

Marquage olfactif chez les loups

Roger P. Peters
L. David Mech

Scent-Marking in Wolves

- *Radio-tracking of wolf packs has provided definite evidence that olfactory sign is used for territory maintenance and may serve for other forms of communication within the pack as well*

American Scientist, Vol. 63, No. 6 (November-December 1975), pp. 628-637

Le radiopistage des meutes de loups a permis de démontrer que les signes olfactifs sont utilisés pour le maintien du territoire et peuvent également servir à d'autres formes de communication au sein de la meute.

Le marquage olfactif chez les mammifères - l'application de l'odeur d'un animal à son environnement - intrigue depuis longtemps les chercheurs de diverses disciplines. Cependant, en raison de l'absence de connaissances détaillées sur le comportement des mammifères en liberté, la plupart des recherches se sont limitées aux animaux en captivité. Ainsi, on sait peu de choses sur le contexte écologique et sociologique et sur les implications des marques olfactives dans des conditions naturelles, et des descriptions détaillées de la fréquence et de la distribution des marques olfactives dans la nature ne sont disponibles que pour un petit nombre d'espèces.

Mykytowycz (1974), travaillant avec des lapins européens (*Oryctolagus cuniculus*) en captivité et en liberté, et Thiessen (1973), dont les sujets étaient des gerbilles de Mongolie (*Meriones unguiculatus*) en captivité, ont acquis une connaissance remarquable des systèmes de marquage olfactif de ces deux espèces. Grâce à des études histologiques, neurologiques, endocrinologiques et biochimiques, ils ont appris que (1) le développement et l'utilisation des glandes odorantes sont liés à la maturité sexuelle et à la présence d'hormones gonadiques, (2) les mâles dominants ont tendance à marquer le plus fréquemment et (3) le marquage olfactif est lié à la possession d'un territoire. D'autres chercheurs ont émis l'hypothèse que certains de ces résultats s'appliquaient à d'autres espèces dans des conditions naturelles, et il semble y avoir un accord intuitif général sur ces trois points (Ralls 1971 ; Ewer 1973). Cependant, peu de données réelles provenant d'études sur le terrain sont disponibles pour confirmer ou développer ces concepts.

Chez les canidés, le marquage olfactif est un phénomène bien connu, couramment observé chez les chiens domestiques, et ses fonctions ont fait l'objet de nombreuses spéculations. Les chercheurs - de Schenkel (1947) à Mech (1970) - qui ont étudié le comportement social des loups (*Canis lupus*) et son contexte écologique ont supposé que le marquage olfactif était associé au maintien du territoire. Mowat (1963), dans un récit fictif très lu de ses interactions avec les loups, a popularisé l'idée que les loups produisaient une ligne de marques olfactives autour de leur territoire que les meutes voisines n'avaient pas le droit de franchir.

Malgré l'histoire des spéculations, des hypothèses et des conjectures liant le marquage des loups au maintien du territoire, ce n'est que récemment qu'il a été possible de rassembler des données concrètes sur le sujet. Cette possibilité est apparue à la suite d'études intensives de radio-tracking de loups (Fig. 1) dans la Superior National Forest du nord-est du Minnesota (Mech et Frenzel 1971 ; Mech 1972, 1973, 1974). **De 1968 à 1973, 96 loups ont été marqués par radio et les interactions de 13 meutes contiguës ont été étudiées.** Les meutes de loups radiomarquées présentent trois avantages essentiels pour la collecte de données sur le marquage olfactif : (1) chaque meute peut être identifiée, (2) chaque meute peut être localisée à tout moment de façon à pouvoir la suivre dans la neige, et (3) une histoire peut être développée pour chaque meute, y compris le nombre de membres, le sexe et l'âge d'au moins quelques membres, ainsi que la taille et la localisation du territoire de la meute.



Figure 1. Le radio-marquage des loups a permis de les suivre et d'étudier le comportement de la meute. Ici, une meute radiomarquée a tué un cerf et ses membres nettoient les restes tandis que des corbeaux voraces semblent espérer le départ rapide des loups (Photo de L. David Mech)

Les meutes de loups de la Forêt Nationale du Supérieur sont fondamentalement territoriales, et les territoires les plus stables ont une taille comprise entre 125 et 310 km². **Les territoires semblent être stables et exclusifs d'une année sur l'autre dans des conditions normales, mais sur plusieurs mois, ils peuvent se chevaucher sur environ 2 kilomètres le long des frontières.** Les contacts inter-meutes sont cependant rares ou inexistant le long du chevauchement.

Les membres de base de chaque meute sont le mâle et la femelle dominants, le « couple alpha ». En général, le mâle alpha est le chef de la meute et il prend l'initiative d'attaquer les proies et les intrus et dirige les mouvements et les activités de la meute (Mech 1970). Les autres membres de la meute sont généralement les descendants du couple alpha, issus de plusieurs portées. Si l'animal alpha disparaît, l'un de ses descendants matures prendra probablement sa place.

Au sein de la meute, une hiérarchie sociale précise se développe en dessous du couple alpha. Les petits de la plus jeune portée sont subordonnés aux autres membres de la meute et, parmi

les membres de la portée, certains sont dominants par rapport à d'autres. La meute peut donc être considérée comme un groupe d'individus apparentés, en interaction, avec différents rangs sociaux qui les maintiennent compatibles. Cependant, à mesure que les jeunes membres grandissent, ils peuvent ne pas accepter leur position. S'ils sont de rang inférieur, ils peuvent ne pas tolérer d'être subordonnés aux autres membres. Ou, s'ils sont de rang élevé, ils peuvent ne pas accepter la domination des animaux alpha. Dans les deux cas, la perturbation de l'ordre social qui en résulte peut conduire à la dispersion de l'individu de la meute.

Quelle que soit la raison comportementale qui sous-tend le processus, certains jeunes loups, mais pas tous, sont contraints de quitter la meute et de devenir des solitaires (Fig. 2). Ils peuvent s'éloigner du territoire de la meute et devenir **nomades** dans une zone vingt fois plus grande que le territoire (Mech et Frenzel 1971). Si, au cours de leurs pérégrinations, ils ne parviennent pas à éviter les meutes résidentes, ils peuvent être poursuivis et attaqués (Mech 1970). Si les loups solitaires peuvent trouver un espace vacant approprié et un membre du sexe opposé, ils peuvent s'accoupler et fonder leur propre meute. Ils déterminent probablement qu'un territoire est vacant et trouvent un partenaire en lisant les marques olfactives au cours de leurs déplacements.



Figure 2. Les loups solitaires se dispersent des meutes, pour des raisons inconnues, et circulent dans la population jusqu'à ce qu'ils trouvent un partenaire et un espace disponible pour fonder leur propre meute (Photo de L. David Mech)

Étude des marques olfactives

Les marques olfactives ont été étudiées au cours des hivers 1971-72, 1972-73 et 1973-74 pour aider à déterminer le rôle qu'elles jouent dans le flux d'informations qui fait partie intégrante du maintien de l'organisation de la population de loups. La méthode de base consistait à suivre les meutes de loups identifiées dans la neige et à enregistrer la fréquence spatiale et temporelle ainsi que la distribution des marques olfactives. Les traces ont été localisées par radio-tracking aérien ou terrestre des loups. Des observations de loups captifs ont complété les trois hivers d'études sur le terrain.

En 1972-1973 et 1973-1974, nous nous sommes concentrés sur deux meutes adjacentes près de notre siège social, car nous pouvions corréliser les observations aériennes du comportement avec les investigations au sol de leurs signes. Après avoir observé les loups depuis les airs, nous pouvions suivre leurs traces au sol jusqu'à la zone où nous les avons observés, ce qui permettait de vérifier à la fois les observations aériennes et les interprétations des signes.

Un « échantillon » de données a été défini comme un ensemble de pistes examinées sur toute la longueur d'un tronçon donné, et 110 échantillons, totalisant 240 km de pistes, ont été analysés.

Les loups marquent leur odeur de plusieurs manières qui rendent les odeurs qu'ils appliquent à l'environnement particulièrement apparentes (Kleiman 1966). Nous avons considéré quatre types de marquage olfactif : (1) l'urination à patte levée (RLU), (2) l'urination à pattes accroupies (SQU), (3) la défécation (crottes), et (4) le grattage. Comme l'urination la patte levée implique l'émission fréquente de petites quantités d'urine, elle peut être considérée comme un comportement de marquage olfactif plutôt que comme un comportement d'élimination. En revanche, la défécation et l'urination accroupie peuvent servir à la fois à l'élimination et au marquage olfactif. Ainsi, bien que nous ayons enregistré toutes les éliminations, nous avons considéré que les RLUs fournissaient les informations les moins ambiguës sur le marquage olfactif.

Nos observations au zoo de Brookfield et au zoo de St. Paul (Como) indiquent que seuls les loups matures et dominants, principalement le mâle ou la femelle alpha, urinent en levant la patte (cf. Woolpy 1968). Par exemple, 22 des 27 RLUs observées dans la meute de Brookfield, qui contenait plusieurs loups matures, ont été effectuées par les animaux alpha, dont 20 par le mâle alpha. En outre, plus de 60% des RLUs étaient associées à l'affirmation de soi, au grognement ou à la morsure, alors que ce n'était pas le cas pour les SQUs (Tableau 1). A deux reprises sur le terrain, nous avons établi par radiolocalisation que les traces que nous avons suivies étaient celles de petits. Nous avons trouvé plusieurs SQUs, mais aucune RLU, sur plus de 6 km de pistes, ce qui confirme les observations en captivité selon lesquelles les petits ne produisent généralement pas de RLU.

Tableau 1. Fréquences relatives de divers comportements associés à différents types de marquage au laser chez les loups en captivité

<i>Type of scent-marking</i>	<i>Type of behavior</i>				
	<i>Assertive</i> ¹	<i>Agonistic</i> ²	<i>Sexual</i> ³	<i>Disturbed</i> ⁴	<i>Friendly</i> ⁵
RLU	8	2	5	1	0
Scratching	9	4	7	1	0
SQU	4	3	5	1	11
Defecation	2	4	1	2	0

1. Regarder fixement, se tenir au-dessus
2. Hargne, grognement, morsure
3. Montée, sang vulvaire
4. Aboiements, gémissements
5. Faire la « tête » ou se montrer « heureux », « amical ».

Nous n'avons pas pu mesurer la quantité exacte d'urine excrétée par une RLU, mais nous avons pu simuler leur marque en aspergeant la neige avec 5 cc d'eau colorée. Nous avons enregistré 584 RLUs sur les 240 km de traçage au sol, soit une moyenne d'une RLU par 450

m, avec une fourchette allant de zéro en 7 km à 20 en 1 km. Toutes les RLU, sauf 4, étaient dirigés vers des objets particuliers, tels que des blocs de neige, des arbres, des arbustes, des rochers, des bancs de neige et même un sac en plastique. Les objets marqués étaient toujours bien visibles, soit parce qu'ils dépassaient de la neige près de la route des loups, soit parce qu'ils se trouvaient sur ou en travers de la route. Une fois marqués, ils portaient bien sûr un stimulus olfactif.

Dans plus de 70 cas, nous avons noté que les loups voyageant sur les routes avaient laissé une empreinte en forme de nez dans la neige, suggérant qu'ils avaient reniflé les bancs de neige à la hauteur d'une RLU atypique. Dans environ 30% des empreintes, nous avons vérifié la présence d'une RLU en soufflant une couche de neige pour révéler des traces d'urine, mais dans le reste des cas, nous n'avons pas pu en être sûrs. De nombreuses indentations étaient associées à une marque de RLU récente.

Le fait de déposer l'urine bien au-dessus du sol, sur un banc de neige ou un arbre, par exemple, facilite la dispersion de l'odeur par le vent, augmente la surface d'évaporation lorsque l'urine s'écoule vers le bas et réduit les risques que la marque soit recouverte par la neige ou emportée par la pluie. En hiver, lorsqu'une RLU contraste clairement avec la neige, elle est visible à plusieurs mètres de distance. Le fait de placer une petite quantité d'urine sur de nombreux objets différents augmente l'efficacité totale de la quantité.

Une combinaison de signes fréquemment observés sur le terrain pendant la saison de reproduction était une combinaison d'une SQU et d'une RLU. Une observation aérienne et six observations en captivité suggèrent que ce schéma résulte d'une SQU par une femelle, investiguée par un mâle, qui effectue ensuite une RLU.

Comme la RLU et le grattage, la défécation est souvent associée à certains types de comportement dans des conditions qui suggèrent qu'elle a une signification au-delà de l'élimination. La capacité des loups à déposer leurs excréments sur des objets proéminents et dans des endroits particuliers indique un certain degré de contrôle autonome et central. En outre, la défécation chez les loups sauvages et captifs se produit souvent dans des contextes émotionnels. Il est souvent difficile de classer les excréments comme des marques ou des éliminations, car ni la position de défécation ni le produit n'ont une forme caractéristique de marquage, comme c'est le cas pour une RLU. Les crottes peuvent être classées comme marques lorsqu'elles sont déposées sur des objets proéminents (par exemple, bancs de neige, souches, arbustes, canettes de bière vides), lorsqu'elles sont trouvées en grandes concentrations accumulées pendant plusieurs mois, et lorsqu'elles sont marquées par des grattages ou de l'urine par le même loup que celui qui a déposé les crottes.

Les excréments à proximité immédiate des carcasses, en l'absence de RLU et de grattage, sont probablement principalement **éliminatoires**, mais ils ont bien sûr aussi des propriétés visuelles et olfactives prépondérantes. Les excréments trouvés là où les loups ont traversé une route, ou à des jonctions de routes, peuvent avoir été déposés comme marques, mais il est difficile d'en être sûr puisque l'élimination est toujours un facteur dans tous les excréments.

La répartition des crottes autour des « sites de rendez-vous » suggère également que les crottes sont parfois laissées comme des marques. Les sites de rendez-vous sont des endroits où les petits en croissance sont laissés pendant que les adultes chassent en juillet, août et septembre. De grosses crottes sont parfois déposées à des endroits stratégiques autour du site, sur les pistes menant à la zone centrale, et surtout aux carrefours proches. Ces dépôts sont manifestement laissés par des adultes et contiennent souvent jusqu'à six excréments distincts, ce qui indique des visites répétées ou multiples sur un site.

Les crottes de loup, qu'elles soient déposées comme des marques ou non, sont de puissantes sources d'odeurs, parfois détectables par des humains jusqu'à 10 m de distance, même lorsque l'air est calme et que la température est inférieure à -20°C. Elles peuvent également porter l'odeur des sécrétions des sacs anaux, qui se vident de part et d'autre de l'ouverture anale et qui peuvent donner aux excréments une identité individuelle. Il n'est donc pas surprenant que les loups s'intéressent au moins autant aux excréments qu'à l'urine et aux grattages. Nous avons remarqué que les loups marchant le long des routes se retournaient fréquemment pour renifler les excréments, dont beaucoup se trouvaient sous plusieurs centimètres de neige.

Le grattage, qui peut dégager des odeurs des glandes des pattes, peut, comme les marques de RLU, être à la fois un signal olfactif et un signal visuel. Il est souvent précédé par une RLU ou par l'orientation vers un stimulus olfactif et, comme la RLU, il varie en intensité. Lorsqu'il se gratte à haute intensité, le loup donne des coups de patte au sol en alternant les mouvements des pattes antérieures droite et gauche raidies, chacun étant combiné à un mouvement similaire de la patte arrière du côté opposé. Bien que le grattage soit généralement associé à l'élimination, un loup fait généralement plusieurs pas pour s'éloigner de l'urine ou des excréments avant de gratter, et le matériel jeté derrière lui n'est presque jamais dirigé vers les excréments. En outre, seuls les loups de haut rang grattent, ce qui indique que cette activité est principalement autonome plutôt qu'éliminatoire.

Tableau 2. Résumé des données de suivi de trois meutes de loups (signes à moins de 20 m des animaux tués exclus)

	<i>Harris Lake pack</i>	<i>Jack- pine pack</i>	<i>Perch Lake pack</i>
Average size of pack	3	5	2
Number of samples	42	14	5
Distance tracked (km)	114	30	15
Total number of signs	380	241	76
Sign/km	3.3	8.0	4.9
RLUs/km	2.3	5.0	3.8
SQUs/km	0.3	0.8	0.6
Scats/km	0.5	1.3	0.4
Scratches/km	0.2	1.0	0.2

Distribution des signaux olfactifs

Nos descriptions des distributions spatiales et temporelles et des contingences des différentes formes de signes olfactifs des loups sont basées sur 240 km de suivi au sol et 40 km de suivi aérien, principalement de trois meutes de loups (Tableau 2). Lors du suivi au sol, dans une neige suffisamment fraîche pour permettre l'observation de tous les signes, nous avons enregistré 1 006 marques possibles : 584 RLUs, 193 crottes, 170 SQUs et 59 grattages. Les RLUs, de loin la forme de signe de loup la plus répandue, la plus odorante et la plus durable,

peuvent être considérées comme la forme la plus importante de communication olfactive indirecte.

Les loups font toutes sortes de marques et d'éliminations tout au long de l'année, mais la **fréquence** relative des marques pendant les différentes saisons n'est pas connue. En raison de l'absence de neige durable dans notre zone d'étude pendant les mois les plus chauds, nous n'avons pu obtenir des données par suivi de la neige que de décembre à mars. Néanmoins, durant cette période, qui inclut la saison de reproduction à la fin février (Mech 1970), nous avons découvert des différences intéressantes (Fig. 3). Le taux moyen de RLU a augmenté tout au long de l'hiver, passant d'environ 2,5/km en décembre et janvier à un pic de 3,5/km à la fin février, pour redescendre ensuite à environ 1/km en mars. **Bien que nous ne connaissions pas le taux pour le printemps et l'été, on observe une forte augmentation du taux de RLUs avant décembre.** Le taux de SQUs n'augmente pas avant la fin janvier. **Comme le taux de RLUs, il atteint son maximum fin février et retombe à son niveau de base fin mars, ce qui suggère fortement que les SQUs et les RLUs sont liés à la reproduction.** En revanche, les taux de défécation et de grattage sont restés constants de décembre à mars. Tous ces chiffres correspondent à ceux que nous avons obtenus en observant des loups en captivité.

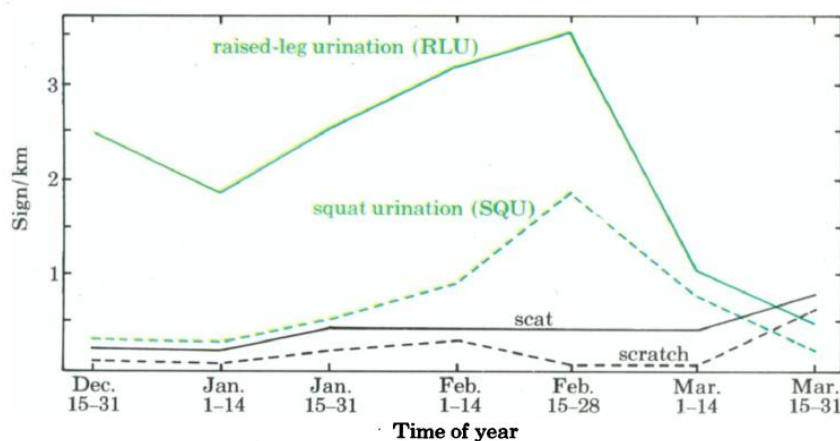


Figure 3. La fréquence moyenne des quatre types de marques olfactives en fonction de la période de l'année révèle une augmentation significative du nombre de RLUs et de SQUs pendant la saison de reproduction à la fin du mois de février

La distribution des traces reflète l'occupation majeure du loup dans ses déplacements à la recherche de proies. Les principales caractéristiques des déplacements des loups sont un réseau étendu et complexe de voies de déplacement régulièrement utilisées, comprenant des cours d'eau gelés, des routes et des sentiers, et des concentrations de proies souvent distantes de plus de 10 km les unes des autres. La distribution des signes du loup dans les différents types d'environnement et dans les centres et les bords des territoires est importante pour essayer d'interpréter la signification de ces signes.

Une forte proportion des quatre types de signes laissés le long des routes et des sentiers a été trouvée aux **carrefours**, comme l'ont remarqué Seton (1909) et Mech et Frenzel (1971). Les traces et les observations aériennes montrent que les loups s'attardent rarement aux carrefours plus longtemps que les quelques secondes nécessaires, pour renifler un ou deux buissons ou pour laisser une RLU ou un autre signe. Pourtant, sur les routes et les pistes,

environ 40% des RLUs et des grattages et 50% des SQUs et des excréments ont été trouvés aux carrefours.

Le type d'itinéraire de déplacement a également influencé la proportion des différents types de signes de loup trouvés. La fréquence moyenne des différents signes a été enregistrée (1) pour les voies de déplacement régulières telles que les routes et les sentiers, (2) pour les pistes transversales ou « de brousse », et (3) pour celles sur les lacs et les cours d'eau gelés (Tableau 3). Nous avons divisé 104 échantillons de pistes en 140 segments, chacun composé d'un ensemble continu de pistes dans l'un des trois environnements. La comparaison du taux de RLU pour 73 segments sur les routes et les sentiers (3,4 RLUs/km) avec le taux pour 55 segments dans les buissons (1,7 RLUs/km) a révélé une tendance significativement plus grande vers les RLUs sur les routes et les sentiers que dans les buissons ($t = 2,3$, $df = 126$, $p < 0,02$). Bien que la vitesse ait varié dans les deux environnements, la démarche pour presque tous les échantillons était la « marche ».

Tableau 3. Fréquence moyenne des signes de présence du loup (en nombre par kilomètre) dans divers environnements (signes à moins de 20 m de la tuerie exclus)

<i>Environment</i>	<i>RLU</i>	<i>Type of sign</i>		
		<i>SQU</i>	<i>Scat</i>	<i>Scratch</i>
Roads and trails	3.4	0.3	0.5	0.3
Bush	1.7	0.7	0.6	0.2
Frozen waterways	0.4	0.6	1.0	0.2

Sur les 28 segments de pistes qui ont traversé les deux environnements, le nombre de RLU/km était plus important sur les parties route et sentier que sur les parties buissons dans 18 d'entre eux, et dans seulement 8 cas l'inverse était vrai ; dans 2 cas ils étaient égaux. Un test de signe sur les 26 échantillons a montré que les loups augmentaient leur taux de RLU lorsqu'ils se déplaçaient le long d'une route établie et le diminuaient lorsqu'ils traversaient la brousse ($\chi = 1,98$, $N = 26$, $p < 0,05$).

Le nombre moyen de RLU/km est beaucoup plus faible sur les voies d'eau gelées (0,4/km) que dans les deux autres environnements. Ce faible taux est facile à comprendre : presque toutes les voies d'eau sur lesquelles les traces ont été suivies étaient des lacs gelés, où il y a peu d'objets verticaux pouvant servir de cibles. En fait, tous les 7 RLUs enregistrés étaient sur des roches ou des herbes dépassant au-dessus de la glace, ou sur la ligne de rivage.

Cet effet de la disponibilité des cibles rend encore plus frappante la différence entre les taux de RLUs sur les routes régulières et les routes de brousse, car les cibles sont beaucoup plus disponibles dans les brousses que sur les routes. (Le taux de RLUs était élevé même sur les routes non déneigées, où il n'y avait pas de berge pour inviter au marquage). Il est clair que la disponibilité des cibles n'explique pas le taux de marquage plus élevé le long des routes et des sentiers.

La différence la plus importante est probablement celle qui existe entre le taux de marquage olfactif dans les **centres** des territoires des loups et dans les **lisières**. Chaque échantillon de pistage a été classé selon qu'il se trouvait dans une bande étroite d'environ un kilomètre de large le long de la bordure d'un territoire ou qu'il se trouvait au centre. Les échantillons situés

le long des bordures avaient une moyenne de 2,67 RLUs/km, alors que les échantillons situés dans les centres avaient une moyenne de 1,27 (Tableau 4). La longueur moyenne de l'échantillon de piste (2,4 km) était la même pour les bords et les centres, mais il y avait 6,5 RLUs par échantillon sur les bords et 3,1 dans les centres, une différence hautement significative ($\chi^2=6,3$; $N = 376$; $p \ll 0,001$).

Tableau 4. Comparaison du taux de marquage RLU sur le territoire d'une meute

Area	No. samples	Kilo-meters	No. RLUs	Mean RLUs/km
Edge of territory	43	102.7	276	2.67
Center of territory	32	78.3	100	1.27

Le nombre de loups sur les pistes que nous avons suivies était, comme on pouvait s'y attendre, un déterminant majeur des taux de production de signes, bien qu'il ne corrèle pas de la même façon pour chacun des quatre types de signes (Fig. 4). Il existe une relation linéaire entre le nombre moyen d'excréments, de SQUs et de grattages par kilomètre et le nombre de loups suivis.

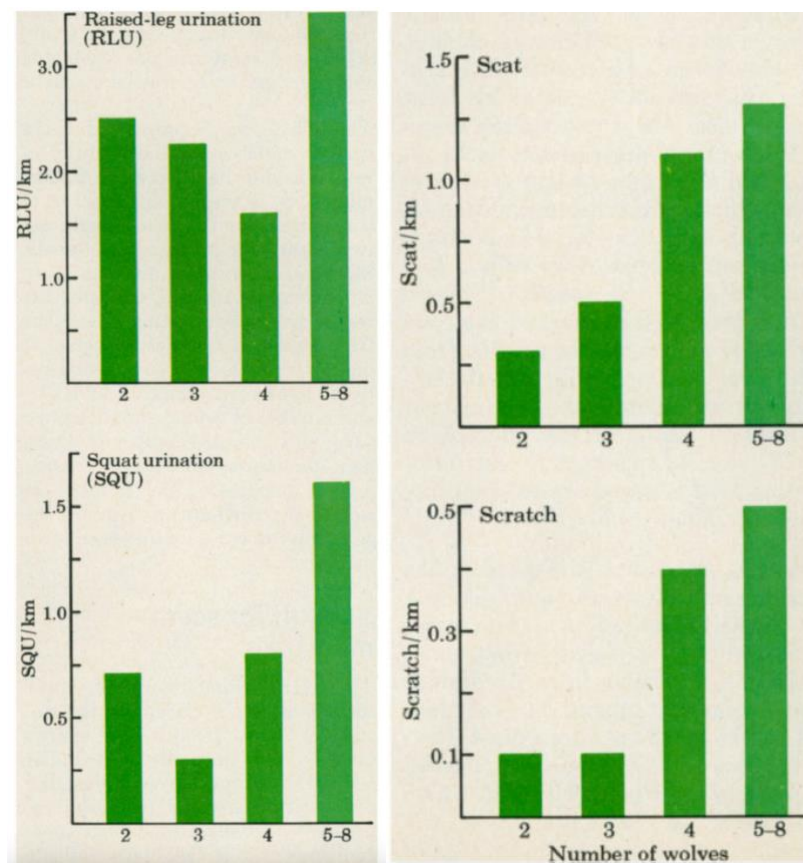


Figure 4. Lorsque la fréquence des quatre types de marques olfactives est représentée en fonction du nombre de loups dans la meute, une forte corrélation apparaît entre le nombre de marques et le nombre de loups pour tous les types de signes, à l'exception des RLUs, qui sont faites principalement par le mâle alpha de chaque meute

Le taux de RLUs, cependant, ne varie pas autant avec le nombre de loups que les autres taux. Les r de Spearman, une mesure du degré de corrélation, pour la relation entre les taux de production d'excréments, de SQUs et de grattage et le nombre de loups sont respectivement de 1,0, 0,8 et 1,0, alors que le r pour le taux de RLUs et le nombre de loups n'est que de 0,2.

L'absence de corrélation entre le taux de production de RLUs et le nombre de loups n'est pas surprenante : étant donné qu'un seul couple alpha domine chaque meute, quelle que soit sa taille, le nombre de loups qui urinent avec la patte levée n'augmente généralement pas avec la taille de la meute.

Stimuli pour le marquage olfactif

La vision conventionnelle du marquage olfactif des canidés est basée sur la notion de von Uexkill et Sarris (1931, cité dans Scott et Fuller 1965) selon laquelle les stimuli provenant de congénères non familiers sont les principaux « déclencheurs » du marquage olfactif, en particulier pour les RLUs. A dix reprises au moins, les membres de l'une de nos meutes ont marqué le même tronçon de route de 2,4 km, y compris les mêmes carrefours, alors que nos inspections quotidiennes indiquaient qu'aucun autre loup n'avait marqué ce tronçon entre-temps. A plusieurs reprises, cette meute a refait le marquage de la route alors que l'odeur des RLUs de la visite précédente était encore détectable par un humain. Il est évident qu'il n'est pas nécessaire que l'odeur d'une RLU s'estompe complètement ou qu'elle soit masquée par un loup non familier pour stimuler le re-marquage.

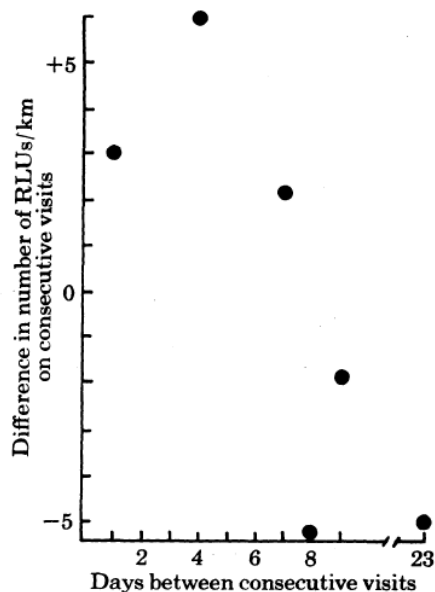


Figure 5. La différence entre le nombre de RLUs déposés sur un certain tronçon de route par une meute de loups lors d'une visite et la suivante, en l'absence de visites d'autres loups, est représentée en fonction du temps écoulé. Une différence positive indique une fréquence plus élevée de RLUs lors de la visite suivante, et une différence négative, une fréquence plus faible. La corrélation négative prononcée et significative (r de Pearson = $-0,76$, $t = 2,5$, $df = 4$, $p < 0,05$) entre ces différences et le nombre de jours entre les visites indique que les marques fraîches stimulent davantage le re-marquage par la même meute que les marques anciennes

En fait, comme le montre la Figure 5, plus une RLU est profonde, plus il a de chances de susciter d'autres RLUs. Le principal facteur déterminant la distribution des RLUs n'est pas le signe de loups non familiers mais l'utilisation répétée d'itinéraires par la meute résidente. L'utilisation régulière d'itinéraires marqués par l'odeur produit une rétroaction positive qui augmente la probabilité d'une remarque, avec pour résultat que les signes de la meute résidente sont particulièrement denses dans les zones fréquemment visitées.

Les données de la Figure 5 nous permettent également d'estimer la durée pendant laquelle une RLU stimule d'autres RLUs dans des conditions hivernales. En supposant que l'ordonnée à l'origine de la ligne de progression correspond à des tendances égales à marquer

lors de la première visite et lors des visites suivantes, le taux de base est atteint après que les marques ont été apposées il y a environ une semaine. Le taux de réponse continue à diminuer avec l'âge des marques, mais nous avons enregistré des marques en réponse à des signes familiaux jusqu'à 23 jours, bien que le taux soit faible, ce qui indique que la valeur stimulante des marques familières tombe probablement à zéro peu après 23 jours d'âge. Bien entendu, les conditions météorologiques peuvent être à l'origine de variations considérables dans ces chiffres.

Fonctions du marquage olfactif

L'image qui émerge de la description du marquage olfactif chez les loups en liberté est que chaque meute de loups se déplace sur son territoire de 125 à 310 km² de façon irrégulière mais atteint la plupart des parties de celui-ci au moins toutes les 3 semaines et probablement plus tôt. Les loups se déplacent principalement sur les chemins de chasse, les anciennes pistes forestières, les chemins de terre et autres routes établies avec lesquelles chaque territoire est entrelacé et, au moins en hiver, rencontrent (et laissent) un signe tous les 240 m en moyenne, y compris une RLU tous les 450 m (Fig. 6).

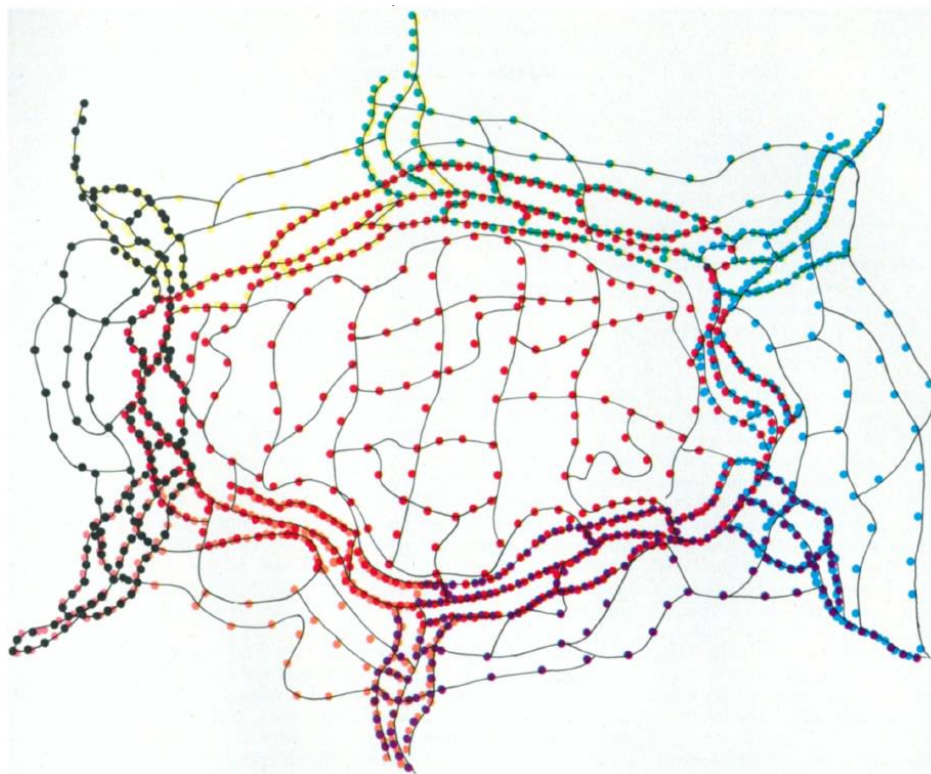


Figure 6. Dans ce modèle de distribution des marques olfactives RLUs, les RLUs sont indiquées sur l'ensemble du territoire d'une meute de loups (en rouge) et dans les zones où six meutes voisines bordent ce territoire. Les itinéraires de déplacement sont simulés, mais la densité moyenne et la taille du territoire sont à l'échelle, sur une étendue d'environ 20 km de large. Notez l'effet de cuvette causé par un marquage olfactif plus important de la part de la meute résidente et de ses voisins en bordure du territoire

A leur vitesse habituelle de déplacement - 8 km par heure (Mech 1970) - les loups rencontreraient et produiraient un signe olfactif toutes les 2 minutes environ, dont une RLU toutes les 3 minutes. Cela signifie que l'ensemble du territoire est parsemé de « points chauds » olfactifs et que, où qu'il se trouve, un loup peut savoir s'il est ou non sur son propre territoire. La concentration des marques olfactives autour des carrefours garantit en outre que tout loup qui se déplace détectera une marque en un minimum de temps, quel que soit l'itinéraire emprunté. Chaque meute peut également détecter rapidement quand elle atteint le

territoire d'une autre meute, et les loups solitaires nomades savent exactement où ils se trouvent par rapport aux territoires des différentes meutes - à la frontière de deux meutes, au centre d'un territoire, etc.

Comme les loups semblent réagir différemment à des marques olfactives d'âges différents, il semble qu'ils puissent détecter le temps écoulé depuis leur dernier passage dans une zone donnée. Et peut-être que l'accumulation d'une certaine densité de marques déclenche un déplacement vers une autre partie du territoire. A la frontière du territoire, ils peuvent probablement aussi dire approximativement quand leurs voisins sont passés.

Cependant, étant donné que leur fonction est essentiellement éliminatoire et qu'ils présentent peu de différences saisonnières ou spatiales dans leur distribution, et que tous les membres de la meute, y compris les petits, les pratiquent, leur importance en matière de marquage olfactif peut s'appliquer principalement à l'intérieur de la meute.

Nous avons souvent vu des petits et d'autres membres de la meute se séparer temporairement de la meute principale. En été, les subordonnés peuvent passer des jours loin de la tanière lorsque le couple alpha s'occupe des petits. En lisant les urines et les défécations de leurs associés, ils peuvent déterminer si une zone a été chassée récemment, si un associé se trouve à proximité ou qui voyage avec qui. Cela permettrait d'assurer une utilisation efficace de toutes les parties du territoire d'une meute. Le grattage, bien qu'il soit généralement effectué par les animaux alpha, en particulier le mâle (d'après nos observations sur les animaux en captivité), ne montre aucune variation saisonnière ou de distribution, de sorte que sa fonction première pourrait également être au sein de la meute, peut-être pour affirmer le maintien du statut de l'animal alpha.

C'est la miction des pattes levées qui est probablement la plus efficace pour maintenir le territoire de la meute. La relation bien établie entre les RLUs et la dominance, la reproduction et la défense territoriale est une preuve circonstancielle que le marquage par l'odeur des RLUs est intimement impliqué dans le maintien d'un territoire. Il est très difficile d'obtenir des preuves directes dans des conditions de terrain, en dépit de l'étude de Mowat (1963).

Dans un cas, nous avons trouvé les traces d'une meute de sept à neuf loups le long de la limite nord-ouest de leur territoire. Leurs traces se dirigeaient vers le sud-ouest d'un lac gelé et longeaient la rive nord-ouest sur environ 2 km. Les loups restaient à plusieurs mètres de la terre mais s'approchaient 13 fois de la rive nord-ouest du lac ; à chaque fois, ils faisaient demi-tour avant d'atteindre la terre ferme. Le seul type d'agent dispersif perceptible aussi loin sur le lac et qui aurait pu être distribué sur une aussi longue distance le long de la rive aurait été les marques olfactives d'une autre meute.

Dans un deuxième cas, huit loups se sont approchés de la limite est de leur territoire et ont traversé les pistes faites par une meute voisine de cinq loups deux semaines plus tôt. Certains membres ont suivi les pistes sur une courte distance et d'autres ont continué vers l'est. De nombreux marquages ont suivi, et après avoir parcouru environ un kilomètre, la meute a fait demi-tour et est retournée sur son propre territoire. Si l'agent aversif n'était pas l'odeur de la meute voisine, l'explication la plus probable autre que la coïncidence serait le manque de familiarité visuelle ou olfactive avec la zone. Cela ne semble pas plausible, cependant, car

chaque hiver, lorsque les grands lacs (certains de plusieurs kilomètres) de la zone d'étude gèlent, les loups s'aventurent loin sur la glace, même s'il doit s'agir d'un terrain peu familier.

Une troisième observation concerne la frontière fluviale entre deux meutes. Peu après le gel de la rivière, nous avons trouvé des traces de sept membres de la meute au nord de la rivière traversant le jour sud, la rive sud et revenant ensuite. La meute suivante s'est approchée à moins de 50 m de la rivière ; un loup s'est approché cinq fois de la rive sud et a fait des RLU et des grattages à l'extrémité nord de chaque excursion. Là où la meute sud a rencontré les traces de la meute nord, il y avait un réseau de traces de loups, couvrant 300 × 600 m, dans lequel il y avait 30 RLU, 10 grattages, 2 SQU, et 1 crotte. La meute sud n'est pas allée plus loin, elle a fait demi-tour et est repartie vers le sud.

Dans un autre cas, plutôt révélateur, impliquant ces deux meutes, les traces montrent que la meute nord a poursuivi un cerf à travers la rivière gelée et l'a gravement blessé. Lorsque le cerf s'est enfoncé dans le territoire de la meute du sud, la meute du nord ne s'est pas acharnée sur lui comme le font habituellement les loups. Au contraire, les membres de la meute ont fait un marquage olfactif important dans la région, puis sont retournés dans leur territoire. Un jour plus tard, la meute du sud a retrouvé le cerf et l'a consommé.

Il est évident que d'autres observations de ce type sont nécessaires et qu'il faut essayer d'observer les animaux qui réagissent aux marques de leurs voisins. Néanmoins, les preuves actuelles sont suffisantes pour nous permettre de formuler une hypothèse concernant la manière dont le marquage par l'odeur (en particulier la RLU), en tant que principal moyen d'information, aide à maintenir l'organisation spatiale de la population de loups.

Nous ne considérons pas le marquage olfactif comme un système isolé fonctionnant indépendamment d'autres traits de comportement et processus mentaux. Les loups semblent avoir des mémoires bien organisées pour les routes, les points, les jonctions et leur juxtaposition (Peters, diss. 1973). Ces « cartes cognitives » avec lesquelles ils parcourent leurs territoires les aident probablement aussi à reconnaître les limites territoriales. Dans les quatre cas d'évitement mentionnés ci-dessus, les cartes cognitives, ainsi que les signes non familiers, ont probablement été impliqués. Il est difficile de séparer les effets des signes et du terrain, puisque des marques olfactives se trouvent le long de toutes les routes principales et à tous les points importants du territoire.

Une version du territoire non familier peut donc être impliquée dans l'aversion pour les marques non familières, et les réponses aux marques olfactives étrangères peuvent dépendre du fait que les loups qui les rencontrent se trouvent ou non dans leur propre zone. L'aversion pour les odeurs étrangères n'est probablement pas innée ; les loups captifs que nous avons observés n'évitaient pas les odeurs de congénères non familiers. L'aversion pour les marques et les territoires non familiers peut être acquise lors de rares rencontres agonistiques entre meutes ou peut être apprise par l'exposition aux réponses émotionnelles d'adultes qui ont été impliqués dans de telles rencontres.

Dans une telle situation, nous postulons que le marquage olfactif fréquent et l'aversion pour les marques étrangères maintiennent chaque meute sur son territoire et qu'un système de stimulus à rétroaction positive permet de maintenir chaque territoire adéquatement marqué.

Plusieurs questions peuvent être posées : que se passerait-il si, en raison de conditions environnementales inhabituelles telles que la réduction des proies sur une partie du territoire, une meute négligeait de marquer l'ensemble de son territoire toutes les trois ou quatre semaines ? Ou que se passerait-il si une meute était exterminée ? On peut supposer que les marques olfactives finiraient par perdre leur valeur de stimulus. Cela signifierait-il que la meute qui reviendrait, ou une autre meute, ne marquerait plus jamais le territoire en raison de l'absence de stimuli liés aux marques olfactives ? Comment les nouveaux territoires sont-ils mis en place ?

Il doit y avoir une sorte de « réglage » ou de « réinitialisation » du système de rétroaction. On peut supposer que là où il n'y a pas de marques olfactives ou lorsque la valeur stimulante des marques olfactives atteint zéro, la simple absence de marques doit être un stimulus pour les loups dans les conditions physiologiques et comportementales appropriées pour marquer. Ces loups pourraient être des membres de meutes résidentes revenant tardivement dans une partie inutilisée de leur territoire ou peut-être une meute voisine étendant son propre territoire. Ils pourraient aussi être une paire de solitaires nouvellement formée ayant perçu le vide olfactif (territorial).

Les animaux solitaires pourraient facilement se localiser les uns les autres grâce à leurs marques olfactives. Comme les SQUs d'une femelle alpha sont probablement accompagnés par les RLUs du mâle alpha pendant la saison des amours, chaque animal solitaire serait capable de déterminer que l'autre n'est pas accouplé. Tout comme au sein d'une meute établie, le couple nouvellement formé pourrait alors faire la cour, dans laquelle le marquage fréquent de la descendance joue probablement un rôle interne, pourrait s'accoupler, mettre au monde des petits et fonder sa propre meute. Un tel système tendrait à garantir que tous les habitats disponibles sont occupés et que, si un territoire était trop grand pour être patrouillé assez fréquemment, les animaux « excédentaires » le détecteraient et le coloniseraient. Le résultat final serait la pleine utilisation de l'espace et des ressources disponibles par une population qui serait à son tour régulée par la taille de la zone colonisable. Il y a de nombreuses lacunes à combler dans notre connaissance du système de marquage olfactif du loup. Cependant, cette description de base et cette hypothèse fournissent une bonne première approximation des rouages d'une organisation sociale complexe, comme celles proposées pour d'autres espèces (Thiessen 1973 ; Mykytowycz 1974), et constituent également un excellent cadre dans lequel poursuivre d'autres études détaillées.