentaire

## DISCUSSION

### Différences écologiques spatiales basées sur le domaine vital et la taille de la zone centrale chez le loup laineux et le loup Indien

Le domaine vital du loup laineux (95% du domaine vital) était huit fois plus grand que celui du loup Indien. De plus, la zone d'utilisation extensive à l'intérieur du domaine vital (50% du MCP ou zone centrale) du loup laineux était 17 fois plus grande que la zone centrale du domaine vital du loup Indien. La différence entre les domaines vitaux de ces deux lignées s'est réduite lors de l'estimation du domaine vital par la méthode avancée du BBMM. L'isoplethe de 95% du BBMM et l'isoplethe de 50% du BBMM du loup laineux n'étaient que trois fois plus grands que ceux du loup Indien. Le loup laineux réside dans des zones de haute altitude au relief accidenté et aux conditions climatiques difficiles. Il utilise généralement des pentes douces et des vallées pour se déplacer d'un endroit à l'autre (Lyngdoh, 2020), tandis que le MCP comprenait des zones de falaises que les loups ne pouvaient pas utiliser en raison de leur inaccessibilité (Kenward et al., 2001 ; Silva et al., 2018). Les différentes méthodes ont fourni des informations différentes sur la taille du domaine vital (Swihart et Slade, 1985 ; Gese et al., 1990 ; Silva et al., 2018). Cependant, le MCP est largement utilisé et peut être utile pour comparer les domaines vitaux des loups issus de différentes études. Le BBMM fournit une estimation fiable du domaine vital, en particulier pour les fourrageurs en milieu central et les espèces de carnivores territoriaux (Börger et al., 2008). Cette méthode est également fiable lorsque les animaux utilisent plusieurs zones centrales ou d'importants corridors de déplacement (Bullard, 1999 ; Horne et al., 2007 ; Kie et al., 2010).

De plus, nous avons également comparé les domaines vitaux et les zones centrales du loup Indien (MCP) avec les études précédentes et nous avons constaté que les domaines vitaux dans les études précédentes étaient plus petits (148,49 km<sup>2</sup>) (Jethva et al., 1997 ; Habib, 2007). L'augmentation des domaines vitaux des loups Indiens est probablement due à une pression humaine accrue, à la fragmentation de l'habitat et à la raréfaction des proies.



**FIGURE 6.** Comparaison de différentes mesures crâniennes de huit loups laineux et huit loups Indiens obtenues à partir d'Allen (1938), Pocock (1941), et Srinivas et Jhala (2021) (A) mesure de la longueur totale, de la longueur basale du condyle, de la largeur zygomatique et de la longueur mandibulaire, (B) mesure de la largeur inter et post-orbitaire, de la largeur mandibulaire, de la longueur de la prémolaire 4 et de la molaire 1. \*Les différences entre les sous-espèces de loups ont été jugées statistiquement significatives

Les grands domaines vitaux et les zones centrales du loup laineux pourraient résulter d'espèces proies peu distribuées (Shrotriya et al., 2015) et de la continuité d'un habitat approprié (Belongie, 2008). Les loups des régions montagneuses ont choisi des altitudes basses, une pente modérée et une orientation sud-ouest, probablement pour éviter la couverture neigeuse et la disponibilité des proies (Whittington et al., 2005). Le domaine vital des loups de Mongolie, qui sont étroitement liés au loup laineux, était parmi les plus grands domaines vitaux (26 619 km<sup>2</sup>) des loups du monde

entier (Kaczensky et al., 2008). Kaczensky et al. (2008) affirment qu'un changement saisonnier de longue portée dans la zone utilisée pourrait augmenter considérablement les domaines vitaux globaux. Par conséquent, la raison du grand domaine vital du loup laineux peut être due à la variation saisonnière de l'utilisation de l'espace. En revanche, le loup Indien survit dans un habitat fragmenté, parcellaire, dans un paysage fortement dominé par l'homme. Dans ces paysages où les proies sauvages sont presque absentes, des facteurs tels que le type et la distribution des ressources alimentaires, l'interférence humaine et la topographie peuvent avoir joué un rôle important dans la détermination de la taille du domaine vital. Les perturbations humaines pourraient également expliquer l'existence de plusieurs zones centrales chez le loup Indien, car il utilise de petites parcelles non perturbées pour se reposer, s'accoupler et élever ses petits (Habib, 2007).

### **Différences écologiques spatiales basées sur les caractéristiques de déplacement des loups laineux et des loups Indiens**

Le déplacement moyen (m/h) des loups Indiens était supérieur de 35,2% au déplacement quotidien par heure des loups laineux. Le déplacement diurne et nocturne des loups Indiens était respectivement supérieur de 19,5 et 46,0% au déplacement du loup laineux. Le loup est un carnivore largement répandu et ses tactiques de survie impliquent une adaptation fine aux conditions locales. Ses décisions de déplacement sont souvent le meilleur compromis fonctionnel entre la recherche de nourriture et l'évitement des humains (Ciucci et al., 1997). Certaines études ont suggéré que le loup était principalement nocturne dans certaines régions, ce qui lui permettait de visiter et de se déplacer dans des zones d'utilisation humaine intensive sans confrontation (Ciucci et al., 1997 ; Theurkauf et al., 2007). Le loup laineux n'a montré aucune différence entre les mouvements de jour et de nuit. En revanche, le mouvement du loup Indien s'est aligné sur les études précédentes puisque son mouvement nocturne était presque deux fois plus important que son mouvement diurne. L'absence de différence entre les déplacements diurnes et nocturnes du loup laineux est conforme aux conclusions de Vilà et al. (1995), qui ont constaté que le loup en Espagne tendait vers une activité bimodale où la nocturnité se développait pour faire face à la présence humaine. Certaines études ont suggéré que les loups étaient plus actifs pendant la nuit en été (Fancy et Ballard, 1995) et pendant la journée en hiver (Mech, 1970).

Comme nous l'avons vu précédemment, le domaine vital du loup laineux était beaucoup plus étendu que celui du loup Indien. Le fait que les loups laineux aient de grands domaines vitaux mais moins de mouvements quotidiens pourrait être dû à leur utilisation des vallées qui rendent le domaine vital plus linéaire, moins compact et plus grand. Le mouvement plus important du loup Indien dans notre étude est en accord avec Daan (1981), qui a suggéré un changement temporel dans le mouvement dû à la perturbation humaine. L'autre raison pourrait être la fragmentation de l'habitat car les loups Indiens occupaient des zones fragmentées, et le loup laineux inhibait l'habitat continu. Les résultats ont montré que le loup Indien détient plusieurs zones centrales (Figure 2). Par conséquent, ils ont besoin de se déplacer davantage pour trouver une zone sûre pour se reposer et s'accoupler, comme l'ont également confirmé Ciucci et al. 1997, qui ont déclaré que l'activité des loups impliquait principalement des allers-retours quotidiens entre les zones de retraite et la zone centrale des domaines vitaux pour une sorte d'activité sociale, ce qui a également été observé dans des études antérieures (Carbyn, 1974).

### **Utilisation de l'habitat et préférences du loup laineux et du loup Indien**

Les loups sont connus pour être des espèces de prairies et de milieux ouverts (Pocock, 1941 ; Mech, 1970). Alors que les loups Indiens ont clairement montré une préférence pour les prairies et ont

utilisé les parcelles de prairies plus que leur disponibilité, les loups laineux n'ont pas montré une grande préférence pour les prairies et les terres ouvertes (incluses dans la catégorie des terres stériles) et les ont utilisées en fonction de leur disponibilité. Ceci est dû à la grande disponibilité des terres ouvertes en continuité dans la région Transhimalayenne. **Le loup laineux a montré une affinité pour les rives et les marais (habitat de vallée), qui sont des voies de déplacement énergétiquement économiques, ainsi que pour les zones de refuge.** En outre, ces zones sont souvent plus protégées des conditions difficiles, y compris du vent froid. L'évitement des plans d'eau par le loup Indien pourrait être mieux expliqué par l'association de la présence d'eau avec la proximité des humains dans le paysage de l'Inde péninsulaire. Les deux loups ont montré qu'ils évitaient les zones influencées par l'homme, telles que l'agriculture et les constructions, plus fortement dans le cas du loup Indien. Paquet et al. (1996) ont trouvé que les loups de montagne n'avaient pas beaucoup d'options pour éviter les humains en raison de la sélection d'habitats de vallée qui sont souvent utilisés par les humains. **Le loup Indien est également confronté à une pression humaine plus importante que la population Transhimalayenne en raison de la densité de population humaine plus élevée dans les plaines que dans la région Transhimalayenne** (Mishra et al., 2009).

### **Différences dans les paramètres du hurlement du loup laineux et du loup Indien**

Sur la base de la littérature publiée, nous avons comparé l'ampleur et le modèle de la structure acoustique des hurlements pour évaluer si les vocalisations à longue portée présentaient des différences acoustiques entre deux lignées de loups en Inde. Il est bien compris que les caractéristiques du hurlement varient entre les différentes sous-espèces de loups (Kershenbaum et al., 2016). **En raison des caractéristiques uniques de haute amplitude et de basse fréquence, un hurlement peut voyager sur six kilomètres ou plus et peut être utilisé pour identifier des individus pour l'estimation de la population** (Sadhukhan et al., 2021). Hennelly et al. (2017), ont comparé les différences entre les hurlements du loup Himalayen (alias loup laineux), du loup Indien, du loup nord-Africain (désormais chacal doré Africain ; Sarabia et al., 2021) et des clades holarctiques. L'étude a révélé que les petites sous-espèces de loups, le loup nord-Africain, le loup Indien et le loup Israélien avaient des fréquences moyennes plus élevées que les grandes sous-espèces de loups. **Par conséquent, la taille du corps pourrait affecter les paramètres acoustiques.**

En revanche, l'étude de Sadhukhan et al. (2019) a rapporté des fréquences moyennes plus faibles pour le loup Indien. La différence entre les hurlements du loup laineux et du loup Indien dans Hennelly et al. (2017) pourrait être un artefact de biais de sous-échantillonnage car Hennelly et al., 2017 ont utilisé 117 enregistrements de hurlements. En revanche, Sadhukhan et al. (2019) ont utilisé 238 enregistrements de hurlements. Bien que les deux études aient échantillonné dans l'État du Maharashtra, leurs années d'échantillonnage et leurs emplacements varient. Les deux études n'ont échantillonné qu'une partie de la population de loups Indiens, ce qui rend le loup Indien avec une plus grande variation des fréquences moyennes dans l'ensemble.

En outre, des études antérieures ont montré les similitudes entre les hurlements de diverses espèces et sous-espèces de canidés. *Canis rufus* a montré un type de hurlement similaire à celui des coyotes *Canis latrans*, tandis que les hurlements du loup Européen (*C. l. lupus*) et du loup Ibérique (*C. l. signatus*) avaient des signatures similaires (Kershenbaum et al., 2016). Le loup Indien, le loup de la vallée du Mackenzie (*C. l. occidentalis*) et le loup Mexicain (*C. l. baileyi*) présentaient également des signatures de hurlements similaires (Kershenbaum et al., 2016). Les similitudes de signatures acoustiques entre les deux lignées peuvent plaider en faveur de l'histoire évolutive jouant un rôle dans le comportement de hurlements (Kershenbaum et al., 2016). Nous secondons également le

fait que le hurlement des canidés n'est pas un signal arbitraire mais possède des informations spécifiques à l'espèce, reflétant que les processus adaptatifs d'isolement ou les caractéristiques de l'habitat jouent un rôle clé dans le comportement de hurlement (Hennelly et al., 2017). La variabilité de l'habitat et du temps pourrait être la raison des résultats différents des deux études. Des études supplémentaires sont recommandées pour comprendre les différences dans les paramètres de hurlement de ces deux lignées.

### **Différences dans les préférences alimentaires du loup laineux et du loup Indien**

Les loups sont des chasseurs en meute et sont connus pour se nourrir d'une variété d'aliments différents. Ils choisissent leurs proies en fonction de leur disponibilité, de leur abondance, de la stabilité de la meute, de la saison et de l'accessibilité de l'habitat dans les paysages dominés par l'homme (Imbert et al., 2016 ; Lyngdoh et al., 2020). Notre étude a révélé que le régime alimentaire du loup laineux de la région Himalayenne était composé de 20 aliments différents, allant des petits oiseaux, des reptiles aux grands mammifères et aux animaux domestiques tels que le bétail et le yak. Une étude de synthèse sur le spectre alimentaire du loup laineux dans l'ensemble de sa distribution mondiale, y compris au Tibet et en Chine, a fait état de 39 aliments différents (Lyngdoh et al., 2020). Les besoins énergétiques des grands carnivores les exposent à des conflits avec l'homme car ils ont besoin d'un grand nombre de proies (Carbone et al., 1999 ; Mech et Boitoni, 2003). Le loup laineux consomme également une proportion suffisante de proies de grande taille (32,32%) et de taille moyenne (33,87%) avec une quantité considérable de petites proies (24,18%) dans son régime alimentaire (Figure 5). Diverses études menées sur l'ensemble de l'aire de distribution du loup confirment que les grandes proies constituent la majeure partie du régime alimentaire des loups (Imbert et al., 2016 ; Mengulluoglu et al., 2019 ; Petridou et al., 2019 ; Sin et al., 2019). La dépendance à l'égard des petites proies pourrait être due à la rareté des animaux de grande et moyenne taille pour éviter les interactions avec les humains ou pour gagner et satisfaire les besoins énergétiques dans les conditions climatiques difficiles. Le loup laineux est également fortement dépendant des proies domestiques dans la région de l'Himalaya. Le bétail (yak, vache Dzo, chèvre et mouton) est le mammifère le plus consommé par le loup laineux par rapport aux proies sauvages peu abondantes. Il n'est donc pas surprenant que le loup laineux ait montré une préférence marginale pour les proies domestiques par rapport aux proies sauvages. De nombreuses études menées en Trans-Himalaya ont montré que la faible abondance des proies sauvages et la mauvaise gestion du bétail entraînaient des déprédations par la panthère des neiges et le loup laineux (Jackson et Ahlborn, 1984 ; Mishra, 1997 ; Namgail et al., 2007 ; Anwar et al., 2012 ; Suryawanshi et al., 2013 ; Chetri et al., 2017).

Malgré la consommation importante d'animaux domestiques par le loup laineux, ils sont tolérés par les habitants de certaines régions (Rangarajan, 2001 ; Lyngdoh et al., 2020). Dans le même temps, ils sont persécutés dans de nombreuses régions pour la même raison (Mishra, 1997). Outre la consommation d'animaux domestiques, les principales espèces de proies sauvages étaient le bouquetin d'Asie (*Capra sibirica*), l'urial (*Ovis vignei*), l'âne sauvage du Tibet (*Equus kiang*), l'argali du Tibet (*Ovis ammon hodgsoni*) et le mouton bleu (*Pseudois navauri*) (Anwar et al., 2012 ; Subba, 2012 ; Ahmed et al., 2017 ; Bocci et al., 2017 ; Chetri et al., 2017 ; Werhahn et al., 2019 ; Lyngdoh et al., 2020 ; Habib et al., 2021 *b*). Cependant, leur contribution combinée n'était que de 16,77% du total des produits alimentaires. Cela pourrait être lié à la petite taille de la population et à la distribution éparse des espèces d'ongulés dans la région (Shrotriya et al., 2015).

Le loup Indien s'est également nourri principalement d'animaux domestiques, puis de proies sauvages. Le loup Indien consommait une quantité considérable de matériel végétal (fruits, plantes, etc.), ce qui était absent du régime du loup laineux. L'absence de matériel végétal dans le régime alimentaire du loup laineux peut être due à la rareté des plantes fruitières sauvages dans la région transhimalayenne ou à des omissions dans les études en raison de difficultés d'identification dans les études que nous avons examinées dans cette étude. Le loup Indien s'attaque principalement à des mammifères de taille moyenne en raison de la disponibilité du blackbuck, du chinkara et surtout du bétail comme les moutons et les chèvres. Les États Indiens abritant des loups (Rajasthan, Andhra Pradesh, Maharashtra, Telangana) ont la plus grande population de chèvres et de moutons (20e recensement du bétail : rapport sur toute l'Inde, 2019). **La taille moyenne des meutes du loup Indien variait de 1,5 à 4,7 individus en saison de reproduction et hors saison de reproduction** (Kumar, 1998). La préférence pour les proies de taille moyenne pourrait être due à la petite taille de la meute et du corps du loup Indien. Les petites meutes auraient besoin de moins de nourriture et auraient des difficultés à s'attaquer aux grandes espèces de proies. Les études utilisées pour comprendre les habitudes alimentaires provenaient de différents régimes de protection, comme la zone protégée du sanctuaire de Velvadar Blackbuck (Jhala, 1991) et le paysage dominé par l'homme du Maharashtra (Habib, 2007). Le régime alimentaire des loups du sanctuaire du Blackbuck de Velvadar était principalement composé de proies sauvages (91,8%), alors que celui des loups du Maharashtra était dominé par les proies domestiques (47,8%). **Cela montre que le loup peut préférer les ongulés sauvages aux proies domestiques, en fonction de leur disponibilité.** Les conséquences d'un conflit homme-loup dû à la faible abondance et à l'indisponibilité des proies peuvent entraver les mesures de conservation. Par conséquent, il est essentiel d'aborder la restauration des proies et la sécurité du bétail pour réduire les conflits et parvenir à une meilleure gestion de la conservation des loups dans l'Himalaya et dans les plaines de l'Inde.

### **Différences morphométriques crâniennes entre le loup laineux et le loup Indien**

Le loup laineux existe à une altitude de 3 900 à 5 600 m à travers la région à faible teneur en oxygène de l'Himalaya (Habib et al., 2013 ; Werhahn et al., 2018). Pour survivre dans un tel paysage, le loup laineux doit faire face à des défis métaboliques tels qu'un stress oxydatif sévère et des taux métaboliques accrus (Beall, 2007 ; Hassanin et al., 2009). Plusieurs études ont mené une analyse génétique du loup laineux, identifié les gènes facilitant leur adaptation pour faire face à l'hypoxie (Zhang et al., 2014 ; Werhahn et al., 2018 ; Wang et al., 2020). Cependant, leurs adaptations morphologiques contre les conditions hypoxiques n'ont pas encore fait l'objet d'une grande attention. Butaric et Klocke (2018) ont étudié l'adaptation des structures respiratoires supérieures à l'air hypoxique et froid et sec chez les humains occupant des hautes et basses altitudes. Ces adaptations des structures crâniennes contribuent à l'augmentation des processus d'absorption et de conditionnement de l'air. **Le loup laineux présentait des crânes plus longs (longueur totale) et plus larges (largeur post et inter-orbitaire) que le loup Indien. Par conséquent, la taille et la structure de leur crâne pourraient être une adaptation pour répondre à la demande respiratoire de plus d'oxygène** (Butaric et Klocke, 2018). Cependant, les loups sont connus pour se conformer à la règle de Bergmann, c'est-à-dire que les loups de la latitude nord sont généralement plus grands en taille corporelle (Meiri et al., 2007).

### **Dilemme taxonomique**

La systématique des loups du sous-continent Indien est moins étudiée, reste controversée et confuse quant à leur statut taxonomique de sous-espèce et d'espèce. Les loups Indiens ont suscité l'intérêt de la communauté scientifique pour leur histoire évolutive unique et leur statut

taxonomique incertain. Bien que le loup Indien ait été décrit pour la première fois par Hodgson (1847), un consensus sur sa nomenclature n'a toujours pas été atteint après 175 ans et plusieurs tentatives ont été faites pour clarifier leur taxonomie (Aggarwal et al., 2003 ; Sharma et al., 2004 ; Werhahn et al., 2017 ; Alvares et al., 2019 ; Joshi et al., 2020 ; Wang et al., 2020, 2021). Hodgson (1847) a décrit le loup de l'Himalaya comme une espèce distincte, *C. laniger*, en notant ses apparences. Plus tard, Blanford (1888) a rejeté la proposition de Hodgson et a combiné *C. laniger* avec *C. lupus*, et a élevé le loup Indien à *C. pallipes*. Cependant, 50 ans plus tard, Pocock (1941) a décrit les deux taxons comme des sous-espèces de *C. lupus*. Dans le schéma de Pocock, *C. pallipes* est devenu *C. l. pallipes*, et *C. laniger* a fusionné avec *C. l. chanco*. Par la suite, d'autres études ont suggéré l'unicité de ces deux taxons **et les ont identifiés comme la plus ancienne lignée de loups**, sans toutefois parvenir à une conclusion (Sharma et al., 2004 ; Aggarwal et al., 2007 ; Werhahn et al., 2017). Une étude récemment menée sur le loup laineux par Joshi et al., 2020 n'a trouvé aucune preuve que *C. l. chanco* soit une espèce distincte. Ils ont suggéré l'acceptation du loup laineux comme *C. l. chanco* et non comme *C. langier* ou *C. himalayensis*. Leurs conclusions ont été confirmées par Wang et al. (2020), qui ont découvert que les loups de l'Himalaya et du plateau Tibétain sont étroitement liés. Le loup laineux s'est adapté pour survivre dans un environnement pauvre en oxygène et le loup Indien représente deux des populations de loups les plus menacées (Joshi et al., 2020 ; Hennelly et al., 2021 ; Wang et al., 2021). Par conséquent, les loups d'Inde ont été identifiés comme uniques et qualifiés de population importante et proposés comme unités significatives d'évolution (ESU) en raison de leur évolution et adaptation distinctes (Hennelly et al., 2021).

## CONCLUSION

L'identification des différences écologiques et comportementales chez des espèces étroitement apparentées permet de comprendre le processus évolutif de spéciation et aide à identifier une espèce ou une sous-espèce (Arnegard et al., 2010 ; Ramasindrazana et al., 2011). La littérature met clairement en évidence le caractère unique de ces deux loups d'Inde (Sharma et al., 2004 ; Aggarwal et al., 2007 ; Shrotriya et al., 2012 ; Joshi et al., 2020). L'étude génétique a fortement suggéré que les deux sous-espèces étaient distinctes et constituaient les lignées les plus anciennes. Ces lignées ne présentaient aucun mélange génétique ou chevauchement géographique avec d'autres loups du reste du monde (Aggarwal et al., 2003, 2007 ; Sharma et al., 2004). L'isolement géographique et la sélection différentielle de l'habitat de populations de loups adjacentes étroitement apparentées constituent le principal mécanisme de l'évolution de sous-espèces génétiquement et écologiquement différentes (Leonard, 2014), par exemple le loup Mexicain, le loup nord-Américain, le loup Italien, Ibérique et Scandinave (Wayne et al., 1991 ; Vilà et al., 1999, 2003 ; Lucchini et al., 2004). Les deux sous-espèces de loups de l'Inde, qui ne se chevauchent pas géographiquement, ont également montré des différences génétiques et écologiques qui témoignent de leur **divergence évolutive**. Dans cette étude, nous avons trouvé une différence claire dans l'écologie spatiale des deux loups.

Les loups sont considérés comme une espèce typique des prairies en Asie et en Europe (Mech, 1970). Les deux lignées en Inde choisissent principalement les prairies ou les zones ouvertes. Le loup laineux vit dans un paysage avec de vastes zones ouvertes, donc le type d'habitat n'est pas apparu dans l'analyse préférentielle. Les plantations par le loup Indien et les marais/rivières et arbustes par le loup laineux ont été préférés comme refuge potentiel. Les loups sont connus pour vivre dans des habitats variés et sont considérés comme des animaux tolérants sur le plan écologique (Jedrzejewski et al., 2004). L'utilisation de l'habitat par les loups peut être influencée par



de nombreux facteurs, par exemple le type d'habitat, la disponibilité des proies et la pression anthropique (Meriggi et al., 1996 ; Ciucci et Boitoni, 1998 ; Mech et Boitoni, 2003). **Nous postulons que les différences écologiques entre le loup laineux et le loup Indien pourraient être principalement dues à leur fonctionnement dans des habitats totalement différents.** Le domaine vital du loup laineux était nettement plus étendu que celui du loup Indien. Les différences dans la taille des domaines vitaux et les schémas de déplacement pourraient être dues au fait que la région transhimalayenne a une faible base de proies, moins de pression anthropogénique et des parcelles appropriées reliées entre elles, alors que l'Inde péninsulaire a un paysage perturbé avec des habitats appropriés répartis de manière inégale. Cependant, pour comprendre le modèle de répartition et l'utilisation de l'habitat du loup laineux, nous n'avons utilisé que trois données individuelles provenant de la région de Spiti dans les Trans-Himalayas. Davantage de données provenant de différentes régions pourraient nous aider à mieux comprendre l'écologie du loup, car l'utilisation de l'espace peut varier selon les régions en fonction de la base de proies et des caractéristiques de l'habitat et du paysage. **Il n'y avait pas de différence significative entre les déplacements diurnes et nocturnes du loup laineux, alors que le loup Indien se déplaçait davantage pendant la nuit.** La variation du niveau de perturbation humaine pourrait être la raison pour laquelle le loup Indien est plus nocturne que le loup laineux.

Les deux lignées présentaient des différences significatives dans leurs mesures crâniennes, et nous avons constaté que le loup laineux a un crâne plus long et plus large que le loup Indien. De plus, les données présentées dans deux études sur les caractéristiques de vocalisation étaient contradictoires et ne montraient pas une image claire de la différence. Le hurlement des canidés peut varier d'une espèce à l'autre ou dépendre de l'environnement, mais il possède néanmoins des informations spécifiques à l'espèce qui peuvent refléter des processus d'isolement adaptatifs ou neutres (Kershenbaum et al., 2016). Les études utilisées dans cette revue ont montré des résultats contrastés. Hennelly et al. (2017) ont suggéré une différence claire, mais les résultats de Sadhukhan et al., 2019 ont suggéré que les paramètres de hurlement des deux lignées se chevauchent. Les différences dans leur écologie alimentaire se sont produites principalement en raison de la disponibilité des espèces de proies spécifiques au paysage. **Les deux loups d'Inde dépendaient du bétail pour plus de 50% de leur alimentation.** Les loups du monde entier se nourrissent d'une grande variété d'aliments, de la matière animale à la matière végétale. Dans la plupart des régions, leurs principales proies sont des proies de taille moyenne ou grande, en fonction de leur disponibilité (Jhala, 1991 ; Meriggi et al., 1996 ; Jethva et Jhala, 2004 ; Chavez et Gese, 2005 ; Stahler et Smith, 2006 ; Habib, 2007 ; Hosseini-Zavarei et al., 2013 ; Newsome et al., 2016). Néanmoins, comme ces populations sont géographiquement isolées, les données génétiques, morphologiques et les exigences écologiques suggèrent une apparente distinctivité. **Le loup Indien et le loup laineux/Tibétain ont partagé les ancêtres les plus communs avec les loups holarctiques** 0,2 mya (0,17-0,3 mya) et 0,5 mya (0,38-0,64 mya), respectivement (Hennelly et al., 2021). Ces deux lignées ont divergé et sont devenues des espèces naissantes avec une distinction génétique il y a longtemps. Leur isolement géographique est persistant et faciliterait l'intensification des changements comportementaux et écologiques au fil du temps. Les loups d'Asie font l'objet de moins d'attention académique que leurs homologues d'Europe et d'Amérique. **Cette étude met en lumière les différences écologiques et comportementales des deux plus anciennes lignées de loups du monde trouvées en Inde.** Nous suggérons également qu'une analyse morphologique détaillée et d'autres études soient menées pour comprendre les différences profondes dans les exigences écologiques des sous-espèces.