


Déclencheurs et conséquences du hurlement des loups (*Canis lupus*) au parc national de Yellowstone et lien avec la théorie de la communication

Can. J. Zool. 100: 799–809 (2022) | [dx.doi.org/10.1139/cjz-2022-0043](https://doi.org/10.1139/cjz-2022-0043)

OPEN ACCESS | Article

Triggers and consequences of wolf (*Canis lupus*) howling in Yellowstone National Park and connection to communication theory

John B. Theberge ^{a,b} and Mary T. Theberge^b^aFaculty of Environmental Studies, University of Waterloo, Waterloo, ON N2L 3G1, Canada; ^b2061 Cowichan Bay Road, Cowichan Bay, BC V0R 1N1, CanadaCorresponding author: John B. Theberge (email: theberge.jm@gmail.com)

Résumé

La communication vocale animale regorge de concepts qui, bien qu'importants, sont difficiles à évaluer dans la nature. Leur application aux grands mammifères sociaux carnivores, caractérisés par des vocalisations fortes et prolongées dans l'année, est particulièrement intéressante. Ici, nous avons quantifié les déclencheurs et les conséquences de 504 hurlements de loups (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) dans le parc national de Yellowstone, observés sur 16 ans. Nous avons mis en relation nos résultats avec **deux théories générales** de la communication animale : **d'une part**, la vocalisation sert davantage à communiquer des états émotionnels/motivationnels qu'à transférer de manière ciblée des informations détaillées et, **d'autre part**, la flexibilité dans l'utilisation des vocalisations à longue distance s'est avérée importante pour la plasticité comportementale globale et la socialité avancée chez les primates non humains et les grands carnivores sociaux. **Dans notre étude, la moitié des hurlements ont été déclenchés par 12 situations environnementales ou sociales différentes, dont la plupart ont généré des niveaux d'anxiété.** Le reste n'était pas déclenché, apparemment motivé de façon interne mais dans des contextes qui reflétaient des pulsions adaptatives de base telles que l'attachement et la coordination de la meute. **Environ la moitié de tous les événements de hurlement ont provoqué soit un changement dans l'activité de l'émetteur, soit des hurlements de réponse ou des déplacements de loups éloignés, que nous avons quantifiés.** Les hurlements des loups étaient inconsistants (faible pourcentage d'occurrence) dans la plupart des contextes comportementaux, démontrant ainsi une **flexibilité** et une discrimination sociale dans leur utilisation. **Ainsi, les deux théories ont été fortement soutenues.**

INTRODUCTION

Les grands mammifères sociaux carnivores se caractérisent par des vocalisations bruyantes qui durent toute l'année. Parmi ces espèces, les vocalisations sont les moins bien comprises de leur ensemble de comportements sociaux typiques : la chasse coordonnée de grandes proies (Kruuk 1972), l'allopargement (Montgomery et al. 2018), les unités sociales multi-générationnelles, et la territorialité de groupe incorporant une **dynamique de fission-fusion** (Aureli et al. 2008). Malgré les difficultés logistiques liées à la collecte de données sur le terrain, ce sujet nécessite davantage de recherches, étant donné que « le bon fonctionnement d'une société dépend entièrement de son système de communication » (Schaller 1972).

La généralisation acceptée pour le hurlement des loups est qu'il fonctionne dans « la réunion, le lien social, l'espacement et l'accouplement » (Harrington et Asa 2003). Tirée de recherches sur le terrain (Joslin 1967 ; Theberge 1975 ; McCarley 1978 ; Harrington et Mech 1979, 1983 ; Theberge et Theberge 1998 ; Nowak et al. 2007) et d'études en captivité (Theberge et Falls 1967 ; Klinghammer et Laidlaw 1979 ; Schassburger 1987, 1993 ; Tooze et al. 1990), cette généralisation est très similaire à celles faites pour les vocalisations fortes, qui durent toute l'année et caractérisent d'autres grands mammifères carnivores sociaux : le lion africain (*Panthera leo* (Smith, 1858)) (Schaller 1972 ; Grinnell et McComb 2001 ; Gray et al. 2017), la hyène tachetée (*Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777)) (Theis et al. 2007 ; Gersick et al. 2015), le lycaon africain (*Lycan pictus* (Temminck, 1820)) (Kingdom 1977 ; Robbins 2000), et le dingo (*Canis lupus dingo* Meyer, 1793) (Newsome et Coman 1987 ; Corbett 1995 ; Déaux et al. 2016).

L'objectif de notre étude était de s'appuyer sur les fonctions énumérées ci-dessus pour déterminer dans quels contextes environnementaux et sociaux le hurlement était utilisé dans la vie quotidienne des loups et avec quelles conséquences et quelle cohérence. Ce faisant, nous espérons non seulement mieux comprendre comment le hurlement contribue à leur comportement adaptatif, mais aussi établir un lien entre le hurlement et deux théories pertinentes de la communication animale : (1) que la communication vocale consiste davantage à communiquer des états émotionnels/motivationnels qu'à transférer de manière ciblée des informations spécifiques détaillées (Dawkins et Krebs 1978 ; Owings et Morton 1998 ; Freeberg et al. 2012) et (2) que la **flexibilité** dans l'utilisation des vocalisations à longue distance a été importante pour la plasticité comportementale globale et la socialité avancée chez les primates non humains et les grands carnivores sociaux (Aureli et al. 2008). Ces théories sont des éléments importants pour comprendre le fossé « qui nous sépare des autres animaux » (Suddendorf 2013).

Une **prédiction** de la **première hypothèse** est que le comportement accompagnant les vocalisations fortes chez les loups devrait clairement refléter les émotions et les motivations. C'est le cas pour le comportement général des loups, peut-être plus que chez n'importe quel mammifère non primate (Bekoff 2007), exprimant des émotions à travers le positionnement facial et corporel (Schenkel 1947), ainsi que dans diverses vocalisations à courte portée, y compris les grognements, les gémissements, les glapissements et les cris (Schassburger 1987, 1993 ; Coscia et al. 1991 ; Harrington et Asa 2003).

La « motivation » englobe les « besoins » ou les « pulsions » internes tels que la faim, la territorialité/l'accouplement, le confort physique, les soins/sollicitations, le comportement contagieux et le comportement de recherche/d'exploration (Scott 1963 ; Panksepp 1998 ; Panksepp et Biven 2012 ; Zechowski 2017). Parmi ceux-ci, nous avons accordé une attention particulière à la **contagion** (« **comportement allélomimétique** ») car de nombreuses études sur les populations de loups ont utilisé avec succès les enregistrements pour localiser les animaux. La **contagion**, « une propension innée à copier » (Scott 1963), renforce le lien social, la coordination sociale et la synchronisation des émotions (Spinka 2012), permettant ainsi aux « membres du groupe de se comporter comme une unité cohésive » (Avital et Jablonka 2000).

Par rapport à la deuxième hypothèse concernant la flexibilité vocale, à partir de recherches sur les primates non humains, Cheney et Seyfarth (2018) ont postulé que chez les espèces ayant de petits répertoires et peu de modifications acoustiques [comme le loup], la **flexibilité** vocale peut être mesurée comme la capacité avancée d'exprimer ou de retenir la vocalisation [cohérence de la

vocalisation] selon les contextes sociaux. La **flexibilité** dans l'utilisation des vocalisations fortes a été décrite pour les quatre autres espèces : la hyène tachetée (Kruuk 1972 ; Smith et al. 2012 ; Holekamp et Benson-Amram 2017) ; les lycaons africains (Fox 1975) ; le dingó (Déaux et al. 2016) et le lion africain (Pfefferlea et al. 2007). Par exemple, les hyènes tachetées et les lions d'Afrique présentent de faibles taux de réponse aux cris ou aux rugissements distants de seulement 32,4% pour les premières (Mills 1990) et 25% pour les seconds (Schaller 1972). De même, lors de nos précédents recensements de loups, nous savions fréquemment que des loups porteurs de colliers radio étaient présents mais ne répondaient pas à nos imitations ou enregistrements (Theberge et Strickland 1978).

Ainsi, bien que la flexibilité des signaux sonores aille à l'encontre de l'efficacité du transfert d'informations (Bradbury et Vehrencamp 2011), nous avons émis l'hypothèse que nous trouverions beaucoup de flexibilité dans l'utilisation du hurlement par les loups. Cependant, nous nous attendions à pouvoir identifier différentes circonstances atténuantes comme sources potentielles de flexibilité, par exemple, la distraction par diverses activités intensives ou l'influence de lieux sensibles tels que les tanières ou lors d'intrusions territoriales. Alternativement, nous devrions attribuer les incohérences à des sources intangibles et non mesurables telles que les capacités et les complexités de la discrimination sociale, c'est-à-dire les décisions de hurler ou non influencées par la relation entre l'émetteur et le récepteur. Une telle discrimination, qui représente une composante de la flexibilité comportementale, peut avoir une **importance adaptative** considérable pour une espèce comme le loup, dont les mouvements complexes reposent sur une **dynamique de meute changeante** (Gersick et al. 2015). Le potentiel du loup à prendre de telles décisions est renforcé par les preuves que le hurlement fournit des informations sur l'identité individuelle et celle de la meute (Theberge et Falls 1967 ; Tooze et al. 1990 ; Palacios et al. 2007 ; Zaccaroni et al. 2012 ; Root-Gutteridge et al. 2014, Déaux et al. 2016).

Tout au long de notre étude, nous avons également veillé à identifier non seulement les événements, mais aussi le modèle, en nous appuyant sur les résultats d'un article précédent (McIntyre et al. 2017) qui montrait une multiplication par 5 des événements de hurlements en saisons de pré-reproduction et de reproduction par rapport au reste de l'année et un déplacement parallèle des réponses de l'inter-meute vers l'intra-meute.

Dans le cadre de cette étude, nous nous attendions donc à ce que les hurlements des loups sauvages expriment une **flexibilité**, dans une gamme de contextes, les facteurs contributifs étant soit un mélange d'explications environnementales tangibles, soit, s'ils sont inexplicables, subtilement induits socialement. Nous nous attendions également à identifier des preuves d'une expression **émotionnelle/motivationnelle** considérable en même temps que le hurlement.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons étudié une population de loups variant entre 34 et 98 loups répartis en 5 à 7 meutes habitant environ 1000 km² de la Northern Range du parc national de Yellowstone. L'immigration et l'émigration se faisaient librement. La zone d'étude offrait des conditions idéales pour notre étude basée sur l'observation : un terrain montagneux mais avec des écosystèmes ouverts d'arbustes et de steppes couvrant les vastes fonds de vallée, les pentes inférieures et les cônes alluviaux ; une végétation riveraine à prédominance de saules bas le long de la Lamar River et d'autres cours d'eau ; une végétation de trembles limitée en raison du broutage et de l'aridité ; de hauts affleurements

rocheux et des crêtes utilisés comme itinéraires de déplacement par les loups ; et environ 90 km d'accès routier. La collaboration avec les biologistes du parc menant d'autres études sur les loups a également facilité notre étude.

Le travail sur le terrain a consisté en 21 sessions entre 2001 et 2016, dont 11 en septembre ou octobre (ci-après dénommées « automne ») sur 79 jours et une moyenne de 11 heures par jour pour un total de 869 heures, et 10 sessions en janvier, février ou début mars (ci-après dénommées « (pré) saison de reproduction » pour englober la période avant et pendant la reproduction) sur 109 jours et une moyenne de 8 heures par jour pour un total presque égal de 872 heures.

Nous avons localisé les loups par télémétrie grâce à des permis annuels délivrés par l'Office de la recherche de Yellowstone et par des observations réalisées en grande partie à l'aide de longue-vue. **Le règlement du parc interdisait les hurlements humains**, l'utilisation de playbacks ou l'approche au-delà de la proximité des routes. La plupart du temps, non seulement le personnel du parc surveillait l'emplacement des loups, mais de plus, 5 à 15 volontaires fiables avec lesquels nous étions périodiquement en contact radio effectuaient des recherches visuelles depuis des véhicules privés. Ainsi, nous avons généralement une connaissance raisonnable de la localisation des loups dans la distance d'observation. Une fois localisés, nous restions avec eux aussi longtemps que possible, et nous nous déplaçons lorsqu'ils se déplaçaient ou étaient signalés ailleurs. Nous avons enregistré et suivi les hurlements lointains à l'aide d'un microphone Telinga sensible et d'une parabole dont la sensibilité auditive dépasse l'audition humaine.

Nous avons accumulé 504 « événements de hurlements ». Un « événement de hurlement » a été défini comme un ou plusieurs hurlements émis par un seul ou un groupe de loups sur une période de temps quelconque jusqu'à ce qu'il soit terminé par 5 minutes de silence. Cette période de 5 minutes, bien qu'arbitraire, a été choisie parce que la plupart des hurlements, même avec des réponses, se terminaient dans les 5 minutes, permettant ainsi un morcellement discret.

Une « **réponse** », définie de la même manière qu'un événement de hurlement, était incluse dans le même événement de hurlement si elle se produisait dans les 5 minutes des hurlements de l'expéditeur. Les réponses à un ou plusieurs hurlements par des non-membre du groupe ont été appelées « étrangers ». En cas d'incertitude, nous avons omis l'événement.

Bien qu'une « réponse » soit indépendante de tout déplacement ultérieur de l'émetteur ou du récepteur, nous avons employé le terme « réponse » dans un contexte analytique pour mesurer la fréquence des hurlements et (ou) des déplacements lorsque nous savons que les récepteurs sont présents - en vue, ou ont répondu aux hurlements, ou par télémétrie - et qu'ils se produisent à nouveau dans les 5 minutes suivant le hurlement de l'émetteur.

Nous avons également défini trois autres types d'événements de hurlements :

1. « **Prolongé** » - un hurlement qui s'est prolongé pendant 15 minutes ou plus sans pause de 5 minutes et qui fait donc toujours partie d'un événement de hurlement, y compris les hurlements sans réponse ou les hurlements en va-et-vient, analysés séparément. Nous avons fixé ce paramètre de manière subjective afin de l'isoler des événements plus normaux qui impliquaient une série de hurlements de l'émetteur (ou des émetteurs) et une série de hurlements de réponse du récepteur (ou des récepteurs), sans plus. La validité de cette division a été confirmée dans nos données, 68% des événements impliquant des réponses correspondant à cette norme.

2. « **Yip-yap** » - une variante, chaque animal émettant des séries répétées de hurlements courts, rapides, aigus, forts, de type juvénile, et des **yip-yaps**, se produisant souvent lors d'un « rallye » ou d'une « mêlée » intense avec des individus s'agglutinant, sautant et roulant ensemble.
3. « **Bark-howls** » - hurlements commençant par, ou incorporant, des aboiements.

Les déclencheurs des hurlements ont été identifiés à partir des contextes environnementaux ou sociaux observés précédant ou accompagnant immédiatement les hurlements. Ils sont décrits tels qu'ils apparaissent dans la section Résultats. L'un d'entre eux, cependant, a nécessité un cadre méthodologique différent : « l'influence retardée des hurlements distants d'étrangers », qui se produisait périodiquement sur plusieurs heures lorsque les étrangers restaient distants mais suffisamment proches pour motiver des hurlements en va-et-vient. Ici, nous avons accepté un hurlement déclencheur jusqu'à une heure plus tôt, dérivé de l'examen d'un taux de réponses décroissant avec le temps : 0-20 min après le premier événement ($n = 33$) ; 21-40 min ($n = 7$) ; 41-60 min ($n = 6$). Ce « hurlement en série » était trop important et trop évident pour être ignoré (7 séries constituant 44 événements de hurlement) et ne se produisait que lorsque les émetteurs et les récepteurs restaient relativement stationnaires.

Les **hurlements non déclenchés** ont été identifiés lorsque rien n'était évident pour amener les loups à hurler, que ce soit un changement antérieur dans le comportement de la meute ou une influence environnementale ou sociale. A l'occasion, il est possible que nous n'ayons pas entendu des loups éloignés que la meute observée avait entendus. Cependant, les loups qui entendaient des loups éloignés se tournaient généralement et s'orientaient de manière visible vers le son. En cas de doute, nous avons vérifié par télémétrie, visuellement ou par contact radio avec les observateurs après l'événement. Afin de vérifier que nous étions en mesure de distinguer de manière cohérente les événements déclenchés des événements non déclenchés, nos résultats ont montré des différences significatives dans plusieurs mesures. Les événements pour lesquels la topographie ou la végétation empêchaient l'obtention de preuves ont été exclus. Pour comprendre les différences contextuelles entre les hurlements déclenchés et non déclenchés, nous avons comparé trois mesures : la position sur le territoire, l'activité précédant immédiatement l'événement et la localisation. **La position dans le territoire a été subdivisée en noyau, périphérie ou extérieur** (c'est-à-dire intrusion). Les définitions arbitraires étaient les suivantes : « **cœur** », c'est-à-dire plus de 3 km à l'intérieur des limites du territoire telles que cartographiées à l'aide de polygones convexes à 95% minimum dans les rapports annuels du Yellowstone Wolf Project (Smith et al. 2001-2016) ; « **périphérie** », c'est-à-dire à l'intérieur mais à moins de 3 km des limites du territoire ou à l'extérieur à moins de 1 km ; et « **intrusion** », c'est-à-dire plus de 1 km à l'extérieur des limites du territoire.

L'activité a été classée comme suit : (i) « **stationnaire** » - couché, debout, se déplaçant lentement ou se nourrissant. Ces comportements ont été regroupés parce que les membres de la meute les manifestent souvent simultanément ; (ii) « **déplacement lent** » - loup(s) marchant, s'arrêtant, se couchant parfois brièvement ; (iii) « **déplacement rapide** » - loup(s) trottant ou courant ; et (iv) « **agitation** » - loups se déplaçant dans un schéma serré, apparemment aléatoire, dans une petite zone, sentant manifestement le sol ou se regroupant après avoir été dispersés.

La localisation a été séparée en site de carcasse, site de tanière, site de rendez-vous avec utilisation répétée, site de repos temporaire où les loups se sont arrêtés pendant 24 heures, site d'attente local utilisé pour des arrêts ou des déplacements plus brefs.

En ce qui concerne les conséquences des hurlements, nous les avons définies comme se produisant pendant ou dans les 5 minutes suivant la fin du hurlement. Elles ont été catégorisées comme (i) changement d'activité du loup ou de la meute émettrice ou (ii) « **réponse** » (hurlement seul) ou « **réponse** » (déplacement avec ou sans hurlement) par un récepteur. Le « **récepteur** » a été défini comme étant à plus d'un kilomètre de l'émetteur (ou des émetteurs), parce que nous avons considéré que les loups à moins d'un kilomètre étaient ensemble, en particulier dans ces habitats ouverts et à haute visibilité, et jusqu'à 3 km comme distance auditive extérieure choisie après une expérience répétée d'observation et d'audition des hurlements dans différentes conditions. L'identité des récepteurs (compagnons de meute ou étrangers) a été déterminée par la vue, la télémétrie et la connaissance de la composition des meutes.

Le « **hurlement contagieux** », bien que pouvant fonctionner dans n'importe quelle réponse, n'a été identifié par nous que dans un seul contexte : dans les événements de hurlement intra meute, lorsque les premiers hurlements d'un seul loup se transforment en un hurlement de meute, mais seulement dans une situation non déclenchée, c'est-à-dire, ceux qui n'étaient pas confondus par un déclencheur environnemental qui aurait pu déclencher le hurlement des autres membres de la meute indépendamment de l'influence de l'initiateur. Nous avons calculé un indice de hurlement contagieux à l'intérieur de la meute en calculant le pourcentage de tous les hurlements non déclenchés où tous les membres de la meute ou plusieurs d'entre eux ont participé, avec les événements où un seul loup de la meute a hurlé et les autres sont restés silencieux.

Les analyses statistiques de ce document ont fait appel à des tests de χ^2 lorsque cela était justifié pour s'assurer que la taille de l'échantillon était suffisante pour tirer des conclusions. La taille des échantillons diffère dans diverses comparaisons en raison de données spécifiques impossibles à obtenir, mais elle est toujours indiquée. La cohérence de la vocalisation a été mesurée en pourcentage d'occurrence dans divers pools de données spécifiques - plus le pourcentage est élevé, plus la cohérence est grande. Les données ont été saisies dans une base de données Microsoft Access pour faciliter l'analyse.

Dans ce document, nous avons couramment utilisé le terme « loup(s) » pour désigner un seul ou plusieurs loups, sans savoir lequel des deux était le cas ou en voulant inclure les deux. De même, nous utilisons les termes « émetteur(s) » et « récepteur(s) ».

Cette étude n'a impliqué aucune interférence auditive ou physique avec le comportement des loups, ce qui est une exigence de nos permis de recherche annuels du Service des parcs Américains, et ne nécessite donc pas d'approbation éthique pour les animaux.

RESULTATS

Le Graphique 1 fournit un guide de navigation.

Sur l'ensemble des 504 événements de hurlements, 464 avaient suffisamment de données pour être classés comme « déclenchés » par une situation environnementale ou sociale observable (50,6%), ou « non déclenchés » (49,3%).

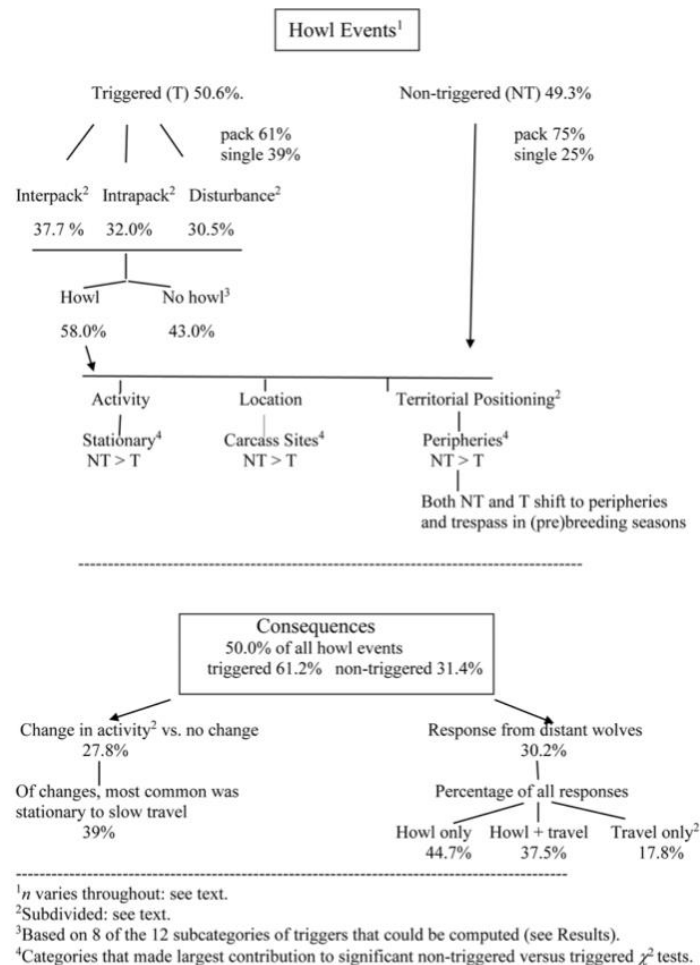
Événements déclencheurs de hurlements

Trois grandes catégories d'événements déclenchés se sont produites de manière à peu près égale : présence de loup(s) étranger(s) 37,7%, dynamique intra meute 32,0%, et perturbation 30,5%. Ces

trois catégories ont été subdivisées en quatre sous-catégories (Fig. 1). Seulement 4 de ces 12 sous-catégories ont représenté 72% de tous les événements déclenchés : « influence retardée de hurlements lointains d'étrangers », « perturbation de la route » lorsque des véhicules et (ou) des personnes sur la chaussée bloquaient les mouvements des loups, « laissés pour compte » lorsque des loups, souvent des petits, étaient laissés le plus souvent sur des sites de tanières ou de rendez-vous, et « rencontre rapprochée avec des loups étrangers » à quelques centaines de mètres et conscients les uns des autres.

Les huit autres sous-catégories étaient chacune représentées par moins de 7% des événements. « Une meute qui se déplace lorsque certains membres sont à la traîne » se produit soit lorsqu'une meute quitte un site (huit événements), soit lorsqu'elle se déplace en file indienne (sept événements). Dans les deux cas, les leaders ou un loup proche de l'avant s'arrêtaient, regardaient en arrière et hurlaient, souvent de manière répétée. « Les poursuites entre meutes » impliquent généralement des hurlements de la part du loup poursuivi juste après la fin de la poursuite. Les poursuivants étaient des meutes plus importantes. L'expression « étranger perturbateur » implique deux fois un chien, une fois un cheval et quatre fois un avion de radiopistage volant à basse altitude.

Dans toutes les sous-catégories de hurlements déclenchés, les loups ont montré des niveaux élevés d'excitation par des postures d'alerte, des queues levées ou remuées, une orientation vers une cause, souvent avec des loups se regroupant ou courant.



Graphique 1. Organigramme des principaux résultats

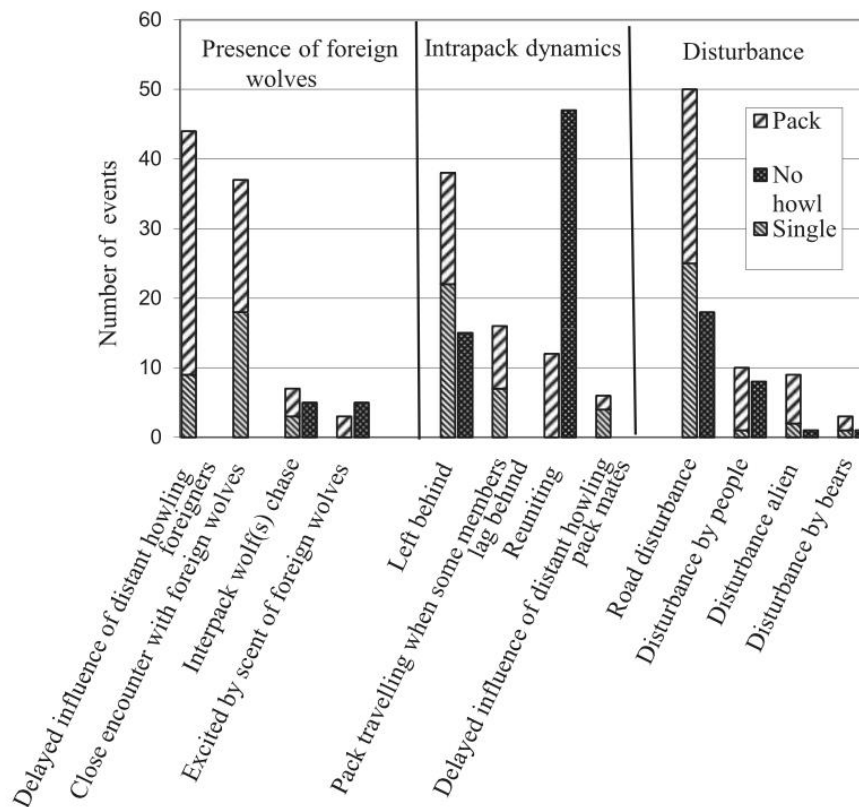


Fig. 1. Fréquence des 12 situations différentes de déclenchement de hurlements, l'incohérence étant représentée par l'absence de hurlements dans ces situations ($n = 464$)

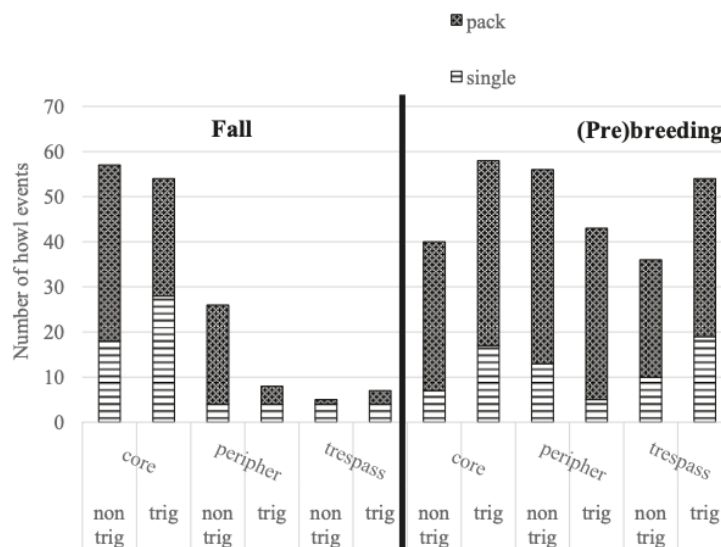


Fig. 2. Positionnement territorial montrant un déplacement significatif par des événements de hurlements déclenchés et non déclenchés vers l'extérieur du noyau en automne ($n = 157$) vers la périphérie et l'intrusion en saison de (pré)reproduction ($n = 287$)

Cohérence des hurlements dans les situations déclenchées précédentes

Huit des 12 sous-catégories déclenchées de la Fig. 1, celles qui présentent une barre pour « aucun hurlement », nous ont permis de quantifier la cohérence. Les quatre sous-catégories exclues ont été rejetées car les hurlements eux-mêmes étaient nécessaires à notre reconnaissance de la situation ; leur inclusion aurait donc biaisé la comparaison. En additionnant les hurlements et l'absence de

hurlements, on a constaté que les premiers se produisaient dans 57% de ces 235 situations de déclenchement.

Hurlements individuels et en meutes dans les situations de déclenchement

Le rapport entre les hurlements de meute et les hurlements individuels dans les situations de déclenchement était de 0,61/0,391 ($n = 235$). La Figure 1 montre que les hurlements de meute dominant dans toutes les principales sous-catégories.

Hurlements non déclenchés

Les 229 hurlements supplémentaires (49,3%) ont eu lieu sans déclencheur évident, dû soit à des processus de motivation interne, soit à un contexte social subtil que nous n'avons pas pu discerner. Ils ont généralement été initiés avec une excitation limitée, souvent par des loups stationnaires et couchés. La proportion de hurlements de meute par rapport aux hurlements individuels, 0,75/0,25, était significativement plus importante que dans les hurlements déclenchés juste rapportés ci-dessus (test du χ^2 , $\chi^2_{[1]} = 10,4$, $p < 0,001$, $n = 464$).

Parce que les origines de ces événements non déclenchés étaient moins claires, nous avons comparé leur contexte aux événements déclenchés de plusieurs façons. Nous avons trouvé des différences significatives dans l'activité ($\chi^2_{[3]} = 41,2$, $p < 0,001$, $n = 443$), la localisation ($\chi^2_{[5]} = 39,0$, $p < 0,001$, $n = 448$), et le positionnement territorial ($\chi^2_{[2]} = 11,2$, $p < 0,01$, $n = 444$) en raison, respectivement, d'un nombre plus important que prévu d'événements de hurlements non déclenchés lorsque les loups étaient stationnaires, sur les sites de carcasses et en périphérie du territoire.

En ce qui concerne le positionnement territorial, l'initiation des événements de hurlements non déclenchés et déclenchés a changé de façon significative avec la saison. **Ils sont passés des parties centrales des territoires en automne aux parties périphériques et aux intrusions en saison de (pré)reproduction** ($\chi^2_{[2]} = 27,1$, $p < 0,001$, $n = 220$, et $\chi^2_{[2]} = 32,1$, $p < 0,001$, $n = 224$, respectivement) (Fig. 2). Il faut noter sur la Fig. 2 le nombre élevé de hurlements d'intrusion, survenant dans un total de 102 événements (23%), dont 90 (88%) en saison de (pré)reproduction. En général, les loups solitaires ont contribué beaucoup moins que les meutes mais ont suivi les tendances des meutes.

Conséquence

Changement d'activité

Sur un total de 439 hurlements, un changement d'activité de la part des loups émetteurs s'est produit dans 111 cas (25,3%). Le changement le plus fréquent était le passage d'un déplacement stationnaire à un déplacement lent, survenant dans 48 cas, soit 43,2% (Fig. 3). On constate également une propension presque égale de ces changements à se produire en silence, sans l'influence coordinatrice d'un hurlement.

Réponse (hurlement et (ou) déplacement) aux hurlements de loups éloignés

Ce deuxième type de conséquence s'est produit dans 152 (30,2%) des 504 hurlements, et parmi ces 152, les plus fréquents étaient les hurlements de réponse sans déplacement dans 44,7% des cas, suivis des hurlements de réponse plus déplacement dans 37,5% des cas, et des déplacements sans hurlement dans 17,8% des cas.

Si l'on regroupe les deux catégories précédentes, des déplacements ont eu lieu dans 84 des 152 événements de réponse, soit 55,3%. Ces 84 événements de déplacements représentent 16,7% du total de 504 événements.

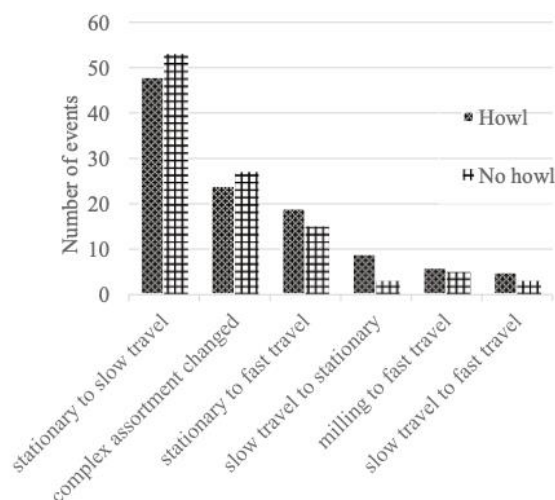


Fig. 3. Fréquence des hurlements accompagnant divers changements d'activité, l'absence de hurlements dans ces situations étant une incohérence ($n = 122$)

Enfin, en examinant plus en détail 79 des 84 événements de déplacement (5 ont été rejetés en raison de l'incertitude de l'observation), on constate que le déplacement le plus courant est le déplacement du ou des récepteurs vers le ou les émetteurs dans 50% des cas, suivi du déplacement de l'émetteur vers le récepteur dans 28% des cas (pour plus de détails, voir la Figure 4).

Nous avons également noté 99 événements de hurlements représentant 19,6% des 504 événements où des loups éloignés, dont nous connaissons la présence, n'ont pas répondu. Bien que ce chiffre soit en partie une fonction de notre chance situationnelle, il documente de manière importante l'extrémité inférieure d'une gamme où les récepteurs connus ont choisi de rester silencieux.

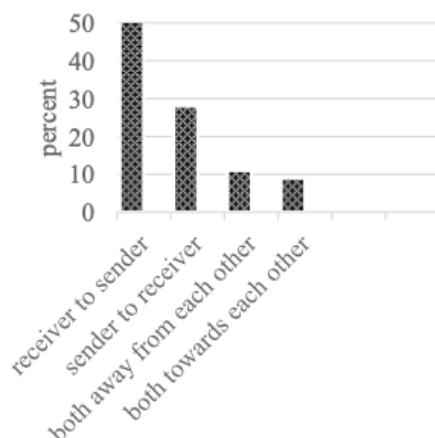


Fig. 4. Pourcentage d'événements de hurlements suscitant des déplacements soit par l'émetteur soit par le récepteur. Les points de données décrivent des hurlements indépendants ($n = 79$)

Amalgame des deux types de conséquences

Soit X la probabilité de changement d'activité de l'émetteur en réponse à un hurlement et Y la probabilité d'une réponse distante à un hurlement. D'après nos données, nous avons estimé que X était de $111 / 439 = 0,25$ et Y de $152 / 504 = 0,3$. En supposant que ces deux événements sont conditionnellement indépendants dans un événement de hurlement, nous nous attendons à ce que

la probabilité d'absence de conséquence soit de $1,0 - [(1 - X) (1 - Y)] = 0,52$. Inversement, nos données indiquent que seulement la moitié des événements de hurlements ont eu une conséquence observable.

Relations entre les déclencheurs et les conséquences

Sur 434 hurlements pour lesquels les données sont suffisantes, les deux paires de déclencheur/conséquence les plus courantes sont les événements sans déclencheur discernable et sans conséquence discernable (32,7%), et les événements avec à la fois des déclencheurs et des conséquences discernables à 32,0% (Figure 5). Dans l'ensemble, la somme des deux groupes d'événements déclenchés a entraîné beaucoup plus de conséquences, soit 61,7% ($n = 227$) que la somme des deux groupes non déclenchés, 31,4% ($n = 434$) ($\chi^2_{[1]} = 39,8, p < 0,001$). Cette plus grande contribution des événements déclenchés aux conséquences comprenait à la fois les changements d'activité, 61,2%, et la réponse du ou des loups éloignés, 78,3%.

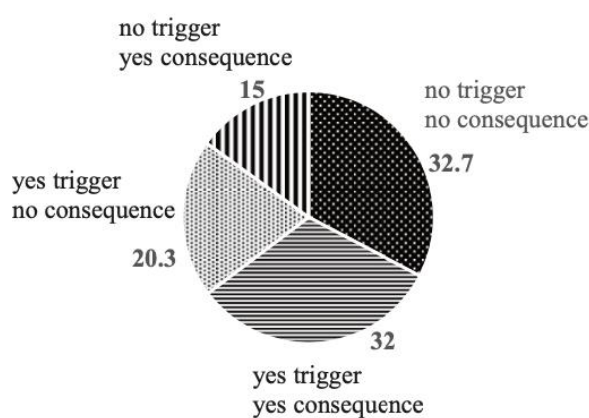


Fig. 5. Vue d'ensemble. Pourcentage d'événements de hurlements avec ou sans déclencheur et avec ou sans conséquence ($n = 434$)

Hurlements prolongés

Quinze pour cent ($n = 76$) des 504 hurlements ont été prolongés. Les célibataires en ont initié 55% et les meutes 45%. Les deux ont contribué le plus pendant la saison de (pré)reproduction avec 76% et 68%, respectivement. En automne, 95% des événements prolongés ont été initiés dans des noyaux de territoire. Par contre, pendant la saison (pré)-nuptiale, moins d'événements ont été initiés au cœur du territoire, 44%, et plus en périphérie du territoire ou dans des situations d'intrusion, 56%.

Aucune réponse ne s'est produite dans 54% des hurlements prolongés. Dans ces cas, même sans réponse de renforcement, la longévité de l'événement pour les individus isolés était de 61 ± 40 min, $n = 20$, et pour les meutes de 40 ± 20 min, $n = 21$.

Hurlements contagieux

Nous avons calculé un « indice de contagion » avec 195 événements dans lesquels les membres de la meute situés à moins d'un kilomètre de l'émetteur initial ont participé 170 fois et les membres de la meute sont restés silencieux 25 fois pour une valeur d'indice de 0,87.

Événements de hurlements Yip-yap

Lors de ces événements très excitants, les membres de la meute forment généralement un nœud d'animaux sautant et se trémoussant, la plupart ayant la queue relevée. Au fur et à mesure que les

loux se rassemblent, les participants, y compris les alphas, passent généralement de hurlements normaux à des hurlements courts, plus aigus, semblables à ceux d'un louveteau juvénile. Après plusieurs minutes, les loups se sont tus ou sont revenus à des hurlements normaux en se désengageant. Ces mêlées étaient facilement identifiables par le seul son.

Sur les 344 hurlements de meute, 90 (26%) impliquaient un yip-yap. Sur ces 90, après avoir éliminé 11 événements incertains, 52% étaient déclenchés et 48% n'étaient pas déclenchés. Les 52% étaient dominés par des situations excitantes, en particulier l'influence retardée de hurlements lointains d'étrangers (13 événements), la rencontre rapprochée avec des loups étrangers (6), la perturbation de la route (5) et les retrouvailles (4). Les 48% de non déclenchement ont été initiés à des niveaux d'excitation inexistantes ou faibles.

Un changement d'activité s'est produit dans 36% des événements de yip-yap, ce qui n'est pas significativement différent de ce que montrent les hurlements de meute qui n'incluent pas de yip-yap. De même, les 41% d'événements de type yip-yap qui ont généré une réponse de la part de loups éloignés n'étaient pas significativement différents de ceux générés par des événements sans yip-yap. Seulement 18% des événements yip-yap se sont produits dans des situations d'intrusion, et tous sauf deux étaient en saison de (pré)reproduction.

Événements d'aboiement

La plupart ont été déclenchés par une agitation de haut niveau : 14 rencontres rapprochées avec des loups étrangers, 10 perturbations rapprochées par des humains/ours/chiens, 4 poursuites de loup(s) entre meutes, et une agression d'un seul petit laissé derrière et une agression entre meutes. Cinq autres n'ont pas été déclenchés.

DISCUSSION

Incompatibilité vocale - flexibilité comportementale

Dans presque tous les contextes, les hurlements étaient inconsistants, les pourcentages d'occurrences étant normalement bien inférieurs à 75% (Graphique 1).

Ainsi, nos données **soutiennent** fortement notre hypothèse selon laquelle les loups exprimeraient le hurlement de manière incohérente dans la plupart des contextes. Comme indiqué dans l'introduction, pour évaluer les sources potentielles de ces incohérences, nous avons envisagé deux possibilités : (1) l'influence de diverses circonstances atténuantes telles que la distraction due à l'emplacement ou à des activités primordiales, ou si elles sont inexplicables, (2) l'influence de raisons intangibles telles que la discrimination sociale basée sur des relations sociales complexes. Nous n'avons trouvé que des preuves limitées pour la première alternative. Les hurlements semblaient relativement indépendants de l'activité, à l'exception d'un nombre plus important que prévu d'événements non déclenchés par rapport aux événements déclenchés lorsque les loups étaient stationnaires ou sur les sites de carcasses, mais dans les deux cas, seulement à un degré mineur (section Résultats). **Les loups impliqués dans notre étude ont même hurlé périodiquement dans les tanières, malgré la présence de petits** (McIntyre et al. 2017). Même le risque associé à l'intrusion n'était pas une influence primordiale qui empêchait les hurlements, se produisant dans 23% de tous les événements de hurlement. Enfin, dans aucune des 12 sous-catégories d'événements de hurlements déclenchés (Fig. 1), nous n'avons jamais identifié de raisons étrangères expliquant leur silence.

Les exceptions aux incohérences ont été limitées à deux contextes de courts intervalles où les loups n'ont jamais hurlé : lors d'une poursuite ou lors de la préparation ou de l'alimentation initiale d'un animal tué. De plus, les quasi-exceptions étaient les deux occurrences les plus élevées en pourcentage de l'étude : la réponse contagieuse par des compagnons de meute proches à 87% et le hurlement d'intrusion en période de (pré)reproduction à 88%, exprimant respectivement des motivations internes réflexes ou hormonales.

En ce qui concerne l'explication alternative des incohérences, nous avons maintenant considéré l'importance des influences intangibles, en particulier la discrimination sociale. Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, cette explication transforme effectivement le négatif de l'incohérence en positif de la flexibilité adaptative par la prise de décision de hurler ou non en fonction de la discrimination sociale. Des avantages sélectifs peuvent découler d'un positionnement social au sein de la meute, lié à l'âge, au sexe, à la parenté, au statut reproducteur, aux associés familiers ou moins familiers, aux relations dominantes/subordonnées, aux alliances temporaires et aux partenaires potentiels (normalement non apparentés). Ces liens peuvent influencer les opérations de la meute telles que la coordination, la coopération, la division du travail, le leadership, la résolution des menaces et la dispersion. La discrimination sociale peut également se produire au niveau de la meute, en particulier dans le nord de Yellowstone où les territoires des meutes se chevauchent et où la dispersion entre meutes voisines est fréquente (Smith et al. 2001-2016). **Ainsi, les meutes voisines se connaissent souvent bien (et peuvent parfois être apparentées), et cette familiarité peut affecter les mouvements, les décisions de réponse ou les changements d'activité après avoir entendu des hurlements.**

Bien que nous arrivions à la discrimination sociale pour les loups après avoir trouvé des preuves limitées pour son explication alternative, le faire est conforme aux conclusions tirées par Cheney et Seyfarth (2018) de leurs recherches avec des primates sociaux non humains qui assimilent l'incohérence à la flexibilité, et qui, à son tour, reflète le contexte social (discrimination sociale) (section Introduction). La pertinence de leurs conclusions, au-delà des primates, pour les grands carnivores sociaux est justifiée par le concept selon lequel leur socialité avancée partagée peut avoir été considérablement favorisée par leur flexibilité et leur complexité vocales (Theis et al. 2007 ; Aureli et al. 2008 ; Freeberg et al. 2012 ; Holekamp et Benson-Amram 2017).

Une preuve directe de l'importance de la **flexibilité** basée sur la discrimination sociale est venue de nos recherches antérieures avec un loup captif dans des conditions expérimentales contrôlées (Theberge et Falls 1967). Alors que nous étions hors de vue, il répondait de manière répétée et sans faute au hurlement de Mary, mais jamais à celui de John, même lorsque nous hurlions tous les deux un do moyen régulier, faisant la distinction sur les harmoniques sonores distinctives du sonographe. Le loup avait une relation sociale différente avec chacun d'entre nous : amical et apaisé avec Mary, agité et méfiant avec John à cause de la relocalisation, montrant ainsi clairement sa **flexibilité** à répondre en fonction de ses relations sociales. Il semble sûr de supposer que les loups de Yellowstone, voire tous les loups, auraient cette même capacité naturelle.

États émotionnels/motivationnels et transfert direct d'informations

Pour que le transfert d'informations présente la fiabilité et la répétabilité nécessaires à une « communication référentielle », même rudimentaire (Wheeler et Fischer 2012), le hurlement aurait dû présenter une plus grande cohérence que celle que nous avons trouvée. Au lieu de cela, les résultats obtenus avec le hurlement du loup soutiennent la thèse selon laquelle la signalisation

d'états émotionnels/motivationnels, plutôt que le transfert intentionnel d'informations spécifiques, constitue la base des vocalisations des animaux non humains (Dawkins et Krebs 1978 ; Owings et Morton 1998 ; Freeberg et al. 2012).

Pour résumer nos résultats, les expressions **d'excitation** les plus répandues se produisaient dans des contextes générateurs **d'anxiété**, qui caractérisaient environ la moitié de tous les hurlements. Ils se produisaient dans des circonstances défavorables qui allaient de l'inquiétant au menaçant, voire à l'agonistique, notamment en « présence de loups étrangers » (Fig. 1), ce qui est compréhensible dans cette population où l'agression de loups entre meutes a été une source majeure de mortalité (Smith et al. 2001-2016). Parmi les contextes générateurs d'anxiété, on trouve 11 des 12 catégories d'événements de hurlements déclenchés (Fig. 1), à l'exception des « **retrouvailles** », et la plupart des événements de type « aboiement – hurlement » et « yip – yap ». Tous les contextes précédents ont invariablement provoqué une excitation et une excitation manifestées par la posture et les mouvements (comme décrit dans la section Résultats). Le hurlement semblait aider à résoudre ces situations en répandant la conscience, en consolidant ou dans certains cas en dispersant les membres de la meute, en présentant et en coordonnant un front intimidant, ou en rassemblant les loups après l'événement. Les loups très excités et anxieux présentaient généralement un comportement largement agonistique avec des éléments de fuite ou de peur orientés vers la source d'anxiété.

Les événements de hurlements Yip-yap, qui commencent soit lorsque les loups sont excités, soit lorsqu'ils sont plus passifs dans des situations non déclenchées, apparaissent toujours comme des rassemblements joyeux de valence positive lorsque les membres individuels de la meute rejoignent la mêlée. Ils présentent clairement une contagion émotionnelle (Avital et Jablonka 2000).

La plupart des aboiements ont été provoqués par des situations très menaçantes et une ambivalence agonistique intense. Cependant, cinq d'entre eux (14%) n'étaient pas déclenchés et n'avaient pas d'explication environnementale fortement émotive. Leur motivation n'est pas claire, étant soit due à une excitation interne, soit à des circonstances non identifiables.

La plupart des événements non déclenchés ont été initiés de manière moins émotive ; cependant, ils semblent impliquer des états motivationnels internes, comme le montre l'activité ou le mouvement qui s'ensuit. De tels hurlements reflétaient probablement une série de besoins internes (Scott 1963) tels que la faim, lorsqu'un hurlement de meute initiait un déplacement qui aboutissait à une mise à mort, ou la territorialité, démontrée par des hurlements périphériques ou d'intrusion, ou l'agression avec des aboiements, ou un comportement exploratoire auditif, démontré par des hurlements prolongés sans réponse, ou par des hurlements, en particulier par des individus isolés, qui aboutissaient à la reconstitution de la meute. Notre « indice de contagion » de 87% reflétait également un besoin interne, mais la contagion faisait probablement partie de nombreuses réponses de loups éloignés que nous ne pouvions pas mesurer de manière fiable. La contagion isolée des rôles auxiliaires d'autres états motivationnels a été difficile à identifier, et donc « notre compréhension de son développement et de sa dynamique sociale est encore très faible » (Provine 1996).

Tout comme les loups qui hurlent lorsqu'ils sont excités, les hyènes tachetées hurlent aussi couramment (42% des 181 épisodes) (Theis et al. 2007). De même, comme les loups qui utilisent des aboiements en cas d'alarme extrême, les chiens sauvages et les dingos ont donné plusieurs

variantes d'aboiements dans des contextes perturbants (Corbett 1995 ; Robbins 2000 ; Déaux et al. 2016). Et de manière équivalente à nos 49,3% de hurlements de loups non déclenchés, les hyènes tachetées ont émis des « whoops spontanés » dans 50,3% des 181 événements (Theis et al. 2007), et les lions africains ont rugi de manière spontanée dans 75% des 300 épisodes (Schaller 1972).

Nos résultats s'alignent donc abondamment sur une vaste littérature. Depuis Darwin (1872), l'importance fondamentale de **l'émotion** et de la motivation a été reconfirmée à plusieurs reprises (Etkin 1964 ; Seyfarth et Cheney 2003 ; Scherer 2009 ; Altenmueller et al. 2013 ; Fitch et Zuberbuhler 2013 ; Fischer 2017 ; Zechowski 2017). Goodall (1986) a écrit que « la production de sons en l'absence d'un état émotionnel approprié semble presque une tâche impossible », et Suddendorf (2013) a déclaré que « la plupart des vocalisations animales semblent être sous contrôle émotionnel plutôt que cognitif ». Les mammifères et les humains partagent des substances neurochimiques similaires qui sous-tendent les états émotionnels/motivationnels (Bekoff 2012).

Le positionnement territorial est lié au schéma saisonnier des hurlements

Ici, nos données ajoutent une explication de positionnement territorial pour un modèle saisonnier distinctif dans les hurlements que nous avons identifié dans un article précédent (McIntyre et al. 2017). Ce schéma décrivait un changement significatif dans la réponse aux hurlements, passant de presque exclusivement **intra-meute** pendant la majeure partie de l'année, y compris l'automne, à presque exclusivement **inter-meute** pendant la saison de (pré)reproduction. Les nouvelles informations contenues dans notre article sont la preuve d'une raison pour laquelle ce changement s'est produit - un changement de la prédominance des hurlements provenant des noyaux territoriaux à l'automne, où les récepteurs sont plus susceptibles d'être des compagnons de meute, aux périphéries territoriales et aux intrusions, où les récepteurs sont plus susceptibles d'être des étrangers. Les deux séries de données soulignent l'importance saisonnière du hurlement pour la territorialité, avec ses fonctions de défense et de sécurisation des compagnons.

Commentaires annexes sur les fonctions du hurlement

L'espacement doit être considéré comme la fonction ultime du hurlement, car tout hurlement sert indirectement et inéluctablement de diffusion. Bien que ce rôle de l'espacement ait été déduit auparavant (Introduction), ici nous l'avons quantifié autant que possible. Nous avons documenté des mouvements comme conséquence des hurlements dans 16,7% de tous les 504 événements de hurlements. Ces mouvements ont principalement rassemblé des loups (Fig. 4). Ces 16,7% sont sans doute minimales en raison de mouvements non détectés par nous ou se produisant au-delà de notre limite méthodologique de 5 minutes. Mais aussi, l'espacement entre les meutes est très probablement accompli par des hurlements qui freinent les mouvements, les influençant comme des informations « prises en compte » - des endroits où aller ou à éviter jusqu'à 48 heures plus tard (Theberge et Theberge 2004).

En ce qui concerne les **autres fonctions**, selon Harrington et Asa (2003), le **lien affectif** était manifestement visible dans les hurlements de type **yip-yap**, qui se produisaient dans 26% de tous les hurlements de la meute. Cependant, le lien était également très probable pour de nombreux, voire la plupart des événements de hurlements de meute non déclenchés, grâce à l'influence de la contagion. Il est possible que sans contagion, les hurlements de réponse seraient peu nombreux, ce qui limiterait leur valeur adaptative, un domaine important pour de plus amples recherches.

Le rôle du hurlement dans la **coordination** de la meute a été démontré par 25,3% des 439 événements lorsqu'il a précipité un changement d'activité, et également lorsque les meutes se déplaçaient et que certains membres étaient à la traîne (Fig. 1).

Enfin, le hurlement a accompagné la réunion des membres de la meute dans 20% des 59 événements. Cependant, ils se sont réunis en silence dans le reste des cas (Fig. 1).

Résumé de l'interprétation conceptuelle du hurlement des loups

Le hurlement est fondamentalement une expression périodique **d'émotions**, le plus souvent un **certain niveau d'anxiété**, qui peut être vaguement déclenchée par des événements extérieurs, ou presque également motivée par des besoins internes. Le hurlement est très flexible, il peut être exprimé ou retenu dans presque toutes les situations environnementales et sociales, en grande partie en fonction de la sensibilité présumée aux relations sociales. Le hurlement a des fonctions proches de l'accouplement et de la territorialité, du lien social, de la coordination de la meute et des retrouvailles, mais il a finalement pour fonction d'espacer les animaux. Il remplit ces cinq fonctions en transmettant un sens par le biais du contexte qui est interprété par les récepteurs, plutôt que d'être un transfert d'informations spécifiques par la variation du signal, pour autant que l'on sache actuellement.