

Écologie sociale comparée des chiens sauvages et des loups

Ethology Ecology & Evolution 7: 49-72, 1995

Comparative social ecology of feral dogs and wolves

L. BOITANI and P. CIUCCI

*Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Roma "La Sapienza",
Viale dell'Università 32, 00185 Roma, Italy*

Résumé

Dans cet article, nous comparons certains traits socio-écologiques des chiens sauvages et des loups afin d'évaluer l'écologie sociale des chiens sauvages en termes de valeur adaptative dans l'environnement naturel, et d'évaluer dans quelle mesure le processus de domestication a modifié les modèles socio-écologiques des loups. En se référant aux chiens sauvages comme étant des chiens vivant à l'état sauvage sans nourriture ni abri fournis intentionnellement par les humains, et montrant un évitement continu et fort des contacts humains directs, nous passons en revue les informations actuellement disponibles sur l'écologie des chiens sauvages, et une référence particulière est faite à un projet de trois ans sur l'écologie des chiens sauvages dans les Abruzzes, en Italie. En comparant les caractéristiques comportementales et écologiques pertinentes des loups et des chiens sauvages, nous émettons l'hypothèse que certains aspects de l'écologie des chiens sauvages, ayant échappé aux pressions de la sélection naturelle, représentent avant tout l'expression d'une « inertie évolutive » ou un épiphénomène de la sélection artificielle. Les mesures de la socialité, de la démographie, de la reproduction, de l'utilisation de l'espace, des modèles d'activité et de l'écologie alimentaire chez les chiens sauvages tendent à confirmer notre hypothèse initiale : les chiens sauvages ne sont pas autosuffisants sur le plan de la reproduction, souffrent de taux élevés de mortalité juvénile, **dépendent** indirectement de l'homme pour la nourriture, les individus cooptables et l'espace, et leur démographie semble dominée par des mécanismes **imprévisibles**. Cependant, des recherches supplémentaires sont nécessaires, notamment en ce qui concerne les différentes conditions écologiques et les échelles de temps multigénérationnelles, ainsi que le rôle que les types de races dominantes et l'histoire des croisements au sein des groupes de chiens sauvages pourraient jouer dans l'expression des caractéristiques socio-écologiques analysées.

INTRODUCTION

Les chiens sauvages ont probablement existé en Eurasie peu après le début de la domestication des chiens, en raison de la forte intégration des cultures humaines mésolithiques et de l'environnement naturel, ainsi que des nombreuses occasions qu'avaient les chiens de se déplacer à l'intérieur et à l'extérieur des établissements humains. Sur le continent nord-Américain également, on pense que les chiens sauvages existaient bien avant le contact avec les Européens (MCKNIGHT 1964). Il existe au moins deux exemples

notables montrant que le processus de féralisation était déjà en cours il y a plusieurs millénaires : le dingo en Australie et son ancêtre probable, les chiens parias de toute l'Eurasie méridionale (ZEUNER 1963 ; BRISBIN 1974, 1977 ; CLUTTON-BROCK in press). Au 18^{ème} siècle, les chiens errants et sauvages errant dans de nombreuses grandes villes du bassin méditerranéen (Istanbul, Alexandrie) ont été régulièrement signalés par de nombreux auteurs et décrits comme des sous-espèces distinctes (cf. BREHM 1893). Les climats chauds et l'abondance des ressources alimentaires ont probablement favorisé la subsistance des populations de chiens autour des villages et des villes, passant de l'état de chien de maison à celui de chien errant ou de chien sauvage. En particulier, les modes de vie méditerranéens et les conditions environnementales semblent très favorables au soutien des populations de chiens errants et sauvages (climat relativement chaud, petit gibier, bétail en liberté, décharges, intérêts et contrôles lâches sur les « biens communs ») (BOITANI & FABBRI 1983). Un recensement national des chiens mené en Italie en 1981, BOITANI & FABBRI (1983), a révélé que les chiens sauvages, c'est-à-dire les chiens domestiques qui vivent sans contact direct avec l'homme et sans en dépendre, étaient estimés à environ 80 000, ce qui représente environ 10% de la population totale de chiens en liberté, qui comprend également les chiens errants et tous ceux qui sont laissés libres par leur propriétaire de se déplacer librement dans les villages et dans les zones avoisinantes. Malgré leur impact significatif sur les environnements humains et naturels, les chiens en liberté ont rarement été étudiés jusqu'à récemment et peu d'études sur leur écologie ont été rapportées (BECK 1973 ; SCOTT & CAUSEY 1973 ; NESBITT 1975 ; CAUSEY & CUDE 1980 ; BARNETT & RUDD 1983 ; DANIELS 1983a, 1983b ; GIPSON 1983 ; DANIELS & BEKOFF 1989a, 1989b ; BOITANI et al. sous presse).

Les loups et les chiens portent souvent des noms différents (*Canis lupus* pour le loup et *Canis familiaris* pour les chiens), mais il s'agit, selon tous les critères taxonomiques, de la même espèce, et il est aujourd'hui largement admis que le loup est l'ancêtre de tous les types de chiens. Près de 12 000 ans de sélection par l'homme ont amplifié la diversité phénotypique des chiens, sous l'effet de la sélection naturelle et artificielle. Si l'aptitude du chien semble élevée lorsqu'il est testé dans le contexte « naturel » de l'homme, on sait peu de choses sur ses performances lorsqu'il est soumis aux seules forces de la sélection naturelle.

L'analyse de leurs différences et de leurs similitudes pourrait aider à comprendre dans quelle mesure le processus de domestication a modifié les schémas comportementaux et écologiques des géniteurs sauvages et a affecté la capacité d'adaptation du chien dans un environnement naturel. Nous nous concentrons principalement sur les groupes de chiens sauvages dont l'existence dans la nature est récente (c'est-à-dire quelques générations) et qui n'appartiennent pas à des populations ayant achevé un processus de dé-domestication dans une perspective évolutionniste (PRICE 1984). Sont donc exclus de l'analyse les dingos et les chiens parias qui ont été exposés à la sélection naturelle pendant un nombre de générations suffisamment important pour atteindre un phénotype « sauvage » assez stable : les dingos, ayant totalement perdu toute domesticité, ne sont souvent plus considérés comme des animaux sauvages (PRICE 1984). Cependant, étant donné (i) l'exposition relativement brève (en termes de générations) des groupes de chiens sauvages aux forces de sélection naturelle, et (ii) le degré de variabilité individuelle intra- et inter-groupe dû aux différences de types de races et à l'histoire des croisements, nous pensons que l'on ne peut pas raisonnablement s'attendre à une valeur adaptative des traits socio-écologiques des chiens sauvages. Il est

également évident que la grande variabilité observée dans les 350 et plus différentes races de chiens pourrait jouer un rôle substantiel dans la détermination du degré d'expression de certains traits socio-écologiques (par exemple, les attitudes sociales, le territorialisme, etc.) Cependant, même si l'on ne dispose pas encore d'informations sur l'influence de la race sur la biologie des chiens sauvages, on trouve rarement des races modernes « pures » dans les groupes de chiens sauvages bien établis, où l'on pourrait supposer que les tendances extrêmes de la race sont sélectionnées contre elles.

Les différences perçues dans les stratégies écologiques révélées par les groupes de chiens sauvages et les meutes de loups vivant dans l'environnement naturel peuvent être considérées comme un test de notre compréhension des valeurs évolutives et adaptatives des caractéristiques écologiques chez le loup, ainsi que chez d'autres canidés sociaux et sauvages. Notre hypothèse sous-jacente est que de nombreux aspects de l'écologie des chiens sauvages, qui sont le résultat de forces de sélection naturelle relâchées, représentent principalement des expressions de « l'inertie évolutive » et/ou des résultats et des épiphénomènes de la sélection artificielle chez le chien.

Dans notre approche comparative, nous nous concentrons sur les caractéristiques comportementales et écologiques des loups et des chiens sauvages pour lesquelles des données sont disponibles et pour lesquelles des méthodologies similaires ont été adoptées. Une référence particulière est faite à un programme de recherche mené sur un groupe de chiens sauvages de 1984 à 1988 par radiopistage dans une zone montagneuse des Apennins centraux (Abruzzes, Italie) (ANDREOLI 1987, CIUCCI 1987, FRANCISCI et al. 1991), et dont les résultats sont rapportés de manière exhaustive par BOITANI et al. (sous presse). **En particulier, nous analysons des paramètres tels que la démographie et la socialité, la reproduction et le cycle de vie, les schémas d'utilisation de l'espace, les schémas d'activité et les habitudes alimentaires.**

Bien que les données disponibles sur l'écologie des chiens sauvages soient limitées, nous avons tenté de faire une revue critique de la littérature existante. Cependant, les mêmes problèmes que ceux rencontrés dans l'étude de la domestication, tels que la variation géographique des caractéristiques biologiques et le choix de ce qui constitue une population d'étude « représentative » (PRICE 1984), pourraient s'appliquer à notre cas, ce qui limiterait la généralisation de nos conclusions.

Les chiens sauvages et le modèle de féralisation

Les chiens sauvages ne constituent pas une catégorie homogène d'animaux. L'une des principales difficultés rencontrées dans la recherche sur les chiens sauvages est la détermination du véritable statut du chien étudié, et plusieurs définitions différentes ont été proposées (CAUSEY & CUDE 1980 ; BOITANI & FABBRI 1983 ; DANIELS & BEKOFF 1989*a*, 1989*b*). La distinction entre les chiens sauvages, errants et autres chiens en liberté est parfois une question de degré (NESBITT 1975). Les catégories de chiens ont été classées sur la base de traits comportementaux ou écologiques (SCOTT & CAUSEY 1973, CAUSEY & CUDE 1980) ; les origines du chien (DANIELS & BEKOFF 1989*a*, 1989*b*) ; le type principal de parcours du chien (libre parcours rural vs libre parcours urbain : BERMAN & DUNBAR 1983 ; ceux qui ont un accès illimité à la propriété publique : BECK 1973) ; le type de chien et son niveau de dépendance à l'égard de l'homme (OMS 1988). **BOITANI et**

al. (sous presse) ont défini les chiens sauvages comme étant ceux qui vivent dans un état sauvage et libre sans nourriture directe ni abri fourni intentionnellement par les humains (CAUSEY & CUDE 1980), et qui ne montrent aucun signe de socialisation avec les humains (DANIELS & BEKOFF 1989a), mais plutôt une forte éviction continue des contacts directs avec l'homme. Des observations visuelles et par radiotracking ont été utilisées pour distinguer les chiens sauvages des autres chiens en liberté. Cette diversité de définitions contribue à la difficulté de comparer les résultats de différentes études. La complexité s'accroît lorsque l'on considère la féralisation du point de vue de l'évolution, où elle a été vue comme le processus de domestication à l'envers (HALE 1969, BRISBIN 1974, PRICE 1984), ou comme un processus comportemental ontogénétique (développement) (DANIELS & BEKOFF 1989c) : les deux interprétations se concentrent sur des niveaux différents (population et individu) et impliquent des échelles temporelles différentes ainsi que des approches théoriques et de recherche différentes (DANIELS & BEKOFF 1989c).

En effet, la plupart des auteurs s'accordent à dire que les chiens « possédés », « errants » et « sauvages » ne sont pas des catégories fermées et que les chiens peuvent changer de statut tout au long de leur vie (SCOTT & CAUSEY 1973, NESBITT 1975, HIRATA et al. 1987, DANIELS 1988, DANIELS & BEKOFF 1989a), ce qui conforte DANIELS & BEKOFF (1989c) dans sa vision de la féralisation comme un processus comportemental ontogénétique, se produisant parfois au cours de la vie d'un individu. **Seuls trois chiens sur les 11 adultes étudiés par BOITANI et al. (sous presse) sont certainement nés dans la nature, tandis que les autres ont été recrutés dans les populations villageoises, passant d'un état errant à un état sauvage.** Le changement de statut peut dépendre de plusieurs causes naturelles et artificielles (Fig. 1) : un chien peut devenir errant en échappant au contrôle humain, en étant abandonné ou simplement en naissant d'une mère errante (BECK 1975). Un chien errant peut devenir sauvage lorsqu'il est forcé de quitter un environnement humain ou lorsqu'il est coopté ou simplement accepté par un groupe sauvage existant à proximité (DANIELS 1988 ; DANIELS & BEKOFF 1989a, 1989c), comme la majorité des membres du groupe étudié par BOITANI et al. (in press). Dans cette même étude, il a été constaté que certains chiens en liberté pouvaient présenter des comportements et des attitudes intermédiaires à ceux attendus sur la base des catégories proposées. Cela suggère que le changement de statut chez les chiens n'est pas toujours radical et abrupt, mais qu'il peut plutôt, en fonction des stimuli et des conditions locales, nécessiter une partie importante de la durée de vie d'un individu. Un changement dans les conditions locales peut forcer un chien à inverser ses tendances. Le retour en arrière (c'est-à-dire vers la catégorie « maison ») peut être observé lorsqu'un chien errant est adopté par des humains. L'étape suivante (c'est-à-dire de l'état sauvage à l'état errant ou même à l'état de propriétaire), bien que généralement improbable, a été observée par BOITANI et al. (sous presse), et plus récemment démontrée expérimentalement par l'un d'entre nous (P. CIUCCI non publié) en réhabilitant un chien sauvage à un statut domestique (dans les deux cas, il s'agit d'individus qui, bien que vivant comme des chiens sauvages, ne sont pas nés à l'état sauvage). Cependant, les preuves recueillies jusqu'à présent suggèrent que, lorsque les chiens sauvages vivent dans des unités socialement indépendantes (c'est-à-dire qu'ils sont socialement liés à d'autres chiens), et en l'absence d'interférence de la part des humains, il est très peu probable qu'ils reviennent sur leur statut (c'est-à-dire que le processus de féralisation est renforcé par l'arrivée de nouvelles générations). **De ce point de vue, notre définition des chiens sauvages (cf. BOITANI et al. sous presse) correspond au point de vue de DANIELS & BEKOFF (1989c) selon lequel la féralisation se produit par le**

développement d'une réaction de peur envers les humains et n'implique pas nécessairement une divergence génétique significative par rapport à leurs ancêtres domestiques.

Démographie et composition du groupe

Système social

Le système social typique des loups est une structure hiérarchique linéaire étendue à tous les membres de l'unité sociale (mâles et femelles), où les relations entre dominants et subordonnés sont régulées sur la base d'un comportement agonistique individuel (MECH 1970, ZIMEN 1982). La structure sociale du loup, où la dominance se traduit à la fois en termes de privilèges (par exemple, « l'ordre des coups de bec ») et d'initiatives (déplacements, chasse, défense du territoire, reproduction, etc.), semble permettre une intégration fonctionnelle plus importante entre les membres individuels que la simple agrégation de comportements individuels. Par exemple, le contrôle social de la reproduction (c'est-à-dire la reproduction différée, PACKARD et al. 1983) régule le nombre d'individus reproducteurs au sein du groupe et, en même temps, peut augmenter les chances de survie des petits grâce à la disponibilité d'adultes non reproducteurs (HARRINGTON et al. 1983).

Dans le cas des chiens sauvages, la structure sociale semble être essentiellement une agrégation de couples reproducteurs monogames et de leurs associés (petits et/ou subadultes des membres du couple). Le comportement agonistique, qui a été observé sous des formes ritualisées similaires à celles des loups (L. BOITANI et al. unpubl. data), ne semble pas s'étendre au niveau individuel et ne semble pas se traduire par une structure sociale supérieure (c'est-à-dire l'échelle hiérarchique des loups) qui inclut tous les individus et exerce des formes de contrôle social sur l'activité du groupe (par exemple, en matière de reproduction). Il n'est pas clair si l'absence d'une organisation sociale supérieure est liée à la nature, à l'intensité et à la fréquence des confrontations agonistiques entre individus dans les groupes de chiens sauvages, ou plutôt à l'absence chez le chien de la même susceptibilité sociale, en termes de comportement et de physiologie, qui semble être critique dans la socialité des loups, ou à tous ces éléments. En effet, dans le cas des chiens sauvages, le comportement social intraspécifique observé pourrait simplement refléter l'influence des contacts humains durant ses premières phases (SCOTT & FULLER 1965). Ceci est encore plus important chez les chiens vivant dans des conditions sauvages mais qui ont été recrutés dans les catégories des chiens domestiques et/ou des chiens errants. Si cela était vrai, on pourrait s'attendre à ce que les attitudes sociales des chiens sauvages ressemblent de plus en plus à celles des loups au fur et à mesure que le nombre de générations dans des conditions sauvages augmente. En outre, il convient d'examiner attentivement l'influence des différentes races sur le comportement social.

Unité sociale

Chez les canidés, les meutes sont des unités sociales qui chassent, élèvent les jeunes et protègent un territoire communautaire en tant que groupe stable (MECH 1970) ; leurs membres sont généralement des individus apparentés (BEKOFF et al. 1984).

Les loups, en particulier, vivent en meutes qui sont fondamentalement des **unités familiales** (MECH 1970, HABER 1977, PETERSON 1977) qui se forment lorsque deux adultes de sexe opposé se rencontrent sur un territoire vacant et se reproduisent (ROTHMAN & MECH 1979, FRITTS & MECH 1981). La formation et la persistance de la meute en tant

qu'unité fonctionnelle sont basées sur le lien social entre ses membres, ou ce qui a été appelé, en termes humains, une sorte de « lien affectif » (MECH 1970 : 46). Bien qu'il y ait aussi des cas de meutes « non familiales » rapportés dans la nature, toutes ont en commun un couple mâle-femelle (MECH & NELSON 1990).

Les chiens sauvages en Italie ont montré des caractéristiques de la meute de loups seulement dans une mesure limitée et, plus particulièrement, les membres de la même unité sociale n'étaient généralement pas liés (BOITANI et al. in press), comme dans la plupart des cas de chiens errants et sauvages étudiés ailleurs (SCOTT & CAUSEY 1973 ; NESBITT 1975 ; CAUSEY & CUDE 1980 ; BERMAN & DUNBAR 1983 ; DANIELS & BEKOFF 1989a, 1989b). Cependant, même si l'ensemble de l'unité sociale était centré sur des couples reproducteurs stables, les types d'association et de liens sociaux entre les chiens sauvages ne reflétaient pas les règles précises de la vie en meute, telles qu'elles sont connues pour d'autres canidés (KLEIMAN & EISENBERG 1973, BEKOFF et al. 1984, GITTLEMAN 1989). Par conséquent, nous proposons le terme « groupe » comme étant plus approprié pour désigner l'unité sociale des chiens sauvages plutôt que la meute.

Taille des groupes et densité

La taille des groupes était de 2-5 individus chez SCOTT & CAUSEY (1973) et de 2-6 individus dans 14 groupes chez CAUSEY & CUDE (1980), tous deux en Alabama. DANIELS & BEKOFF (1989b) rapportent 2-4 animaux par meute dans leur population férale en Arizona. NESBITT (1975), dans son étude de 5 ans sur les chiens sauvages dans l'Illinois, a trouvé une taille moyenne de groupe de 5-6 animaux. BOITANI & RACANA (1984) rapportent également des chiens sauvages en Basilicata (sud de l'Italie) vus principalement par paires. BOITANI et al. (sous presse) ont trouvé des groupes de 3 à 6 adultes. Les études sur les chiens sauvages en milieu urbain rapportent que la majorité des animaux sont vus seuls ou par paires (BECK 1975, BERMAN & DUNBAR 1983, DANIELS 1983a, HIRATA et al. 1986, DANIELS & BEKOFF 1989b, MACDONALD & CARR sous presse). Il est possible que la taille plus petite des groupes dans les zones urbaines et rurales soit due au faible avantage conféré à la vie en groupe lorsque les ressources alimentaires sont rares (BECK 1973, DANIELS & BEKOFF 1989b), ou, alternativement, au fait que dans les zones urbaines les ressources alimentaires sont abondantes et que la « chasse » coopérative n'est pas un avantage (BERMAN & DUNBAR 1983). Malheureusement, aucune de ces considérations n'est étayée par des estimations précises des ressources alimentaires, tant en termes spatiaux que temporels.

La taille des meutes de loups est très variable, allant généralement de 2 à 15 individus par meute en hiver (MECH 1986), et des meutes allant jusqu'à 36 individus ont été signalées en Alaska (RAUSCH 1967). Cependant, la taille moyenne des meutes dans différentes régions semble être de sept individus ou moins (MECH 1970). Bien que des informations concernant la dynamique des meutes chez les loups aient été obtenues à la fois en captivité et dans la nature (par exemple ZIMEN 1982 ; MECH 1977a, 1986), les facteurs par lesquels la taille des meutes est régulée n'ont pas été clairement définis. La taille de la meute est fonction de la mortalité et des taux de recrutement, ainsi que du temps de dispersion des membres de la meute (PACKARD & MECH 1980). Cependant, le facteur ultime et le plus important affectant la taille de la meute semble être l'abondance des proies, puisque les changements dans la disponibilité des proies correspondent à des changements proportionnels dans la

taille de la meute : MECH (1977a) a rapporté une diminution de la taille moyenne des meutes (au milieu de l'hiver) de 5,7-8,6 à 3,7 pendant une période de déclin du cerf dans le Minnesota, et MESSIER (1985) a rapporté une taille moyenne des meutes de 5,7 et 3,7, respectivement dans des zones de forte et de faible densité de proies au Québec. **La taille des meutes n'est pas stationnaire toute l'année (MECH 1977a, 1986), et des fluctuations importantes (jusqu'à 12%) ont été observées de décembre à mars dans les zones de faible densité de proies (MESSIER 1985).**

La composition des groupes de chiens sauvages a été jugée plutôt stable par BOITANI et al. (sous presse), bien qu'en l'absence de tout mécanisme de régulation intrinsèque apparent. Au cours de la période 1984-1987, tous les événements réduisant ou augmentant le nombre de groupes se sont avérés être liés à des facteurs externes (persécution humaine et disponibilité de chiens errants), et sans aucune valeur adaptative prévisible. Tous les décès d'individus sexuellement matures étaient accidentels et causés par l'interférence humaine, tandis que les nouveaux-nés issus de parents sauvages ne contribuaient pratiquement pas à la stabilité du groupe à long terme. Ce n'est qu'en recrutant de nouveaux membres dans la population errante du village que le groupe féral a pu maintenir sa taille : à la fin de l'étude, tous les chiens du groupe, à l'exception d'un seul, étaient d'origine errante. **La rupture accidentelle du couple reproducteur semble essentielle pour déclencher le mécanisme de recrutement : lorsqu'un adulte lié par un couple est mort, l'adulte resté seul a réussi à coopter un individu sexuellement mature du sexe opposé.** Ce nouveau membre est à son tour socialement accepté par l'ensemble du groupe. Les périodes de reproduction chez les canidés s'accompagnent d'interactions sociales étendues qui, à leur tour, peuvent contribuer à renforcer les liens de couple (KLEIMAN & EISENBERG 1973). Bien que ces spéculations soient prometteuses, elles ne prévoient aucun mécanisme d'autorégulation de la taille du groupe et sont affaiblies par le manque de données sur les réponses comportementales des individus du groupe aux tentatives des chiens externes d'approcher et de rejoindre le groupe.

La quantité et la distribution des ressources alimentaires sont souvent considérées comme des causes primaires des groupes sociaux et des déterminants de la taille des groupes (MACDONALD 1983, VON SCHANTZ 1984, MACDONALD & CARR 1989). BOITANI et al. (sous presse) ont discuté du rôle des décharges de leur zone d'étude, qui fournissaient un surplus de nourriture pendant toutes les saisons : la taille des groupes était alors davantage liée à des facteurs sociaux qu'à des facteurs écologiques. **Il est intéressant de noter que la philopatrie marqué de ces chiens répondrait aux prémisses générales de la Territory Inheritance Hypothesis (LINDSTROM 1986) : cette hypothèse sur l'évolution de la vie en groupe chez les carnivores donne une plus grande importance à l'attachement des individus aux territoires des parents, et prédit une taille de groupe optimale qui correspond aux résultats obtenus par BOITANI et al. (sous presse).** Les mêmes auteurs, cependant, n'ont pas rapporté de mesures différentielles de la condition physique des sous-adultes philopatriques par rapport aux disperseurs, ce qui est essentiel pour évaluer la thèse de LINDSTROM. L'écologie des chiens sauvages doit faire l'objet de recherches plus approfondies et à plus long terme afin d'être raisonnablement testée par rapport à ces généralisations théoriques. En outre, nous pensons que les analyses théoriques des stratégies évolutives des canidés (BEKOFF et al. 1984) sont d'une valeur limitée lorsqu'elles sont effectuées sur des animaux qui ont vécu sous des pressions de sélection artificielles et naturelles.

Il semble raisonnable de supposer que le manque de structure sociale et de liens sociaux, typique de la meute de loups, pose une limite supérieure au nombre de chiens féral qui peuvent effectivement coopérer en tant qu'unité fonctionnelle (dans la chasse, la défense du territoire, les soins à la progéniture, etc.). Ceci pourrait en partie expliquer la taille plus petite des groupes de chiens féral (SCOTT & CAUSEY 1973, NESBITT 1975, CAUSEY & CUDE 1980, DANIELS & BEKOFF 1989*b*, BOITANI et al. in press) par rapport aux meutes de loups. **Cependant, la situation semble obscurcie en Italie où, pour les loups comme pour les chiens sauvages, même si c'est à un degré différent, la persécution et l'interférence humaine est peut-être le facteur le plus important (et imprévisible) affectant, directement et indirectement, la démographie de la meute et du groupe.** Ceci pourrait également expliquer les valeurs de densité plus faibles observées pour les loups en Italie (1,25/100 km², ZIMEN & BOITANI 1975) et en Espagne (1,5-2/100 km², VILA et al. 1993) par rapport à celles observées aux mêmes latitudes en Amérique du Nord, même pendant les périodes de déclin de la population (3,4/100 km², MECH 1986). Une estimation prudente de la densité des chiens sauvages étudiés par BOITANI et al. (sous presse) grâce à des recherches intensives sur le terrain est de 1,3-2,0 chiens sauvages/100 km², ce qui semble plus proche de la densité des loups en Italie (ZIMEN & BOITANI 1975). Ceci pourrait suggérer que les groupes de chiens sauvages dans les Abruzzes ont tendance à être régulés par les mêmes facteurs écologiques (y compris la persécution humaine) qui opèrent sur les loups, bien que par des mécanismes très différents (voir BOITANI et al. sous presse).

A l'inverse, les densités de loups en Amérique du Nord semblent être régulées essentiellement par la disponibilité de la biomasse d'ongulés (KEITH 1983) qui, par le biais du comportement social des loups, a un effet sur leurs réponses numériques et fonctionnelles.

Reproduction et cycle de vie

Reproduction

Chez les chiens sauvages, BOITANI et al. (sous presse) ont trouvé une moyenne de 7,3 mois (plage de 6,5 à 10 mois) entre les œstrus. Comme 50% des naissances ont eu lieu pendant la période février-mai, ils indiquent une augmentation de la reproduction au printemps, alors que les autres étaient dispersées pendant le reste de l'année. Bien que la concentration printanière soit significative, il n'a pas encore été possible de déterminer une réelle synchronisation de la reproduction entre les femelles. MACDONALD & CARR (sous presse) rapportent une reproduction beaucoup plus synchronisée chez leurs chiens et réfèrent cela à une période de stabilité du groupe : cette hypothèse est cohérente avec les données de BOITANI et al. (sous presse), et elle mérite une observation plus poussée. Une augmentation de la consanguinité au printemps et à l'automne a été rapportée par GIPSON (1972) et suggérée comme possible par DANIELS & BEKOFF (1989*b*). Le moment de l'année où la reproduction a lieu a une valeur adaptative critique, en termes de taux de survie des petits, et les canidés sauvages en Italie donnent généralement naissance en avril (*Vulpes vulpes*) et en avril-mai (*Canis lupus*) (BOITANI 1981). A cet égard, il est cependant peu probable que la concentration observée au printemps des cycles œstraux chez les chiens sauvages puisse indiquer une stratégie de convergence, même à un degré très précoce, avec d'autres canidés sauvages. La durée de vie et la faible viabilité de la population de chiens ne laisseraient pas suffisamment de temps pour qu'une stratégie soit mise en place avec succès. Cela pourrait plutôt représenter le vestige d'une condition ancestrale, c'est-à-dire le potentiel physiologique de synchroniser les rythmes de reproduction endogènes au cycle de la

photopériode, comme on peut le déduire des loups (SEAL & MECH 1983, SEAL et al. 1987) et des chiens de chasse du Cap (CUNNINGHAM 1905). D'autre part, le manque de synchronisation entre les femelles reproductrices du groupe étudié (BOITANI et al. in press), ainsi que la distribution occasionnelle tout au long de l'année des cycles d'œstrus de la progéniture, pourraient être l'expression de modifications des traits reproductifs ancestraux dues à la sélection artificielle : la perte de sensibilité à un contrôle social de la reproduction et une échappatoire à la synchronisation avec la photopériode (PACKARD et al. 1985).

Bien qu'il y ait des cas où deux portées ont été élevées avec succès dans la même meute de loups (MURIE 1944, VAN BALLEMBERGHE 1983, MECH & NELSON 1989), la restriction de la reproduction à une seule femelle dominante semble être la règle générale (par exemple RABB et al. 1967, MECH 1970, ZIMEN 1976, PACKARD & MECH 1980, HARRINGTON et al. 1982), et elle est réalisée par une reproduction différée des subordonnés (PACKARD et al. 1983, 1985). Dans le groupe de chiens sauvages étudié en Italie (BOITANI et al. sous presse), aucune indication n'a été recueillie sur une quelconque forme de contrôle social sur le comportement sexuel des adultes (subordonnés). Toutes les femelles se sont reproduites, donnant au groupe son plein potentiel d'augmentation démographique.

Mise bas et soins parentaux

Un seul cas de division du groupe a été observé par BOITANI et al. (sous presse) lorsque la mise bas et l'élevage des petits par l'une des femelles de chiens sauvages ont duré plus de 5 mois. Dans toutes les autres activités de mise bas, les femelles ont toujours élevé leurs petits sans aucun soin ou menace de la part des autres membres du groupe, et ont situé leurs tanières à l'intérieur ou à proximité des zones centrales traditionnelles du groupe. Les femelles qui mettent bas passent la plupart du temps dans leur tanière, avec des visites fréquentes aux sources d'alimentation les plus proches. Les femelles qui élevaient leur progéniture à l'intérieur du domaine vital traditionnel du groupe recevaient souvent la visite d'autres membres du groupe, bien qu'il n'y ait aucune indication d'une prise en charge commune des portées (BOITANI et al. sous presse). Les petits au cours de leurs premières semaines de vie étaient souvent laissés sans surveillance à la tanière pendant que la mère se nourrissait, ce qui pourrait expliquer un taux important de mortalité infantile due à la prédation (BOITANI et al. sous presse). DANIELS (1988) et DANIELS & BEKOFF (1989*b*) ont rapporté que les chiens sauvages mettaient bas et élevaient leurs petits à l'écart du groupe. La séparation du groupe pendant la mise bas a été suggérée comme une stratégie adaptative pour les canidés vivant en meute, comme un moyen de réduire le fardeau des soins parentaux pour la meute, et de réduire les menaces d'infanticide par la femelle dominante (DANIELS & BEKOFF 1989*b*) ; d'autre part, la participation du groupe à l'élevage est adaptative pour les raisons opposées, c'est à dire qu'elle soulage la femelle du fardeau des soins parentaux et de l'infanticide par la femelle dominante (DANIELS & BEKOFF 1989*b*). D'autre part, la participation du groupe à l'élevage est adaptative pour les raisons opposées, c'est-à-dire qu'elle soulage la femelle du fardeau de s'occuper seule de ses petits et qu'elle offre une meilleure protection aux jeunes contre les autres prédateurs (KLEIMAN & EISENBERG 1973). En l'absence d'une pression sélective en faveur de la division de la meute, la mise bas à l'intérieur du territoire du groupe augmente la protection contre les intrus et les prédateurs potentiels.

Chez les loups, les tanières sont généralement situées sur le territoire de la meute (LOWHEAD 1983, CIUCCI & MECH 1992) et tous les mouvements de la meute pendant les périodes de mise bas sont influencés par l'emplacement de la tanière où les adultes et les yearlings reviennent périodiquement pour régurgiter et s'occuper des petits (MURIE 1944, MECH 1970, CARBYN 1974, VAN BALLEMBERGHE et al. 1975, HARRINGTON & MECH 1982). Chez les loups, le rôle des **auxiliaires** (adultes non reproducteurs et jeunes d'un an) dans l'élevage communautaire de la progéniture des parents a été récemment interprété en termes de sélection individuelle (PACKARD & MECH 1980, HARRINGTON & MECH 1982, HARRINGTON et al. 1983) où, plutôt qu'une forme d'altruisme, il est considéré comme faisant partie de la stratégie reproductive optimale des individus qui reportent temporairement la reproduction (PACKARD et al. 1983).

Chez les chiens sauvages, l'élevage des chiots sans assistance masculine pourrait être dû au processus de domestication, où les humains ont fourni une assistance. Ceci pourrait également expliquer le manque apparent d'auxiliaires de tout sexe dans les groupes de chiens sauvages, même si c'est surtout l'absence de reproduction différée chez les adultes, c'est-à-dire l'absence de contrôle social sur le comportement sexuel des subordonnés (PACKARD et al. 1985), qui semble affecter la disponibilité d'auxiliaires potentiels.

Taille de la portée et survie des petits

On sait que les chiens peuvent avoir des portées allant jusqu'à 17, bien qu'un maximum de 10 soit la fourchette la plus habituelle (KLEIMAN 1968, KLEIMAN & EISENBERG 1973). Pour les chiens sauvages, une portée de cinq et un total de huit pour deux autres portées ont été rapportés par NESBITT (1975), et DANIELS & BEKOFF (1989*b*) rapportent un total de 10 chiots pour deux portées. Cependant, les estimations de la taille des portées reposent sur les premières observations des petits, qui se produisent rarement avant qu'ils ne soient mobiles (2-4 semaines), lorsque la mortalité natale et post-natale peut déjà avoir contribué à des estimations plus basses. BOITANI et al. (sous presse) rapportent une **taille moyenne de portée** plus faible (3,63 chiots/portée, $n = 11$) que celle précédemment rapportée pour les chiens sauvages ailleurs, et également plus faible que le **chiffre** (5,5 chiots/portée, $n = 17$) obtenu par MACDONALD & CARR (sous presse) dans la même zone d'étude pour une période et une composition de groupe différentes. En plus de facteurs tels que l'état nutritionnel des chiennes, l'occurrence d'épizooties et de compétition entre les chiots, et la prédation, les différentes valeurs de taille de portée pourraient s'expliquer par la grande variabilité de la fécondité liée à l'âge dans les différentes races, ainsi que par les différentes structures d'âge des groupes étudiés.

La taille moyenne des portées de loups dans la nature varie de 4,0 à 6,5 (MECH 1970), les estimations étant principalement basées sur la première observation des portées après la mise bas, comme pour les chiens. En se basant sur le comptage des tétines actives des femelles en lactation et sur l'observation des petits au milieu de l'été et en hiver, MECH (1977*a*) a rapporté une taille moyenne des portées de 3,0 à 3,4 petits par portée, liant cette estimation inférieure à la moyenne au stress nutritionnel considérable auquel la population était confrontée. On ne sait toujours pas si la disponibilité de nourriture affecte les taux de natalité des femelles reproductrices ou plutôt les taux de survie des petits pendant la période post-natale précoce, ou les deux.

Les taux de survie des louveteaux sont généralement faibles dans des conditions de **malnutrition** (MECH 1970, VAN BALLEMBERGHE & MECH 1975, SEAL et al. 1975) et semblent corrélés positivement avec le nombre **d'auxiliaires** au sein du groupe (HARRINGTON et al. 1983). Les taux de survie sont généralement faibles chez les chiens sauvages par rapport aux loups : BOITANI et al. (sous presse) ont trouvé que sur 40 chiots, 28 (70%) sont morts dans les 70 jours suivant la naissance, 9 (22,5%) dans les 120 jours, 1 (2,5%) dans l'année et seulement 2 (5%) ont survécu à l'âge d'un an. Ces valeurs sont comparables à celles trouvées par NESBITT (1975), SCOTT & CAUSEY (1973), DANIELS & BEKOFF (1989*b*), MACDONALD & CARR (sous presse). Le faible taux de survie à l'âge de 4 mois (7,5%) constaté par BOITANI et al. (in press) indique clairement que la majorité de la mortalité survient au cours de cette période d'indépendance précoce et qu'elle peut être due à quatre facteurs pertinents pour l'objet de cet article : **a**) en l'absence d'aide communautaire, les petits sont souvent laissés à la tanière sans surveillance, ce qui augmente les risques de prédation ; **b**) à partir de 6-8 semaines d'âge, les petits commencent à explorer, sans la surveillance d'un adulte, des portions de plus en plus grandes du territoire autour de la tanière, ce qui, là encore, augmente les risques de prédation ; **c**) lorsque leur mère entre dans son nouveau cycle d'œstrus, il est très probable qu'elle diminue son intérêt pour sa progéniture, et **d**) **les cycles de reproduction irréguliers qui ont lieu deux fois par an font que de nombreuses portées naissent pendant des périodes de mauvais temps**. Ainsi, bien que la mortalité précoce mérite une étude plus approfondie, la faible efficacité de la reproduction chez les chiens sauvages semble être principalement affectée par deux aspects importants de leur biologie de reproduction : **(i)** l'environnement social du groupe qui ne fournit pas d'auxiliaires pour le soin commun de la progéniture, et **(ii)** la physiologie de la reproduction des femelles en termes de nombre et de calendrier de leurs cycles d'œstrus. De telles conditions, lorsqu'elles sont transférées dans un environnement naturel, déterminent des taux élevés d'échec de la reproduction et de mortalité des descendants et des jeunes.

D'un point de vue démographique, les taux de survie de seulement 5% à un an d'âge contribuent à comprendre pourquoi les chiens en liberté ne sont pas capables de maintenir leur niveau de population. Ceci a déjà été souligné par des études sur les chiens urbains (BECK 1973, DANIELS 1983*a*) et a été laissé sans réponse par DANIELS & BEKOFF (1989*b*) pour les chiens sauvages en Arizona. Dans la zone étudiée par BOITANI et al. (sous presse), le groupe de chiens sauvages n'aurait pas pu maintenir le niveau de population observé sans un recrutement continu de nouveaux membres du groupe venant de l'extérieur (c'est-à-dire des chiens en liberté et des chiens errants).

Sexe ratio

Une composante essentielle de l'ensemble des paramètres contribuant à l'équilibre démographique négatif observé par BOITANI et al. (sous presse) chez les chiens sauvages est le sex-ratio **déséquilibré**. Les populations de chiens urbaines et rurales/suburbaines présentent généralement un sex-ratio déséquilibré pour les mâles, allant de 1,6:1 à 5:1 en faveur des mâles (BECK 1973, DANIELS 1983*a*, BOITANI & RACANA 1984, DANIELS & BEKOFF 1989*b*, WHO 1988). MACDONALD & CARR (sous presse) ont trouvé des rapports de 4:1 et 2,6:1 en faveur des mâles dans les villages de la même zone d'étude Italienne où BOITANI et al. (sous presse) ont rapporté un sex-ratio de 2:1 à 1,5:1 (composition du groupe à différents stades, et en ne considérant que les membres adultes du groupe) en faveur des femelles. Les raisons possibles de ces résultats ont déjà été discutées

(BECK 1973, DANIELS & BEKOFF 1989*b*) : le sex-ratio des chiens urbains résulte de la sélection directe des mâles comme animaux de compagnie et de l'élimination sélective des femelles de la population, soit temporairement pour éviter des gestations non désirées, soit de façon permanente en les tuant comme nouveau-nés. Cependant, un taux de mortalité différentiel pour les deux sexes n'est pas susceptible de se produire en dehors d'une interférence artificielle de l'homme. DANIELS & BEKOFF (1989*b*) ont également rapporté un sex-ratio de 3,5:1 en faveur des femelles dans une population de chiens sauvages en Arizona, dans une zone adjacente aux zones urbaines précédemment citées : ils ont expliqué ce résultat en suggérant qu'une source importante de chiens sauvages était l'abandon de femelles retirées des zones urbaines et rurales. Cette explication semblait la seule logique, bien que faible, puisqu'aucune preuve n'a pu être obtenue sur le sex-ratio déséquilibré des nouveau-nés ou sur la différence de survie entre les sexes.

Ces résultats sont encore plus difficiles à discuter si l'on considère que la composition globale de la portée a été trouvée par BOITANI et al. (sous presse), fortement biaisée en faveur des mâles (3,2:1). Chez les loups, MECH (1975) a constaté que le sex-ratio des petits était biaisé en faveur des mâles dans des conditions de nutrition marginale ou de compétition alimentaire intense entre adultes, ce qui suggère que cela pourrait contribuer au processus de régulation de la population. Alors que le sex-ratio des portées de chiens en faveur des mâles pourrait suggérer le maintien chez les chiens sauvages d'un mécanisme physiologique similaire, bien qu'inconnu (MECH 1975), les taux de survie plus élevés des femelles semblent être la seule explication lorsque le sex-ratio des portées est comparé au sex-ratio des adultes : cela pourrait être lié **a**) à une tendance plus forte des louveteaux mâles à explorer les zones entourant le site de la tanière, et **b**) à des soins maternels différentiels pour les louveteaux de sexe différent. Des recherches supplémentaires sont nécessaires sur la relation entre les taux de survie des deux sexes et l'état nutritionnel, les tendances à la philopatrie et les soins maternels.

Modèles d'utilisation de l'espace

Domaine vital

L'utilisation de l'espace chez les chiens sauvages n'est pas différente de celle de la plupart des autres canidés sauvages, en ce sens que pour leurs activités de l'histoire de la vie, ils utilisent des zones définies et traditionnelles (domaine vital) qui, à un degré, une intensité et une variabilité variables, ont tendance à être défendues contre les intrus (c'est-à-dire le territoire) (SCOTT & CAUSEY 1973, CAUSEY & CUDE 1980, GIPSON 1983, DANIELS & BEKOFF 1989*a*, BOITANI et al. sous presse). En plus des différents facteurs environnementaux qui déterminent la taille et la configuration du domaine vital, les activités humaines peuvent jouer un rôle important en affectant les réponses biologiques des canidés (KLEIMAN & BRADY 1978), et des chiens en particulier.

A l'intérieur d'un domaine vital de 57,8 km², BOITANI et al. (sous presse) ont trouvé que le groupe de chiens utilisait de plus petites portions à la fois, déplaçant les zones centrales en réponse à plusieurs facteurs : la découverte de nouvelles ressources alimentaires (c'est-à-dire une grande charogne de bétail), la perturbation par la présence humaine, les activités de mise bas, les schémas d'utilisation spatiale précédents des chiens nouvellement recrutés, la fluctuation imprévisible de la disponibilité de la nourriture dans les décharges, l'interférence possible des loups. Ces facteurs n'avaient pas de prévisibilité saisonnière et ils sont apparus de façon aléatoire dans l'histoire du groupe. DANIELS & BEKOFF (1989*a*) ont rapporté

des variations saisonnières liées à la présence de petits dépendants pour l'un des deux groupes étudiés, alors que l'autre n'a montré aucun changement dans son utilisation de la zone centrale. Des besoins énergétiques différents ont été suggérés comme une raison possible du comportement des deux groupes (DANIELS & BEKOFF 1989a). SCOTT & CAUSEY (1973) ont également constaté une modification des aires centrales en fonction de la présence de petits.

La **dérive** des aires de répartition a été constatée chez les renards urbains comme conséquence de l'instabilité sociale entraînée par des changements brusques de la structure de la population et de la disponibilité de la nourriture (DONCASTER & MACDONALD 1991). BOITANI et al. (sous presse) suggèrent que la dérive des aires de répartition saisonnières reflète non seulement les changements environnementaux directs, mais aussi l'influence de la connaissance antérieure de la zone par un nouveau membre du groupe. Le changement aléatoire des aires centrales s'est maintenu à l'intérieur de trois aires principales alternatives et à l'intérieur des mêmes limites à long terme, ce qui indique qu'une tradition d'utilisation de l'aire a empêché des mouvements plus aléatoires.

Les estimations du domaine vital peuvent donner des résultats très différents en raison des méthodes adoptées, et ceci doit être pris en compte lors de l'interprétation des données de différentes études (MACDONALD et al. 1980). En outre, les techniques de télémétrie produisent des ensembles de données difficilement comparables avec d'autres types d'informations (observation visuelle, traces dans la neige, etc.) pour évaluer l'étendue de l'aire de répartition et l'utilisation de l'habitat. Ces considérations pourraient expliquer une grande partie de la variabilité de la taille des aires de répartition rapportée jusqu'à présent pour les chiens sauvages (voir BOITANI et al. sous presse, pour une vue d'ensemble). Limitée aux études de radio-télémétrie, la taille des domaines vitaux des chiens sauvages varie de 4,44-10,4 km² pour trois groupes différents dans le centre-est de l'Alabama (SCOTT & CAUSEY 1973), à 18,72 km² en Alabama (CAUSEY & CUDE 1980) et 70 km² en Alaska (GIPSON 1983). BOITANI et al. (sous presse) ont discuté des facteurs supposés jouer un rôle significatif dans la détermination de la taille du domaine vital, à savoir les distances relatives des tanières, des décharges et des sites de repos (refuge), qui sont largement indépendants de la taille du groupe.

On rapporte que les chiens urbains et suburbains ont des territoires beaucoup plus petits (de 2-11 à 61 ha) (BECK 1973, FOX et al. 1975, DANIELS 1983a, BERMAN & DUNBAR 1983, SANTAMARIA et al. 1990). La disponibilité de la nourriture, la petite taille des groupes et la réduction des contacts sociaux sont probablement les facteurs déterminants d'un tel comportement, confirmant le mécanisme suggéré pour les données relatives aux chiens sauvages.

La taille moyenne des territoires des loups peut varier de 78 km², dans les régions où les loups chassent principalement le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (FULLER 1989), à 2,541 km² à des latitudes plus élevées où l'original (*Alces alces*) et le caribou (*Rangifer tarandus*) sont les principales proies (BALLARD et al. 1987). Une grande partie de la variation observée dans la taille du territoire a été interprétée comme dépendant de plusieurs facteurs parmi lesquels les plus pertinents semblent être la taille de la meute (PETERSON et al. 1984, MESSIER 1985, BALLARD et al. 1987), la densité des proies (MESSIER 1985), et la densité

de la population de loups (FRITTS & MECH 1981). L'influence de tous ces facteurs sur la taille du territoire semble également dépendre du niveau d'exploitation humaine des populations locales de loups (PETERSON et al. 1984, BALLARD et al. 1987). Des changements dans l'utilisation des parties internes des territoires des loups ont été rapportés : en été, en raison de la présence des louveteaux à la tanière et aux sites de rendez-vous, et en hiver pour augmenter l'efficacité de l'exploitation des proies (FRITTS & MECH 1981, MESSIER 1985). Il semble donc raisonnable de supposer que la **flexibilité** observée dans l'utilisation de l'espace par les chiens sauvages pourrait être en grande partie la même stratégie que celle de leurs ancêtres sauvages où, en fonction des conditions locales, l'utilisation du territoire tend à optimiser l'utilisation des ressources et la survie. En fait, dans la même région où les chiens sauvages ont été étudiés par BOITANI et al. (sous presse), les loups radio-pistés ont montré un modèle similaire d'utilisation du territoire (CIUCCI 1994).

Territorialité

Le comportement territorial des chiens sauvages a été observé par BOITANI et al. (sous presse) de manière plus cohérente que ce qui avait été rapporté précédemment (SCOTT & FULLER 1965, BEKOFF 1979, DANIELS & BEKOFF 1989a, BERMAN & DUNBAR 1983, BOITANI & RACANA 1984), car il a été observé non seulement à proximité des tanières, mais dans l'ensemble des zones centrales et pendant toute l'année ; ce schéma est également rapporté par MACDONALD & CARR (sous presse) pour la même zone. La défense territoriale a pu être déduite de l'observation des rencontres directes (poursuite et/ou affrontement d'intrus spécifiques), de l'annonce vocale (aboïement) et de l'absence, pendant la durée de l'étude, d'autres groupes stables de chiens sur le même territoire. Bien qu'il y ait eu des signes d'activités de marquage olfactif, aucune tentative n'a été faite pour clarifier le rôle de ce marquage dans le maintien du territoire, comme cela a été fait pour les loups (PETERS & MECH 1975, ROTHMAN & MECH 1979).

La fréquence plus élevée des comportements territoriaux rapportée par BOITANI et al. (in press) pourrait être liée à un niveau plus élevé d'intégration au sein du groupe, à un degré plus élevé d'isolement par rapport aux autres chiens, et au fait que les ressources alimentaires sont concentrées principalement dans des parcelles localisées au niveau des décharges. De plus, le chevauchement partiel avec deux territoires de meutes de loups dans la même zone d'étude peut avoir augmenté la vigilance générale et le comportement territorial des chiens. En outre, l'influence de la race sur le comportement territorial doit être envisagée, car il est probable que le degré de territorialité observé reflète en partie les traits typiques du chien de Maremme, l'un des types dominants dans l'histoire de l'élevage du groupe féral.

Bien qu'en l'absence de toute preuve de compétition directe entre les chiens sauvages et les loups (à part un chien très probablement tué par les loups), le chevauchement partiel des territoires et la niche presque identique qu'ils partagent en Italie centrale (BOITANI 1983) rendent la compétition pour la nourriture et l'espace très probable. Ainsi, la présence de loups pourrait avoir été un élément important dans la formation du domaine vital des chiens, et dans la détermination de sa localisation et de son maintien. Le fait que les zones centrales des chiens soient plus proches des établissements humains que celles des loups et qu'elles soient situées dans l'interstice entre deux territoires de loups voisins (CIUCCI 1987, BOITANI et al. sous presse), pourrait indiquer que le groupe de chiens n'était pas suffisamment en compétition pour réussir indépendamment de la présence de l'homme.

Le comportement territorial chez les loups a été étudié (e.g., PETERS & MECH 1975, HARRINGTON & MECH 1979), lié à la densité intraspécifique et à l'abondance des proies (e.g., MECH 1977*a*, 1986), et interprété comme un mécanisme de régulation de la population (PACKARD & MECH 1980). Bien que la cause immédiate du comportement territorial puisse être similaire chez les chiens et les loups (c'est-à-dire la défense des ressources à l'intérieur du territoire), il semble peu probable que chez les chiens sauvages il puisse fonctionner comme un mécanisme de régulation de la population ; en fait, pour que cela soit vrai, on s'attendrait à ce que les populations de chiens sauvages semblent s'auto-entretenir sur le plan de la reproduction et que leurs comportements sexuels au sein du groupe soient sensibles au contrôle social (PACKARD & MECH 1980). Cependant, ces deux conditions n'ont pas été remplies dans le groupe étudié par BOITANI et al. (In press). Il serait intrigant d'étudier plus avant l'évolution des schémas et des mécanismes territoriaux chez les chiens sauvages, en recherchant les règles qui minimisent les rencontres entre groupes, typiques des populations de loups saturées (par exemple, PETERS & MECH 1975, HARRINGTON & MECH 1979). Cela contribuerait à notre compréhension de l'évolution du marquage olfactif et des comportements vocaux, et du rôle que joue la sélection naturelle et artificielle dans leur formation.

Modèles d'activité

Une tendance à l'activité nocturne et crépusculaire a été rapportée pour la première fois par BECK (1973) pour les chiens urbains : pendant les mois d'été, elle était principalement limitée à deux périodes, 07:00-10:00 p.m. et 05:00-08:00 p.m. Un modèle **bimodal** similaire de distribution de l'activité a été trouvé par BERMAN & DUNBAR (1983) pour les chiens de Berkeley, Californie. Un modèle **bimodal** similaire de distribution de l'activité a été trouvé par BERMAN & DUNBAR (1983) pour les chiens de Berkeley, Californie. HIRATA et al. (1986) ont rapporté que les chiens de plusieurs villes Japonaises étaient les plus actifs de 00h00 à 06h00 du matin. Le pic prédominant à l'aube avait déjà été observé chez des chiens ruraux en liberté en Virginie (PERRY & GILES 1971), tandis que la distribution **bimodale** a été confirmée par plusieurs études sur des chiens sauvages (SCOTT & CAUSEY 1973, CAUSEY & CUDE 1980, BOITANI & RACANA 1984, DANIELS & BEKOFF 1989*a*). NESBITT (1975), discutant de schémas temporels similaires, a suggéré que les chiens sauvages pouvaient être actifs et se déplacer toute la journée mais qu'ils se limitaient aux heures nocturnes et crépusculaires dans le but d'éviter les contacts humains. BOITANI et al. (sous presse) ont présenté des résultats similaires qui semblent confirmer l'hypothèse de NESBITT : lorsque la présence humaine était faible, une chienne se déplaçait principalement pendant la journée, alors qu'elle reprenait plus tard ses habitudes nocturnes lorsqu'elle visitait les décharges les plus « dangereuses » proches des villages. **Le fait d'éviter les humains peut expliquer les activités nocturnes, mais n'explique pas le modèle bimodal trouvé pour tous les chiens et pour toutes les saisons.** Neuf canidés sur 17 sont strictement nocturnes (cf. BEKOFF et al. 1981) ; des régimes d'activité bimodaux sont connus pour une grande variété de carnivores (*Vulpes fulva* : ABLES 1975 ; *Crocuta crocuta* : KRUK 1972 ; *Chrysocyon brachyurus* : DIETZ 1984) et ils constituent un modèle biologique commun. ASCHOFF (1966) l'a appelé « bigeminus pattern » et a suggéré qu'il s'agissait d'un trait comportemental inné, indépendant de toute pression environnementale. ASCHOFF (1966) a également souligné que ce deuxième pic (à l'aube) est généralement plus faible, ce qui n'est pas le cas dans l'étude de BOITANI et al. (sous presse), où les niveaux d'activité maximum ont toujours été observés à l'aube.

Les schémas d'activité des loups sont extrêmement influencés par les différentes conditions environnementales, y compris l'interférence humaine. L'activité des loups en Amérique du Nord a été étudiée principalement par observation directe et la plupart des données sont donc essentiellement limitées aux heures de clarté. Cependant, les données radio-téléométriques disponibles (KOLENOSKY & JOHNSTON 1967, BALLARD et al. 1991) et d'autres observations directes (MURIE 1944, JOSLIN 1966, BALLARD et al. 1991) tendent à confirmer le modèle d'activité nocturne des loups, les heures crépusculaires (aube et coucher du soleil) étant les périodes les plus probables d'arrivée et de départ des sites de tanière et de rendez-vous. Néanmoins, d'autres auteurs ont rapporté que les loups ont tendance à être actifs également pendant les heures diurnes et que cette proportion d'activité (déplacement, voyage, chasse) a tendance à être plus élevée pendant les mois d'hiver, ainsi qu'indirectement corrélée avec l'état nutritionnel des loups (MECH 1977*b*, PETERSON et al. 1984). Les études ouest-Européennes, basées sur des cycles de surveillance de 24 heures, décrivent l'activité des loups comme étant presque nulle pendant les heures de la journée, les loups étant principalement actifs du coucher du soleil à l'aube (BOITANI 1982, URIOS et al. 1993, VILA et al. 1993, CIUCCI 1994). En Espagne, une analyse de l'activité des loups a confirmé un modèle bimodal nocturne (URIOS et al. 1993, VILA et al. 1993), alors que dans les zones très peuplées d'Italie, l'activité nocturne était principalement unimodale, sans périodes de baisse d'activité pendant les heures de la nuit (CIUCCI 1994). Dans les zones de forte interférence anthropique, les pics d'activité à l'aube et au coucher du soleil augmenteraient les chances de rencontres entre loups et humains, en particulier là où les sites de refuge et d'alimentation des loups semblent être entrecoupés d'établissements humains (CIUCCI 1994).

Bien que les études actuelles sur les rythmes d'activité des chiens sauvages sur 24 heures soient essentiellement descriptives et que les corrélats environnementaux de l'activité (abondance de nourriture, interférences intra et interspécifiques, facteurs climatiques et physiologiques, etc.) méritent une étude plus approfondie, elles tendent à confirmer que la rythmicité innée des canidés n'a pas été altérée dans une large mesure par la sélection artificielle et que les rythmes d'activité des chiens sauvages peuvent simplement refléter la flexibilité de leurs ancêtres.

Sources de nourriture et prédation

La prédation potentielle sur la faune sauvage et le bétail a été à l'origine des études sur le chien sauvage : la presse populaire a longtemps accusé les chiens sauvages de prédation sur le cerf en Amérique du Nord et sur le bétail en Italie, bien qu'avec peu de preuves à l'appui (cf. BOITANI 1983, pour une brève revue sur la compétition entre les loups et les chiens). BOITANI et al. (sous presse) et SCOTT & CAUSEY (1973) n'ont trouvé aucune preuve de prédation sur le bétail. NESBITT (1975) n'a pas pu documenter un seul cas de déprédation du bétail au cours de son étude de 5 ans. Cette dernière situation ressemble à celle trouvée par BOITANI et al. (sous presse), où le bétail était en liberté dans la plus grande partie de la zone, mais où aucune interférence n'a jamais été observée. D'autre part, NESBITT (1975) a rapporté que des chiens de compagnie en liberté ont tué trois veaux dans cette zone au cours de son étude. Ceci est à comparer avec les dégâts importants causés par les chiens en liberté sur le bétail que l'un d'entre nous a pu documenter dans d'autres régions d'Italie (L. BOITANI unpubl.). Ainsi, certains éléments suggèrent que ce sont essentiellement les chiens libres et errants qui sont les principaux responsables de la déprédation du bétail, bien que des

recherches supplémentaires soient nécessaires à ce sujet. En ce qui concerne la prédation sur la faune sauvage, BOITANI et al. (sous presse) rapportent que le sanglier (*Sus scrofa*), le seul ongulé présent de manière significative dans la région, a rarement été trouvé dans les fèces des chiens et, jusqu'à présent, aucune preuve n'a été recueillie concernant la prédation sur des sangliers vivants. Toutes les recherches antérieures sur l'écologie alimentaire des chiens sauvages ont montré qu'ils avaient peu d'impact sur la faune sauvage (PERRY & GILES 1971, SCOTT & CAUSEY 1973, GIPSON & SEALANDER 1977, CAUSEY & CUDE 1980). Différentes chasses expérimentales avec des chiens marqués par radio et entraînés n'ont pas permis de prouver la réussite de la chasse au cerf (PROGULSKE & BASKETT 1958, CORBETT et al. 1971, SWEENEY et al. 1971, OLSON 1974). D'autre part, HAWKINS et al. (1970) et LOWRY & MACARTHUR (1978) ont rapporté un petit pourcentage de chasse réussie dans l'Illinois et dans l'Idaho, respectivement. Plus important encore, DENNEY (1974) au Colorado et GAVITT et al. (1974) en Virginie ont rapporté que des cerfs avaient été tués par des chiens sauvages. Comme pour le bétail, ces résultats apparemment contradictoires s'expliquent probablement mieux par les conditions locales en termes de présence de ressources alimentaires **alternatives** (et leur stabilité et prévisibilité), la taille du groupe de chiens et les types de races, la tradition de recherche de nourriture, les techniques d'élevage du bétail, la distribution et la densité de la faune sauvage, et le niveau de persécution humaine. Il semble raisonnable de supposer que tous ces facteurs modulent d'une manière ou d'une autre la propension des chiens à la prédation, qui dépend aussi fortement de l'attitude des races dominantes dans le groupe (c'est-à-dire un effet de la sélection artificielle). D'autres facteurs occasionnels, tels que l'expérience antérieure de certains individus du groupe, peuvent influencer les habitudes alimentaires de l'ensemble du groupe (tradition culturelle) : l'exposition à la proie, les essais de prédation réussis et la transmission culturelle sont des éléments importants dans la détermination des techniques de chasse, des attitudes et des préférences en matière de types de proies.

SCOTT & CAUSEY (1973) et BOITANI et al. (sous presse) ont rapporté des poursuites brèves, apparemment non coordonnées et infructueuses pendant lesquelles les chiens aboyaient constamment : on peut supposer que les tendances prédatrices d'un groupe de chiens sauvages sont diminuées à long terme par des tentatives infructueuses dues à l'absence d'une technique de chasse coordonnée et efficace. Si cela était vrai, on pourrait s'attendre à ce que, en présence d'autres sources de nourriture, les groupes de chiens aient un régime alimentaire plus flexible et incorporent dans leur régime des éléments plus faciles à attraper par des individus isolés. Alternativement, leur régime alimentaire pourrait simplement être plus stable et prévisible. C'est ce qu'ont rapporté plusieurs auteurs qui ont constaté que les chiens sauvages chassent et se nourrissent de rongeurs, de lapins et d'autres petits gibiers, bien que les détails ne soient pas rapportés. Des comptes-rendus détaillés d'une situation de prédation particulière ont été donnés pour les chiens sauvages des îles Galapagos qui se nourrissent d'iguanes marins (*Amblyrhynchus cristatus*) (KRUUK & SNELL 1981, BARNETT & RUDD 1983), et pour les chiens sauvages et semi-féaux qui prédatent les capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) dans les llanos du Venezuela (MACDONALD 1981). BOITANI et al. (sous presse) et MACDONALD & CARR (sous presse) ont souligné l'importance pour les chiens sauvages des déchets trouvés dans les différentes décharges situées dans leur domaine vital.

L'importance de l'éducation parentale, de l'exposition aux proies et de l'expérience réussie pour le développement de l'efficacité de la chasse chez les louveteaux a été documentée depuis longtemps (MECH 1970). La même vie en groupe chez les loups a été interprétée comme un moyen de vaincre les proies ayant une masse corporelle plus importante (MECH 1970), comme cela a également été suggéré pour d'autres prédateurs (par exemple, les hyènes : KRUK 1972). En effet, c'est la même structure sociale des meutes de loups qui permet à chaque individu d'être intégré dans une unité de chasse efficace. Dans les groupes de chiens sauvages, cependant, où le leadership est plus discutable et les liens sociaux entre les individus plus souples, on peut s'attendre à ce que les tendances prédatrices, s'il y en a, soient moins efficaces, le plus souvent non coordonnées, et avec de sévères limitations (par exemple, le taux de mortalité, le type et la taille de la proie, le coût énergétique et l'équilibre des bénéfices, le temps de réponse fonctionnelle, etc.) Par conséquent, étant donné la structure sociale des chiens sauvages, il semble raisonnable de s'attendre à des habitudes alimentaires diversifiées comprenant des éléments plus petits et plus faciles à attraper (voir ci-dessus). Il est intéressant de signaler que cela semble également être le cas pour le dingo en Australie (CORBETT 1989). Cependant, pour les groupes de chiens qui s'attaquent à la faune sauvage (DENNEY 1974, GAVITT et al. 1974), on ne peut pas s'attendre à ce que les mêmes mécanismes qui régulent la plupart des systèmes loups-proies (MECH 1977a, 1977b ; PETERSON 1977 ; NELSON & MECH 1981 ; MESSIER 1985) soient efficaces, car l'écologie des chiens sauvages semble être dictée par des caractéristiques biologiques non autorégulées (par exemple, la productivité et la survie). Des recherches supplémentaires sont particulièrement nécessaires dans les zones où les chiens sont connus pour s'attaquer à la faune sauvage et en l'absence de sources de nourriture plus prévisibles (c.-à-d. les décharges).

Remarques finales

L'écologie des chiens sauvages, dominée par leur tendance comportementale à éviter les contacts avec les humains, semble être façonnée par un complexe de traits biologiques qui, d'une part, ressemblent encore à la flexibilité de leurs ancêtres, mais qui, d'autre part, ne répondent pas à leurs exigences initiales en matière de condition physique.

Les stratégies de survie des chiens sauvages conservent, dans une certaine mesure, certains traits ancestraux, à savoir les tendances à la vie en groupe, le territorialisme, les instincts prédateurs et un large degré de flexibilité écologique. Même si la plupart de ces traits semblent dépourvus de leur valeur adaptative (comme une « inertie évolutive » ou des épiphénomènes de sélection artificielle, comme le postulait notre hypothèse), la flexibilité des ancêtres du chien semble se refléter principalement dans les habitudes alimentaires, les schémas d'utilisation de l'espace et les schémas d'activité.

La flexibilité du chien, tant au niveau du comportement que des traits morphologiques, a été renforcée par le processus de domestication : en particulier, la conservation de caractères juvéniles jusqu'à l'âge adulte (c'est-à-dire la néoténie), ayant une valeur adaptative significative dans les environnements domestiqués (par exemple, une moindre agressivité, une plus grande dépendance à l'égard des humains, une maturation sexuelle précoce, une soumission plus facile), a également permis une plus grande plasticité dans le développement comportemental (GINSBURG & SCHOTTE 1978, FRANK 1980, FRANK & FRANK 1982, PRICE 1984). En échappant à la pression totale de la sélection naturelle, les chiens ont atteint une plus grande plasticité, également par le biais d'une sélection détendue. D'autre

part, le processus de domestication est largement responsable d'une perte d'aptitude en modifiant les seuils de réponse de plusieurs traits comportementaux, en diminuant la capacité d'observation et en affectant les mécanismes cognitifs, et en réduisant la réactivité globale aux changements environnementaux en raison de la vie pendant des générations dans des environnements « sûrs » (PRICE 1984). Les chiens sauvages présentent encore des degrés variables de ces changements quantitatifs.

Les données limitées actuellement disponibles sur les chiens sauvages ne permettent pas une vérification approfondie de notre hypothèse initiale, même si elles tendent à confirmer le manque de valeur adaptative des traits socio-écologiques les plus pertinents : les chiens sauvages ne sont pas autosuffisants sur le plan de la reproduction, souffrent de taux élevés de mortalité juvénile, dépendent indirectement de l'homme pour la nourriture, les individus cooptables et l'espace, et leur démographie semble dominée par des mécanismes stochastiques et imprévisibles (BOITANI et al. sous presse). Il est à noter que les chiens sauvages qui dépendent encore de l'homme pour certains aspects de leur biologie, peuvent encore être affectés par une certaine forme de sélection liée aux activités humaines (BECK 1973, BRISBIN 1977, DANIELS & BEKOFF 1989). Par conséquent, l'écologie des chiens sauvages peut être significativement différente dans divers habitats et conditions écologiques (c'est-à-dire différents niveaux de dépendance des chiens envers l'homme). De plus, l'absence d'une définition opérationnelle du statut de chien sauvage, basée sur des critères cohérents et se référant à une échelle temporelle définie, rend difficile la comparaison entre les différentes études. Cependant, à un niveau général d'analyse, les caractéristiques des chiens sauvages et la valeur adaptative qu'ils ne parviennent pas à atteindre peuvent être classées en fonction de trois aspects biologiques principaux :

Socialité. Les unités sociales des chiens sauvages ne fonctionnent pas comme les meutes de loups, notamment en raison de l'absence de relations claires entre dominants et subordonnés et de liens sociaux solides entre tous les membres du groupe. Cela affecte directement la taille potentielle des groupes, le système de reproduction, l'efficacité du groupe en tant **qu'unité fonctionnelle** (chasse, défense du territoire, élevage en commun des petits, etc.) Les conséquences les plus importantes en termes de témoins sont les suivantes : (i) les limites potentielles de l'efficacité et de la fonctionnalité de l'unité sociale au fur et à mesure que la taille du groupe augmente (c'est-à-dire la limite supérieure potentielle de la taille du groupe) ; (ii) les fluctuations potentiellement drastiques de la population. La structure sociale et son expression dans les groupes de chiens sauvages ne permettent pas un mécanisme efficace de régulation de la population par rapport aux conditions environnementales et écologiques ; (iii) indisponibilité « d'auxiliaires » potentiels non reproducteurs ; (iv) équilibre énergétique négatif des femelles reproductrices ; (v) taux élevés de mortalité des petits et des jeunes ; (vi) faibles taux de recrutement.

Physiologie. Parmi les principaux caractères affectés par la sélection artificielle, la reproduction chez le chien, ainsi que chez la plupart des autres espèces domestiques, a été fortement influencée afin d'augmenter le potentiel reproductif et de raccourcir le temps de génération. Les conséquences de ce processus sur la physiologie sont évidentes et peuvent être déduites de la fréquence des cycles de reproduction chez les femelles, de l'apparente absence de synchronisation des périodes photographiques et du contrôle social (c'est-à-dire de la reproduction différée). En outre, il a été suggéré, bien que sans preuve solide, que le

système d'immuno-défense du chien domestique semble limité dans un environnement naturel, ce qui explique les taux élevés de mortalité chez les chiots et les subadultes (FRANCISCI et al. 1991). Tout ceci affecte directement la reproduction, la survie et le recrutement chez les chiens sauvages, et les conséquences les plus importantes en termes de fitness sont : **(i)** équilibre énergétique négatif des femelles reproductrices ; **(ii)** mortalité élevée des chiots/juveniles ; **(iii)** faibles taux de recrutement.

Comportement. En termes de comportement individuel et social, l'efficacité des activités de groupe telles que la chasse, la défense territoriale, la transmission culturelle et la reproduction semble limitée dans une certaine mesure. Les conséquences les plus importantes en termes d'aptitude physique sont les suivantes : **(i)** faible attitude prédatrice ; **(ii)** faible taux de mortalité (efficacité de la prédation) ; **(iii)** limites potentielles de la taille des proies ; **(iv)** dépendance alimentaire indirecte vis-à-vis de l'homme ; **(v)** dépendance spatiale indirecte vis-à-vis de l'homme ; **(vi)** faible efficacité ou absence de soins alloparentaux aux petits.

En **CONCLUSION**, nous pensons que la présente discussion offre un cadre général pour une évaluation des effets de la sélection artificielle sur le chien lorsqu'il retourne vivre dans la nature, en analysant les valeurs adaptatives des caractéristiques socio-écologiques les plus pertinentes du loup est l'histoire naturelle. L'objectif ultime d'évaluer la valeur adaptative des traits qui sont le résultat d'un mélange de pressions sélectives naturelles et artificielles anciennes et récentes pourrait s'avérer impossible à atteindre. Il est également important de souligner que notre discussion s'applique principalement aux chiens sauvages vivant dans la nature depuis quelques générations : nos conclusions pourraient donc ne pas être valables pour les populations de chiens sauvages qui vivent sous les effets des forces de sélection naturelle depuis des centaines d'années (par exemple, les chiens parias et les dingos), où un isolement reproductif plus long par rapport à leurs ancêtres domestiques pourrait entraîner une variabilité phénotypique plus faible et des différences de comportement qui pourraient être déterminées génétiquement.

Une étude de la biologie des chiens sauvages dans différentes conditions écologiques et sur des échelles de temps plus longues et multigénérationnelles pourrait permettre de mieux comprendre les questions abordées ici. Les recherches futures devraient également porter sur le rôle que les différents types de races dominantes dans les groupes de chiens sauvages, ainsi que l'histoire des croisements au sein de ces groupes, pourraient jouer dans l'expression (nature, quantité, fréquence) des traits socio-écologiques analysés. A cet égard, nous espérons que les études futures bénéficieront de certaines des hypothèses de travail mises en évidence par notre discussion.