

Comportement de leadership en relation avec la dominance et le statut reproductif chez les loups gris, *Canis lupus*

Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*

Rolf O. Peterson, Amy K. Jacobs, Thomas D. Drummer, L. David Mech, and Douglas W. Smith

Received 15 January 2002. Accepted 15 July 2002. Published on the NRC Research Press Web site at <http://cjz.nrc.ca> on 10 September 2002.

R.O. Peterson¹ and A.K. Jacobs. School of Forestry and Wood Products, Michigan Technological University, Houghton, MI 49931, U.S.A.

T.D. Drummer. Department of Mathematical Sciences, Michigan Technological University, Houghton, MI 49931, U.S.A.

L.D. Mech.² U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street SE, Jamestown, ND 58401-7317, U.S.A.

D.W. Smith. Center for Resources, Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, U.S.A.

¹Corresponding author (e-mail: ropeters@mtu.edu).

²Present address: The Raptor Center, University of Minnesota, 1920 Fitch Avenue, St. Paul, MN 55108, U.S.A.

Can. J. Zool. 80: 1405-1412 (2002)

DOI: 10.1139/Z02-124

© 2002 NRC Canada

Résumé

Nous avons analysé le comportement de **leadership** des loups gris (*Canis lupus*) reproducteurs et non reproducteurs dans trois meutes pendant l'hiver 1997-1999. Le marquage olfactif, le leadership frontal (temps et fréquence en tête pendant les déplacements), l'initiation de l'activité et le leadership non frontal ont été enregistrés pendant 499 heures d'observations au sol dans le parc national de Yellowstone. **Tous les marquages olfactifs observés (N = 158) ont été effectués par des loups reproducteurs, principalement des individus dominants.** Les couples reproducteurs dominants ont fourni le plus de leadership, en accord avec une tendance chez les mammifères sociaux à corrélérer le leadership avec la dominance. Les loups reproducteurs dominants ont dirigé les meutes en déplacement pendant 64% des comportements enregistrés (N = 591) et 71% du temps de déplacement observé (N = 64 h). Pendant les déplacements, les mâles et les femelles reproducteurs ont mené les meutes de façon à peu près égale, ce qui reflète probablement un investissement parental élevé de la part des loups mâles et femelles reproducteurs. Les comportements nouvellement initiés (N = 104) ont été provoqués presque 3 fois plus souvent par les reproducteurs dominants (70%) que par les non-reproducteurs (25%). Les femelles reproductrices dominantes ont initié les activités de la meute presque 4 fois plus souvent que les femelles reproductrices subordonnées (30 contre 8 fois). Bien qu'une femelle reproductrice subordonnée ait mené plus souvent que des individus non reproducteurs dans une meute au cours d'une saison, ce n'était pas le cas le plus souvent. Parmi les loups subordonnés, le comportement de leadership a été observé chez les femelles reproductrices subordonnées et chez d'autres individus, juste avant leur dispersion des meutes natales. Les loups subordonnés étaient plus souvent à la tête de meutes qui étaient grandes et qui contenaient de nombreux adultes subordonnés.

INTRODUCTION

Dans les groupes sociaux ou les meutes de loups gris, *Canis lupus*, les individus dominants sont ceux qui parviennent à contrôler le comportement des autres (Schenkel 1947) et les

chefs de meute sont ceux qui contrôlent les mouvements de la meute (Mech 1970, p. 73, 2000 ; Boinski 2000). La relation entre la direction de la meute, la dominance et la reproduction n'est pas bien documentée chez les loups sauvages, en particulier dans les meutes contenant plus de deux individus reproducteurs (6-8% de toutes les meutes ; Mech 2000). De plus, la littérature ne s'accorde pas sur le rôle relatif des mâles et des femelles dans la direction des activités de la meute. **Murie (1944) qualifie le mâle dominant, ou alpha, de seigneur et maître de la meute** ; Haber (1977) est d'accord et Fox (1980, p. 128) décrit le mâle alpha comme le chef de la meute (italiques ajoutés). Pourtant, Mech (1966) et Peterson (1977) rapportent que la femelle dominante mène généralement la meute pendant les déplacements, au moins pendant la saison de reproduction au milieu de l'hiver. **Mech (1970) se réfère au mâle dominant comme étant celui qui initie et guide les attaques sur les loups intrusifs venant de l'extérieur de la meute**. Une étude récente souligne que ce sont les loups mâles alpha qui sont les chefs de meute (Holekamp et al. 2000).

Bien que l'on comprenne généralement, surtout à partir d'études sur les loups en captivité (par exemple Fox 1980 ; Zimen 1981), que chez les loups, le leadership a une certaine relation avec la dominance et le statut de reproduction, des données quantitatives sur le comportement de leadership dans la nature n'ont été rapportées que pour une seule meute en été (Mech 2000). **Mech (1999) a affirmé que l'importance des relations de dominance au sein de la société des meutes a été surestimée et il a soutenu que les meutes de loups sont mieux comprises comme des groupes familiaux dans lesquels un couple reproducteur « partage le leadership dans un système de division du travail dans lequel la femelle reproductrice initie les soins aux petits et le mâle reproducteur dirige la recherche de nourriture et l'approvisionnement en nourriture »**. Selon ce point de vue, les loups reproducteurs jouent un rôle de leader car leur progéniture a tendance à suivre l'initiative de leurs parents. Cependant, nous savons peu de choses sur la façon dont les rôles de leader peuvent changer dans les meutes avec plusieurs reproducteurs (Mech 1999), ou sur la façon dont l'âge individuel ou la taille de la meute peuvent influencer le processus de leadership.

L'objectif principal de cette étude était de documenter et de comparer les rôles de leadership des loups reproducteurs et non reproducteurs, des femelles reproductrices dominantes et subordonnées, des mâles et des femelles dominants. La réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone en 1995, après leur disparition en 1926 (Bangs et Fritts 1996 ; Bangs et al. 1998), a permis d'observer le comportement de loups de sexe et d'âge connus dans des meutes sauvages en liberté. Nous avons étudié le comportement des leaders dans trois meutes, dont une avec une structure simple (un couple reproducteur et sa progéniture) et deux avec plusieurs femelles reproductrices. Les trois meutes contenaient des petits issus de plusieurs années. Au cours de l'étude, il y a eu deux changements d'individus reproducteurs dominants, ce qui a permis de mieux comprendre la relation entre le statut social et le rôle de leader.

ZONE D'ETUDE

L'étude a été menée sur les 100 000 ha de la Northern Range du parc national de Yellowstone, dans le nord-ouest du Wyoming et le Montana adjacent (Houston 1982).

...

METHODES

Les preuves comportementales de leadership chez les loups gris n'ont pas été systématiquement évaluées, nous avons donc sélectionné cinq indicateurs comportementaux plausibles de leadership qui ont été observés régulièrement sur le terrain : le marquage olfactif, la fréquence et le temps passé en tête pendant que les meutes se déplaçaient ou chassaient (leadership frontal), l'initiation du comportement de la meute et le leadership non frontal. Le marquage olfactif a été inclus comme mesure du leadership car il fait partie intégrante des déplacements et de l'expression de la dominance (Peters et Mech 1975). Les observations ont été faites à l'aide de jumelles et de lunettes d'observation d'une puissance maximale de 75× à une distance moyenne de 1 km. Lorsque les meutes se déplaçaient hors de la portée visuelle, la radiotéléométrie a été utilisée pour les localiser et confirmer la présence d'individus reproducteurs.

Les données ont été collectées de septembre à mi-janvier et de fin janvier à mars. Les saisons de terrain complètes comprenaient le début et la fin de l'hiver 1997-1998 et 1998-1999, ainsi que le début de l'hiver 1999. Les deux saisons comprenaient des périodes de 30 jours de suivi et d'observations quotidiennes commençant le 15 novembre et le 1^{er} mars. Les trois meutes observées dans le cadre de cette étude étaient fréquemment visibles depuis une route qui permettait l'accès à des équipes de deux observateurs par meute.

Les trois meutes ont été formées par des couples de loups qui se sont reproduits dans le parc national de Yellowstone en 1995 ou 1996. Les loups individuels des trois meutes étudiées ont été identifiés par la présence ou l'absence d'un collier émetteur et par un pelage distinctif et d'autres caractéristiques physiques. La meute de Rose Creek comprenait 14 à 23 loups (moyenne 19,0) et les meutes de Leopold et de Druid Peak comprenaient respectivement 8 à 13 loups (moyenne 10,4) et 7 à 8 loups (moyenne 7,8). Le nombre moyen de petits et de loups subordonnés plus âgés non reproducteurs était respectivement de 8,6 et 8,0 pour la meute de Rose Creek, de 4,0 et 4,6 pour la meute de Leopold et de 3,0 et 2,6 pour la meute de Druid Peak. La taille des meutes a peu changé au cours de cette étude, mais le nombre de jeunes d'un an non reproducteurs et de loups plus âgés était généralement plus important au cours de la deuxième année de l'étude. La meute de Leopold avait un seul couple reproducteur, la meute de Rose Creek avait deux femelles reproductrices (mère et fille âgées de ≥ 3 ans), et la meute de Druid Peak avait deux fratries de femelles reproductrices, après qu'une troisième fratrie de femelles reproductrices se soit dispersée en novembre 1997. Dans la meute de Druid Peak, une sœur est devenue dominante bien que l'autre se soit d'abord reproduite en premier. Tous les individus reproducteurs étaient munis d'un collier radio ou se distinguaient facilement des autres loups. Les individus dominants ont été identifiés à partir de postures corporelles telles que la queue relevée et le regard direct avec les oreilles en avant, ou parce qu'ils suscitaient des réponses de soumission de la part des autres loups (Schenkel 1947, 1967). Les loups dominants n'ont jamais été observés en train de se soumettre à d'autres loups. Les loups reproducteurs, qu'ils soient dominants ou subordonnés, ont été identifiés comme tels parce qu'ils ont été vus en train de copuler en hiver ou avec des petits nouveau-nés au printemps suivant. Une fois qu'une femelle reproductrice subordonnée était identifiée dans une meute, on considérait que la meute avait plusieurs reproducteurs tant qu'elle était présente. Les femelles reproductrices partageant souvent les tanières de mise bas, il n'était pas toujours possible de déterminer le succès reproductif individuel. Aucun mâle

reproducteur subordonné n'a été détecté au cours de l'étude. Cependant, comme il était impossible d'observer les loups en permanence, d'autres mâles et femelles reproducteurs subordonnés (s'ils n'ont pas mis bas) auraient pu être présents sans que nous le sachions.

Les comportements classés comme marquage olfactif comprenaient les levées de pattes, les griffures et les doubles marquages olfactifs (Peters et Mech 1975). Un double marquage olfactif est enregistré lorsque deux loups marquent le même endroit en succession rapide.

Au cours de cette étude, les trois meutes ont fait preuve d'une grande cohésion. Des loups subordonnés se sont séparés ($N = 9$) temporairement ou définitivement de leur meute, mais les meutes se sont rarement divisées en deux groupes ou plus. Les données sur la fréquence et le temps pendant lequel des loups individuels ont dirigé des meutes ont été collectées uniquement lorsque les positions des deux loups reproducteurs dominants dans une meute étaient claires pendant l'observation. Un épisode de leadership a été défini comme une période pendant laquelle un loup individuel a été identifié à la tête de la ligne pendant le voyage ou la poursuite d'une proie. Un nouveau combat commençait avec un changement de loup leader ou d'activité. La date, la durée totale, la reproduction et le statut social du loup de tête (reproducteur dominant, reproducteur subordonné ou non reproducteur), l'identité de la meute, la taille de la meute, la position des reproducteurs, l'activité et l'état de la neige ont été enregistrés pour chaque épisode. La neige a été classée en fonction de son épaisseur sur les pattes avant des loups : faible ou élevée si elle est inférieure ou supérieure au point médian du rayon, respectivement.

« L'activité est initiée lorsqu'un loup déclenche les actions suivantes : réveiller la meute, se déplacer après les cérémonies de salutations, chasser une proie, changer de direction pendant le déplacement ou défendre la meute contre les loups intrus. On parle de « leadership non frontal » lorsqu'un loup qui n'est pas en tête rompt les rangs et entraîne la meute dans une nouvelle direction ou une nouvelle activité.

Méthodes statistiques...

RESULTATS

Les loups ont été visibles pendant 499 heures d'observation, ce qui représente environ 30% des périodes d'observation hivernales. Les périodes de conduite ($N = 591$) ont duré 64 heures, dont les deux tiers ont eu lieu au début de l'hiver et le reste à la fin de l'hiver. Sauf indication contraire, le terme « éleveur » fait référence à un éleveur dominant ou à un animal alpha. La rotation des individus était faible et la composition des meutes n'a pas beaucoup fluctué au cours de l'étude, de sorte que les données ont été regroupées sur plusieurs années pour chaque meute. Nous n'avons pu identifier aucune influence de l'épaisseur de la neige (relativement faible dans cette étude) sur la tendance des reproducteurs à mener ($\chi^2_1 = 0,02$, $P = 0,89$), les résultats ont donc été regroupés pour toutes les catégories de neige.

La meute de Leopold contenait les mêmes loups reproducteurs dominants au cours des deux années de l'étude. Dans la meute de Druid Peak, le mâle reproducteur initial a été tué illégalement début décembre 1997 et a été remplacé dans la structure de la meute le 8 décembre par un mâle qui s'est dispersé depuis la meute de Rose Creek. La femelle

reproductrice dominante dans la meute de Druid Peak était le même individu (040) les deux années de l'étude. Dans la meute de Rose Creek, le mâle reproducteur dominant était le même individu (008) tout au long de l'étude, mais la femelle reproductrice dominante (009) a été remplacée par sa fille (018) à la fin de 1999 (période d'étude du début de l'hiver 1999). Le mâle reproducteur (008) n'était pas le père de la nouvelle femelle reproductrice dominante (018).

Marquage olfactif

Nous avons observé 158 marquages olfactifs, dans tous les cas sauf 3, par des loups reproducteurs dominants (Tableau 1). Une femelle reproductrice subordonnée de la meute de Druid Peak a effectué 3 marquages olfactifs au début de l'hiver en se grattant lorsque le mâle et la femelle dominants n'étaient pas présents. Dans 2 cas, les femelles subordonnées ont remplacé les femelles dominantes qui sont mortes ou ont quitté les meutes, et les femelles subordonnées ont initié un double marquage olfactif avec le mâle reproducteur à peu près au même moment où elles ont montré d'autres comportements dominants.

Tableau 1. Fréquence des comportements de marquage olfactif ($N = 158$) observés dans trois meutes de loups gris (*Canis lupus*) en liberté dans le parc national de Yellowstone, Wyoming, au début de l'hiver (novembre-décembre) et à la fin de l'hiver (mars) de 1997-1999

	Leopold pack	Rose Creek pack	Druid Peak pack	Total
Early winter				
Dominant pair	13	15	37	65
Dominant male	6	6	12	24
Dominant female	0	5	11	16
Other wolves	0	0	3	3
Late winter				
Dominant pair	5	5	5	15
Dominant male	14	15	4	33
Dominant female	1	1	0	2
Other wolves	0	0	0	0

Pour chaque saison, nous n'avons pas trouvé de différences significatives dans la distribution des événements de marquage olfactif entre les classes sociales des trois meutes (début de l'hiver : $\chi^2_6 = 6,90$, $P = 0,33$; fin de l'hiver : $\chi^2_4 = 1,92$, $P = 0,75$), c'est pourquoi nous avons regroupé les données entre les meutes. Au début et à la fin de l'hiver, les événements de marquage olfactif n'étaient pas distribués de manière égale entre les quatre classes de sexe et de statut social (début de l'hiver : $\chi^2_3 = 79,63$, $P < 0,0001$; fin de l'hiver : $\chi^2_3 = 55,4$, $P < 0,0001$). Au début de l'hiver, 65 des 108 (62%) de tous les événements de marquage olfactif observés impliquaient à la fois des mâles et des femelles dominants (Tableau 1) comparé à 15 des 50 (30%) à la fin de l'hiver. Au début de l'hiver, les mâles dominants n'ont pas fait de marquage olfactif significativement plus souvent que les femelles dominantes (24 vs. 16 ; test de signe, $P = 0,11$) mais ont fait de même à la fin de l'hiver (33 vs. 2 ; test de signe, $P < 0,0001$). Tout en reconnaissant la possibilité d'un biais dans l'observation des pattes levées par les mâles par rapport aux femelles, parce que les mâles ont tendance à lever leurs pattes un peu plus haut, nous déduisons néanmoins que la participation au marquage olfactif par les femelles dominantes diminue entre le début et la fin de l'hiver par rapport à celle de leurs homologues mâles.

Leadership pendant les déplacements

L'analyse du modèle log-linéaire du leadership pendant les déplacements a révélé des différences significatives en fonction de la classe sociale, ainsi que des interactions significatives entre la meute et la classe sociale, la meute et la saison, et la saison et la classe sociale (toutes $P < 0,01$). Ceci reflète une différence dans la distribution du leadership frontal à travers les classes sociales en fonction de la meute et de la saison. Par conséquent, nous avons effectué des tests de χ^2 pour chaque meute et chaque saison, en utilisant un ajustement de Bonferroni pour les six tests tout en maintenant un niveau global de signification de 0,05.

Lorsque le nombre de loups dans chaque classe sociale a été pris en compte, nous avons trouvé des différences significatives entre les classes sociales et les catégories de sexe pour toutes les meutes et toutes les saisons (toutes $P < 0,001$) : meute Leopold : début de l'hiver : $\chi^2_2 = 47,9$; fin d'hiver : $\chi^2_2 = 43,9$; meute de Rose Creek : début d'hiver : $\chi^2_3 = 70,9$; fin d'hiver : $\chi^2_2 = 57,7$; meute de Druid Peak : début d'hiver : $\chi^2_3 = 178,5$; fin d'hiver : $\chi^2_3 = 28,4$. Nous notons que pour trois meutes et trois saisons, il n'y avait pas de femelles reproductrices subordonnées. La fréquence de déplacement du mâle reproducteur dominant n'était pas significativement plus élevée que celle de la femelle reproductrice dominante pour toutes les meutes et toutes les saisons (tous les $P > 0,05/6 = 0,008$ (valeur critique), procédure de Bonferroni ; P minimum = 0,02 pour une seule meute) (Tableau 2). La femelle reproductrice dominante a conduit les déplacements significativement plus souvent que les femelles reproductrices subordonnées dans la meute de Druid Peak au début de l'hiver ($\chi^2_1 = 68,1$, $P < 0,0001$), mais pas dans la meute de Rose Creek au début de l'hiver ($\chi^2_1 = 0,01$, $P = 0,94$) ni dans la meute de Druid Peak à la fin de l'hiver ($\chi^2_1 = 2,58$, $P = 0,11$).

Les femelles reproductrices subordonnées ont mené significativement plus souvent que les non reproductrices seulement dans la meute de Rose Creek au début de l'hiver ($\chi^2_1 = 17,96$, $P < 0,001$) (dans les autres cas, les différences n'étaient pas significatives : meute de Druid Peak en début d'hiver : $\chi^2_1 = 0,66$, $P = 0,42$; meute de Druid Peak en fin d'hiver : $\chi^2_1 = 0,96$, $P = 0,33$). Nous avons donc regroupé les données pour les femelles reproductrices subordonnées et les non-reproducteurs pour les tests de la meute de Druid Peak lors de la comparaison des reproducteurs avec les non-reproducteurs. Dans les six comparaisons meutes/saisons, les reproducteurs ont mené significativement plus souvent que les non-reproducteurs (tous $P < 0,0001$). Sur l'ensemble des meutes et des saisons, les reproducteurs ont mené pendant 78% du temps enregistré (Tableau 2), allant d'un minimum de 58% (meute de Rose Creek au début de l'hiver) à un maximum de 90% (meute de Druid Peak à la fin de l'hiver).

Lorsqu'une grande meute (Rose Creek) se déplace avec de nombreux adultes et subadultes, la taille de la meute peut influencer les rôles individuels, peut-être simplement parce qu'il y a plus d'adultes présents. En termes de taille globale de la meute et de nombre d'adultes et de jeunes subordonnés non reproducteurs présents, les meutes ont été classées comme suit : Rose Creek > Leopold > Druid Peak. Au cours des saisons (début et fin de l'hiver), le leadership fourni par ces subordonnés sociaux a été classé de la même façon (Tableau 2).

Nous n'avons pas pu évaluer complètement l'influence de l'expérience et de l'âge sur le leadership car la plupart des loups reproducteurs dominants avaient plusieurs années lorsque

les meutes se sont formées simultanément dans le parc national de Yellowstone. Cependant, nous notons que dans le seul cas où un reproducteur dominant a été recruté à l'extérieur de la meute, le mâle nouvellement arrivé avait tendance à mener plus que tout autre loup observé dans cette étude (Tableau 2), montrant peut-être une assertivité similaire au taux plus élevé de marquage olfactif documenté pour les couples de loups nouvellement formés (Rothman et Mech 1979).

Tableau 2. Fréquence de la conduite pendant les déplacements des loups de différentes classes sociales dans trois meutes en liberté au début de l'hiver et à la fin de l'hiver 1997-1999 dans le parc national de Yellowstone

	Leopold pack				Rose Creek pack				Druid Peak pack			
	Early winter		Late winter		Early winter		Late winter		Early winter		Late winter	
	No. of bouts	No. of wolves	No. of bouts	No. of wolves	No. of bouts	No. of wolves	No. of bouts	No. of wolves	No. of bouts	No. of wolves	No. of bouts	No. of wolves
Breeding wolves												
Dominant males	25 (2.2)	3	19 (1.7)	2	25 (2.4)	3	35 (4.1)	2	72 (10.2)	3	23 (4.7)	2
Dominant females	23 (2.5)	3	10 (2.4)	2	17 (1.0)	3	20 (3.5)	2	98 (10.2)	3	13 (1.0)	2
Subordinate females	0 (0)	0	0 (0)	0	11 (2.1)	2	0 (0)	0	25 (1.6)	4	6 (0.5)	2
Nonbreeders	26 (1.7)	15	9 (0.6)	9	42 (3.9)	29	39 (3.4)	11	46 (4.0)	9	7 (0.7)	4
Total	74 (6.4)		38 (4.7)		95 (9.4)		94 (11.0)		241 (26.0)		49 (6.9)	

Note: Values show the number of observed leadership bouts and the number of wolves in the class; numbers in parentheses show the total time (h).

Comportement d'initiation

Lorsque les données ont été regroupées pour l'ensemble des meutes, les activités de la meute ont été initiées 40 fois par les mâles reproducteurs dominants et 30 fois par les femelles reproductrices dominantes. Les autres loups, en particulier les femelles reproductrices subordonnées, ont initié les activités 34 fois. Au cours des deux saisons, les loups reproducteurs ont initié les activités de la meute dans 75% des 104 cas observés (Tableau 3) ; 82% au début de l'hiver et 66% à la fin de l'hiver. Dans la meute de Rose Creek, les reproducteurs (y compris les femelles reproductrices subordonnées) ont initié des comportements moins souvent (64%, $N = 22$) que dans les meutes plus petites (71% dans la meute de Leopold, $N = 48$; 88% dans la meute de Druid Peak, $N = 34$).

Tableau 3. Fréquence de l'initiation de l'activité ($N = 104$), par rapport au sexe et au statut reproductif et social, observée chez les loups dans les meutes au début de l'hiver et à la fin de l'hiver 1997-1999 dans le parc national de Yellowstone

	Leopold pack		Rose Creek pack		Druid Peak pack	
	Early winter	Late winter	Early winter	Late winter	Early winter	Late winter
Breeding wolves						
Dominant males	12 (0.57)	11 (0.40)	4 (0.45)	2 (0.15)	7 (0.26)	4 (0.57)
Dominant females	3 (0.14)	8 (0.30)	1 (0.11)	3 (0.23)	15 (0.56)	0
Subordinate females	—	—	3 (0.33)	1 (0.8)	2 (0.7)	2 (0.29)
Nonbreeding wolves	6 (0.29)	8 (0.30)	1 (0.11)	7 (0.54)	3 (0.11)	1 (0.14)

Note: Numbers in parentheses show the proportion of total observation time for each pack.

Leadership non frontal

Le leadership non frontal n'est pas couramment observé et est souvent difficile à identifier. Sur les 15 cas recensés, tous sauf un se sont produits avec un non-reproducteur en tête de ligne. Un mâle non reproducteur de la meute Leopold (055M) a montré un leadership non frontal 3 fois pendant l'hiver avant de se disperser de la meute ; sinon toutes ces observations concernaient des individus reproducteurs. Toutes les autres observations concernaient des loups reproducteurs des deux sexes qui ont fait preuve de leadership à partir d'une position non frontale.

DISCUSSION

Plusieurs aspects du comportement des loups mesurés dans cette étude semblaient, a priori, être liés au potentiel individuel de leadership. Ces mesures ont été plus ou moins réussies. Le leadership non frontal a rarement été enregistré et a donc peu contribué à notre compréhension des rôles individuels. L'initiation des comportements de la meute a également été rarement observée, mais nos observations étaient cohérentes avec l'échantillon plus large d'individus menant des meutes pendant les déplacements.

Le marquage olfactif, bien qu'il n'ait pas d'influence directe sur le rôle de chef de meute, a fourni l'indicateur le plus clair du statut de dominant et de reproducteur, et nos observations directes ont confirmé des travaux antérieurs (Peters et Mech 1975 ; Haber 1977 ; Rothman et Mech 1979 ; Asa et al. 1990 ; Asa et Mech 1995 ; Mech 1995, 1999). Dans cette étude, les non-reproducteurs n'ont jamais marqué, pas plus que la plupart des reproducteurs subordonnés ; la seule exception concernait une femelle accédant au statut de dominant, qui a été observée en train de gratter en l'absence du couple dominant. Dans une autre étude, une femelle accédant également au statut de reproducteur dominant a été observée en train de se fléchir (Mech 1995).

Les différences de fréquence de marquage olfactif entre les mâles dominants et les femelles peuvent être dues à la fonction apparente du marquage olfactif dans la formation et le maintien d'un lien de couple fort juste avant l'œstrus. Les mâles dominants ont marqué à un taux élevé au début et à la fin de l'hiver, mais les femelles dominantes ont semblé marquer moins à la fin de l'hiver, après la fin de l'accouplement. Il est possible que les marques olfactives des femelles servent en partie à indiquer l'approche de la réceptivité. Et le mâle dominant peut maintenir un niveau de vigilance territoriale plus élevé que la femelle reproductrice dominante, ce qui correspond à ses mouvements plus importants pendant la saison d'élevage des petits (Mech 1999). Nous interprétons les différences dans le comportement de marquage olfactif des mâles et des femelles dominants comme reflétant des différences de rôle liées à la reproduction, et non comme des différences de leadership.

La fréquence relative à laquelle les différents individus ont été enregistrés en train de mener la meute pendant les déplacements correspondait bien au temps total passé en tête. Seules les premières données se sont prêtées à une analyse statistique, ce qui confirme le rôle important des loups reproducteurs, en particulier des reproducteurs dominants, dans la conduite des meutes et l'incitation aux activités de la meute. Nous avons observé la fréquence la plus élevée de loups non reproducteurs dans la meute de Rose Creek, qui compte 14 à 23 membres. Il n'est pas clair s'il s'agit d'un modèle général pour les grandes meutes ou simplement d'une idiosyncrasie de la meute de Rose Creek. Dans cette étude, la variation des rôles de leadership des loups parmi les meutes était significative, en accord avec la variation individuelle qui est évidente dans pratiquement toutes les études sur le comportement des loups en captivité (par exemple, Rabb et al. 1967 ; Zimen 1981 ; Fox 1971). D'autres études sont nécessaires pour déterminer si une grande taille de meute réduit la tendance presque exclusive des loups reproducteurs dominants à diriger des meutes plus petites.

Le prédicteur le plus fort du leadership dans cette étude était le rang social élevé, en accord avec cette tendance générale identifiée précédemment pour les espèces ayant une forte structure hiérarchique (Holekamp et al. 2000). Nos résultats devraient aider à résoudre une perception erronée, évidente dans la littérature, selon laquelle les meutes de loups sont

dirigées par un seul loup alpha, le mâle dominant (Holekamp et al. 2000). Au contraire, un mâle et une femelle de haut rang forment généralement le couple reproducteur principal et assurent l'essentiel du leadership. Dans le cas des loups gris, contrairement au modèle habituel pour les mammifères, l'investissement parental des mâles et des femelles est élevé, la dominance au sein d'une meute est partagée par ces deux sexes, et les responsabilités de chef de meute sont partagées par ces deux sexes (Mech 2000). Un schéma similaire est observé chez de nombreuses espèces de primates sociaux (Boinski 2000).

Les résultats de cette étude suggèrent que la variation individuelle dans les modèles de leadership parmi les meutes de loups peut être élevée et peut varier avec la saison. Nous avons trouvé que la division du leadership était à peu près égale entre les mâles et les femelles dominants, au moins en hiver, contrairement à la saison d'élevage des petits, où le mâle se concentre sur les déplacements et la capture des proies et la femelle sur l'élevage des petits (Mech 1999). Les variations individuelles peuvent expliquer la prédominance occasionnelle d'un seul loup à la tête de la meute. Les différences individuelles d'âge, d'expérience, d'alliances antérieures et de tempérament peuvent influencer la capacité à diriger, mais ces influences ont été peu documentées, même chez les primates sociaux qui ont été étudiés de façon intensive (Boinski 2000).

Bien que les loups reproducteurs dominants soient les plus influents, nous avons constaté que les loups subordonnés, qu'ils soient reproducteurs ou non, étaient également les plus influents lors des déplacements. Les loups dominants reproducteurs pourraient partager le leadership afin de profiter de l'expérience commune sur un territoire, bien que dans cette étude un mâle dominant nouvellement arrivé ait montré la plus grande tendance à diriger. Le partage du leadership pourrait réduire la dépense d'énergie des individus dominants, comme dans la neige profonde. Dans cette étude, la neige était peu profonde et nous n'avons pas été en mesure d'évaluer si le changement de rôle des leaders pouvait augmenter avec le coût du voyage, ce qui semble plausible. Le coût écologique du voyage pour un loup de 23 kg a été calculé comme étant 16% de la dépense énergétique journalière (Stuedel 2000), et cette proportion serait plus élevée pour les loups gris, comme ceux du parc national de Yellowstone, qui pèsent le double de ce poids. Enfin, le partage du leadership pourrait répartir les risques associés au voyage, comme la rencontre d'eau vive ou de glace fine. Dans deux des trois meutes étudiées, la tendance des femelles dominantes à diriger a diminué à la fin de l'hiver, après la saison de reproduction annuelle, lorsqu'elles sont généralement gestantes.

Même si les interactions sociales subtiles impliquées dans la coordination des déplacements sont difficiles à observer, nous avons constaté que les loups de race dominante prenaient souvent des décisions qui affectaient la direction de la meute même lorsqu'ils n'étaient pas en tête. Il est courant dans les espèces sociales que les individus subordonnés suivent de près les leaders dominants, il est donc nécessaire de distinguer les décideurs, les vrais leaders, des initiateurs qui ne font que suggérer une direction (Byrne 2000).

Alors que deux des trois meutes de cette étude comprenaient des femelles reproductrices multiples, parentes de la femelle reproductrice dominante, aucune des meutes n'avait de mâles reproducteurs multiples dont nous avons connaissance. Il peut s'agir d'un modèle général qui permet aux parents génétiques de participer à la reproduction ou d'accéder au

statut de dominant. Il y a plus d'incertitude dans la détermination des liens génétiques impliquant les mâles que les femelles, ce qui explique peut-être l'absence virtuelle d'enregistrements publiés de plusieurs mâles reproducteurs dans une meute de loups. La persistance de femelles reproductrices subordonnées dans une meute semble être à la discrétion de la femelle reproductrice dominante. Lorsque les femelles subordonnées sont autorisées à rester dans les meutes, leur comportement (ou, dans cette étude, leur rôle dans la direction de la meute) semble être étroitement limité par la femelle reproductrice dominante.

Nous n'avons pas utilisé le terme « alpha » car la valeur de cette étiquette a été remise en question. Mech (1999) a soutenu que la hiérarchie de dominance sur laquelle est basée la structure des meutes de loups typiques contenant un seul couple reproducteur reflète simplement la dominance transparente de la progéniture. Cependant, dans les meutes avec plusieurs reproducteurs, Mech (1999) a admis qu'il pouvait y avoir des « intensités telles que celles rapportées par Haber (1977) » et que « la seule utilisation que nous pourrions encore vouloir réserver à « alpha » est dans les relativement rares grandes meutes composées de plusieurs portées ». De même, nous avons trouvé des différences constantes dans les rôles joués par les femelles reproductrices dominantes et subordonnées. Les menaces dominantes du couple reproducteur empêchent généralement la reproduction par des loups auxiliaires (Mech 1970 ; Peterson 1977), et en effet, l'évolution du comportement de dominance au sein des meutes de loups avec plusieurs femelles reproductrices peut être le résultat d'une pression de sélection pour ajuster la reproduction à la disponibilité de la nourriture (Zimen 1976). Parce que les loups sont généralement limités en nourriture, les relations de dominance canalisent les efforts reproductifs dans un seul couple. Le terme « alpha », utilisé pour désigner le reproducteur dominant, semble approprié pour les meutes composées de plusieurs reproducteurs. Cependant, il implique faussement un système hiérarchique dans lequel chaque loup occupe une place dans un ordre linéaire (Mech 1999).

Nous avons observé un comportement de leadership naissant chez une femelle subordonnée (leadership non frontal) juste avant la dispersion et, avec une meilleure documentation, chez les femelles reproductrices subordonnées sous la forme d'un marquage olfactif de bas niveau (lorsque les loups dominants étaient absents), d'une conduite de la meute et d'une initiation aux comportements de la meute. Une femelle reproductrice subordonnée, apparentée à la femelle dominante et à son successeur potentiel, peut faire preuve d'un leadership limité et ainsi assurer à l'avenir une transition plus réussie dans le leadership de la meute qui améliore la survie matrilineaire et génétique.