

Le leadership dans les meutes de loups, *Canis lupus*

Leadership in Wolf, *Canis lupus*, Packs

L. DAVID MECH¹

Biological Resources Division, U. S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 - 37th St., SE, Jamestown, North Dakota 58401-7317, USA

¹Mailing address: North Central Research Station, 1992 Folwell Avenue, St. Paul, Minnesota 55108, USA

Mech, L. David. 2000. Leadership in Wolf, *Canis lupus*, packs. Canadian Field-Naturalist 114(2): 259-263.

Résumé

J'étudie le leadership dans les meutes de loups (*Canis lupus*) sur la base d'observations publiées et de données recueillies au cours des étés de 1986 à 1998 auprès d'une meute de loups en liberté sur l'île d'Ellesmere, habituée à ma présence. Le mâle reproducteur avait tendance à initier les activités associées à la recherche de nourriture et aux déplacements, et la femelle reproductrice à initier et à prédominer dans les soins et la protection des petits. Cependant, ces activités se chevauchaient et interagissaient considérablement, de sorte que le leadership pouvait être considéré comme une fonction conjointe. Dans les meutes avec plusieurs reproducteurs, des informations quantitatives sur le leadership sont nécessaires.

INTRODUCTION

Le **leadership** dans les meutes de loups n'a été abordé qu'à quelques reprises. Mech (1970 : 73) définit le leadership chez les loups comme « ... le comportement d'un loup qui contrôle, gouverne ou dirige manifestement le comportement de plusieurs autres », par exemple lorsque les loups décident de la direction du voyage, du moment de se reposer ou de voyager, et s'ils doivent poursuivre une proie. Peterson (1977) et Haber (1977) ont adopté des définitions similaires.

Cependant, il y a eu peu d'occasions d'étudier le leadership dans les meutes de loups sauvages en raison de la nature insaisissable des loups. Seuls Murie (1944), Clark (1971), Haber (1977) et Mech (1988, 1995a, 1999) ont étudié le comportement des meutes de loups en liberté, et personne n'a examiné le concept de leadership de manière critique ou quantitative. Cet article tente de le faire, en se basant principalement sur mes 13 étés d'observation d'une meute de loups en liberté.

Comme les meutes de loups sont fondamentalement des **familles** (Murie 1944 ; Mech 1970), ou du moins comprennent presque toujours un couple reproducteur (Mech et Nelson 1990 ; Mech et al. 1998), **il est tout à fait naturel qu'un membre de ce couple soit le chef de la meute** (Mech 1970). En effet, la plupart des membres de la meute sont les descendants du couple reproducteur et ont tendance à suivre les initiatives de leurs parents. Parfois, un animal post-reproducteur reste avec la meute (Mech 1995a). On peut imaginer qu'un tel individu, plus âgé et plus expérimenté, soit le chef de meute dans certaines activités. D'autre part, les reproducteurs déçus deviennent généralement subordonnés et ont tendance à ne pas prendre d'initiatives impliquant le groupe (Zimen 1976). Une femelle post-reproductive sur Ellesmere était subordonnée au couple reproducteur (Mech 1999).

Par conséquent, pour déterminer quel(s) membre(s) mène(nt) la meute dans une activité donnée, il faut généralement déterminer s'il s'agit du mâle reproducteur ou de la femelle reproductrice. Murie (1944) a identifié un mâle « seigneur et maître » d'une meute à laquelle les quatre autres adultes se soumettaient. Murie a conclu que cet animal n'était accouplé à aucune des femelles, bien qu'il n'ait eu aucun moyen de le savoir (Haber 1977). L'un des autres mâles adultes avait tendance à mener les chasses des caribous, *Rangifer tarandus*, au cours de l'étude de Murie.

Sur l'île Royale. Mech (1966) a observé depuis l'air que dans une grande meute, un membre se distinguait en menant la meute, en prenant l'initiative pendant les chasses et en prenant les décisions. Mais Mech n'a pas pu identifier l'individu suffisamment bien pour savoir s'il s'agissait toujours du même loup. Il semble cependant que ce soit un mâle, et pendant la saison de reproduction, une femelle mène parfois la meute, suivie de près par un mâle.

Plus tard, Jordan et al. (1967) ont reconnu un mâle particulier qui a mené la meute de l'Isle Royale lors de déplacements pendant plusieurs hivers. D'autre part, Peterson (1977), en observant la meute de l'Isle Royale, pendant la saison de reproduction, pense que les femelles ont tendance à mener les meutes, comme le confirme Pulliainen (1965 : 236) qui cite une anecdote dans la littérature.

Haber (1977) a considéré qu'un « mâle bêta » était le chef de la meute Savage dans le parc Denali. Cet animal avait tendance à ouvrir la piste, à définir la direction et le rythme des déplacements et du repos, et à initier et terminer la plupart des chasses et des périodes de repos. Cependant, cette meute était très inhabituelle car le mâle alpha et le mâle bêta sont restés avec la meute jusqu'à l'âge de 8 ou 9 ans. Personne d'autre n'a jamais rapporté que deux mâles adultes étaient restés simultanément avec une meute même pendant 4 ans, y compris lors d'une étude de 13 meutes pendant 4 à 9 ans dans la même région (Mech et al. 1998). Dans deux autres meutes, Haber pense que les mâles de haut rang dirigent généralement les déplacements de la meute. Pendant l'été, le leadership était moins clair mais Haber pensait qu'il impliquait également les mâles de haut rang. Aucune de ces études n'a fourni de données comportementales quantitatives sur le leadership.

METHODES UTILISEES

J'ai recueilli des données quantitatives et anecdotiques concernant le leadership d'une meute de loups en liberté pendant les étés 1986 à 1998 sur l'île d'Ellesmere, dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada (80° N, 86°W). Là, les loups se nourrissent de lièvres arctiques (*Lepus arcticus*), de bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) et de caribous de Peary (*Rangifer tarandus pearyi*), et vivent suffisamment loin de l'exploitation et de la persécution par les humains pour ne pas avoir peur de ces derniers (Mech, 1988, 1995a). En 1986, j'ai habitué la meute de loups à ma présence et j'ai renforcé cette habitude chaque été. La meute fréquentait la même zone chaque été et utilisait généralement la même tanière ou des tanières voisines. L'accoutumance nous a permis, à un assistant et à moi-même, de rester avec les loups quotidiennement, de les reconnaître individuellement et de les observer régulièrement d'aussi près qu'un mètre (Mech 1988, 1995a, National Geographic 1988). Nous avons enregistré tous les comportements que nous avons observés, et les résultats suivants sont basés sur toutes nos

observations, plutôt que sur un échantillon. Ils ne s'appliquent cependant qu'à la meute et à la période étudiées.

RESULTATS ET DISCUSSION

Réveil et début de la recherche de nourriture

Discerner le leadership dans les activités précédant le déplacement hors de la tanière s'est avéré complexe. En général, les activités comprenaient le réveil des individus, le réveil des compagnons de meute, une socialisation considérable et finalement le déplacement loin de la tanière. Même après le début du voyage, celui-ci pouvait être interrompu à des kilomètres de là lorsqu'un ou plusieurs petits suivaient et que la femelle reproductrice finissait par les conduire ou les porter jusqu'à la tanière.

En général, les membres de la meute attendent le réveil de leurs parents avant de devenir très actifs, bien que parfois leur activité réveille les parents. Néanmoins, ce n'est que lorsque les parents sont réveillés et actifs que la socialisation s'intensifie. Souvent, la femelle reproductrice se réveillait en premier et essayait de réveiller le mâle. De plus, la femelle semblait parfois pousser le mâle à devenir actif et à aller chercher de la nourriture. Elle éloignait le mâle pour qu'il se couche à nouveau, et les deux commençaient alors à hurler. Après cela, les deux se levaient et repartaient, mais parfois ils répétaient ce comportement plusieurs fois. Finalement, le couple quitte la zone et, après 5 à 30 minutes, la femelle revient souvent seule, comme l'a également observé Murie (1944), apparemment après avoir suffisamment motivé le mâle pour qu'il ait confiance dans le fait qu'il continue. (D'autre part, la femelle d'un autre couple que j'ai observé sans progéniture a souvent ignoré les hurlements de son compagnon lorsqu'il se comportait comme s'il voulait s'éloigner d'une zone de recherche de nourriture. Plutôt que de rejoindre le mâle debout, agité et hurlant, cette femelle continuait à se reposer ou à dormir sans même répondre à son hurlement. Par exemple, à 22h15 le 6 juillet 1998, ce mâle a hurlé 48 fois sans que la femelle qui se trouvait à proximité ne réponde). Sur les 29 fois où j'ai pu déterminer quel loup menait le couple ou la meute d'Ellesmere loin de la tanière, le mâle a été le premier 22 fois et la femelle 7 fois ($\chi^2 = 4,22$; $P < .05$; 1 d.f.).

Les déplacements

Discerner un chef pendant un voyage peut être compliqué par des questions telles que l'exubérance juvénile et l'œstrus qui peuvent amener des individus qui ne dirigeraient pas l'activité générale à se placer parfois en tête de la file de loups qui se déplacent. **Les loups suivent souvent le lit des rivières, les sentiers de chasse et les vieilles routes.** Ce faisant, il est évident que la meute se dirige sur certains tronçons, de sorte que n'importe quel loup peut prendre temporairement la tête de la meute, comme l'ont également noté Murie (1944) et Haber (1977).

Pendant la saison de reproduction, l'ordre d'une ligne de loups pendant que la meute se déplace serait influencé par le fait que la femelle reproductrice serait en œstrus. Ainsi, le mâle reproducteur serait généralement derrière la femelle reproductrice à la fois pour la protéger des autres mâles et pour être prêt pour la reproduction (Mech 1966 : 61 ; Peterson 1977 : 71-74).

Sur l'île d'Ellesmere, j'ai suivi des loups voyageurs pendant l'été (Mech 1994). Comme il était souvent difficile de se déplacer sur le terrain et de rester proche de la meute de loups, je n'ai pas toujours pu identifier le premier loup de la file pendant leurs déplacements. Par conséquent, j'ai limité ma collecte de données sur ce sujet aux moments où je le pouvais.

La plupart de ces déplacements ont été observés en 1993, lorsque le mâle était en tête 27 fois et la femelle 8 fois ($\chi^2 = 5,50$; $P = 0,02$), et en 1996, lorsque le mâle était en tête 14 fois et la femelle 12 fois (n.s.). En 1993, il n'y avait pas de petits, la meute était donc composée du couple reproducteur et de trois jeunes d'un an. Les jeunes d'un an ont demandé de la nourriture et se sont référés beaucoup plus au mâle qu'à la femelle cette année-là (Mech 1999). En 1996, les seuls loups de taille adulte étaient le couple reproducteur.

La chasse

Lors d'attaques sur des proies, ce sont les reproducteurs qui semblent initier et presser l'attaque. Murie (1944) a documenté que ce sont les mâles de haut rang, et Mech (1966) a montré que ce sont ceux qui sont à la tête de la meute, qui sont généralement les reproducteurs, qui mènent l'attaque sur l'original (*Alces alces*) et que les deux parents mènent les attaques sur le bœuf musqué (Mech 1988 ; National Geographic 1988). Clark (1971) a fait le même constat pour les loups chassant le caribou. Haber (1977) indique que les mâles de haut rang ont tendance à mener les poursuites le plus souvent. Ballard et al. (1987, 1991) ont constaté que les adultes, en particulier les mâles, menaient les chasses, ce qui est également vrai chez les coyotes (*Canis latrans*) (Gese et Grothe 1995). Le fait que ce soit le mâle ou la femelle reproducteur qui commence l'attaque ou qui prédomine pendant celle-ci dépend probablement des circonstances rapidement changeantes d'une poursuite ou d'une attaque. J'ai connu ou observé des cas où le mâle reproducteur et la femelle reproductrice, en l'absence de l'autre, ont tué des ongulés. De plus, il semble raisonnable de penser que tout membre expérimenté de la meute qui a l'occasion d'initier une attaque peut le faire, comme l'a observé Clark (1971), mais qu'habituellement les reproducteurs sont les mieux placés pour initier une attaque si tous les membres de la meute sont ensemble.

Le fait que ce soit le mâle ou la femelle reproducteur qui commence l'attaque ou qui prédomine pendant celle-ci dépend probablement des circonstances rapidement changeantes d'une poursuite ou d'une attaque. J'ai connu ou observé des cas où le mâle reproducteur et la femelle reproductrice, en l'absence de l'autre, ont tué des ongulés. De plus, il semble raisonnable de penser que tout membre expérimenté de la meute qui a l'occasion d'initier une attaque peut le faire, comme l'a observé Clark (1971), mais qu'habituellement les reproducteurs sont les mieux placés pour initier une attaque si tous les membres de la meute sont ensemble.

Lors des chasses au lièvre arctique en meute sur l'île d'Ellesmere, tous les membres de la meute poursuivaient les lièvres lorsqu'ils en avaient l'occasion. Cependant, lors des chasses au lièvre qui duraient des heures et qui impliquaient de nombreux lièvres (généralement des levreaux), le mâle reproducteur tendait plus souvent des embuscades et capturait les lièvres poursuivis par les jeunes de l'année. En 1993, je l'ai vu capturer quatre lièvres de cette façon et les donner aux jeunes, alors que je n'ai vu la femelle reproductrice en attraper que deux au cours de la même chasse, et elle a essayé de les manger elle-même (Mech 1995b).

Approvisionnement de la meute

Le ravitaillement de la meute comprend non seulement la chasse, comme nous l'avons vu plus haut, lorsque la meute est **nomade** pendant l'automne, l'hiver et le printemps, mais aussi la livraison de nourriture à la femelle et aux petits autour de la tanière d'été et des sites de rendez-vous. Le mâle reproducteur domine clairement cette activité pendant les premières semaines qui suivent la naissance des petits, car la femelle reste avec les petits la plupart du temps et dépend considérablement du mâle pour sa propre nourriture (Mech et al. 1999). Lorsque le mâle s'approche de la tanière, la femelle se précipite sur lui avec sollicitude. Si le mâle transporte de la nourriture, il la laisse tomber ou la femelle la lui arrache avec son consentement explicite. Si la nourriture est dans son estomac, le mâle régurgite et la femelle consomme instantanément ce régurgitant.

Lorsque la meute n'a pas de petits, le mâle joue un rôle majeur dans l'alimentation des jeunes de l'année (Mech 1999). J'ai vu une fois le couple reproducteur laisser trois jeunes d'un an sur leur site de rendez-vous et se rendre à 9,5 km de là, où le mâle a déterré une épaule de bœuf musqué cachée et l'a apportée à la femelle reproductrice. Elle l'a consommée puis est immédiatement retournée vers les jeunes d'un an et les a régurgités (Mech 1995*b*). Ce comportement semble n'être qu'une extension du comportement du mâle reproducteur qui nourrit la femelle pendant qu'elle s'occupe des petits.

Cependant, l'approvisionnement de la femelle reproductrice lorsqu'elle s'occupe des petits est une activité difficile à évaluer pour déterminer le leadership (Mech 1999). Le mâle reproducteur fait-il preuve de leadership parce qu'il chasse et rapporte la nourriture à la femelle reproductrice ? ou la femelle reproductrice fait-elle preuve de leadership parce qu'elle prend en charge la nourriture du mâle reproducteur ?

Lutte contre les intrus à la tanière

Murie (1944) a décrit plusieurs cas où une meute a chassé des grizzlis (*Ursus arctos*) de la tanière d'East Fork, et généralement les mâles de haut rang (les plus âgés) étaient les plus agressifs et les plus persistants. Cela était également vrai lorsque Murie lui-même dérangeait les loups. Comme indiqué précédemment, Clark (1971) a observé que la femelle reproductrice était la plus susceptible de repousser les intrus, mais Haber (1977) a observé que dans ses meutes, c'était généralement le mâle alpha.

En 1994, j'ai fait une observation de la meute d'Ellesmere protégeant sa tanière d'une perturbation, ce qui éclaire un peu le sujet. La meute était composée d'un couple reproducteur, d'un mâle de 2 ans, d'une femelle de 2 ans et d'un petit de 5 semaines. Tous dormaient autour de la tanière lorsqu'un bœuf musqué mâle adulte s'est aventuré sur une crête voisine jusqu'à la zone de la tanière. Le mâle reproducteur, qui était le plus éloigné, a senti l'animal en premier et s'en est approché. Après une vague d'activité lorsque les autres ont détecté le bœuf musqué, l'intrus s'est tenu à l'écart autour de la tanière. Tous les loups l'ont encerclé avec excitation et l'ont approché à plusieurs reprises alors qu'il se tenait devant l'entrée de la tanière avec le petit à l'intérieur.

Après environ une heure, pendant laquelle la meute n'a pas réussi à forcer le bœuf musqué à partir, la femelle reproductrice s'est mise à aboyer et à hurler. Tous les membres de la meute l'ont alors suivie à l'ouest de la tanière et du bœuf musqué, où ils se sont tous assis ou couchés

pendant que la femelle reproductrice continuait à aboyer et à hurler. Ils étaient placés à environ 5 mètres l'un de l'autre, la femelle reproductrice étant la plus proche du bœuf musqué, mais toujours à 10 mètres.

Il semble que la femelle reproductrice ait soudain réalisé que le fait d'encercler le bœuf musqué ne faisait que le maintenir devant la tanière, et qu'elle ait donc conduit la meute sur le côté, donnant au bœuf musqué une direction sûre loin de la tanière. Après 30 minutes pendant lesquelles les loups sont restés d'un côté de la tanière et la femelle reproductrice a aboyé, le bœuf musqué s'est éloigné de la tanière en direction de l'est. Les loups sont alors retournés à la tanière et le petit est sorti. Au cours de cet incident, la femelle reproductrice s'est toujours approchée du bœuf musqué de plus près que le mâle, comme elle l'avait fait lors d'un incident similaire en 1996.

Lors de cinq incidents similaires, le mâle a agi plus agressivement envers le bœuf musqué une fois, et ni le mâle ni la femelle n'ont prêté beaucoup d'attention au bœuf musqué lors des quatre autres incidents. Lors d'un dérangement par un humain éloigné en 1996, le mâle a réagi de la façon la plus agressive pendant que la femelle emmenait les petits au loin.

Interaction avec les loups étrangers

J'ai vu des couples reproducteurs de loups de l'île d'Ellesmere rencontrer des loups étrangers à quatre reprises, et à chaque fois ils ont poursuivi l'étranger ensemble et avec une agressivité apparemment égale (Mech 1993 et non publié). Après une autre rencontre de ce type dont je n'ai observé que les suites, le couple reproducteur et la mère post-reproductive de la femelle reproductrice étaient tous ensanglantés, indiquant que tous avaient participé à l'attaque, qui s'est terminée par la mort d'un loup étranger. Murie (1944) a constaté qu'un mâle adulte dans une tanière était le plus agressif envers un loup étranger qui s'approchait, et Harrington et Mech (1979) ont constaté que c'étaient les reproducteurs, le plus souvent le mâle adulte, qui s'approchaient de la source des hurlements étranges.

Soins aux louveteaux

Comme prévu, les femelles reproductrices prennent l'initiative et consacrent clairement plus de temps et d'efforts à s'occuper des petits que tous les autres membres de la meute, même si le mâle reproducteur et tous les autres loups qui gravitent autour de la tanière les nourrissent, jouent avec eux et se préoccupent généralement d'eux (Murie 1944 ; Clark 1971 ; Haber 1977 ; Mech 1988 ; Ballard et al. 1991, Mech et al. 1999). Cependant, la seule louve que j'ai vue porter un petit était la mère, bien que j'aie observé une femelle post-reproductive qui tentait de le faire.

Meutes avec plusieurs reproducteurs

Une proportion relativement faible de meutes de loups en liberté comprend des reproducteurs multiples. Le nombre d'années de meute au cours desquelles plusieurs femelles par meute produisent des petits est estimé entre 6% (Packard 1980) et 41% (Harrington et al. 1982). Le chiffre le plus élevé inclut cependant un échantillon de louves gravides (Rausch 1967), dont certaines ont probablement résorbé leur fœtus par la suite (Hillis 1990), et il n'inclut pas de grands échantillons de meutes de loups provenant d'études que Packard (1980) a étudiées. Dans le seul parc Denali, où les portées multiples ont fait l'objet d'une grande

publicité (Murie 1944 ; Haber 1977), l'incidence réelle des portées multiples était de 9 (8%) sur 108 années de meutes (Mech et al. 1998).

Néanmoins, les meutes à portées multiples ont fait l'objet de trois des quatre études d'observation du comportement des loups sauvages et, par leur complexité, elles pourraient nous éclairer sur la structure sociale plus simple de la plupart des meutes. Cependant, on sait peu de choses sur les relations entre les couples reproducteurs dans ces meutes, sauf que les femelles reproductrices sont probablement apparentées, probablement mère et fille ou mère et deux filles, les compagnons des filles étant des mâles adoptés (Mech et al. 1998). Quoiqu'il en soit, les mâles reproducteurs ne sont probablement pas apparentés à leurs compagnons (Smith et al. 1997). Une exception pourrait être la meute de Rose Creek réintroduite dans le parc national de Yellowstone en 1995, dans laquelle les 2-3 femelles reproductrices en 1997 et 1998 ont très probablement été accouplées par des compagnons de meute apparentés (D. W. Smith, communication personnelle).

Malheureusement, aucune donnée quantitative sur les meutes ayant plusieurs portées n'a été obtenue pour permettre de tirer des conclusions définitives sur le leadership dans ces meutes (Murie 1944 ; Clark 1971 ; Haber 1977). L'une des deux femelles reproductrices observées par Clark dans la meute de Nadluardjuk, sur l'île de Baffin, dominait l'autre, mais aucune autre information sur le leadership dans cette meute n'a été rapportée.

CONCLUSIONS

Les observations ci-dessus sont cohérentes avec le point de vue dominant selon lequel les meutes de loups sont typiquement des unités familiales, avec les parents adultes guidant les activités du groupe et partageant la direction du groupe dans un système de division du travail (Mech 1999) dans lequel la femelle initie principalement des activités telles que les soins aux petits et la défense, et le mâle initie principalement la recherche de nourriture et l'approvisionnement en nourriture et les déplacements qui y sont associés. Les activités de leadership se chevauchent largement.

Socialement, le couple reproducteur domine sa progéniture et dirige ses activités, et bien que le mâle reproducteur semble socialement dominant par rapport à la femelle reproductrice (Mech 1999), il nourrit la femelle pendant qu'elle allaite les petits et coopère avec elle dans leurs soins et leur protection. Au fur et à mesure que les petits vieillissent, le mâle semble plus enclin à les nourrir que la femelle, ce qui permet peut-être à cette dernière d'améliorer sa condition nutritionnelle en vue de la prochaine portée. On peut imaginer qu'une fois que la femelle est en assez bonne condition, elle pourrait alors contribuer aussi vigoureusement que le mâle au ravitaillement de la progéniture.

Dans les meutes ayant plusieurs portées, il semble probable que les géniteurs originaux de la meute, les plus âgés, dominant et dirigent la meute. C'est probablement la meilleure explication pour les séparations temporaires (Mech 1966 ; Jordan et al. 1967 mais cf. Haber 1977) et permanentes de la meute (Mech 1986 ; Mech et al. 1998). Il est nécessaire d'avoir plus d'informations sur le leadership dans les meutes avec plusieurs reproducteurs,