IMPORTANCE DES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE ET DU JEU SOLITAIRE DANS UNE MEUTE DE LOUPS (*CANIS LUPUS*) ET LIEN AVEC LE STRESS SOCIAL, PENDANT LA PERIODE HIVERNALE

Par Barbara Molnar

TRAVAIL DE MASTER EN ETHOENDOCRINOLOGIE, MARS 2005
UNIVERSITE DE NEUCHATEL, SUISSE
LABORATOIRES D'ECO-ETHOLOGIE ET DE PHYSIOLOGIE ANIMALE

IMPORTANCE DES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE ET DU JEU SOLITAIRE DANS UNE MEUTE DE LOUPS (*CANIS LUPUS*) ET LIEN AVEC LE STRESS SOCIAL, PENDANT LA PERIODE HIVERNALE

IMPORTANCE OF POSITIVE AFFILIATION BEHAVIOURS AND OF SOLITARY PLAY IN A PACK OF WOLVES (*CANIS LUPUS*) AND LINK WITH SOCIAL STRESS, DURING WINTERTIME

Par / By Barbara Molnar

Sous la supervision de / Under the supervision of :

Professeur Claude Mermod
Laboratoire d'Eco-éthologie
Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

Professeur Peter-Allan Diehl
Laboratoire de Physiologie animale
Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

Professeur Simon Gadbois
Department of Psychology and Neuroscience
Dalhousie University, Halifax, Canada

Une meute, un clan… une famille. Autant de termes pour désigner un groupe de loups, entretenant des relations de multiples natures, que jamais l'Homme ne pourra comprendre tout à fait. Mais quoi de plus passionnant que de s'immiscer un peu dans la vie sociale de ce grand prédateur, pour tenter d'appréhender une part des liens si merveilleusement complexes qui unissent ces animaux ? L'aventure était bien trop tentante pour qu'elle ne soit entreprise.

Agressives… parfois, mais souvent si tendres et drôles aussi, les interactions entre les membres d'une meute sont d'une richesse encore sous-estimée. Le Loup est un mythe, mais bien au-delà de cela, il est un animal extraordinaire. Mystérieux et farouche, le légendaire carnivore a encore bien plus de choses à dévoiler à son sujet que ne sauraient en conter le scientifique ou le berger.

B. Molnar

Illustration de la première page : Morgaine, la dernière louve du Canadian Centre for Wolf Research, décédée en décembre 2004. Dessin de B. Molnar, 2004.

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens à exprimer ma très grande gratitude aux Professeurs Jean-Claude Mermod et Peter-Allan Diehl pour m'avoir donné l'autorisation de réaliser le travail de recherche que j'ai choisi, et avoir accepté de superviser ce dernier.

Je veux également dire mon immense reconnaissance au Professeur Simon Gadbois, qui m'a très chaleureusement accueillie au Canada, et m'a donné la merveilleuse occasion de travailler sur le sujet de mon choix. Son ouverture d'esprit et sa grande connaissance de l'éthologie du loup nous ont menés à des discussions très instructives, et très constructives. Je le remercie du fond du cœur pour la confiance qu'il m'a accordée, et pour la relation d'amitié que nous avons créée au fil des mois.

Toute ma gratitude va aussi aux Professeurs Peter McLeod, John Fentress et Simon Gadbois, pour l'autorisation qu'ils m'ont donnée d'employer les prises de vue réalisées au Canadian Centre for Wolf Research, dans le cadre de mon travail.

J'exprime mes plus sincères remerciements à Madame Jacqueline Moret et au Professeur Peter McLeod, pour leur aide et leurs conseils concernant les diverses analyses statistiques que j'ai réalisées pour les fins de cette recherche.

Ma très grande reconnaissance va également aux Professeurs Simon Gadbois et Peter-Allan Diehl, ainsi qu'à mon frère, Mark, et ma mère, Judit, de même qu'à mes amis, Emmanuel, Christophe et Elodie, pour les commentaires et remarques très constructifs qu'ils ont apportés pendant de la rédaction de mon travail.

Je remercie encore chaleureusement mes amis, Valérie, Caroline, Elodie, Christophe, Julien, Isabelle, Ervan, Jérôme, Claudia, Sylvaine et Emmanuel, pour leurs messages d'encouragements au cours de toute la durée de cette étude.

Un grand merci aussi à mes colocataires épisodiques de Neuchâtel, Claudia, Elodie, Sylvaine, Aline et Marielle, qui m'ont accueillie à bras ouverts sous leur toit, au moment de mon retour en Suisse.

Je suis très reconnaissante à Philippe et à Jean-Daniel, pour leur aide lors de la mise en page et de l'impression de ce travail.

Je tiens également à remercier Elizabeth McLaughlin, et tout particulièrement Beatrice Hanisch, qui m'ont accueillie à Halifax et aidée en de nombreuses occasions au cours de mon séjour au Canada ; elles ont fait de ce dernier une très belle expérience d'amitié.

Toute ma reconnaissance va aussi au fond Wüthrich et Mattey-Dupraz, qui a financé une partie de mon séjour au Canada.

Un merci tout particulier à mon frère, Mark, qui a su apporter la bonne humeur à la correction de mon travail, et qui a beaucoup contribué, de multiples manières, à la réalisation de ce dernier. Je remercie également ma mère, Judit, et ma grand-mère, Gabriella, pour leur soutien et leurs encouragements au cours de l'ensemble de mes études.

Finalement, merci à Gilly, ma chienne, de m'avoir obligée à sortir prendre l'air pendant la rédaction de ce travail!

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS ..... **I**
TABLE DES MATIERES ..... **III**
LISTE DES ABREVIATIONS ..... **VI**
LISTE DES FIGURES ..... **IX**
LISTE DES TABLEAUX ..... **XI**
RESUME **1**
MOTS-CLES **2**
ABSTRACT **3**
KEYWORDS **4**
1. INTRODUCTION **5**
1.1 LE LOUP, *Canis lupus* **6**
1.1.1 Considérations générales **6**
1.1.1.1 Classification 6
1.1.1.2 Distribution géographique et rapports avec l'Homme 6
1.1.1.3 Morphologie et biologie 7
1.1.2 Organisation et vie sociales **8**
1.1.2.1 Concept de « famille » et soins portés aux jeunes 8
1.1.2.2 Hiérarchie de dominance 8
1.1.2.3 Communication sensorielle du loup 9
1.1.2.4 Importance du contact physique entre les individus 10
1.1.3 La personnalité du loup **12**
1.1.4 La pertinence des recherches menées en captivité et à l'état sauvage **13**
1.2 LA NOTION D'AFFILIATION **16**
1.2.1 Qu'est-ce que l'« affiliation » ? **16**
1.2.2 Comportements d'affiliation positive **17**
1.2.2.1 Les débuts difficiles de l'étude de l'affiliation positive chez le loup 17
1.2.2.2 L'éthogramme approprié 18
1.2.2.3 Les quatre catégories comportementales étudiées 20
Le jeu 20
La salutation 22
La proximité 27
La cérémonie de salutations 28
1.3 LE STRESS ET SA MESURE PHYSIOLOGIQUE **29**
1.3.1 Mécanismes physiologiques du stress **29**
1.3.1.1 Effets endocrinologiques 29
1.3.1.2 Les glandes surrénales 30
1.3.1.3 La réaction à court terme à un facteur stressant — le syndrome de lutte et de fuite (SLF) 31
1.3.1.4 La réaction de l'organisme aux facteurs stressants persistants — le syndrome général d'adaptation (SGA) 32
1.3.1.5 Emploi des hormones de stress dans les études d'endocrinologie comportementale 34
1.2.1.6 Le cortisol 35
1.3.2 Stress social – éthologie du stress **35**
1.3.2.1 Les causes internes et externes de l'état de stress 35
1.3.2.2 L'influence de la personnalité 36
1.3.2.3 Le contrôle du facteur stressant 37
1.3.2.4 Le stress social 37
1.3.2.5 L'influence des comportements d'affiliation positive 40

1.4 BUTS ET PREDICTIONS DE L'ETUDE 41

2. MATERIEL ET METHODES 43

2.1 LES DIFFERENTES ETAPES DE LA PRISE DE DONNEES 43
2.2 LES INDIVIDUS 43
2.2.1 Les animaux étudiés 43
2.2.2 L'identification des individus 46
2.3 LA RECOLTE DE DONNEES 47
2.3.1 Les données comportementales 47
2.3.1.1 Prises de vues 47
2.3.1.2 Utilisation des enregistrements 47
2.3.1.3 Les comportements étudiés 49
Le jeu 49
La salutation 50
La proximité 51
La cérémonie de salutations 52
2.3.2 Les données hormonales 52
2.3.2.1 Les analyses de la concentration de créatinine 53
2.3.2.2 Les analyses de la concentration de cortisol 53
2.4 LE TRAITEMENT STATISTIQUE 54
2.4.1 Arrangement des données 54
2.4.2 Distribution des données et choix des outils statistiques 54
2.4.3 Tests statistiques employés 55
2.4.3.1 Test de Kruskal-Wallis 56
2.4.3.2 Test U de Mann-Whitney 56
2.4.3.3 Test du chi-carré sur une table de contingence 56
2.4.3.4 Test de corrélation de Spearman 57
2.5 LES ASSOMPTIONS DE L'ETUDE 58

3. RESULTATS ET INTERPRETATION 59

3.1 CATEGORIES COMPORTEMENTALES ET CHOIX DES VARIABLES TESTEES 59
3.1.1 Temps consacré aux différents comportements d'affiliation positive 59
3.1.2 Nombre d'occurrences des différents comportements d'affiliation positive 61
3.1.3 Comparaison des approches et catégories comportementales 62
3.1.3.1 Catégories comportementales 62
3.1.3.2 Etude du temps consacré aux comportements ou du nombre d'occurrences de ces derniers ? 65
3.2 COMPARAISON DES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE 65
3.2.1 Temps total consacré aux comportements d'affiliation positive 66
3.2.1.1 Comparaison du temps consacré aux comportements d'affiliation positive au cours des trois hivers considérés 67
3.2.1.2 Comparaison, selon les mois, du temps consacré aux comportements d'affiliation positive 68
3.2.2 Nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive 70
3.2.2.1 Comparaison du nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive au cours des trois hivers considérés 70
3.2.2.2 Comparaison, selon les mois, du nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive 72
3.2.3 Comportements avec et sans contact 73
3.2.3.1 Comparaison du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact selon les hivers 74
3.2.3.2 Comparaison du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact selon les mois 74
3.3 COMPARAISON COMPORTEMENTALE DES INDIVIDUS 75
3.3.1 Temps individuel consacré aux comportements d'affiliation positive 76
3.3.1.1 Comparaison du temps individuel consacré à des comportements de jeu 76
3.3.1.2 Comparaison du temps individuel consacré à des comportements de salutation 78
3.3.1.3 Comparaison du temps individuel consacré à des comportements de proximité 79

3.3.2 Nombre d'occurrences individuelles des comportements d'affiliation positive 80
3.3.2.1 Comparaison du nombre individuel de participations à des comportements de jeu 80
3.3.2.2 Comparaison du nombre individuel de participations à des comportements de salutation 81
3.3.2.3 Comparaison du nombre individuel de participations à des comportements de proximité 82
3.3.3 Nombre d'occurrences individuelles des comportements avec et sans contact 83
3.3.4 Préférences individuelles au cours des interactions d'affiliation positive 85
3.3.4.1 Préférences individuelles : étude de l'ensemble des comportements d'affiliation positive présentés au cours de chaque hiver 85
3.3.4.2 Préférences individuelles : étude des trois catégories comportementales 88
Le jeu social 88
La salutation 89
La proximité 89
3.3.5 Nombre de partenaires au cours des interactions sociales d'affiliation positive 90
3.3.5.1 Les comportements de jeu social 91
3.3.5.2 Les comportements de proximité 92
3.3.6 Proportions d'initiations au cours des comportements d'affiliation positive 94
3.3.6.1 Les comportements de jeu social 94
3.3.6.2 Les comportements de salutation 95
3.3.6.3 Les comportements de proximité 97
3.4 ANALYSES EN RELATION AVEC LE RANG HIERARCHIQUE DES INDIVIDUS 98
3.4.1 Relation entre le rang hiérarchique et le nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive 99
3.4.1.1 Les comportements de jeu 99
3.4.1.2 Les comportements de salutation 100
3.4.1.3 Les comportements de proximité 101
3.4.2 Relation entre le rang hiérarchique et le pourcentage de refus 101
3.4.3 Relation entre le rang hiérarchique et le nombre de réceptions de comportements d'affiliation positive 103
3.4.3.1 Les comportements de jeu social 103
3.4.3.2 Les comportements de salutation 103
3.4.3.3 Les comportements de proximité 104
3.5 ANALYSES EN RELATION AVEC LE TAUX DE CORTISOL URINAIRE DES INDIVIDUS 105
3.5.1 Comparaison du taux de cortisol urinaire global de la meute, au cours des trois hivers considérés 106
3.5.2 Relation entre le taux de cortisol urinaire et le nombre d'initiations de comportements d'affiliation positive 107
3.5.2.1 Les comportements de jeu social 108
3.5.2.2 Les comportements de salutation 109
3.5.2.3 Les comportements de proximité 110
3.5.3 Relation entre le taux de cortisol urinaire et le temps consacré a des comportements d'affiliation positive 110
3.5.3.1 Les comportements de jeu 110
3.5.3.2 Les comportements de salutation 112
3.5.3.3 Les comportements de proximité 113

4. DISCUSSION GENERALE 115

4.1 CONDITIONS DE VIE DES ANIMAUX CONSIDERES 115
4.2 QUANTIFICATION DES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE 116
4.2.1 Principaux comportements d'affiliation positive 116
4.2.1.1 Les neufs comportements considérés 116
4.2.1.2 Les trois catégories comportementales principales et le choix de la grandeur étudiée 118
4.2.2 Variations des comportements d'affiliation positive au cours du temps 119
4.3 LES INDIVIDUS ET LES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE 121
4.3.1 L'influence du rang hiérarchique 122
4.3.2 L'influence de l'âge 125
4.3.3 L'influence de la personnalité 127
4.3.4 Préférences individuelles 128

4.4 INFLUENCES POSSIBLES SUR LE STRESS DES MEMBRES DE LA MEUTE 130
4.4.1 L'importance des comportements d'affiliation positive 130
4.4.1.1 Le stress de la meute 131
4.4.1.2 Le stress des individus 134
4.4.2 L'importance du contact physique 138
4.5 PERSPECTIVES DE RECHERCHE 140
4.5.1 Les cérémonies de salutations 140
4.5.2 La personnalité 140
4.5.3 Les comportements d'affiliation positive 141
4.5.4 Le contact physique 142
4.5.5 Le stress dans une meute de loups 142
5. CONCLUSION 143
6. BIBLIOGRAPHIE 145
7. ANNEXES 159

LISTE DES ABREVIATIONS

Individus :

A : Ashley
C : Celtie
DC : Devil Child
F : Fiona
G : Galen
H : Homer
J : Jasper
M : Morgaine
N : Noah
P : Pawnee
T : Tess
V : Voochko
U : Ulysses
W : Winston
X : Xyla

Comportements :

GC : cérémonie de salutations
GNC : salutation sans contact
GWC : salutation avec contact
PINO : jeu individuel sans objet
PIWO : jeu individuel avec objet
PNC : proximité sans contact
PSNO : jeu social sans objet
PSWO : jeu social avec objet
PWC : proximité avec contact
U : sans réponse

Autres :

ACTH : hormone adrénocorticotrope
C:Cr : rapport cortisol:créatinine
CCWR : Canadian Centre for Wolf Research
CRH : hormone corticotrope, ou corticolibérine
HHA : hypothalamo-hypophyso-adrénocortical
SGA : syndrome général d'adaptation
SLF : syndrome de lutte et de fuite
SNA : système nerveux autonome

LISTE DES FIGURES

Fig. 1 Photographie figurant une partie de la meute du CCWR. De gauche à droite : Devil Child, Homer (second-plan), Noah (assis), Morgaine (second-plan), Ulysses, Pawnee (couchée), Voochko (dernier plan), Galen (assis) et Tess. (Photographie d'Eric Barr, 1996). 45
Fig. 2 Croquis employés pour l'identification des individus ; 46
haut : Galen ; bas : Jasper, au cours du second hiver de l'étude. 46
Fig. 3 Temps consacré aux différents comportements étudiés, au cours de l'ensemble de l'étude. 60
Fig. 4 Parts relatives de temps consacré aux différents types de comportements, par hiver d'étude. 60
Fig. 5 Nombre total d'occurrences des différents comportements d'affiliation positive, au cours de l'ensemble de l'étude. 61
Fig. 6 Parts relatives du nombre d'occurrences des différents types de comportements, par hiver d'étude. 62
Fig. 7 Temps consacré aux comportements : parts relatives des différents comportements au sein des trois catégories considérées. 63
Fig. 8 Nombre d'occurrences des comportements : parts relatives des différents comportements au sein des trois catégories considérées. 64
Fig. 9 Parts relatives de temps consacré et nombre d'occurrences des comportements au sein des trois catégories définies. 65
Fig. 10 Temps consacré aux comportements des différentes catégories au cours des trois hivers considérés, et résultats des tests de Kruskall-Wallis correspondants. 68
Fig. 11 Temps consacré aux différentes catégories comportementales au cours des cinq mois considérés, et résultats des tests de Kruskal-Wallis correspondants. 69
Fig. 12 Nombre d'occurrences des comportements de jeu, de salutation et de proximité au cours des trois hivers considérés, et résultats des tests de Kruskal-Wallis correspondants. 71
Fig. 13 Nombre d'occurrences des comportements de jeu, de salutation et de proximité au cours des cinq mois considérés, et résultats des tests de Kruskal-Wallis correspondants. 73
Fig. 14 Proportions du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact au cours des cinq différents mois de la présente étude, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante. 75
Fig. 15 Moyenne du temps consacré à des comportements de jeu par les neuf individus étudiés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant. 77
Fig. 16 Moyenne du temps consacré à des comportements de salutation par les individus considérés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant. 78
Fig. 17 Moyenne du temps consacré à des comportements de proximité par les neuf individus considérés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant. 79
Fig. 18 Moyenne du nombre de participations des neuf individus à des comportements de jeu, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant. 81
Fig. 19 Moyenne du nombre de participations à des comportements de salutation pour les neuf individus considérés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant. 82
Fig. 20 Moyenne du nombre de participations des neuf individus considérés à des comportements de proximité, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant. 83
Fig. 21 Proportions d'occurrences des comportements avec et sans contact pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante. 84
Fig. 22 Proportions du nombre de partenaires au cours des interactions de jeu pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante. 92
Fig. 23 Proportions du nombre de partenaires au cours des interactions de proximité pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante. 93
Fig. 24 Proportions d'initiations des interactions de jeu pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante. 95
Fig. 25 Proportions d'initiations des interactions de salutation pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante. 96

Fig. 26 Proportions d'initiations des interactions de proximité, pour les neuf individus considérés.....97
Fig. 27 Diagramme de dispersion figurant le nombre de participations à des comportements de jeu en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant. 100
Fig. 28 Diagramme de dispersion figurant le nombre de participations à des interactions de proximité en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant. 101
Fig. 29 Diagramme de dispersion figurant la part relative d'interactions d'affiliation positive refusées en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant. 102
Fig. 30 Diagramme de dispersion figurant le nombre de réceptions de comportements de salutation en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant. 104
Fig. 31 Diagramme de dispersion figurant le nombre de réceptions de comportements de proximité en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant. 105
Fig. 32 Moyenne du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — de l'ensemble des individus étudiés pour chacune des périodes hivernales considérées, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.....107
Fig. 33 Diagramme de dispersion figurant le nombre d'initiations d'interactions de jeu social en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — et résultat du test de Spearman correspondant.....108
Fig. 34 Diagramme de dispersion figurant le nombre d'initiations de comportements de jeu social en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] —, en excluant les valeurs extrêmes de Jasper et d'Ulysses.....109
Fig. 35 Diagramme de dispersion figurant le temps consacré aux comportements de jeu en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — et résultat du test de Spearman correspondant. 111
Fig. 36 Diagramme de dispersion figurant le temps consacré aux comportements de jeu en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] —, en excluant la valeur extrême d'Ulysses. 112
Fig. 37 Diagramme de dispersion figurant le temps consacré aux comportements de salutation en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — et résultat du test de Spearman correspondant.....113
Fig. 38 Représentation graphique du taux urinaire de cortisol de chaque individu, pour les trois hivers considérés. 170

LISTE DES TABLEAUX

Tab. 1 Démographie des membres de la meute du CCWR pendant les trois hivers étudiés.....45
Tab. 2 Tableau figurant l'ensemble des informations relevées au cours de l'analyse des prises de vues. 48
Tab. 3 Tableau résumant les comportements pris en compte dans cette recherche.....49
Tab. 4 Tableau présentant les informations fournies par le test de Kruskal-Wallis effectué sur les données de temps consacré aux comportements des différentes catégories, au cours des trois hivers considérés.....67
Tab. 5 Tableau présentant les informations fournies par le test de Kruskal-Wallis appliqué aux données de temps consacré aux différentes catégories comportementales, au cours des différents mois étudiés.....69
Tab. 6 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements appartenant aux différentes catégories, au cours des trois hivers étudiés.....71
Tab. 7 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements appartenant aux différentes catégories, au cours des cinq mois de cette recherche. 72
Tab. 8 Tableau croisé indiquant le nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact au cours des cinq mois considérés, ainsi que les pourcentages correspondants.....74
Tab. 9 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le temps consacré par les neuf individus considérés à des comportements de jeu.....77
Tab. 10 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le temps consacré par les neuf individus considérés à des comportements de salutation.....78
Tab. 11 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le temps consacré par les neuf individus considérés à des comportements de proximité.....79
Tab. 12 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements de jeu présentés par les neuf individus considérés.....80
Tab. 13 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements de salutation présentés par les neuf individus considérés. 81
Tab. 14 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements de proximité présentés par les neuf individus considérés. 82
Tab. 15 Tableau de contingence des comportements avec et sans contact au cours de l'ensemble de l'étude. 84
Tab. 16 Matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements d'affiliation positive (mis à part PINO, PIWO et GC) durant le premier hiver de cette recherche (1993-1994). 86
Tab. 17 Matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements d'affiliation positive (mis à part PINO, PIWO et GC) au cours du second hiver considéré (1994-1995). 86
Tab. 18 Matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements d'affiliation positive (mis à part PINO, PIWO et GC) au cours de la troisième période hivernale étudiée (1995-1996).....87
Tab. 19 Matrice sociométrique des comportements de jeu social présentés au cours de l'ensemble de l'étude. 88
Tab. 20 Matrice sociométrique des comportements de salutation présentés au cours de l'ensemble de l'étude. 89
Tab. 21 Matrice sociométrique des comportements de proximité présentés au cours de l'ensemble de l'étude. 90
Tab. 22 Tableau de contingence figurant, pour chaque individu considéré, le nombre d'occurrences des comportements de jeu social avec un ou plusieurs partenaires, au cours de l'ensemble de l'étude. 91
Tab. 23 Tableau de contingence représentant, pour chaque individu étudié, le nombre d'occurrences des comportements de proximité avec un ou plusieurs partenanires, au cours de l'ensemble de la présente recherche. 93
Tab. 24 Tableau de contingence représentant les proportions d'initiations des interactions de jeu social au cours de l'ensemble de l'étude, pour chacun des individus considérés. 94

Tab. 25 Tableau de contingence présentant les proportions d'initiations des comportements de salutation au cours de l'ensemble de l'étude, pour chacun des individus considérés. 96
Tab. 26 Table de contingence présentant les proportions d'initiations des comportements de proximité au cours de l'ensemble de l'étude, pour chacun des individus considérés. 97
Tab. 27 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis réalisé sur le taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — de l'ensemble des individus considérés de la meute, pour les trois périodes hivernales étudiées. 106
Tab. 28 Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov appliqué à la distribution de chaque comportement individuel ; la distribution théorique est normale. 159
Tab. 29 Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov appliqué à la distribution des catégories comportementales, ainsi qu'à celle de ces données transformées (logarithme naturel ou racine carrée) 159
Tab. 30 Coefficients de pondération calculés pour chacun des hivers étudiés. 160
Tab. 31 Coefficients de pondération calculés pour chacun des mois de l'étude. 160
Tab. 32 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des hivers, pour les comportements de proximité. 161
Tab. 33 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de salutation. 161
Tab. 34 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de proximité. 161
Tab. 35 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des hivers, pour les comportements de jeu. 162
Tab. 36 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des hivers, pour les comportements de proximité. 162
Tab. 37 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de salutation. 162
Tab. 38 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de proximité. 162
Tab. 39 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire de mois, pour les comportements avec et sans contact. 163
Tab. 40 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de jeu. 164
Tab. 41 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de salutation. 164
Tab. 42 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de proximité. 164
Tab. 43 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de jeu. 165
Tab. 44 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de salutation. 165
Tab. 45 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de proximité. 165
Tab. 46 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire d'individus, pour les comportements avec et sans contact. 166
Tab. 47 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire d'individus, pour les comportements de salutation. 167
Tab. 48 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire d'individus, pour les comportements de proximité. 167
Tab. 49 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré pour les comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de jeu social. 168
Tab. 50 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré pour les comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de salutation. 168
Tab. 51 Taux urinaire de cortisol des femelles étudiées, selon l'hiver considéré. 169
Tab. 52 Taux urinaire de cortisol et rang hiérarchique des mâles étudiés, selon l'hiver considéré. 169

RESUME

Au sein d'une meute de loups (*Canis lupus*), les nombreuses interactions entre les individus sont un élément essentiel de la vie sociale des animaux. A ce jour, les recherches éthologiques consacrées à cette espèce se sont principalement intéressées aux interactions agonistiques ou sexuelles. Les comportements d'affiliation positive, souvent décrits comme « amicaux » ou « affectueux », ont été mentionnés régulièrement, et depuis des décennies, par les observateurs étudiant cette espèce, mais seules de très rares analyses scientifiques leur ont été consacrées. De même, le stress social au sein d'une meute n'est que très peu documenté.

Cette étude a révisé tous les comportements d'affiliation positive décrits chez le loup, et a précisé la définition de ces interactions en recensant l'ensemble des signaux visuels concernés. Les comportements étudiés sont les jeux, les salutations, les interactions de proximité et les cérémonies de salutations.

Au Canadian Centre for Wolf Research, à Shubenacadie (Nouvelle-Ecosse, Canada), une meute de loups captifs a été filmée durant trois hivers consécutifs (de 1993 à 1996), de début novembre à fin mars. La méthode de focalisation a été appliquée à neuf individus, dont les comportements d'affiliation positive et de jeu solitaire ont été précisément quantifiés puis analysés. De manière à étudier les relations entre les individus, des matrices sociométriques ont également été établies. L'influence des comportements considérés sur le stress social a aussi été évaluée, en employant le taux de cortisol urinaire, déterminé par des analyses de laboratoire, comme un indice du stress chez les animaux étudiés.

Les résultats de notre recherche indiquent que les comportements d'affiliation positive sont fréquents et se produisent longuement au sein de la meute considérée, et qu'ils sont près de trois fois plus nombreux que les interactions agonistiques. Ce constat est d'autant plus remarquable que les données ont été récoltées durant l'hiver, incluant ainsi la période de reproduction qui est généralement plus riche en altercations agressives que n'importe quelle autre époque de l'année.

Les résultats de ce travail montrent que des variables telles que le statut social, l'âge, le sexe ou encore la personnalité semblent influencer la qualité et la quantité des interactions d'affiliation positive auxquelles un individu prend part. Ces divers facteurs agissent certainement en synergie sur le comportement d'un animal et influencent les relations qu'il entretient avec ses congénères, de même que le stress social au sein de la meute.

Il s'avère également que la présence de jeunes individus, principaux initiateurs des interactions de jeu et de salutation au sein du groupe, pourrait agir de manière importante sur les comportements sociaux entre les membres de la meute.

Les interactions de proximité sont principalement initiées par les individus dominants, le plus souvent à l'intention des femelles alpha et bêta. Les comportements de salutation, quant à eux, sont essentiellement destinés au couple alpha, en particulier au mâle dominant. Ce type d'interaction pourrait contribuer au renforcement des liens sociaux entre les dominants principaux de la meute et leurs subordonnés.

Notre étude démontre que les individus prennent part de manière inégale aux comportements considérés. De plus, les animaux entretiennent des relations d'intensité et de qualité diverses avec leurs congénères. Des préférences mutuelles entre certains membres de la meute étudiée ont ainsi été établies. Notamment, le couple alpha semble soudé par des liens privilégiés, qui perdurent au fil des ans. Au cours des interactions de jeu et de proximité, les préférences individuelles sont principalement données à un animal de sexe opposé. Ce constat pourrait s'expliquer par des tensions moins importantes entre les animaux n'appartenant pas à la même hiérarchie de dominance.

Les observations réalisées au cours de cette étude indiquent que le comportement de suppression, présenté par certains individus dominants, pourrait être en lien avec l'instabilité du rang occupé par ces animaux dans leur hiérarchie de dominance.

Nos résultats montrent que le niveau de stress d'un individu est corrélé négativement avec le temps qu'il consacre à des comportements d'affiliation positive. Ainsi, il est possible que l'effet relaxant de ce type d'interaction influe de manière significative sur le stress social, contrebalançant les conséquences physiologiques aussi bien que psychologiques des comportements agonistiques au sein du groupe. Le temps consacré par les membres d'une meute à des interactions d'affiliation positive pourrait, de ce fait, être un indicateur de la santé des animaux, ou du moins de leur bien-être.

La personnalité particulière d'un unique individu semble avoir une influence importante sur les comportements sociaux au sein de la meute. En outre, nos résultats indiquent que les interactions extrêmes d'un seul animal, qu'elles soient d'affiliation positive ou agonistiques, pourraient avoir un impact considérable sur le niveau de stress global du groupe.

Les informations révélées par cette recherche permettent une compréhension plus complète et plus approfondie des interactions sociales chez le loup ; elles indiquent notamment que les comportements d'affiliation positive occupent certainement une place importante dans la vie sociale de l'espèce. Les résultats de la présente étude contribuent non seulement à enrichir notre connaissance scientifique du loup, mais peuvent également se révéler utiles pour améliorer la gestion de meutes captives. Ce dernier point est aussi bien valable lors d'échanges d'animaux entre des zoos ou des centres de recherche, que dans le cadre de programmes de réintroduction. Dans une perspective plus générale, ce travail donne un éclairage nouveau sur cette espèce, en opposition avec les sentiments négatifs que ce prédateur suscite depuis des siècles. Ce fait peut s'avérer utile pour l'information du grand public, plus particulièrement dans des régions habitées ou exploitées par l'être humain, et dans lesquelles le loup est présent ou refait son apparition.

MOTS-CLES

Loup, *Canis lupus*, période de reproduction, éthologie, comportement, physiologie, personnalité, relations, focalisation, social, affiliation positive, jeu, salutation, proximité, suppression, stress, relaxant, cortisol, statistiques non-paramétriques.

ABSTRACT

In a pack of wolves (*Canis lupus*), the numerous interactions between individuals are an essential element of the animals' social life. To date, the ethological researches dedicated to this species were principally focused on agonistic or sexual interactions. Positive affiliation behaviours, often described as « friendly » or « affectionate », have been regularly, and for decades, mentioned by observers studying this species, but only very rare scientific analyses were dedicated to them. Also, the social stress within a pack is very poorly documented.

In this study, all positive affiliation behaviours described in wolves were reviewed, and the definition of these interactions was clarified through an inventory of all relevant visual signals. The studied behaviours are play, greeting, proximity interactions and greeting ceremonies.

At the Canadian Centre for Wolf Research, in Shubenacadie (Nova Scotia, Canada), a pack of captive wolves was videotaped over three consecutive winters (from 1993 to 1996), from the beginning of November until the end of March. Focal sampling was used on nine individuals, for which positive affiliation and solitary play behaviours were precisely quantified and analysed. In order to study the relationships between individuals, sociometric matrices were also established. Furthermore, the influence of the considered behaviours on social stress was evaluated using the urinary cortisol level, determined by laboratory analyses, as an index of stress in the studied animals.

The results of our research indicate that positive affiliation behaviours are frequent and of long duration within the considered pack, and that they are almost three times as numerous as agonistic interactions. This finding is even more remarkable considering that the data were collected during wintertime, including by the way the mating season, a period that is usually richer in aggressive behaviours than the rest of the year.

The results of this study show that variables like social status, age, sex or personality seem to influence the quality and the quantity of positive affiliation interactions that an individual takes part in. These different factors most probably act in synergy on an animal's behaviour and influence his relationships with its pack mates, as well as the social stress within the pack.

It also appears that the presence of young individuals, principal initiators of play and greeting interactions within the group, might act in an important manner on the social behaviours among the members of the pack.

Dominant individuals, the more often towards alpha and beta females, principally initiate proximity interactions. As regards greeting behaviours, they are essentially addressed to the alpha pair, in particular the dominant male. This kind of interaction might contribute to the reinforcement of social bonds between the principal dominants of the pack and their subordinates.

Our study demonstrates that individuals take part in an unequal manner to the considered behaviours. In addition, the animals share relationships with their pack mates that differ in intensity and quality. In this way, mutual preferences between some members of the studied pack have been established. Notably, the alpha pair seems to be tied by privileged bonds that last over the years. During play and proximity interactions, individual preferences are principally given to an animal from the opposite sex. This might be explained by less important tensions between animals that do not belong to the same dominance hierarchy.

The observations made during this study indicate that the suppressing behaviour presented by some dominant individuals might be linked with the instability of the rank occupied by these animals in their dominance hierarchy.

Our results show that an individual's stress level is negatively correlated with the time he consecrates to positive affiliation behaviours. Therefore, it is possible that the relaxing effect of this type of interaction significantly influences the social stress, offsetting the physiological as well as psychological consequences of agonistic behaviours within the group. The time consecrated by the members of a pack to positive affiliation interactions might thus be an indicator of the animals' health, or at least of their wellbeing.

The particular personality of one specific individual seems to have an important influence on the social behaviours within the pack. Besides, our results indicate that the extreme interactions of a given individual, whether positive affiliative or agonistic, might have a considerable impact on the group's global stress level.

The information revealed by this research allows for a more complete and in-depth understanding of social interactions in wolves; it notably indicates that positive affiliation behaviours certainly occupy an important place in the species' social life. The results of this study not only contribute to improve our scientific knowledge of the wolf, but can also reveal themselves useful to enhance the management of captive packs, be it in the context of reintroduction programmes, or during exchanges of animals between zoos or research centres. In a more general perspective, this work highlights new facets of this species, in opposition to the negative feelings that this predator has aroused since centuries. This may be useful for the general public awareness, more particularly in regions inhabited or exploited by humans, and in which the wolf is present or reappears.

KEYWORDS

Wolf, *Canis lupus*, mating season, ethology, behaviour, physiology, personality, relationships, focal sampling, social, positive affiliation, play, greeting, proximity, suppression, stress, relaxing, cortisol, non-parametric statistics.

1. INTRODUCTION

Cette étude a pour objectif d'évaluer l'importance des comportements d'affiliation positive dans une meute de loups (*Canis lupus*) captifs. Les données récoltées concernent trois hivers consécutifs, incluant la période de reproduction. Les comportements dont traite ce travail n'ont, à notre connaissance, jamais été étudiés dans leur ensemble chez le loup.

Préalablement à la prise de données, le terme d'affiliation a été clarifié dans son emploi en éthologie, et les comportements d'affiliation positive présentés par le loup ont été clairement définis.

Cette recherche s'intéresse également au niveau de stress social subi par les individus au sein de la meute. En effet, les données de taux urinaire de cortisol, mises à disposition par Simon Gadbois (Université de Dalhousie, Halifax, Canada), sont mises en relation avec les comportements étudiés.

Différentes approches sont employées dans l'analyse des données : 1) les comportements d'affiliation positive sont comparés entre eux, de manière à déterminer leur importance relative au sein de la meute, et de mettre en évidence leur distribution temporelle particulière ; 2) les individus sont comparés du point de vue de leur participation à ces comportements ; 3) des corrélations entre les comportements étudiés et le rang hiérarchique occupé par les individus considérés sont recherchées ; 4) des corrélations entre ces comportements et le taux urinaire de cortisol des individus sont également testées.

La question des comportements d'affiliation positive est abordée selon deux approches distinctes. En premier lieu, l'approche est descriptive, rendant compte des observations comportementales. Deuxièmement, une approche corrélationnelle recherche les éventuels liens entre les comportements observés et deux grandeurs différentes, soit le rang hiérarchique et le taux urinaire de cortisol.

Le chapitre 1.1 introduit le carnivore très étudié qu'est le loup, présentant différents aspects de sa biologie. Une section aborde la notion de « personnalité », dont il est parfois fait mention au sujet de cette espèce. Au chapitre 1.2, la notion d'affiliation est discutée, révisant la signification donnée à ce terme dans différentes études éthologiques antérieures. Les comportements pris en compte dans la présente recherche sont présentés au travers de diverses approches dont ils ont fait l'objet au cours des dernières décennies. Le point 1.3 introduit les mécanismes physiologiques impliqués dans la réponse de l'organisme à un stimulus stressant, de même que la notion de « stress social » et les divers facteurs pouvant influencer ce dernier. Le dernier chapitre (1.4) présente les buts et les prédictions de la présente recherche.

La signification d'un comportement n'est souvent pas aisée à déterminer. Ce travail ne tente pas de déterminer la raison d'être des comportements étudiés, mais s'inscrit plutôt dans une approche descriptive et quantitative. Les résultats obtenus sont cependant commentés en relation avec divers facteurs pouvant les influencer, et l'éventuelle ascendance des comportements étudiés sur la physiologie des individus est relevée.

1.1 LE LOUP, *Canis lupus*

Bien que le loup (*Canis lupus*) soit le Canidé sauvage le plus étudié, de nombreux éléments restent à découvrir sur son comportement, écologique et social notamment. Rudolf Schenkel (1947), un des pionniers de l'éthologie du loup, a décrit le premier, au zoo de Bâle, les mimiques faciales et les postures adoptées par les individus au cours de certaines de leurs interactions. Adolf Murie (1944), quant à lui, a fait les premières observations détaillées de cette espèce à l'état sauvage.

Les relations sociales qu'entretiennent les membres d'une meute de loups sont extrêmement complexes. Elles dépendent de très nombreux facteurs, dont une partie sera discutée dans ce travail.

1.1.1 CONSIDERATIONS GENERALES

1.1.1.1 Classification

Le loup, aussi appelé « timber wolf » dans la littérature anglaise, est un membre de la classe des Mammifères, de l'ordre des Carnivores, et le plus grand représentant de la famille des Canidés. Les scientifiques ne s'accordent pas sur le nombre de sous-espèces ou de « formes » que comporte l'espèce (pour une révision complète, voir Nowak 2003). Les individus considérés dans la présente recherche sont des loups gris communs (*Canis lupus lupus*).

1.1.1.2 Distribution géographique et rapports avec l'Homme

L'aire de répartition du loup, autrefois très étendue, est maintenant limitée dans de nombreuses régions du monde par l'expansion humaine et les campagnes d'extermination menées contre lui (Landry 2001 ; Boitani 2003). Par endroits, le retour naturel du prédateur se produit grâce à des individus qui dispersent depuis des populations établies à proximité (Lucchini et al. 2002 ; Valière et al. 2003). Les projets de réintroduction ou de sauvetage de certaines sous-espèces menacées d'extinction sont cependant en cours (Honeyager 1992 ; Thiel et Valen 1995). Le retour du loup au coeur de régions dans lesquelles il a été exterminé depuis plus de 50 ou 100 ans n'est cependant pas sans poser de problème, et de nombreux opposants à sa réinstallation se manifestent. Au-delà des problèmes politiques, le loup soulève également des questions sur la présence de grands carnivores dans des milieux exploités par l'Homme (Boitani 1995). La relation du prédateur avec ses diverses proies, qu'elles soient domestiques (Ginsberg et Macdonald 1990 ; Vos 2000[1] ; Kojola et Kuittinen 2002[1]) ou sauvages (Forbes 1994 ; Gilbert 1995), est ainsi sujette à de très nombreuses études.

La distribution géographique du loup est limitée à l'hémisphère nord. Les populations les plus nombreuses se trouvent au Canada (52'000-60'000 individus), en Russie (25'000-

[1] Cité dans Fritts et al. (2003).

30’000), au Kazakhstan (30’000) et en Mongolie (10’000-20’000) (Boitani 2003). Les autres recensements font état d’un nombre d’individus nettement plus restreint et, dans de nombreux pays, aucune information n’est disponible à ce sujet, principalement en ce qui concerne le Moyen-Orient et la Péninsule arabique (Landry 2001, Boitani 2003).

En Europe, les populations principales se trouvent en Roumanie (2'500 individus), en Biélorussie (2’000-2’500), en Ukraine (2’000), en Espagne (2’000), en Macédoine (plus de 1’000), en Bulgarie (800-1’000) et en Italie (500-1’000) (Boitani 2003).

1.1.1.3 Morphologie et biologie

Les dimensions et le poids du loup dépendent de la sous-espèce considérée, et varient ainsi considérablement. A l’âge adulte, le loup pèse entre 13 et 60 kg (exceptionnellement 80 kg), les femelles étant plus légères que les mâles, et le poids moyen des individus augmentant du Sud au Nord (Landry 2001 ; Mech et Boitani 2003). La hauteur au garrot est de 50 à 80 cm (exceptionnellement 90 cm), et la longueur avec la queue est de 100-200 cm, cette dernière mesurant 30 à 56 cm (Landry 2001 ; Gadbois 2002). La couleur du pelage peut prendre toutes les teintes du blanc au noir, avec des nuances possibles de brun et de roux.

Les périodes d’activité maximale du loup sont en général l’aube et le crépuscule, ainsi que peu après la tombée de la nuit (Vilà et al. 1995) ; cependant, une activité plus souvent nocturne a été relevée dans les régions où l’occupation humaine est importante (Zimen et Boitani 1979 ; Ciucci et al. 1997[2]).

La dimension commune d’une meute à l’état sauvage varie de 6 à 8 animaux en moyenne, bien que le nombre exceptionnel de 42 individus ait été observé au Canada (Fau et Tempany 1976[3]).

Les femelles sont en oestrus une fois par an (Asa et Valdespino 1998). Bien que certains individus (mâles et femelles) soient capables de se reproduire dès l’âge de 10 mois (Medjo et Mech 1976[3]), la maturité sexuelle se situe en moyenne à 22 mois ; cependant, les résultats de certaines recherches repoussent cette limite d’âge au-delà de trois ans (Mech et Seal 1987[3]). La période de reproduction varie de fin janvier à avril, selon la latitude ; la mise-bas a lieu d’avril à juin, la période de gestation étant de 62 à 63 jours. La tanière n’est utilisée que pendant 3 à 5 semaines au cours de l’année, dès la mise-bas.

La taille de la portée est de 1 à 11 louveteaux, que l’on nomme « louvarts » lorsqu’ils atteignent l’âge d’une année. Les descendants restent avec la meute pendant 11-24 mois en général (5 mois à 5 ans), puis dispersent (Fuller 1989[3] ; Gese et Mech 1991 ; Mech et al. 1998).

[2] Cité dans Fritts et. al. (2003).
[3] Cité dans Mech et Boitani (2003).

1.1.2 Organisation et vie sociales

1.1.2.1 Concept de « famille » et soins portés aux jeunes

Certains spécialistes du loup comparent la structure sociale d'une meute à celle d'une famille d'êtres humains. Ainsi, Mech et Boitani (2003) s'expriment en ces termes : « Le loup et la meute de loups sont aussi étroitement liés dans l'esprit de l'Homme qu'un enfant est lié à une famille, et ce à juste titre. La famille humaine est une bonne analogie pour la meute de loups. »

Une meute de loups sauvages est, en effet, une unité familiale (Murie 1944 ; Mech 1970, 1999 ; Packard 1980), constituée de la paire génitrice, ainsi que de leurs descendants. Ces derniers restent souvent auprès de leurs parents au cours de leurs premières années de vie. Cependant, dans le cas des très grands groupes vivant en liberté, de même que dans celui des meutes captives, les générations antérieures à celle de la paire reproductrice peuvent également être présentes (Gadbois 2002 ; Packard 2003).

D'autres espèces de Canidés partagent ce type d'organisation sociale « permanente », comme les lycaons (*Lycaon pictus*) ; au contraire, les renards, chacals et coyotes ne constituent habituellement que des familles temporaires, pendant la période de reproduction et l'élevage des jeunes (Fox 1975 ; Gadbois 2002).

En général, seuls les deux individus dominants de la meute, au sommet de la hiérarchie de dominance des deux sexes, se reproduisent (Rabb et al. 1967 ; Zimen 1975 ; Asa et Valdespino 1998 ; Gadbois 2002) ; il n'y a ainsi qu'une portée annuelle par meute. Certaines exceptions à la monogamie chez cette espèce existent néanmoins (pour une révision générale de ce sujet, voir Harrington et al. 1982).

Seule la mère s'occupe des louveteaux pendant les trois premières semaines de leur vie ; les autres membres de la meute pourvoient aux besoins nutritifs de la mère (Asa et Valdespino 1998 ; Gadbois 2002). Dès que les jeunes s'aventurent hors de la tanière, l'ensemble de la meute participe généralement aux soins qui leur sont prodigués (Asa 1997, 1999 ; Asa et Valdespino 1998). Ces attentions incluent la garde, le jeu, la nutrition, ainsi que la défense. Aux côtés de la mère, le rôle prépondérant du mâle dominant dans toutes ces activités est souligné par Gadbois (2002). Les adultes et subadultes non géniteurs participent ainsi pleinement à la vie sociale de la meute, y compris lors de la période d'élevage des jeunes.

1.1.2.2 Hiérarchie de dominance

Schenkel (1947) décrivait deux « ordres sexuels de préséance » au sein de la meute captive qu'il a étudiée. Cette double hiérarchie de dominance, une pour chaque sexe, a par la suite été signalée par de nombreux chercheurs travaillant sur des individus captifs. Ce constat est, de nos jours, encore accepté (Mech 1970, 1999 ; Zimen 1975 ; Derix et al. 1993 ; McLeod et al. 1996 ; Gadbois 2002). Les individus dominants des deux hiérarchies constituent le couple alpha, qui est en général le seul à se reproduire. Packard (2003) mentionne qu'un ordre social semblable a été décrit par Niko Tinbergen, entre les chiens eskimos du Groenland.

Le concept de la hiérarchie de dominance linéaire au sein d'une meute de loups a été rapporté, par de nombreux auteurs, comme étant la plus simple représentation de l'organisation sociale chez cette espèce (Schenkel 1947 ; Mech 1970, 1993 ; Packard 2003). Il est basé sur les interactions agonistiques entre les membres du groupe. En effet, selon cette perspective, le loup le plus dominant est celui qui sort vainqueur des affrontements l'opposant à tous les autres individus. Il est nommé loup « alpha ». Le loup « bêta » est celui qui est victorieux au cours de toutes les interactions agressives avec les autres membres de la meute, à l'exception de celles qui mettent en cause l'individu « alpha » ; et ainsi de suite. On nomme « oméga » l'animal qui ne vainc aucun de ses adversaires au cours des interactions agonistiques[4]. Toutefois, le « rang hiérarchique » conféré à un individu l'est également au regard des comportements de soumission qu'il manifeste envers les autres membres de la meute (Mech 1999 ; Gadbois 2002), un individu subordonné se soumettant à un animal dominant.

De très nombreuses études menées sur les meutes de loups captifs (Rabb et al. 1967 ; Folk et al. 1970 ; Zimen 1975 ; Cipponeri Verrell 2003 ; Gadbois 2002), ou à l'état sauvage (Murie 1944 ; Mech 1970, 1993[5] ; Haber 1977[5]) ont employé ces termes.

Cependant, des recherches effectuées en captivité montrent que cette perception linéaire est une simplification de la réalité, et que les relations hiérarchiques qui existent au sein d'une meute de loups sont plus complexes (Zimen 1975, 1981 ; Lockwood 1976 ; Packard 1980). En ce qui concerne les meutes de loups vivant en liberté, le concept même de la hiérarchie de dominance a récemment été remis en question. En effet, de l'avis de plusieurs chercheurs (Mech 1999 ; Packard 2003), les meutes à l'état sauvage sont typiquement composées d'un couple géniteur et de sa descendance, et sont ainsi structurées sur une base plus cohésive qu'agonistique. La hiérarchie de dominance est plus « naturelle » (e.g. principalement liée à l'âge des individus), et l'utilisation des termes « alpha », « bêta », etc. dans ce contexte n'est pas appropriée. Packard (2003) indique que ces dénominations devraient être réservées à l'étude de meutes de démographie inconnue ou complexe (par exemple dans le cas de meutes présentant plus d'une paire génitrice). De plus, Mech (1999) relève que le problème posé par l'emploi de ces termes ne réside pas vraiment dans leur terminologie, mais plutôt dans le fait que celle-ci implique faussement une dominance de hiérarchie rigide, basée sur les rapports de force.

En conclusion, les dénominations « alpha », « bêta », ou encore « oméga » sont encore utilisées de nos jours, tout au moins dans l'étude de meutes captives (Gadbois 2002 ; Cipponeri Verrell 2003). De plus, l'emploi de ces termes semble accepté dans les études menées sur de grandes meutes captives, dont les membres présentent une démographie complexe (Mech 1999 ; Packard 2003). Ainsi, par souci de clarté, nous utiliserons également cette terminologie au cours de la présente recherche.

1.1.2.3 Communication sensorielle du loup

Plus d'un demi-siècle s'est écoulé depuis la première étude de la communication chez le loup, effectuée par Schenkel (1947), et il reste cependant beaucoup d'éléments à découvrir à ce sujet. Comprendre la communication animale implique de reconnaître les signaux employés par les individus, et d'être en mesure de les interpréter (Smith 1977). La présente

[4] Les descriptions faites ici considèrent le résultat de la très grande majorité des interactions agonistiques entre les individus. Dans de rares occasions, cependant, l'issue de ces altercations peut être en faveur du subordonné.
[5] Cité dans Packard (2003).

recherche n'a pas la prétention de donner la signification exacte de chacun des comportements étudiés, mais se propose d'évaluer l'importance de ces derniers au sein d'une meute de loups captifs.

La communication intraspécifique est extrêmement importante dans le cas des animaux sociaux comme le loup. Elle permet d'éviter, le plus souvent, les conflits sérieux pouvant physiquement mettre en péril la vie des individus (Harrington et Asa 2003). La communication est ainsi en faveur du maintien de relations stables, et minimise le nombre d'occurrences des comportements agonistiques extrêmes.

La plupart des interactions entre les individus fait certainement intervenir plusieurs systèmes sensoriels de manière simultanée. Cependant, les recherches éthologiques étudiant les relations sociales des loups se basent, le plus souvent, sur les signaux visuels et acoustiques transmis par les individus. Ce sont, en effet, ces types de signaux que l'Homme est capable de percevoir de manière relativement aisée. De nombreuses études restent cependant à mener sur l'emploi des autres systèmes sensoriels qui interviennent au cours des interactions entre les individus (pour une révision complète des systèmes sensoriels du loup, voir Harrington et Asa 2003).

Les signaux visuels peuvent, en outre, être extrêmement complexes (Schenkel 1947, 1967), impliquant les mouvements simultanés, et parfois infimes, de nombreuses parties du corps de l'individu. Une observation *in vivo* ne permet pas toujours à l'œil humain de remarquer tous les détails de ces manifestations physiques.

Schenkel (1947) a été l'instigateur des premières recherches portant sur la communication visuelle entre les loups ; il a décrit les principaux signaux employés par les individus au cours d'un très grand nombre de leurs interactions. Dans ce contexte, il a relevé l'importance de la position de la queue, de l'ensemble du corps, ainsi que des divers éléments de la face (oreilles, dents, lèvres, etc.). Il a également mentionné le renforcement des signaux visuels par les couleurs de la fourrure, au niveau du corps entier, et aussi plus spécifiquement de la face. Par exemple, une coloration plus foncée des poils du dos renforce le signal agressif transmis par le hérissement des poils.

1.1.2.4 Importance du contact physique entre les individus

De nombreuses études sur divers Mammifères font état de contacts physiques entre les congénères, comme dans le cas des Ursidés (Forthman 1995), des Primates (Weber 1973[6] ; Nickelson et Lockard 1978 ; Oswald et Lockard 1980) ou encore des Canidés (Bekoff 1995 ; Loeven 1994).

Différentes parties du corps d'un animal sont employées pour établir le contact avec d'autres individus (comme le museau, la langue, les dents, le cou, les lèvres, etc.) (Smith 1977). Le museau est souvent pressé contre celui d'un congénère, ou doucement pris dans la gueule par un autre individu, et ce au sein d'ordres de Mammifères aussi variés que les Carnivores (Harrington et Asa 2003) ou les Insectivores (Eisenberg et Gould 1966[6]).

Dans le cas du loup, très peu d'intérêt a été porté à la communication liée au sens du toucher (Fox et Cohen 1977[7] ; Zimen 1981). Les contacts corporels entre les représentants de

[6] Cité dans Smith (1977).
[7] Cité dans Harrington et Asa (2003).

cette espèce sont cependant très fréquents. Ils se produisent, par exemple, au cours du comportement de jeu social (Loeven 1994), de quémande de la part des louveteaux (Schenkel 1947, 1967), ou encore au cours des cérémonies de salutations (Fox et Cohen 1977[8] ; Zimen 1981). Harrington et Asa (2003) indiquent que pour les loups adultes, le contact corporel se produit souvent dans des contextes « amicaux ». En effet, les interactions agonistiques extrêmes, incluant les contacts corporels entre les individus, sont très rares.

Zimen (1981) relate le nombre important de contacts physiques entre ses loups captifs. Il décrit des interactions de museau à museau, ou de museau à fourrure entre les individus, et rapporte que la fréquence de ces contacts est particulièrement élevée, soit en moyenne six contacts par heure et par loup. Il mentionne également des interactions de « grooming » (ou comportement de nettoyage), dans diverses situations, comme lorsqu'un individu lèche les blessures d'un autre. La fonction hygiénique de telles interactions ne doit pas faire oublier qu'elles ont probablement aussi une valeur de signal tactile ou olfactif (Harrington et Asa 2003).

Harrington et Asa (2003), dans leur révision de la littérature concernant le sens du toucher chez le loup, indiquent deux rôles possibles des interactions tactiles. L'un d'entre eux serait l'évaluation de la force, de la compétence et de la résistance physique d'un partenaire de jeu, ou encore d'un adversaire, au cours d'une lutte ritualisée.

Le second rôle présumé des contacts corporels serait de renforcer les liens sociaux à travers la réduction du stress (concernant les coyotes, voir aussi Bekoff 1995). En effet, les interactions « amicales », impliquant le sens du toucher, entre un chien et son propriétaire semblent apaiser chacun des deux intervenants (e.g. réduction de la fréquence cardiaque et de la tension artérielle) (Lynch 1974 ; Baun et al. 1983[8] ; Vormbrock et Grossberg 1988[8]). Dans de nombreux contextes, le contact tactile diminuerait le stress des louveteaux (Harrington et Asa 2003).

Selon ces rôles possibles, il semblerait important de distinguer, au cours de futures recherches, le contact « passif », correspondant à la proximité d'individus au repos, et le contact « actif » se produisant au cours d'interactions comme le jeu ou l'affrontement ritualisé. En effet, il est possible que l'information transmise, de même que l'effet physiologique de ces deux types de contacts sur l'organisme, soient radicalement différents.

Les contacts physiques appliqués au moyen de la mâchoire paraissent également relever d'une importance particulière, bien qu'aucune étude n'ait encore été menée à ce sujet. Ils se produisent, par exemple, lors d'un comportement nommé « mouthing » dans la littérature anglaise, et qui traduit le fait qu'un individu prend le museau ou la tête d'un autre dans sa gueule (Packard 1980 ; Harrington et Asa 2003). L'importance de la pression exercée au cours de ces interactions est inconnue. Harrington et Asa (2003) relèvent cependant que ce genre de comportement a lieu, le plus souvent, dans des contextes relativement détendus. Ces deux chercheurs relatent une anecdote intéressante à ce propos : lors de l'étude d'une meute de loups captifs, un mâle subordonné léchait la main que les chercheurs passaient à travers le grillage de l'enclos. Le frère dominant de cet individu, quant à lui, prenait la main tendue dans sa gueule et appliquait une pression sur celle-ci, puis la relâchait immédiatement ; la pression exercée s'interrompait au moment où les personnes commençaient à ressentir la douleur. Gadbois (comm. pers.) a connu une expérience similaire, les mâchoires du loup s'étaient cependant refermées sur sa cuisse, et l'étreinte ayant durée plus longtemps. De nombreuses études doivent encore être réalisées pour tenter d'élucider la signification de ce type de message tactile.

[8] Cité dans Harrington et Asa (2003).

1.1.3 La personnalite du loup

Murie (1944), ayant longuement observé les loups en Alaska, a été le premier à faire référence à la personnalité du loup : « L'impression la plus forte qu'il me reste après avoir observé les loups en de nombreuses occasions est leur amabilité ».

Il y a plus de trente ans, Mech (1970) faisait déjà mention de la « personnalité et des tendances psychologiques » du loup. Il explique que « le trait le plus fort de la personnalité du loup est sa capacité de se lier émotionnellement à d'autres individus » ; la seconde caractéristique de l'espèce serait, toujours selon Mech (1970), l'aversion de base que ses représentants ont pour les bagarres. La nature du loup est décrite comme non-violente, caractéristique toute à l'avantage de la vie sociale que mènent les individus.

Les comportements agressifs se produisent cependant dans différents contextes, comme lors de contacts avec les loups étrangers à la meute, au cours de la chasse, ou encore lorsqu'il s'agit de protéger les louveteaux vis-à-vis de prédateurs (Mech 1970). Des interactions agonistiques entre les membres d'un même groupe ont également lieu lors de tensions suscitées par l'accès à un partenaire sexuel ou à la nourriture, ainsi que dans le cadre de luttes pour un statut hiérarchique (Fentress et al. 1987a ; Gadbois 2002 ; Harrington et Asa 2003 ; Packard 2003). Cependant, près de soixante ans après les premières observations effectuées sur cette espèce, la nature paisible du loup est encore relevée (Mech 1999 ; Packard 2003).

Au-delà d'une considération générale de l'espèce, qu'en est-il des individus ? Les recherches entreprises par les sociobiologistes tendent à conclure que la diversité des personnalités chez une espèce est liée au degré de socialité de cette dernière. Dans une étude comparative des Canidés, Fox (1975) a distingué trois catégories regroupant les différentes espèces de cette famille. Nous citerons ici, en exemple, les renards (peu sociaux), les coyotes (moyennement sociaux) et les loups (très sociaux). Selon cette recherche, la personnalité des renards est qualifiée de « monomorphique », soit très homogène entre les différents individus. La personnalité des coyotes est dite « oligomorphique », tandis que dans le cas du loup, un des Canidés les plus sociaux, la personnalité de l'espèce est décrite comme « polymorphique », présentant une grande hétérogénéité d'un animal à l'autre.

Les différences individuelles entre les loups ont été relevées, il y a plusieurs décennies déjà, par plusieurs auteurs (Rabb et al. 1967 ; Mech 1970 ; Sullivan 1978). De nombreux chercheurs s'intéressant aux Canidés ont employé le terme de « personnalité » ou celui de « tempérament » au cours de leurs travaux. Cela a été le cas, par exemple, dans le cadre d'études menées sur le chien (*Canis lupus familiaris*) (Scott et Fuller 1965), la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) (Gosling 1998) ou encore le loup (Fentress 1967 ; Woolpy et Ginsgurg 1967 ; Mech 1970 ; Fox 1972, 1975 ; Ginsburg 1987 ; MacDonald 1987 ; Gadbois 2002).

Dans le cadre des observations faites sur le loup, Mech (1970) relève que les représentants de l'espèce diffèrent les uns des autres, chaque individu ayant une personnalité qui lui est propre ; ce concept est soutenu par de récents travaux (Gadbois 2002 ; Harrington et Asa 2003 ; Packard 2003).

Dès lors, il convient de définir ce que l'on entend par la « personnalité » d'un individu. Dans sa recherche socio-endocrinologique menée sur le loup, Gadbois (2002) précise ce terme, sur la base d'études réalisées dans le domaine de la psychologie humaine. Cet auteur indique qu'au sein du concept de « personnalité », une distinction devrait être faite entre le « tempérament » et le « caractère ». Le premier de ces termes concerne la propriété de base, constante, de la personnalité, et qui est probablement en grande partie héréditaire. A l'opposé,

le « caractère » décrit la part de la personnalité qui évolue au cours de la vie, au gré des situations rencontrées par l'individu. Packard (2003) soutient l'importance d'une telle partition du terme de « personnalité » dans les recherches sur les variations individuelles chez le loup. Dans une étude menée sur les Canidés, Fox (1975) mentionne que l'interaction entre le tempérament d'un individu et les situations sociales que ce dernier expérimente au cours de son développement est déterminante pour l'animal.

Dans le cadre de la présente recherche, il est difficile de faire une discrimination entre le tempérament et le caractère. Cependant, les individus considérés étant tous génétiquement de la même famille, il est probable qu'ils se distinguent davantage par leurs expériences individuelles, c'est-à-dire par leur caractère.

L'étude du tempérament devrait être menée sur plusieurs meutes non apparentées, ne partageant pas une ascendance génétique identique. En effet, des individus alpha, par exemple, peuvent être de tempéraments très distincts, « dictatoriaux » pour certains, plus « tolérants » pour d'autres (Zimen 1975 ; Gadbois, comm. pers.).

Certains chercheurs font état de « profils comportementaux » permettant de distinguer les individus entre eux (Packard 1980 ; Fentress et al. 1987a ; MacDonald 1987). De nombreuses études ont tenté de déterminer les bases des différences individuelles de la personnalité chez les loups captifs (Fox 1972 ; Bekoff et al. 1975 ; Colmenares Gil 1979[9] ; Lockwood 1979 ; Packard 1980 ; van Hooff et Wensing 1987 ; Derix 1994). Bien que les variables testées diffèrent d'une étude à l'autre, les chercheurs s'accordent sur le fait qu'il est nécessaire, dans la perspective de la comparaison des personnalités individuelles, de prendre en compte aussi bien les comportements agonistiques que non-agonistiques. Ces travaux confirment ainsi l'importance qu'il convient de donner aux comportements non-agonistiques au cours de recherches portant sur la personnalité des membres d'une meute.

La persistance, au cours des trois années de cette étude, des caractéristiques comportementales individuelles des animaux considérés justifie, selon notre point de vue, l'utilisation du terme de « personnalité » chez le loup. Chaque représentant de l'espèce possède ainsi une personnalité qui lui est propre ; cette dernière influence le comportement social des individus au sein de la meute (Gadbois 2002).

Le présent travail ne peut comparer avec précision la personnalité des différents animaux, ni établir un profil comportemental pour chacun d'entre eux, puisque les comportements agonistiques n'ont pas été considérés lors de la prise de données ; l'influence possible de la personnalité sur les comportements d'affiliation positive sera cependant discutée.

1.1.4 La pertinence des recherches menees en captivite et a l'etat sauvage

Dans l'étude locale d'une communauté animale, il est dangereux de généraliser les résultats et observations à tous les autres membres de l'espèce, même si seuls les groupes d'individus captifs sont comparés. En effet, parmi d'autres facteurs, les conditions de vie des animaux peuvent être très différentes d'un cas à l'autre (e.g. dimensions de l'enclos, nourriture prodiguée, etc.), tout comme les conditions climatiques dans lesquelles évoluent les individus (Malechek et Smith 1976[10] ; Sullivan 1978), ou encore la structure sociale de la

[9] Cité dans Packard (2003).
[10] Cité dans Gadbois (2002).

meute (liée à la démographie du groupe). Ces facteurs peuvent indubitablement avoir des effets significatifs sur le comportement des animaux considérés.

De plus, Packard (2003) souligne que les membres d'une même meute de loups partagent des expériences différentes de celles d'autres groupes. Chaque meute est ainsi, de multiples manières, distincte des autres (Ginsburg 1987 ; Jenks et Ginsburg 1987). Harrington et Asa (2003) relèvent également que les signaux utilisés lors de la communication entre les individus d'une même meute pourraient être plus subtiles que ceux qui sont employés entre des animaux ayant partagés moins d'expériences communes. Il est cependant fort vraisemblable que ces infimes différences ne puissent être perçues par l'œil humain.

Selon le même genre de considérations, la généralisation d'observations effectuées sur des individus captifs aux membres de l'espèce vivant en liberté pose également problème (Sullivan 1978). Les débats concernant les recherches menées sur le loup sont, à ce sujet, très nombreux. Certains chercheurs de terrain critiquent plusieurs aspects des études comportementales réalisées en captivité (Mech 1999). L'observation d'animaux évoluant à l'état sauvage présente l'avantage certain de considérer les individus dans leur contexte et organisation sociale naturels. En effet, des animaux enfermés ensemble sont contraints de former une unité sociale à long terme, puisqu'aucun membre du groupe ne peut disperser (Rabb. et al. 1967 ; Zimen 1982) ; il est ainsi probable que ces individus ne se comportent socialement pas tout-à-fait comme ils le feraient en liberté.

D'un autre point de vue, un des problèmes des recherches réalisées sur des loups vivant à l'état sauvage est que la structure du groupe n'est pas contrôlable, et il arrive qu'elle soit ainsi sujette à de grands bouleversements. Parmi les facteurs en cause, citons la mort d'individus causée par des interactions avec des meutes voisines (Mech et Boitani 2003), ou encore la maladie ou le décès consécutifs à diverses pathologies (pour une revue complète, voir Kreeger 2003). Des interventions humaines peuvent aussi fortement perturber la stabilité sociale de la meute, que ce soit dans sa structure (individus chassés, trappés), ou dans d'éventuelles modifications comportementales dues au stress qu'elles occasionnent chez les animaux (Creel et al. 2002 ; Fritts et al. 2003). Il est difficile d'évaluer l'impact de ces multiples facteurs sur le comportement. Un avantage des recherches menées en captivité est qu'elles permettent de contrôler ces paramètres, dont l'effet sur les données récoltées peut ainsi être évité.

Mais est-ce vraiment faire état du comportement d'une espèce que d'effectuer des observations dans des conditions qui lui épargnent les multiples situations rencontrées au cours de la vie à l'état sauvage ? Nul doute que si l'effet des perturbations anthropiques pouvait être ôté, les observations dans le cadre naturel seraient les transcriptions les plus correctes de la vie sociale du loup.

Que ce soit au cours d'études menées à l'état sauvage ou en captivité, divers facteurs peuvent influer sur le comportement des animaux. Par exemple, il est difficile d'estimer le degré de perturbation causé par la présence d'observateurs. En effet, même si ces derniers ne sont pas visuellement localisés par les individus, le sens olfactif très développé des loups peut leur permettre de détecter la présence de l'Homme à de très grandes distances. On peut supposer que des animaux captifs sont plus accoutumés à la proximité d'êtres humains, et sont ainsi moins perturbés par la présence de ces derniers que ne le seraient des individus vivant en liberté. Cependant, certaines populations sauvages semblent aussi relativement bien tolérer la proximité d'observateurs.

La majorité des études éthologiques réalisées sur le loup ont, pour des raisons pratiques, été menées en captivité (Packard 2003). Un des avantages principaux de telles recherches est, sans conteste, le fait de contrôler une partie des paramètres pouvant influencer le

comportement des animaux, comme la disponibilité en nourriture et en eau, ainsi que la structure de la meute[11]. Ce contrôle est également essentiel dans le cadre d'études comparatives (Bekoff 1972[12] ; Fox 1975), s'intéressant aux ressemblances et dissemblances entre plusieurs espèces. En revenche, un des facteurs les plus contraignants des études en captivité est, comme mentionné ci-dessus, le fait que les individus sont forcés à rester ensemble, et ne peuvent disperser comme ils le feraient à l'état sauvage. Plusieurs travaux menés en captivité semblent avoir permis l'identification des individus qui auraient été susceptibles de disperser, s'ils en avaient eu l'opportunité. Ainsi, Packard (1980) distingue ces animaux sur la base des relations sociales qu'ils ont avec les autres membres de la meute. Cet auteur a considéré un individu comme « émigrant potentiel » si les liens sociaux qu'il entretenait avec les autres membres de son groupe étaient faibles. Dans une autre recherche, Lockwood (1976) a remarqué avec intérêt que certains animaux présentaient des occurrences faibles de toutes ses mesures de comportements d'affiliation (e.g. comportements sociaux « positifs »). Ce chercheur a relevé la présence de tels individus à tous les niveaux de la hiérarchie, et considérait ces animaux comme « périphériques » ou « potentiellement solitaires ».

A la défense des études éthologiques menées en captivité, il semble important de mentionner qu'elles ont permis de faire état de nombreux types de comportements, dont la présence entre individus évoluant à l'état sauvage a ultérieurement été vérifiée sur le terrain (Schenkel 1947 ; Jenks et Ginsburg 1987). Il est fort probable que les recherches portant sur cette espèce auraient progressé beaucoup plus lentement si des études n'avaient jamais été réalisées en captivité.

Remarquons encore que les travaux effectués sur des individus captifs permettent de préserver le bien-être des populations sauvages, en leur évitant les perturbations anthropiques que pourraient générer de trop nombreuses recherches réalisées dans leur cadre naturel.

En conclusion à ce chapitre, je partage l'opinion de plusieurs chercheurs (Fentress et al. 1987a ; Jenks et Ginsburg 1987 ; Gadbois 2002 ; Packard 2003), selon laquelle les études menées sur des populations sauvages et captives de loups sont toutes deux importantes. Les informations conjointes fournies par ces deux types d'approches, si elles reconnaissent chacune leurs limites, permettent de faire évoluer plus rapidement notre connaissance de l'espèce.

Relevons, en dernier lieu, que les résultats du présent travail ne peuvent être appliqués sans nuances à l'ensemble des individus de l'espèce étudiée (Fentress et al. 1987a). Toutefois, cette recherche peut conduire à des investigations ultérieures, qui pourront confirmer ou infirmer les conclusions auxquelles elle mène.

[11] Plusieurs observations de meutes à l'état sauvage font état de fluctuations dans la composition du groupe. Ces changements sont dus à la mort, l'immigration, en encore l'émigration d'un ou de plusieurs individus (Mech et Boitani 2003 ; Packard 2003).

[12] Cité dans Packard (2003).

1.2 La notion d'affiliation

1.2.1 Qu'est-ce que l'« affiliation » ?

Le terme « affiliation » est d'usage courant en éthologie, dans le cadre de recherches menées sur les Mammifères. Il s'emploie, entre autres, dans l'étude des Primates (Oswald et Lockard 1980 ; Perry 1991 ; Lukas et al. 1998) et des Canidés (Lockwood 1976 ; Fentress et al. 1987b ; Harris et White 1992 ; Cipponeri et Verrell 2003), mais aussi des Ursidés (Forthman 1995) ou encore des Rongeurs (Insel et Shapiro 1992 ; Razzoli et al. 2003).

Dans la littérature scientifique, une très grande confusion existe dans l'emploi du terme « affiliation ». Selon la recherche considérée, la signification de ce mot est ainsi très variable.

Un premier embarras possible réside dans la diversité des espèces pour lesquelles des comportements d'affiliation ont été définis. En effet, une même manifestation physique d'un comportement peut avoir des significations très diverses selon l'espèce étudiée. A titre d'exemple, des travaux réalisés sur la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) prennent en compte, sous le terme « affiliation », le marquage urinaire. Chez le loup, ce type de comportement est considéré comme un signe de dominance, alors qu'il semble avoir d'autres fonctions dans le cas de cette hyène (Glickman et al. 1999). Selon cette même étude, les « cérémonies de rencontre » sont également considérées comme des comportements d'« affiliation », bien que décrivant des investigations olfactives mutuelles des parties génitales (Glickman et al. 1999). Ce type de comportement n'est pas à confondre avec les cérémonies de salutations décrites chez le loup, qui sont typiquement caractérisées par des manifestations « amicales ».

La seconde confusion possible réside plus précisément dans le sens donné au terme « affiliation ». Ainsi, certains travaux ne rangent sous cette appellation que des comportements non-agonistiques et sans caractère sexuel (Sapolsky 1993), tandis que d'autres y incluent également les interactions sexuelles (Insel et Shapiro 1992). Certaines recherches n'appliquent cette dénomination qu'à un seul type de comportement, le plus souvent celui de jeu (Oswald et Lockard 1980 ; Cipponeri et Verrell 2003), alors que ce terme désigne parfois l'ensemble des comportements non-agonistiques, … à l'exception du jeu (Lukas et al. 1998) !

Le recours aux définitions données par différents éthologues au terme « affiliation » ne permet pas de préciser le vrai sens de ce mot dans l'étude du comportement animal. Au contraire, les interprétations de ce terme confirment les opinions très diverses des chercheurs, comme l'illustrent les définitions données par Carter et al. (1999) et Strier (2003) :

> **Affiliation : «** …comportements sociaux qui amènent des individus à se rapprocher physiquement. Ceci comprend des formes d'association positive comme l'attachement, les relations entre parents et jeunes, les relations entre les individus d'un couple, et les coalitions. L'affiliation procure une matrice sociale au sein de laquelle d'autres comportements, comme l'accouplement ou les comportements d'agression, peuvent se produire. Les comportements agressifs et de reproduction réduisent également la distance entre les individus, mais leur expression est régulée, en partie, par une structure sociale positive basée sur les affiliations. » (Carter et al. 1999).

> **Lien affiliatif :** « forte relation entre individus, se manifestant habituellement par un plus grand taux de proximité et des interactions sociales non agressives. » (Strier 2003).

Face à cette trop grande variabilité, il convenait de définir ce que le mot « affiliation » signifie dans la présente recherche. Nous avons choisi d'adopter ce terme dans son sens le

plus large. L'« affiliation » désigne ainsi tout contact, rapprochement ou interaction entre plusieurs individus, traduisant un comportement social, quel qu'il soit. Dans le cadre de cette étude, nous avons défini le « comportement d'affiliation positive » (ou « comportement affiliatif positif »), qui désigne tout comportement d'affiliation qui n'est ni agonistique, ni sexuel. De la même manière, le terme d'« affiliation négative » pourrait s'appliquer aux comportements agonistiques, et celui d'« affiliation sexuelle » définir les comportements relatifs aux interactions purement sexuelles.

1.2.2 Comportements d'affiliation positive

1.2.2.1 Les débuts difficiles de l'étude de l'affiliation positive chez le loup

Les mots « amical », « amitié » (Zimen 1975 ; MacDonald 1987 ; Mech 2001) et « affection » (Mech 2001) reviennent de plus en plus souvent dans les descriptions comportementales d'éthologistes travaillant sur le loup. Bien que des mentions de comportements d'affiliation positive aient déjà été faites il y a des décennies (Murie 1944 ; Schenkel 1947 ; Mech 1970), un nombre très restreint de recherches ont été consacrées à des comportements le plus souvent nommés « amicaux » chez le loup (Loeven 1994 ; Cipponeri et Verrell 2003), majoritairement dédiées à l'étude du jeu.

La fréquente occurrence de ces comportements d'affiliation positive est cependant souvent relevée (Mech 1999 ; Packard 2003). Mentionnons encore que des comportements agonistiques n'ont été observés qu'en de rares occasions dans le cadre de recherches effectuées sur des meutes de loups vivant à l'état sauvage (Murie 1944; Haber 1977[13]; Mech 1988[13]).

Une des raisons du très faible nombre d'études menées sur l'affiliation positive chez cette espèce pourrait être que le type d'interaction qui la caractérise n'est pas toujours reconnu comme manifestation « amicale ». En effet, dès Darwin (1872[14]), l'intérêt des éthologues était porté aux comportements agonistiques. Ce dernier pensait que les deux états de motivation principaux des animaux étaient l'agression et la peur. C'est ainsi qu'il a interprété l'expression des comportements selon deux axes, représentés par ces deux motivations opposées. La voie des recherches futures était tracée. Ainsi, bien qu'ayant répertorié une partie des comportements sexuels et d'affiliation positive, Schenkel (1947) a concentré son étude sur les expressions faciales et les postures adoptées par les loups lors d'interactions agonistiques. Il a interprété ces observations comme la variation de la motivation de l'individu, en fonction d'un continuum entre l'agressivité (la « confiance en soi »), et la soumission (la peur). Plusieurs études mettant en relation les signaux visuels avec des motivations agonistiques (le plus souvent la peur et l'agression) ont ultérieurement été réalisées (Lorenz 1966[14]; Zimen 1981). De récents travaux indiquent, cependant, que les loups expriment également d'autres motivations que celles d'agression et de peur, dans les signaux qu'ils transmettent (Lockwood 1979 ; Packard 1980 ; Derix 1994 ; Loeven 1994 ; McLeod 1996 ; Harrington et Asa 2003).

[13] Cité dans Packard (2003).
[14] Cité dans Harrington et Asa (2003).

Les études initiales de l'éthologie du loup se sont ainsi principalement focalisées sur les comportements agonistiques, et la plupart des signaux visuels émis par les loups ont donc été interprétés selon une échelle allant de l'extrême peur à l'extrême agressivité. Certains comportements cependant, souvent catégorisés comme étant « de soumission », peuvent tout à fait objectivement être considérés comme « amicaux ».

1.2.2.2 L'éthogramme approprié

L'éthogramme est un catalogue décrivant des comportements présentés par une espèce animale. Cependant, il est impossible d'établir un éthogramme complet des comportements d'une espèce, car il est irréalisable de pouvoir les observer tous. En effet, cela impliquerait une observation constante, ce qui ne peut être accompli sur le terrain. Et dans le cadre des recherches menées en captivité, les animaux ne peuvent, le plus souvent, s'exprimer dans la totalité de leur gamme comportementale.

Dans le contexte de l'étude de la communication, Smith (1977) a déterminé 12 types de comportements. Les interactions de la présente étude seraient classifiées, selon les catégories employées par Smith (1977), dans les comportements d'« interaction », d'« association », de « locomotion », ou encore « réceptifs ». Cette approche, trop générale, n'est pas adaptée à l'étude des comportements d'affiliation positive.

Les éthogrammes sont le plus souvent constitués sur la base du sujet de l'étude (Bekoff 1979). La présente étude ne fait pas exception. En effet, bien que de multiples éthogrammes aient été établis dans le cadre des recherches menées sur les loups, aucun d'entre eux ne convenait à notre travail.

Parmi les nombreux catalogues de comportements consultés, quelques-uns ont plus particulièrement retenu notre attention. En effet, plusieurs études menées sur les Canidés ont tenu compte des comportements d'affiliation positive. Dans le cadre d'une recherche effectuée sur le coyote (*Canis latrans*) (Fentress et al. 1987b) trois catégories ont été définies : une pour les comportements uniquement affiliatifs, une seconde pour les initiations affiliatives refusées par les récepteurs, et une pour les initiations agressives. Les comportements affiliatifs étaient décrits comme des contacts museau-à-museau, des battements de queue, les oreilles positionnées vers l'arrière, des « coups de patte », des « coups de museau », le grooming, etc. Ces signaux physiques ont tous été pris en compte dans la présente recherche.

Dans le cadre d'une étude menée sur le loup, Zimen (1975) a adopté une approche plus globale. Il a également distingué trois catégories comportementales : la première regroupe les comportements « amicaux », la seconde les interactions agressives, tandis que la dernière comprend les comportements de soumission, décrits comme étant les comportements de soumission active et passive de Schenkel (1947, 1967). La catégorie des interactions « amicales » regroupait, dans cette étude, « tous les comportements de caractère neutre, par exemple les reniflements et les contacts de museau, tout comme les comportements de jeu et d'autres comportements amicaux ».

Dans une autre étude considérant le loup, Packard (1980) définit le terme de comportement « cohésif », qui inclut quatre catégories : les interactions sexuelles, de soumission, de jeu et les interactions nommées « positives ». Les deux derniers groupes de comportements de cette classification correspondent le mieux à ce que nous entendons par « comportements d'affiliation positive ».

Les catégories de comportements employées dans le cadre de ces trois études sont trop générales pour les besoins de notre recherche.

Des éthogrammes plus détaillés ont également été définis au cours d'études réalisées sur le loup. A titre d'exemple, l'un d'entre eux a été élaboré en fonction de la physiologie du loup (Packard 2003). Il prend en compte, entre autres, une série de données hormonales et cardiaques. Les comportements sont classifiés en fonction de l'état physiologique qu'ils représentent, bien qu'ils soient évidemment décrits en termes d'actions et de postures. Cet éthogramme comprend les catégories « activité », « soin, attention », « fuite, lutte », « humilité », « ingestion », « maintenance », « proximité » et « sexuel ». Une partie des comportements de jeu, de proximité et de salutation, de même que le comportement de cérémonie de salutations pris en compte dans notre recherche, sont compris dans la catégorie « proximité » de l'étude mentionnée ci-dessus. Malgré le fait que l'éthogramme décrit par Packard (2003) tienne compte d'une approche physiologique, qui aurait pu être utile dans le cadre du présent travail, la catégorisation des comportements est trop peu précise, et ainsi inadaptée à notre recherche.

Ainsi, bien que de nombreux éthologues aient fait mention de comportements d'affiliation positive chez le loup (Murie 1944 ; Schenkel 1947 ; Mech 1970, 1999, 2001 ; Lockwood 1976 ; Packard 1980, 2003 ; Gadbois 2002), aucune étude n'a encore été menée sur l'ensemble de ces derniers, tels que nous les avons définis.

La classification des comportements d'affiliation positive se devait d'être cohérente, et adaptée à notre étude. Nous avons choisi de regrouper tous ces comportements dans quatre catégories principales, c'est-à-dire le jeu, la salutation, la proximité et la cérémonie de salutations. Dans la perspective endocrinologique de cette étude, nous avons également tenu à considérer les comportements de jeu solitaire. En effet, bien que ces derniers ne soient pas des comportements d'affiliation, ils pourraient avoir un effet sur le niveau de stress des individus.

Les comportements de jeu incluent ainsi le jeu social et le jeu individuel. Chacune de ces sous-catégories a encore été subdivisée, pour distinguer les jeux avec et sans objet.

Les catégories comportementales de salutation et de proximité ont également toutes deux été subdivisées en deux sous-catégories, regroupant les interactions avec et sans contact.

La catégorisation des comportements considérés pose problème dans les études comportementales. Les recherches sur le loup n'échappent pas à cette réalité, et notre travail n'y fait pas non plus exception. Bien que certains comportements de ce Canidé soient universellement reconnus et précisément décrits, ils peuvent être considérés de multiples manières selon le sujet de la recherche. Ainsi, un même comportement, pris en compte dans le cadre de diverses études, peut être classifié dans des catégories aussi différentes que « social », « agonistique », « actif », ou encore « sexuel-agonistique » (Bekoff 1972, 1979 ; Zimen 1975, 1982 ; Goodmann et Klinghammer 1985[15] ; Derix 1994). Si cette diversité est justifiée par la nature des recherches et des questions auxquelles elles tentent de répondre (Bekoff 1979), elle empêche bien souvent de comparer les résultats de différents travaux.

Au vu des exemples mentionnés ci-dessus, la difficulté de comparer des éthogrammes conçus pour les diverses études réalisées sur le loup est aisément compréhensible. Dès lors, il serait souhaitable d'unifier les éthogrammes employés lors de travaux menés sur une espèce

[15] Cité dans Mech (2001).

donnée, au moins dans les cas où le thème de la recherche est identique ou semblable (voir aussi Moran 1987).

1.2.2.3 Les quatre catégories comportementales étudiées

Le jeu

Les comportements de jeu sont typiquement d'affiliation positive ; en effet, les signaux physiques habituellement transmis par les animaux au cours du jeu sont des manifestations d'« amitié » (Rosenberg 1990).

Le comportement ludique a été observé chez bon nombre d'Oiseaux et de Mammifères. Bien que le jeu soit un comportement caractérisant plus souvent les jeunes animaux, il n'est pas toujours restreint à eux ; ainsi, dans le cas des Rongeurs, Primates, Cétacés et Carnivores, le jeu s'observe également entre les individus adultes (Immelmann 1990).

De très nombreuses études ont été consacrées à ce type de comportement (van Lawick-Goodall 1968[16] ; Fagen 1987 ; Loeven 1994), mais il semble qu'aucune définition n'en ait encore été donnée qui soit parfaitement adaptée à toutes les espèces concernées. Quelques exemples figurent ci-après :

> « … une grande variété d'activités vigoureuses et énergiques : ceux qui déplacent l'organisme ou une partie de celui-ci à travers l'espace, comme courir, sauter, rouler, faire une roulade, bondir sur, et chasser des objets ou d'autres animaux, lutter, et manipuler vigoureusement des parties du corps (d'autres individus) ou des objets de différentes manières. » (Welker 1961[17])

> « … le jeu des animaux (incluant les humains) consiste en séquences d'actions organisées, prolongées, effectuées par un ou plusieurs individus, dans lesquels des comportements reconnaissables de contextes fonctionnels comme la lutte agonistique ou l'interaction proie-prédateur sont exécutés dans des manières qui ne peuvent en aucun cas mener aux issues conventionnelles de ces comportements… » (Fagen 1987)

> « … toutes les conduites qui s'expriment gratuitement en dehors du registre comportemental à l'intérieur duquel elles remplissent normalement leur fonction. (…) il peut y avoir au cours du jeu « invention » de nouveaux mouvements. … même des conduites parfaitement capables de s'inscrire dans un cadre fonctionnel, comme par exemple les activités de fuite, d'attaque et de capture se combinent librement ; (…) elles se répètent sans altérations sur de longues périodes ; dans le domaine social, elles se distinguent par une fréquente inversion des rôles (…) et elles paraissent parfois « exagérées », c'est-à-dire que l'amplitude y est plus grande, l'investissement plus important, la vitesse plus élevée et les répétitions plus fréquentes que dans les conditions normales.» (Immelmann 1990)

Si la définition du comportement de jeu devient plus précise au cours des décennies, elle recourt, dans ce dessein, à une verbalisation de plus en plus longue et complexe. De plus, les chercheurs ne s'accordent pas sur les définitions existantes de ce type de comportement (Packard 2003).

Au vu de la très grande variété d'animaux présentant le comportement ludique, il est compréhensible que sa définition soit peu aisée. En effet, le jeu du dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) ne peut, par exemple, être décrit dans les mêmes termes que celui du

[16] Cité dans Eibl-Eibesfeldt (1984).
[17] Cité dans Loeven (1994).

chimpanzé (*Pan troglodytes*) (obs. pers.). La connaissance de l'éthologie d'une espèce reste cependant indispensable dans la perception du jeu par l'observateur. Dès lors, des témoins avisés sont, dans la majorité des cas, en accord lorsqu'il s'agit de définir si un individu joue ou non (Bekoff 1974a[18] ; Caro et al. 1979 ; Pedersen et al. 1990).

C'est pourquoi, un nombre croissant de chercheurs définissent eux-mêmes ce type de comportement, au moyen d'expressions appropriées à l'espèce qui fait l'objet de leurs études (Stevenson et Poole 1976 ; Nickelson et Lockard 1978 ; Loeven 1994 ; Foreman 1997).

Ainsi, bien que difficile à définir en des termes exacts, le comportement de jeu est facilement reconnaissable chez une espèce dont l'éthologie nous est familière.

Le comportement de jeu est souvent relevé dans les éthogrammes de diverses recherches menées sur les Mammifères (Nickelson et Lockard 1978 ; Loeven 1994). A nouveau, chacun des éthogrammes employés est défini en fonction des questions auxquelles la recherche concernée tente de répondre. Le comportement de jeu solitaire est fréquemment distingué de celui de jeu social (Nickelson et Lockard 1978 ; Hoff et al. 1981 ; Loeven 1994) ; de même, le jeu avec objet est parfois classé indépendamment du jeu sans objet (Coscia 1993 ; Loeven 1994).

Dans son étude comparative des Canidés, Fox (1975) s'intéresse au comportement de jeu chez les espèces dites « peu sociales » (telles que le renard), « moyennement sociales » (comme le coyote) et « très sociales » (par exemple le loup). Sur la base de ses recherches antérieures (Fox 1969, 1970), il émet l'hypothèse selon laquelle plus les liens sociaux sont nombreux chez une espèce, plus ses représentants sont joueurs, et moins ils sont agressifs. Au cours de ses travaux, Bekoff **(**1974a[18], 1974b**)** a présenté des résultats soutenant cette hypothèse.

Les études portant sur le comportement ludique chez différents Canidés se concentrent souvent sur une composante particulière du jeu social, comme l'invitation au jeu (Bekoff 1974b ; Cipponeri et Verrell 2003). Les schémas moteurs spécifiques au jeu ont également été explorés (Fox et al. 1976 ; Hill et Bekoff 1977), et McLeod (1987) a décrit en détail les signaux utilisés par les louveteaux au cours du jeu. D'autres recherches se sont consacrées à l'étude de différents types de jeux, et à la quantification de ces manifestations (Bekoff 1974b ; Willkomm 1990 ; Loeven 1994).

Au cours de ces travaux, la distinction entre le jeu social et le jeu solitaire est fréquemment faite (Loeven 1994 ; Meyer et Weber 1996), de même que la catégorisation du jeu avec objet (Coscia 1993 ; Loeven 1994). Nous avons également choisi d'appliquer ces deux distinctions au cours de notre étude.

Les Canidés utilisent des signaux visuels pour initier une interactions ludique avec un partenaire, ou afin de poursuivre une séquence de jeu en cours (Schenkel 1947 ; Bekoff 1974b), bien que ces signaux soient aussi parfois observés durant le jeu solitaire (Loeven 1994). A titre d'exemple, les battements de queue (Bekoff 1974b ; Harrington et Asa 2003), ou encore des bonds très amples (Packard 1980) caractérisent et indiquent l'intention de jouer. De même, le « play-bow » est fréquemment employé comme invitation au jeu (Bekoff 1995). Ce terme désigne une posture spécifique adoptée par un individu : les membres postérieurs sont près du sol, ou posés au sol, le dos est arqué et l'arrière-train et la queue sont levés ; cette position du corps est souvent accompagnée d'un battement de queue. Ce type de signal visuel était déjà relevé par Schenkel (1947).

[18] Cité dans Loeven (1994).

Au cours de diverses études menées sur le loup, il a été remarqué que dans tous les cas de comportements conflictuels (Immelmann 1990) présentés par les individus (par exemple grognements et battements de queue), la réponse du récepteur indique que le signal de jeu reçoit la priorité (Bekoff 1982 ; Loeven 1994), ou au moins qu'il annule le signal agressif (Harrington et Asa 2003).

Le jeu social est le comportement d'affiliation positive le plus souvent cité chez le loup. Selon les recherches considérées, il s'applique à l'étude ou à l'observation des jeunes animaux uniquement (McLeod 1987 ; Mech 1988[19] ; Loeven 1994) ou fait également état de la participation des juvéniles et des adultes (Lockwood 1976 ; Packard 1980).

Au cours de la prise de données, un problème s'est posé dans la détermination du début et de la fin d'un comportement de jeu. En effet, les interactions ludiques se poursuivaient souvent longuement, entrecoupées cependant de courtes périodes de « pause ». La durée minimale de la période séparant deux séquences l'une de l'autre était essentielle à définir. Un moyen objectif et réplicable de déterminer cette durée est donné par la quantification du BCI (Bout Criterion Interval) (Berdoy 1993). Le BCI est la coupure entre deux séquences comportementales de jeu. Plusieurs manières de calculer cette grandeur existent. Dans son étude de l'ontogénie du jeu social chez le loup, Loeven[20] (1994) a employé, dans ce dessein, une méthode de probabilité appliquée à la fréquence de toutes les durées des « pauses » se produisant au cours d'une interaction de jeu. Loeven (1994) a ainsi déterminé la durée du BCI pour chacune des quatre paires d'individus qu'elle a étudiées séparément ; les intervalles étaient de 15, 13, 18 et 14 secondes. Dans le cadre de la présente étude, il aurait été difficile de déterminer une valeur de BCI pour chacune des paires constituées par les neuf individus étudiés. Nous avons ainsi décidé du choix d'un BCI de 15 secondes, moyenne des valeurs obtenues par Loeven (1994) dans son travail.

Les fonctions du jeu chez le loup ne sont pas démontrées, et sujettes à de très nombreuses hypothèses. Chez les louveteaux, il est fait mention de la valeur de socialisation que ce comportement pourrait avoir (Mech 1988[19]; Loeven 1994). D'autres suppositions concernent le rôle dans le développement musculaire et l'apprentissage des techniques de chasse (Packard 2003). Cependant, seul un très faible nombre d'hypothèses ont été émises quant à la fonction du comportement ludique chez les individus adultes ; le rôle de ce type d'interaction serait, dans ce cas, l'évaluation des capacités physiques du partenaire de jeu (Harrington et Asa 2003). Cette étude n'a pas la prétention de mettre un terme à ce débat mais de contribuer à la connaissance, chez le loup, de ce comportement intriguant que partagent tant de Mammifères.

La salutation

Le terme de « salutation » a très souvent été employé chez nombre d'espèces de Mammifères, notamment le chimpanzé (van Lawick-Goodall 1965[21]), l'otarie à crinière (*Zalophus wollebaeki*) (Eibl-Eibesfeldt 1955[21]), le chat de Geoffroy (*Oncifelis geoffroyi*) (Foreman 1997), le chien (Scott et Fuller 1965), et le loup. Dans le cas de ce dernier, Mech (1970) s'exprime, par exemple, de la manière suivante, en parlant du contact entre un

[19] Cité dans Packard (2003).
[20] Loeven (1994) a effectué cette recherche sur la base de données récoltées au Canadian Centre for Wolf Research (CCWR), tout comme dans le cas de notre travail, et c'est pourquoi nous avons choisi son étude comme référence pour définir le BCI. En effet, bien que les individus considérés ne soient pas les mêmes, les conditions de vie des animaux étudiés étaient semblables dans le cas de ces deux recherches.
[21] Cité dans Eibl-Eibesfeldt (1984).

louveteau et un être humain : « Finalement, le stade de socialisation est atteint, et le loup battra de la queue, approchera sans agression, léchera l'expérimentateur, et le saluera bouche-à-bouche avec la salutation habituelle du loup ».

A notre connaissance cependant, les comportements de salutation du loup n'ont jamais été quantitativement étudiés en tant que catégorie comportementale en soi, mais seulement décrits comme un type de comportement présenté au cours d'interactions diverses, le plus souvent les cérémonies de salutations (Harrington et Asa 2003).

Il s'agissait ainsi de définir avec précision les comportements de salutation pris en compte dans la présente recherche. Dans le cas de chacune des occurrences de ce type de manifestation, l'initiateur se reconnaissait physiquement par des battements de la queue, les oreilles positionnées vers l'arrière (sans être couchées sur la tête) et parfois des gémissements. Les caractéristiques supplémentaires de chacune des sous-catégories retenues (avec et sans contact) sont décrites ci-après.

Les interactions de salutation sans contact avaient lieu lorsqu'un individu observait l'approche, ou s'approchait d'un congénère avec une attitude de sympathie (caractérisée par des signaux visuels tels que les battements de la queue). Au cours des interactions intenses, l'initiateur sautillait sur place ou en rond (soulèvements répétés de l'avant du corps ou du corps entier). Le destinataire de ce type de comportement était, dans la grande majorité des cas, aisé à déterminer. Cependant, lorsque plusieurs individus présents pouvaient prétendre à ce titre, le récepteur était codé comme « indéterminé » (N/A).

Le comportement de salutation sans contact précède parfois des salutations avec contact. Ce dernier est caractérisé par plusieurs manifestations physiques comme le lèchement des lèvres ou de la face d'un autre individu, un « coup de patte » donné sur la face ou l'épaule d'un congénère, le frottement du museau ou de la tête de l'initiateur contre le museau, la tête ou le flanc du récepteur.

Tous les comportements de salutation pris en compte étaient typiquement de courte durée (1-5 secondes, en général).

Le comportement de salutation avec contact considéré dans cette étude se rapproche de la définition qui est donnée, dans la littérature éthologique, de différents types de comportements, comme celui d'apaisement ou encore celui de soumission active. L'utilisation de ces appellations est fréquemment confuse, et il convient ici de rappeler leur sens exact. Parallèlement à cela, les comportements de salutation considérés dans la présente recherche sont situés avec précision au sein de ces définitions, dans les paragraphes qui suivent.

Une première distinction importante est à faire entre le comportement de soumission et celui d'apaisement. Dans la littérature, ces deux termes sont parfois confondus, lorsqu'ils ne sont pas employés comme synonymes. Il arrive également que la dénomination « comportement d'apaisement » définisse une catégorie comportementale qui comprend, entre autres, les postures de soumission (Immelmann 1990). Ainsi, bien qu'un comportement d'apaisement soit, par définition, destiné à freiner l'agression intraspécifique (permettant ainsi d'éviter les combats entre les individus), il est employé dans des contextes variables. La description de ce type d'interaction précise qu'« … à l'inverse de la posture de soumission, le comportement d'apaisement ne repose pas sur l'« escamotage » de signaux d'agressivité auparavant affichés par l'animal, mais bien sur l'activation de tendances comportementales incompatibles avec l'agression » (Immelmann 1990). Le comportement d'apaisement désigne également la « salutation » ou le « geste de salutation sociale » chez les animaux sociaux, ou encore décrit l'interaction entre deux membres d'un groupe ou deux partenaires d'un couple qui se rencontrent (Immelmann 1990). En d'autres termes, l'acteur de ce type de comportement ne se trouve pas dans un contexte agonistique, mais provoque, au contraire, un contexte « amical », et son action est à considérer comme une forme de salutation plutôt que

de soumission. Le comportement de salutation avec contact, tel qu'employé dans cette étude, correspond ainsi à la définition du comportement d'apaisement en tant que « salutation sociale » entre les différents membres de la meute. Chez les Canidés, les comportements d'apaisement et les comportements nommés « amicaux » se caractérisent par des signaux physiques très semblables (Abrantes 1997), mais sont néanmoins différents ; le contexte de l'interaction apparaît comme un facteur essentiel dans la discrimination entre ces deux catégories comportementales. De même, les différences entre les signaux physiques présentés au cours des comportements d'apaisement et de soumission ne sont pas absolues (Immelmann 1990), et l'observateur doit prêter une grande attention au contexte général dans lequel l'interaction se produit. Ainsi, dans le cas de notre recherche, l'interaction observée n'a jamais été codée en tant que comportement d'affiliation positive lorsqu'une manifestation agonistique, quelle qu'elle soit, se produisait dans l'entourage de l'animal considéré.

Il est dès lors primordial de distinguer l'interaction de salutation considérée dans notre recherche du comportement de soumission active (Schenkel 1947, 1967), dont il est fréquemment fait mention chez le loup. Le comportement de soumission active est décrit comme celui d'un animal subordonné s'approchant d'un plus dominant, en adoptant une posture basse, légèrement accroupie, les oreilles en arrière et proches de la tête, et la queue portée basse. Le loup subordonné bat de la queue (parfois accompagné d'un même mouvement de l'arrière-train) et lèche, ou tente de lécher ou de prendre dans sa gueule le museau de l'individu dominant. Il peut donner des « coups de patte » en direction du dominant, ou sautiller en appui sur ses pattes arrière (Schenkel 1947, 1967). Schenkel (1947) a classé le comportement de soumission active dans la catégorie des comportements apparaissant au cours d'interactions agonistiques peu intenses. Ce comportement est aussi fréquemment décrit comme se produisant sous la forme de « salutations » ayant lieu au cours des cérémonies de salutations, principalement adressées aux individus dominants (Mech 1970 ; Harrington et Asa 2003).

La soumission active provient du comportement de quémande (Immelmann 1990) (« begging behaviour ») que présentent les louveteaux à l'intention des adultes, afin de provoquer la régurgitation de nourriture par ces derniers (Schenkel 1947). Lorsque les louveteaux ont atteind l'âge de quelques mois, leur mère manifeste parfois également un comportement de quémande à l'intention du mâle dominant, au retour de sa quête de nourriture, afin que ce dernier dépose le produit de la chasse ou le régurgite (Mech et al. 1999). Or, Immelmann (1990) précise que « le comportement d'apaisement comprend très fréquemment des éléments empruntés au registre infantile (par exemple des postures ou des mouvements de quémande) ». Le comportement de soumission active, tel qu'il est décrit, regroupe ainsi, à notre sens, plusieurs types d'interactions. Ces dernières, selon le contexte dans lequel elles ont lieu, auraient des significations très différentes. Ainsi, il nous paraît fort probable que le terme de « soumission active », tel qu'il est employé dans la littérature concernant le loup, s'applique à des comportements traduisant des motivations sous-jacentes très variées de l'initiateur, comme la soumission mais aussi la salutation « amicale ». Ces deux caractéristiques sont souvent employées en commun pour définir un comportement semblable à la soumission active, traduisant l'ambivalence de ce type de signal physique (Abrantes 1997). En effet, des descriptions telles que « se soumet avec enthousiasme » (Mech 1970) ne semblent pas être cohérentes, car elles impliquent deux motivations sous-jacentes très opposées (la peur et l'affiliation positive). Mech (1970) s'exprime en ces termes : « Les caractéristiques principales du comportement de soumission active sont l'amitié et la tolérance, et cela est spécialement apparent dans la « salutation du loup ». Deux membres d'une meute se salueront, même après une courte séparation, et cette salutation est simplement une forme de soumission active. » Ainsi, malgré les termes d'« amitié », de

« tendresse » (Schenkel 1967 ; Mech 1970) et de « tolérance » (Mech 1970) employés pour définir le comportement de soumission active, ce dernier est considéré comme une interaction agonistique. Ce genre d'ambivalence apparente de la motivation doit être résolu, dans le cadre de la présente recherche, dans laquelle il est indispensable de distinguer les comportements agonistiques des interactions d'affiliation positive.

Ainsi, les cérémonies de salutations ayant été codées séparément dans notre étude, la fonction de « salutation » du comportement de soumission active décrit par Schenkel (1947) ou encore du comportement d'apaisement a été retenue. Les interactions se produisant dans un contexte agonistique ou ambivalent n'ont pas été retenues. Contrairement à la description qui est faite de la soumission active (Schenkel 1947), les comportements de salutation avec contact considérés dans notre étude ne sont pas limités aux interactions d'un individu subordonné approchant un congénère dominant, mais comprennent aussi celles qui sont consécutives à l'approche d'un dominant. De même, bien que le destinataire du comportement ait souvent été le plus dominant des deux intervenants, la situation inverse a également été observée. Remarquons encore que l'initiateur ne portait pas toujours la queue basse au cours des interactions codées.

Selon notre opinion, un grand nombre de comportements de salutation non-agonistiques sont ainsi souvent considérés, dans le cadre des recherches menées sur le loup, comme des comportements de soumission active. Moran (1987) a également relevé le besoin de distinguer, selon le contexte dans lequel ils apparaissent, le sens de certains des signaux visuels accordés par Schenkel (1947) à la dominance ou à la subordination.

Plusieurs manifestations physiques caractérisent les comportements de salutation, tels que nous les entendons. Dans les paragraphes qui suivent, les signaux pouvant porter à confusion sont décrits et expliqués.

Une attention particulière doit être portée à la manifestation physique qu'est le battement de la queue. En effet, ce signal est présent non seulement au cours d'autres comportements d'affiliation positive (e.g. le jeu, les cérémonies de salutations), mais également dans des contextes agonistiques. De nombreux chercheurs ont mis l'accent sur la distinction entre les différentes informations que ce signal peut transmettre. Ainsi, des mouvements amples et souples de la queue sont manifestés lors d'interactions d'affiliation positive, parfois accompagné d'un mouvement simultané de l'arrière-train (Mech 1970 ; Loeven 1994 ; Harrington et Asa 2003). A l'opposé, un mouvement plus raide de cet appendice ou de son extrémité caractérise une intention agonistique (Schenkel 1947 ; Mech 1970 ; Zimen 1981). Bien que ce signal visuel soit, dans la très grande majorité des cas, accompagné par d'autres manifestations physiques qui excluent toute confusion possible, il peut être mal interprété par un observateur inattentif. Au cours de la présente étude, le visionnement détaillé des prises de vue a permis de discriminer clairement ces deux types de mouvements.

Plusieurs observations font mention d'un comportement nommé « coup de patte » (« pawing », dans la littérature anglaise) présenté par les loups. La visualisation *ad libitum* d'un très grand nombre de prises de vue a permis de remarquer que le message transmis de cette manière semble différent selon l'endroit du corps qui reçoit le « coup de patte ». En effet, lorsque ce dernier était donné sur l'arrière-train d'un individu, il traduisait typiquement un comportement sexuel. Dans notre étude, ce type d'interaction a souvent été observé, initié le plus souvent par le mâle dominant à l'intention de la femelle alpha. En revanche, le « coup de patte » a été considéré comme un comportement d'affiliation positive s'il était donné sur l'épaule ou la tête d'un congénère, ou en direction de celles-ci. Packard (1980) a également considéré la valeur positive de ce type de manifestation physique. Cependant, la patte

maintenue sur l'épaule d'un congénère représente un comportement de dominance, au moins dans la majorité des cas, et n'a de fait pas été inclu dans la présente recherche. Le contexte de l'interaction est également un facteur essentiel à l'interprétation correcte d'un signal physique tel que le « coup de patte ».

Dans le cadre des recherches menées sur le loup, le comportement de « parade nuptiale » (Immelmann 1990) (« courtship behaviour ») a été employé pour désigner l'interaction de deux individus avant la copulation. Bien que ce type de comportement soit souvent décrit comme « amical », il est néanmoins inclu, dans la majorité des cas, dans la catégorie des interactions sexuelles. Parmi les comportements de « parade nuptiale » décrit par Schenkel (1947), ce dernier fait mention du « reniflement de museau », qu'il réserve à l'interaction entre deux individus qui se courtisent. Ce comportement est décrit comme le « contact entre les têtes » de deux individus (voir aussi Mech 1970), les manifestations physiques en étant le reniflement réciproque des museaux, le frottement des têtes l'une contre l'autre, l'action de pousser la tête du congénère avec le museau ou la tête, ou de prendre dans la gueule le museau du congénère. D'autres recherches (Rabb et al. 1967) incluent aussi, dans le comportement de parade nuptiale, des manifestations telles que le « coup de patte », lécher, présenter [les parties génitales], « monter », « danser » et « certains types de pincements ». Selon notre opinion, les signaux physiques généralement classifiés dans cette catégorie doivent être séparés en deux catégories. La première comprend les manifestations sexuelles évidentes, comme la présentation des parties génitales ou un « coup de patte » donné sur l'arrière-train. La seconde catégorie inclut des manifestations « amicales », se produisant également au cours d'interactions entre des individus du même sexe, ou faisant intervenir un jeune immature, excluant ainsi toute interprétation en termes de « parade nuptiale ». Dans notre étude, les signaux physiques présentés au cours de ce second type d'interaction ont ainsi été considérés comme les manifestations d'un comportement d'affiliation positive. Packard (1980) a également distingué les interactions sexuelles directement impliquées dans la copulation des autres comportements qu'elle a nommés « positifs ».

Un type de salutation fréquemment employé par le chien a été décrit par Abrantes (1997) : l'initiateur se dirige vers un congénère et se retourne, au moment d'arriver à la hauteur de ce dernier, lui présentant son arrière-train. Au premier abord, ce type de comportement pourrait paraître d'ordre sexuel plutôt que d'affiliation positive, mais Abrantes (1997) précise clairement qu'il indique une marque d'« amitié ». Les observations effectuées au cours de notre recherche appuient cette affirmation. En effet, ce type d'interaction a été observé aussi bien entre individus du même sexe qu'initié par un mâle envers une femelle, ou inversement.

Rappelons ici que les comportements de salutation avec contact, tels qu'ils sont décrits dans cette étude, correspondent à la définition du comportement d'apaisement en tant que « salutation sociale ». Il est dès lors intéressant à mentionner que les comportements d'apaisement peuvent également emprunter des éléments au registre sexuel (Immelmann 1990). Une très grande attention a ainsi été portée à la distinction entre les interactions au cours desquelles une femelle invitait un mâle à l'accouplement (déplacement de la queue afin de découvrir les parties génitales) et les interactions d'affiliation positive. Tout comportement qui aurait pu porter à confusion n'a pas été retenu au cours de la prise de données.

Le comportement de « mouthing » décrit dans la littérature anglaise s'applique à l'action de prendre brièvement dans la gueule la tête ou le museau d'un autre individu. Il est décrit comme se produisant « souvent dans des contextes relativement détendus » (Harrington et Asa 2003). Dans le cadre de la présente recherche, il semblait cependant peu aisé de

discriminer clairement la valeur de salutation que ce comportement pouvait avoir et celle de « calme réprimande ». En effet, ce type de manifestation a également été observé, au cours de notre étude, dans des situations telles que la mère des louvarts semblant rappeler ses jeunes à l'ordre, ou encore de la part du mâle dominant à l'intention du mâle bêta, ce dernier adoptant alors immédiatement une posture de soumission passive (Schenkel 1947).

Ainsi, dans le cas où ce comportement était présenté « seul », sans autre manifestation physique visible, il n'a pas été pris en compte dans la présente étude. Cependant, lorsqu'il intervenait dans le cadre des cérémonies de salutations, ou pendant les diverses interactions de salutation décrites ci-dessus, il a été considéré comme faisant partie de ces comportements. Lorsque ce type de signal physique précédait ou suivait immédiatement une quelconque manifestation agonistique, il n'a, bien entendu, pas été retenu.

La prise de données concernant les comportements de salutation a ainsi nécessité une très grande attention portée au contexte dans lequel se déroulait chaque interaction, de même qu'à l'attitude des intervenants avant, pendant, et juste après que celle-ci n'ait eu lieu.

La proximité

Le comportement de « proximité » a fréquemment été mentionné dans des études concernant les Primates. La définition précise de ce type d'interaction diffère cependant selon la recherche considérée. Fischer (1984), dans son travail sur les gorilles de plaine (*Gorilla gorilla gorilla*), définit ce comportement comme celui d'un individu situé à moins de quatre mètres d'un congénère, pendant une durée minimale d'une minute. Dans le cadre d'une autre étude consacrée à ce gorille (Hoff et al. 1981), les comportements avec et sans contact ont été considérés séparément, et la distance maximale définie pour un comportement de proximité sans contact a été d'un mètre. Une mention précise que cette grandeur correspond à la longueur du bras de l'animal. Dans une recherche consacrée aux relations sociales entre les gorilles de montagne (*Gorilla gorilla beringei*) adultes (Harcourt 1979), les deux distances de proximité retenues ont été de deux et cinq mètres.

Certaines études sur les oiseaux ont également employé une mesure de la proximité avec les congénères. Par exemple, l'étude de Ross (2001) distingue trois distances de proximité, dont une correspond à la longueur du corps de l'animal étudié.

Dans la présente recherche, la distance de proximité a été définie comme correspondant à une longueur d'un loup, déjà employée dans le cadre de travaux antérieurs menés sur cette espèce (Moran et al. 1981), et plus aisée à estimer qu'une grandeur métrique. La durée minimale de l'interaction pour qu'elle soit considérée comme étant de proximité a été fixée à 15 secondes. Les comportements de proximité avec et sans contact ont été codés séparément.

Chez les Canidés, ce type d'interaction n'a reçu que peu d'attention. Il est cependant fait mention d'individus dormant ou se reposant les uns près des autres (Zimen 1975 ; Bekoff 1995 ; Mech 2001), léchant « tendrement » les blessures les uns des autres (Zimen 1975 ; Packard 2003), ou encore engagés dans un comportement de toilettage (« grooming ») (Lockwood 1976). De plus, Asa (1999) mentionne que la paire alpha peut être distinguée des autres individus par une plus grande proximité au moment du repos.

Certains signaux physiques, considérés dans notre recherche comme caractérisant une interaction de proximité, ont reçu diverses interprétations dans la littérature scientifique. Ainsi, un des comportements que nous avons retenu dans cette catégorie est sujet à controverses entre les éthologues étudiant le loup. Cette interaction est définie par la position

d'un individu qui se place, debout, au-dessus ou parallèlement à un congénère allongé, de manière à ce que son aine soit située au-dessus du nez de l'animal couché ; dans un faible nombre de cas, l'individu allongé renifle ou lèche les parties génitales ou les pattes arrière du congénère s'étant placé près de lui. Ce type de comportement, nommé « standing over » dans la littérature anglaise, a déjà été relevé par Schenkel (1947). Ce dernier l'a inclus dans la catégorie des « interactions sociales amicales », ne se produisant que dans des moments paisibles. Tout comme Mech (2001), nous avons observé cette interaction entre des individus de même sexe, ou de sexe opposé, et ne l'avons ainsi pas considéré comme un comportement sexuel. Selon Mech (2001), le comportement de « standing over » servirait à informer le destinataire sur le statut reproducteur de l'initiateur (son genre et sa maturité sexuelle). Zimen (1982) catégorisait ce type d'interaction comme « neutre », alors qu'une autre étude (Derix 1994) lui conférait également une fonction sexuelle. Goodman et Klinghammer (1985[22]) ont considéré ce comportement comme appartenant à des catégories aussi variées que « relatif à l'agression et à la nourriture », « salutation », « sollicitation d'attention », ou encore « jeu-agression ». Dans le cadre de la présente recherche, nous avons suivi la catégorisation de Schenkel (1947) et avons ainsi considéré le comportement de « standing-over » comme une manifestation d'affiliation positive. Ce type d'interaction n'a pas été classé dans la catégorie des « salutations » car il était le plus souvent présenté pendant une durée relativement importante, de l'ordre de plusieurs dizaines de secondes (alors qu'un comportement de salutation était typiquement manifesté pendant une durée inférieure à cinq secondes). Mech (2001) a également constaté que ce genre d'interaction pouvait se prolonger jusqu'à trois minutes.

Un second type de comportement retenu ici, nommé « hugging » dans la littérature anglaise (Mech 2001 ; Goodman et Klinghammer 1985[22]), définit l'interaction entre deux individus au cours de laquelle l'un d'entre eux « pose ses pattes avant autour de la tête et du cou d'un autre », alors que les animaux sont couchés côte à côte ou face-à-face (Mech 2001 ; Goodman et Klinghammer 1985[22]). Dans le cadre de notre étude, ce type d'interaction a été considéré comme un comportement de proximité avec contact, comme toutes les interactions de proximité au cours desquelles les individus sont en contact physique.

La cérémonie de salutations

La cérémonie de salutations est décrite comme un regroupement des membres de la meute au cours duquel les individus se manifestent par de nombreuses vocalisations (comme des gémissements et des cris aigus) et échangent des interactions tactiles « amicales », incluant des morsures inhibées ou des manifestations physiques telles que lécher la face d'un congénère (Peters 1978 ; Bekoff 1995 ; Bradbury et Vehrencamp 1998). Murie (1944) nommait ce comportement le « rassemblement général amical ». Ce type de comportement est également mentionné par Schenkel (1947), qui le classifie dans les « interactions sociales amicales ». Au cours de ces regroupements, les animaux dispensent des contacts corporels multiples à leurs congénères, les deux individus alpha étant les principaux récepteurs de ces interactions (Harrington et Asa 2003).

Les cérémonies de salutations précèdent souvent d'autres activités de la meute, comme un hurlement de groupe ou un mouvement global des individus (par exemple, pour partir en chasse) (Schenkel 1947). Ces rassemblements se produisent également au moment où les

[22] Cité dans Mech (2001).

membres de la meute s'éveillent, ou encore lorsqu'un animal alpha retourne auprès de ses congénères après s'être absenté (Mech 1970).

Plusieurs hypothèses existent quant à la signification et à la raison d'être des cérémonies de salutations. Selon certains auteurs, il a une utilité de synchronisation sociale (Lockwood 1976) ou indique une « cohésion naturelle » permettant le maintien des liens sociaux (Rabb et al. 1967). La plupart des auteurs semblent cependant s'accorder sur la valeur d'« affiliation positive » de ce type de comportement.

Les cérémonies de salutations ont été prises en compte dans notre étude, mais n'ont été observées que très rarement (n = 5).

1.3 LE STRESS ET SA MESURE PHYSIOLOGIQUE

Le terme de « stress » n'est que rarement défini de manière précise, dans la littérature comportementale (Immelmann 1990 ; Creel 2001). Dans le cadre des recherches éthologiques, il décrit, en général, l'ensemble des réactions d'un organisme à des stimuli particuliers de l'environnement, et qui sont d'une ampleur inhabituelle (Immelmann 1990). Les stimuli (internes ou externes) provoquant l'état de stress d'un individu sont appelés « facteurs stressants » (McFarland 2001), ou encore « stresseurs » (Selye 1973 ; Immelmann 1990). Ces stimuli déclenchent des réactions de défense de l'organisme ; celles-ci consistent en une série de modifications caractéristiques, dans lesquels interviennent, entre autres, le système nerveux autonome et le système endocrinien.

Les deux sections qui suivent abordent la notion de stress selon deux points de vue distincts. Le premier chapitre traite des mécanismes physiologiques consécutifs à la perception d'un stimulus stressant, tandis que le second s'intéresse à la dimension comportementale du stress.

1.3.1 MECANISMES PHYSIOLOGIQUES DU STRESS

1.3.1.1 Effets endocrinologiques

Chez les Vertébrés, la réaction physiologique générale d'un organisme à un facteur stressant est multiple et complexe. La perception d'un facteur stressant détermine la réponse hormonale, et mène à des modifications physiologiques importantes au sein de l'organisme (McFarland 2001).

Le système nerveux autonome (SNA) et le système hypothalamo-hypophyso-adrénocortical (HHA) (ou axe hypothalamo-hypophysaire) agissent tous deux sur le système endocrinien pour placer l'organisme dans un état physiologique lui permettant une réaction, une résistance, ou une rémission adaptées (Ganong 1995 ; McFarland 2001 ; Silbernagl et Despopoulos 2001). De nombreuses hormones interviennent dans cette adaptation. En effet, un individu soumis à un facteur stressant présentera des taux élevés d'adrénaline, de noradrénaline, de glucocorticoïdes, de thyroxine et, chez certaines espèces, d'hormone de croissance et de prolactine (McFarland 2001 ; Gadbois 2002). Les taux de β-endorphine, de

vasopressine, et de glucagon, sont également plus élevés suite à l'exposition à un facteur stressant (Silbernagl et Despopoulos 2001 ; Gadbois 2002). De plus, les taux d'insuline, de testostérone et d'oestrogène seront vraisemblablement réduits dans la circulation sanguine de l'organisme (Eibl-Eibesfeldt 1984 ; Immelmann 1990 ; Toates 1995).

Physiologiquement, le stress subi par un individu se caractérise par diverses manifestations externes (tels que les tremblements ou la transpiration) ou internes (comme des variations endocriniennes et les conséquences métaboliques de celles-ci).

Chez les Mammifères, les réactions de l'organisme au stress impliquent l'activité de deux systèmes physiologiques majeurs, agissant souvent en synergie : la branche sympathique du SNA et le système HHA. Le premier de ces systèmes permet une réponse rapide, due à l'action de catécholamines, qui prépare l'organisme à réagir au facteur stressant dans les premières secondes consécutives à celui-ci. Quelques minutes plus tard, l'activation du système HHA se traduit par l'apparition des glucocorticoïdes dans la circulation sanguine. Ces hormones permettent à l'organisme, par leurs divers effets, de résister et de réagir au facteur stressant, ainsi que de se remettre de ce dernier. Environ 20 minutes plus tard, les premiers métabolites des glucocorticoïdes sont mesurables dans l'urine, la salive, ou encore la sueur.

La réponse physiologique rapide engendrée par l'action des catécholamines est nommée le « syndrome de lutte et de fuite » (SLF) (ou « Fight and Flight Syndrome »).

C'est à l'effet des glucocorticoïdes que l'on doit les conséquences physiologiques d'un facteur stressant prolongé, tel que le stress social. Ces conséquences sont appelées « syndrome général d'adaptation » (SGA) (ou « General Adaptation Syndrome »). Le SGA est, à court terme, vital pour l'organisme stressé, mais peut lui être très néfaste lorsqu'il est maintenu à long terme (Ganong 1995). Mentionnons que le terme de SGA est parfois employé pour désigner l'ensemble des réactions physiologiques consécutives à un stimulus stressant, comprenant ainsi également l'activité des catécholamines (McFarland 2001).

Dans ce chapitre, ces deux mécanismes de réponse de l'organisme à un facteur stressant sont revus, dans le cas des Mammifères. Un intérêt particulier est porté au cortisol, l'hormone employée dans la présente recherche.

1.3.1.2 Les glandes surrénales

Les glandes surrénales sont des glandes endocrines (sécrétant des hormones directement dans la circulation sanguine) situées au-dessus des reins. Chacune d'entre elles est constituée par deux tissus glandulaires de fonction distincte. Le cortex, formé de tissu stéroïdogène, est nommé corticosurrénale ; il synthétise et sécrète, entre autres, les glucocorticoïdes et les minéralocorticoïdes. La médulla, constituée de tissu chromaffine, est appelée médullosurrénale ; cette portion interne de la glande synthétise et sécrète des catécholamines : l'adrénaline et la noradrénaline (Ganong 1995 ; Stryer 1995 ; Silbernagl et Despopoulos 2001). Toutes ces hormones sont des stéroïdes, dont le précurseur est le cholestérol.

1.3.1.3 La réaction à court terme à un facteur stressant — le syndrome de lutte et de fuite (SLF)

Les médullosurrénales sont responsables du SAF consécutif à une situation d'alarme physique ou de stress émotionnel perçu par l'organisme (Silbernagl et Despopoulos 2001). Ce syndrome a été mis en évidence par Cannon (1929[23]). L'adaptation physiologique de l'organisme est provoquée par deux hormones synthétisées et sécrétées au sein de cette portion des surrénales : l'adrénaline (ou épinéphrine) et la noradrénaline (ou norépinephrine). De ces deux catécholamines, l'adrénaline est l'hormone sécrétée en plus grande quantité au cours de la réponse au stress.

La production et la libération d'hormones par les médullosurrénales sont régies par le système sympathique qui les innerve. Lorsqu'un facteur stressant est perçu par l'organisme, les influx transmis par les fibres sympathiques pré-ganglionnaires stimulent les cellules des médullosurrénales (appelées cellules chromaffines). Ces dernières libèrent alors, par exocytose, l'adrénaline et la noradrénaline dans la circulation sanguine. Ces deux hormones sont synthétisées et stockées dans des granules, à l'intérieur des cellules chromaffines, et sont ainsi immédiatement disponibles.

L'adrénaline et la noradrénaline ont de nombreux effets métaboliques et cardiovasculaires qui préparent l'organisme à la lutte ou à la fuite (Eckert et al. 1999).

Bien que l'adrénaline agisse principalement sur le cœur et le métabolisme, et que l'effet majeur de la noradrénaline soit la modification de la vasoconstriction périphérique, ces deux hormones agissent en synergie sur l'activité de nombreux organes. Ces catécholamines provoquent, par exemple, la mobilisation du glucose présent dans les cellules des muscles squelettiques et du foie, et stimulent la libération d'acides gras par les cellules adipeuses. Le métabolisme ainsi accéléré accroît les sources d'énergie disponibles pour les cellules, par l'intermédiaire d'une augmentation de la glycémie. L'adrénaline et la noradrénaline provoquent également l'élévation de la pression sanguine, la stimulation de la respiration, la dilatation des bronches et l'accroissement de la vigilance. Elles induisent aussi la vasoconstriction cutanée. La diurèse est diminuée par une vasoconstriction au niveau des reins. L'adrénaline contribue aussi à une importante accélération de la fréquence cardiaque et une augmentation de la force de contraction du cœur (Eckert et al. 1999 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

Les multiples actions de l'adrénaline et de la noradrénaline conduisent à une réduction de l'irrigation de la peau, de l'intestin et des reins, tout en augmentant l'apport de sang au cœur, à l'encéphale et aux muscles squelettiques.

Ces deux catécholamines préparent ainsi l'organisme, de multiples manières, à répondre à un facteur stressant de manière active, que ce soit par l'affrontement ou par la fuite.

[23] Cité dans Greenberg et al. (2002).

1.3.1.4 La réaction de l'organisme aux facteurs stressants persistants — le syndrome général d'adaptation (SGA)

Les corticosurrénales sont responsables de l'adaptation de l'organisme à des facteurs stressants chroniques. L'ensemble des modifications physiologiques générées par la stimulation de ces glandes est résumé sous le terme de SGA (Selye 1973 ; Immelmann 1990).

Plusieurs dizaines de corticostéroïdes sont élaborés par les corticosurrénales ; les trois types principaux sont les glucocorticoïdes (p.ex. le cortisol et la corticostérone), les minéralocorticoïdes (comme l'aldostérone) et des hormones de reproduction, principalement des androgènes (Kreeger et al. 1992 ; Stryer 1995 ; Eckert et al. 1999 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

Dans le cadre de la présente recherche, le cortisol constitue un intérêt primordial. En effet, il s'agit de l'hormone principalement impliquée dans la réponse au stress soutenu, en ce qui concerne les Primates et les Carnivores. Chez les Oiseaux et les Rongeurs, l'hormone la plus concernée est la corticostérone (Ganong 1995 ; Gadbois 2002).

La sécrétion des glucocorticoïdes par le cortex surrénal est stimulée en réponse à différents types de facteurs stressants, externes ou internes. Sous l'effet d'un stimulus de stress, les neurones de la région paraventriculaire de l'hypothalamus synthétisent et sécrètent la corticolibérine, aussi nommée hormone de libération de l'hormone corticotrope (CRH, « corticotropin releasing hormone ») dans la veine porte hypothalamo-hypophysaire[24]. Le CRH est ainsi transporté vers le lobe antérieur de l'hypophyse (Eckert et al. 1999 ; McFarland 2001 ; Silbernagl et Despopoulos 2001). Une fois au contact de l'adénohypophyse, le CRH provoque la sécrétion de l'hormone adrénocorticotrope (ACTH). L'ACTH atteint les corticosurrénales par l'intermédiaire de la circulation sanguine, et déclenche la sécrétion de corticostéroïdes par ces glandes.

Le taux de corticostéroïdes est finement régulé grâce à des rétrocontrôles négatifs sur l'hypothalamus et l'hypophyse, exercés par des concentrations sanguines élevées de ces hormones. Cette boucle de rétroaction annule la production de CRH et d'ACTH (Ganong 1995 ; Eckert et al. 1999 ; McFarland 2001).

Le taux basal de sécrétion d'ACTH, et par conséquent de glucocorticoïdes, présente un rythme nycthéméral spontané chez de nombreux Mammifères (McFarland 2001). Ces fluctuations résultent d'une variation cyclique de la sécrétion de CRH, qui semble sous l'influence d'une horloge biologique endogène (Eckert et al. 1999 ; Nelson 2000 ; Silbernagl et Despopoulos 2001). Les variations spontanées des taux d'ACTH et de cortisol présentent un maximum tôt le matin (Ganong 1995 ; Eckert et al. 1999 ; Silbernagl et Despopoulos 2001), ce qui aurait une valeur adaptative, en raison de la mobilisation d'énergie que ces hormones provoquent (Eckert et al. 1999 ; Nelson 2000). Dans ce contexte, il convient de mentionner que les biorythmes corticosurrénaux n'interviennent pas dans les résultats obtenus dans la présente recherche puisque, dans le cas de la meute considérée, aucune différence significative du taux de cortisol n'a été démontrée entre les échantillons récoltés le matin, en fin d'après-midi, ou en soirée (McLeod et al. 1996).

[24] Les noyaux paraventriculaires contiennent également des neurones qui synthétisent et libèrent d'autres molécules, comme l'arginine vasopressine (AVP). Le FLC et l'AVP ont un effet synergique sur la libération de l'hormone adrénocorticotrope (ACTH) et de β-endorphine par le lobe antérieur de l'hypophyse (McFarland 2001).

Les glucocorticoïdes, et en particulier le cortisol, ont avant tout un effet sur la régulation du métabolisme des hydrates de carbone, provoquant une augmentation de la glycémie (Ganong 1995). Plusieurs mécanismes sont employés à cette fin. Les glucocorticoïdes diminuent l'incorporation du glucose et des acides aminés par le tissu musculaire. De plus, l'action catabolique de ces hormones provoque la libération d'acides aminés à partir des protéines des cellules musculaires (Eckert et al. 1999 ; Silbernagl et Despopoulos 2001). Les glucocorticoïdes stimulent aussi la mobilisation des acides gras à partir des réserves de graisse stockées dans le tissu adipeux. Ces acides gras peuvent être employés comme substrat pour la gluconéogénèse ayant lieu dans le foie, ou être directement métabolisés par les muscles pour fournir à ces derniers l'énergie nécessaire à la contraction. Les glucocorticoïdes agissent également au niveau de ce dernier, en stimulant la synthèse du glucose à partir de différents substrats (comme les acides aminés, les acides gras ou encore le glycérol). Une plus grande quantité de glucose est ainsi mise à la disposition des cellules, leur fournissant une source d'énergie plus importante pour la réaction d'adaptation au facteur stressant. Cet effet est plus lent, mais plus durable, que celui de l'adrénaline produite en réponse à un stimulus stressant.

Les glucocorticoïdes favorisent également la biosynthèse des catécholamines (spécialement l'adrénaline), et provoquent ainsi, par leur intermédiaire, une augmentation de la force de contraction du cœur et une vasoconstriction périphérique (McFarland 2001 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

L'effet global des glucocorticoïdes est de permettre à l'organisme de réagir à une stimulation stressante. Leur action est ainsi semblable à celle de l'adrénaline et de la noradrénaline, mais les glucocorticoïdes interviennent à plus long terme que les hormones médullosurrénales.

Tandis que le CRH et l'ACTH sont en quantités importantes au début d'une réponse au stress et pendant une période de grand stress, leur taux s'abaisse dès la fin du stimulus stressant. Les glucocorticoïdes, quant à eux, suivent un profil inverse ; leurs taux sont ainsi élevés pendant la période de grand stress, de même qu'après la disparition du facteur stressant. Ces hormones restent présentes dans des concentrations sanguines élevées lors de la période de rémission, et aident ainsi l'organisme à se rétablir après avoir subi un stimulus stressant.

Les effets négatifs de la présence prolongée, et dans des taux élevés, de glucocorticoïdes dans la circulation sanguine sont cependant nombreux (Selye 1973 ; Silbernagl et Despopoulos 2001 ; Sapolsky 2002). Les protéines tissulaires peuvent ainsi être fortement dégradées pour permettre le maintien d'une glycémie suffisante, afin d'assurer un apport énergétique aux tissus d'importance vitale, comme le cœur ou le cerveau (Eckert et al. 1999).

Des taux élevés de glucocorticoïdes ont également une action anti-inflammatoire et antiallergique, ce qui peut, *a priori*, être bénéfique pour l'organisme. Cependant, dans le cas d'un état de stress prolongé, ces effets peuvent supprimer la réponse immunitaire aux pathogènes, et mettre ainsi la santé de l'organisme en péril (Ganong 1995 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

Les glucocorticoïdes agissent également au niveau des reins, en provoquant, entre autres, un ralentissement de l'excrétion d'eau par ces derniers. Cette baisse de l'activité rénale peut, dans les cas ultimes, avoir une issue fatale, suite à l'arrêt du fonctionnement des reins (collapsus) (Eibl-Eibesfeldt 1984 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

Un taux élevé de glucocorticoïdes peut aussi exercer une influence néfaste sur l'estomac ; ainsi, dans les cas extrêmes, des ulcères gastriques apparaissent (Immelmann 1990 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

Un stress physiologique chronique maintenant un taux élevé de glucocorticoïdes dans l'organisme peut également perturber les fonctions reproductrices (baisse du taux des hormones sexuelles, suppression de la reproduction, etc.) (Rabb et al. 1967 ; Mech 1970 ; Sapolsky 1985, 1991 ; Bandelow et al. 1997 ; Abbott et al. 1999 ; Creel 2001).

Finalement, le cerveau peut être très affecté par de fortes concentrations de glucocorticoïdes ; ces derniers agissent non seulement sur l'hypothalamus, mais entraînent également des modifications de l'électroencéphalogramme, ainsi que des troubles psychiques (Ganong 1995 ; Sapolsky 1996 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

Mentionnons encore que de graves maladies physiques (telles que des septicémies) ou psychiques (comme des dépressions ou des troubles mentaux divers) maintiennent en permanence des taux de glucocorticoïdes très élevés, pouvant atteindre dix fois la valeur normale (Ganong 1995 ; Bandelow et al. 1997; Levine et al. 1999 ; Silbernagl et Despopoulos 2001).

1.3.1.5 Emploi des hormones de stress dans les études d'endocrinologie comportementale

Les catécholamines et les corticostéroïdes sont fréquemment employés dans le cadre des recherches étho-endocrinologiques s'intéressant au stress ressenti par les individus. En effet, ces hormones, ou leurs métabolites, peuvent être extraits du plasma, de l'urine, de la salive ou des fèces (Sapolsky 1982 ; Kirschbaum et Hellhammer 1994[25] ; Creel et al. 1997 ; Clarke et Faulkes 1997 ; Gadbois 2002). Dans ce dessein, les radio-immuno-essais (RIA, « radioimmunoassays ») permettent, par exemple, de détecter d'infimes concentrations d'hormones, et ce avec une très grande précision (Eckert et al. 1999).

Le choix de l'hormone étudiée dépend de la question à laquelle la recherche entreprise tente de répondre.

Les catécholamines et les glucocorticoïdes ne sont pas sécrétés à la même vitesse, lorsqu'un organisme perçoit un facteur stressant. En effet, le mode d'activation des systèmes concernés étant différent, les catécholamines ont une action plus rapide que les corticostéroïdes. De plus, ces dernières ont une plus grande influence, comme cela a déjà été mentionné ci-dessus, dans la phase de rémission qui suit l'exposition à un facteur stressant. Des expériences effectuées sur des rats (de Boer et al. 1988[26]) ont montré qu'un stimulus stressant provoque une élévation immédiate des concentrations plasmatiques d'adrénaline et de noradrénaline, ces valeurs devenant à nouveau normales après environ 20 minutes. Les variations de la concentration de corticostérone sont, quant à elles, plus tardives.

Plus importante encore est la nature du facteur stressant. Comme mentionné précédemment, ce dernier peut être momentané ou prolongé. Dans le cadre de notre recherche, nous nous sommes intéressés au stress social que représentent, pour un animal, la présence de congénères et les interactions avec ces derniers. Il s'agit donc d'un stress chronique, soutenu, subi par les individus. Dans ce contexte, il est ainsi plus adéquat de s'intéresser au taux d'un glucocorticoïde qu'à celui d'une catécholamine.

[25] Cité dans Gadbois (2002).
[26] Cité dans McFarland (2001).

1.2.1.6 Le cortisol

Le cortisol est une hormone stéroïde très aisément mesurable dans le sang, la salive, l'urine et les fèces (Sapolsky 1982, 1983 ; Creel et al. 1997, 2002 ; Gadbois 2002 ; Sands et Creel 2004). Le taux de ce glucocorticoïde est un des marqueurs hormonaux les plus stables du stress de longue durée (Alberts et al. 1992). Dans le cadre des études employant le cortisol pour évaluer l'ampleur du stress ressenti par un individu, deux mesures distinctes sont le plus fréquemment employées. La première d'entre elles est le taux sanguin de cette hormone (Sapolsky 1982, 1983 ; Seal et al. 1987 ; de Villiers et al. 1995 ; Virgin et Sapolsky 1997 ; Abbott et al. 1999 ; Baker et al. 1999), tandis que la seconde est son taux urinaire (Clarke et Faulkes 1997 ; Ginther et al. 2001 ; Bahr 1998 ; Gadbois 2002). Cette deuxième approche constitue une méthode non invasive (Bandelow et al. 1997 ; Gadbois 2002), dont l'avantage principal est qu'elle évite de biaiser les résultats par le facteur stressant que constituent pour l'animal sa capture et son immobilisation, qui sont nécessaires dans le cas de la récolte d'échantillons sanguins (Sapolsky 1982, 1985 ; Kreeger 1988 ; Burrows et al. 1995 ; de Villiers et al. 1995 ; Creel 2001).

1.3.2 Stress social – ethologie du stress

1.3.2.1 Les causes internes et externes de l'état de stress

La nature d'un facteur perçu comme stressant par un individu est très variable, et il convient, en premier lieu, de préciser notre approche. D'une manière générale, le stimulus stressant correspond à l'ensemble des facteurs environnementaux et internes causant l'expérience de stress (pour une révision des facteurs stressants, voir Toates 1995 ; Greenberg et al. 2002). Des stimuli stressants sont causés, par exemple, par le fonctionnement défectueux du système nerveux, endocrinien, immunitaire ou encore métabolique de l'animal. Dans le cadre de la présente recherche, le stress dû à des causes internes ne pouvait être isolé, à l'exception du cas d'un seul individu (Moger et al. 1998). Les interventions humaines ayant été réduites à leur strict minimum, l'état de santé des individus n'a pas été évalué précisément par un suivi vétérinaire. Les observations quotidiennes des membres de la meute indiquaient cependant qu'ils paraissaient, globalement, en bonne santé.

Le seul indice précis dont nous disposons au sujet de l'état de santé des animaux considérés est leur taux urinaire de créatinine. Tous les animaux présentaient un taux correspondant à la normale (Gadbois 2002), à l'exception du mâle bêta (Moger et al. 1998). Dans le cas de ce dernier, un taux de créatinine anormalement élevé indiquait une possible défaillance rénale.

En ce qui concerne les facteurs stressants externes, nous pouvons citer les événements physiques, comme une odeur, un bruit, ou encore une température extrême (Creel et al. 2002 ; Gadbois 2002). Le facteur stressant peut également être d'ordre psychologique comme celui causé par le stress social, qui s'exprime par exemple lors d'une surpopulation ou de confrontations avec des congénères (Christian et Davis 1964[27]; Mech 1970 ; Creel 2001). Dans le cas d'une espèce sociale, l'isolement social (séparation physique des membres d'un

[27] Cité dans Greenberg et al. (2002).

groupe) peut aussi être particulièrement stressant pour un individu, et se traduire physiologiquement par une hausse prolongée du taux plasmatique de cortisol (Levine et al. 1999). Ce type de stress est souvent appelé l'« anxiété de la séparation » dans la littérature concernant les Primates (Harlow et Zimmerman 1959[28] ; Berman et al. 1994[28]; Suomi 1991[28]).

Il convient encore de relever que les caractéristiques temporelles (durée, fréquence, latence) du facteur stressant, de même que l'intensité de ce dernier, peuvent être très variables, et le stress enduré peut ainsi être chronique ou momentané (Gadbois 2002 ; Greenberg et al. 2002).

Dans le cadre de notre recherche, le stress perçu par les individus étudiés pouvait être d'origines très diverses. Toutefois, les facteurs stressants internes ne pouvaient être mesurés, et les stimuli stressants environnementaux (température, bruits, etc.) ont été considérés comme identiques pour chaque animal. Ainsi, les facteurs stressants pris en compte dans le présent travail sont ceux qui sont liés aux interactions sociales entre les membres de la meute.

1.3.2.2 L'influence de la personnalité

L'ampleur de la réponse d'un organisme à un facteur stressant dépend de différentes variables individuelles, comme l'âge, le sexe ou encore le statut social (Sapolsky 2002). En effet, ces paramètres peuvent influencer la sensibilité d'un animal dans sa perception de la menace (Gadbois 2002). Une autre variable modulant de manière non négligeable cette perception est la personnalité de l'individu ; ce facteur est relevé dans plusieurs recherches consacrées au comportement social (Sapolsky 1993, 1998 ; Virgin et Sapolsky 1997 ; Gadbois 2002). Immelmann (1990) précise que, parmi les membres de la même espèce, le type de réponse à un événement stressant (e.g. agression) peut varier. Ainsi, certains individus réagissent plus souvent par le syndrome de lutte et de fuite (SLF), tandis que d'autres répondent davantage par le syndrome général d'adaptation (SGA). Selon Immelmann (1990), ces variations de la réponse individuelle sont probablement dues aux différences de « constitution génétique et / ou des expériences antérieures », correspondant respectivement au « tempérament » et au « caractère » décrits dans notre approche (voir 1.1.3).

Chez certaines espèces, il apparaît ainsi que la personnalité de l'animal influence sa réaction, qu'elle soit physiologique ou comportementale, face à un facteur stressant. Deux individus de même rang hiérarchique peuvent donc répondre de manière distincte à un stresseur identique ; cette variation de la réponse pourrait être imputable à des différences comportementales entre les animaux (Abbott et al. 1999) ou, plus précisément, à la personnalité dissemblable de ces individus (Sapolsky 1991, 1993, 1998 ; Gadbois 2002). En particulier, chaque animal ayant expérimenté des situations différentes, l'influence de son caractère semble importante à considérer, dans la réponse effective que l'individu donne à un stimulus stressant.

L'ascendant de la personnalité sur la perception du stress est difficile à évaluer et, *a fortiori*, à quantifier ; de fait, notre étude n'a pu en tenir compte de manière détaillée. Des recherches ultérieures incluant cette variable devront être menées, afin de préciser son influence sur le stress ressenti par les individus.

[28] Cité dans Gadbois (2002).

1.3.2.3 Le contrôle du facteur stressant

L'importance du contrôle d'un facteur stressant externe a été mise en évidence par des recherches réalisées sur des chiens (Seligman et Maier 1967 ; Seligman 1975). Le contrôle d'un stimulus stressant peut être discuté selon deux approches. Dans le cas de la première d'entre elles, l'individu connaît la manière de mettre un terme au facteur stressant (Hanson et al. 1976), tandis que la seconde concerne plus particulièrement la perception des interactions sociales (Sapolsky et Ray 1989).

Selon la première approche, le fait de pouvoir mettre fin à un stimulus stressant semble avoir une influence importante sur le stress ressentit par un individu. La différence entre les animaux contrôlant le stimulus stressant et ceux ne pouvant pas intervenir peut se manifester tant par la durée de la réponse physiologique au stress que par l'existence même de celle-ci. A titre d'exemple, Hanson et al. (1976) ont mesuré le taux sanguin de cortisol chez des singes rhésus soumis à deux situations différentes. Le premier groupe pouvait mettre fin à une stimulation stressante (bruit violent), alors que le second ne le pouvait pas. Les individus contrôlant le facteur stressant, c'est-à-dire connaissant le moyen d'y mettre un terme, présentaient des taux de cortisol correspondant à la normale, tandis que ces taux étaient élevés chez les animaux qui n'avaient aucun moyen d'intervenir. Des études supplémentaires menées chez des Rongeurs (Swenson et Vogel 1983[29]) semblent appuyer ces observations. Au cours de ces expériences, deux animaux soumis à un même choc électrique étaient comparés. Le taux sanguin de corticostéroïdes s'élevait chez chacun des individus testés, mais cette augmentation persistait moins longtemps chez les animaux qui pouvaient contrôler le facteur stressant (e.g. y mettre fin). Il apparaît ainsi que si un individu peut réagir à un événement hostile et y mettre un terme, il est moins stressé que s'il ne peut que subir ces facteurs stressants. Ainsi, le fait d'avoir un contrôle sur le facteur stressant serait lié à des manifestations physiologiques moins importantes, voire inexistantes, de la réponse au stress.

La seconde approche considère la notion de contrôle du stimulus stressant dans le cadre des interactions sociales. Certaines recherches indiquent que le contrôle social est à la base du stress social chronique ; la perception du contrôle sur les interactions agonistiques dans lesquelles sont impliqués les individus serait ainsi un facteur déterminant dans l'ampleur du stress perçu par un animal (Sapolsky 1983, 1998 ; Sapolsky et Ray 1989 ; Virgin et Sapolsky 1997). Selon ces études, deux individus engagés dans un même nombre d'interactions agressives ne réagissent physiologiquement pas avec la même intensité s'ils sont les initiateurs de ces événements (et donc qu'ils les contrôlent) ou s'ils n'en sont que les récepteurs (et les subissent). Le premier peut ainsi percevoir ces interactions comme peu stressantes, alors que le second souffrira plus souvent d'un niveau élevé de stress (Sapolsky 1998 ; Gadbois 2002).

1.3.2.4 Le stress social

Au cours de leur vie au sein d'une communauté, les individus s'influencent mutuellement en permanence, et ce de manières très diverses (Eibl-Eibesfeldt 1984 ; MacDonald 1987).

Dans un contexte naturel, le stress social peut être lié à des facteurs aussi variés que l'accès à la nourriture ou à un partenaire sexuel, la surpopulation, la rencontre avec des

[29] Cité dans McFarland (2001).

individus étrangers au groupe, ou encore le statut social des animaux (Christian et Davis 1964[30] ; Mech 1970 ; Eibl-Eibesfeldt 1984 ; Immelmann 1990 ; Sapolsky 1993 ; Creel 2001). Dans le cadre de notre étude, menée en captivité, les facteurs liés à la vie à l'état sauvage (comme la disponibilité en nourriture ou la rencontre avec des meutes étrangères) sont contrôlés, évitant leur influence stressante sur les animaux.

Chez les espèces sociales, les hiérarchies de dominance sont considérées comme un facteur agissant de manière importante sur le stress ressenti par les membres d'une communauté (Mech 1970 ; Keverne et al. 1982[31] ; Sapolsky 1991, 1993 ; Drews 1993[32] ; Abbott et al. 1999 ; Creel 2001 ; Gadbois 2002). Dans ce domaine, les données actuelles sont cependant peu concluantes (Morell 1996 ; pour une révision chez de nombreux Mammifères et Oiseaux, voir Creel 2001), et les études cherchant à démontrer l'existence d'une relation entre le taux de cortisol et le rang hiérarchique ont conduit à des résultats très variables. En effet, tandis que différents travaux indiquent une hypercortisolémie chez les subordonnés du babouin olive (*Papio anubis*) (Sapolsky 1982, 1991) ou du rat-taupe nu (*Heterocephalus glaber*) (Clarke et Faulkes 1997), ce sont au contraire les individus dominants qui présenteraient des taux de cortisol plus élevés chez le singe écureuil (*Saimiri sciureus*) (Leshner et Candland 1972[32]) ou encore le lycaon (*Lycaon pictus*) (Creel et al. 1997). Certaines recherches, menées sur le loup, ne sont pas parvenues à mettre en évidence une quelconque relation entre le taux de cortisol et le statut social des individus au sein de la meute (Seal et al 1987 ; Gadbois 2002). Les études réalisées sur d'autres espèces ont mené à des résultats contradictoires, comme c'est par exemple le cas pour les femelles du ouistiti à toupet blanc (*Callithrix jacchus*). Ainsi, d'après les résultats de plusieurs travaux, ce sont les individus subordonnés qui présenteraient des taux de cortisol supérieurs à ceux des dominants (Saltzman 1998 ; Ziegler et al. 1995), tandis que d'autres recherches ont démontré une nette hypercortisolémie chez ces derniers (Abbott et al. 1999).

Selon une perspective plus générale, diverses études indiquent que, dans le cas d'espèces pratiquant l'élevage coopératif (« cooperative breeding »), le statut de subordonné n'est pas associé avec un taux élevé de glucocorticoïdes (Ziegler et al. 1995 ; Abbott 1999), mais que ce sont, au contraire, les dominants du groupe qui présenteraient des niveaux de cortisol plus élevés (Creel 2001).

Dans le cadre de recherches menées sur le stress ressenti par les membres d'une communauté animale, l'accent a également été mis sur l'importance de la stabilité de la hiérarchie de dominance (Leshner et Candland 1972[32] ; Keverne et al. 1982[31] ; Sapolsky 1983, 1993 ; Ziegler et al. 1995 ; Gadbois 2002). Les interactions entre les membres d'un groupe sont décrites comme étant le plus souvent « amicales » lorsque le statut social des individus n'est pas remis en cause par leurs congénères (Zimen 1975), tandis que les comportements d'affiliation positive sont interrompus dans des situations d'instabilité hiérarchique (Sapolsky 1993). De plus, lorsque deux individus dominants se disputent un statut social, celui qui risque de perdre sa place est plus stressé que l'animal qui tente de progresser dans sa hiérarchie (Sapolsky 1992).

La personnalité des individus dominants d'un groupe a également été relevée comme étant un paramètre agissant sur le stress perçu par leurs congénères (de Waal 1989[32] ; Sapolsky et Ray 1989 ; Ray et Sapolsky 1992 ; Sapolsky 1993, 1998 ; Abbott et al. 1999). Dans ce contexte, l'influence qu'un seul animal peut avoir sur l'ensemble des membres de sa communauté a été mise en évidence par une étude menée à l'état sauvage sur des babouins

[30] Cité dans Greenberg et al. (2002).
[31] Cité dans Abbott (1999).
[32] Cité dans Gadbois (2002).

jaunes (*Papio cynocephalus*) (Alberts et al. 1992). En effet, suite à l'arrivée d'un immigrant particulièrement agressif au sein d'une troupe, le taux sanguin de cortisol de chacun des individus a augmenté, bien que cette hausse ait été encore plus importante chez les animaux les plus fréquemment engagés dans les interactions agonistiques avec le nouvel arrivant. L'immigrant, particulièrement belliqueux, présentait également un taux sanguin de cortisol très élevé.

Dans le cas de certaines espèces, des manifestations physiques externes suffisent à rendre compte de l'état de stress de l'animal. C'est notamment le cas du tupaïa d'Asie (*Tupaiia belangeri*), qui indique la perception d'un stimulus stressant par un hérissement des poils de sa queue (Eibl-Eibesfeldt 1984 ; Immelmann 1990). En ce qui concerne le loup, cependant, aucun signal externe évident n'est connu, et il semble ainsi difficile de déterminer le stress ressenti par un individu sans avoir recours à une mesure physiologique indépendante, comme celle des métabolites urinaires ou sanguins (Creel et al. 1997, 2002 ; Creel 2001 ; Gadbois 2002). Concernant cette espèce, le cortisol est l'hormone majoritairement employée pour évaluer l'état de stress dans lequel se trouve un animal (McLeod et al. 1996 ; Creel et al. 2002 ; Gadbois 2002).

Un nombre très faible d'études ont été menées sur la socioendocrinologie du loup (Seal et al. 1987 ; McLeod et al. 1996 ; Moger et al. 1998 ; Gadbois 2002).

De nombreux auteurs ont débattu des indicateurs comportementaux du stress chez cette espèce, ne s'accordant pas toujours sur la valeur « stressante » ou non de différents types d'interactions (Schenkel 1967 ; Packard 1980 ; Zimen 1982 ; Haber 1996 ; McLeod et al. 1996 ; Moger et al. 1998 ; Gadbois 2002). Un même comportement est ainsi interprété par certains observateurs comme étant stressant, tandis que d'autres ne lui accordent pas un tel effet (Schenkel 1967 ; Mech 1999 ; Packard 2003). Rappelons encore que la personnalité des intervenants peut également modifier la perception du stress par ces derniers (voir 1.3.2.2).

Chez le loup, le stress social est attribué à la compétition entre les membres d'une meute (Mech 1970). La tension générée lors de conflits pour l'accès à la nourriture, à un partenaire sexuel, ou à un rang hiérarchique sont des facteurs de stress fréquemment relevés dans la littérature (Mech 1970 ; Zimen 1975 ; Derix et al. 1993 ; Gadbois 2002 ; Packard 2003 ; Harrington et Asa 2003). Ces interactions négatives seraient ainsi plus fréquentes pendant l'hiver, lorsque les ressources alimentaires se font plus rares, et que la période de reproduction accentue les querelles concernant le rang hiérarchique et l'accès à un partenaire sexuel. Il semble que dès la fin de cette période, la baisse de la tension au sein du groupe se traduise par une forte hausse de la fréquence des comportements de jeu. En effet, Zimen (1975) a montré qu'il existe un pic important de l'occurrence des comportements ludiques au cours des mois de mars et d'avril. Cette même étude indique que les luttes relatives à l'accès à un statut social annulent les comportements de jeu et les autres interactions d'affiliation positive entre les individus. Cependant, lorsqu'il n'existe pas de différence de statut social entre deux animaux, ou qu'ils ne remettent pas en cause leur rang hiérarchique respectif, les membres d'une meute interagissent surtout au moyen de comportements d'affiliation positive, et ce même au cours de la période de reproduction (Zimen 1975). Une étude menée sur le loup a montré qu'il n'existe aucune variation saisonnière du taux de cortisol chez les individus (Seal et al. 1987), indiquant que les animaux considérés n'étaient pas plus stressés pendant l'hiver. Toutefois, Mech (1970) mentionne que l'intensité du stress social est aussi positivement corrélée avec le nombre d'animaux constituant la meute, et ce principalement au cours de la période de reproduction.

Dans le cas du loup, plusieurs observateurs ont relevé un comportement particulier de certains individus dominants. Ce dernier consiste à empêcher tout ou partie des interactions sociales positives (ou comportements d'affiliation positive) des subordonnés, au moyen de sévères manifestations agressives (Zimen 1975 ; Gadbois, comm. pers.). Ce comportement de suppression n'existe cependant pas chez tous les dominants à l'égard de leurs subordonnés, mais semble dépendre du type de dominance exercée (Zimen 1975). En effet, un dominant « dictatorial » (Zimen 1975) empêche la majorité des activités sociales de ses subordonnés, alors qu'en présence d'un dominant « tolérant » les libertés sociales des individus subordonnés ne sont que peu altérées (Zimen 1975 ; Gadbois, comm. pers.). Ce type de comportement répressif n'est pas forcément lié à la lutte pour un statut hiérarchique, mais se produit souvent en hiver, pendant la période de reproduction (Zimen 1975).

Schenkel (1947) mentionnait déjà qu'un individu subordonné, soumis en permanence au harcèlement d'animaux plus dominants, adoptait une posture de soumission sur le simple regard de ces derniers. Mech (1970) relève que ces individus subordonnés « semblent perdre toute initiative sociale et vivre dans un état continuel de stress ».

Les conséquences du stress social sont aussi bien d'ordre physiologique que comportemental, et s'expriment de multiples manières (Rabb et al. 1967 ; Mech 1970 ; Eibl-Eibesfeldt 1984 ; Immelmann 1990 ; Gadbois 2002). Si ce stress est soutenu pendant une période prolongée, il peut avoir des influences physiologiques néfastes sur l'organisme des individus qui le subissent. Dans des cas extrêmes, ces adaptations physiologiques au stress peuvent avoir une issue fatale (par exemple, à la suite d'une maladie, consécutive à une baisse de la réponse immunitaire).

1.3.2.5 L'influence des comportements d'affiliation positive

L'action bénéfique des comportements d'affiliation positive sur le stress a déjà été mentionnée, dans le cadre d'études traitant des interactions entre un chien et son propriétaire (voir 1.1.2.4). Les résultats de certains travaux indiquent que le jeu, le « grooming », ou encore d'autres stimulations sensorielles non nocives ont également pour effet de diminuer le stress ressenti par certains Primates (Keverne et al. 1989[33] ; Keverne 1992[33] ; Strier 2003) et Rongeurs (Uvnäs-Moberg 1999). Des recherches réalisées sur des babouins ont également montré que les individus prenant plus souvent part à des interactions d'affiliation positive présentent des taux sanguins de cortisol plus faibles que leurs congénères (Ray et Sapolsky 1992 ; Sapolsky 1993). De fait, l'importance de ce type de comportement dans l'étude du stress chez les espèces sociales est de plus en plus souvent relevée (Uvnäs-Moberg 1999 ; Gadbois 2002).

Une récente recherche apparente les comportements relaxants (tels que la proximité des congénères pendant le repos), du point de vue de leurs effets physiologiques, à la satisfaction et à l'effet calmant consécutifs à la prise de nourriture. D'un point de vue physiologique de base, ces situations apaisantes favoriseraient ainsi un métabolisme anabolique, permettant l'emmagasinage d'énergie et la croissance (Uvnäs-Moberg 1999). Ainsi, la réponse physiologique d'un organisme à ces interactions relaxantes est décrite comme l'antithèse du SAF (consécutif à la perception d'un facteur stressant, et caractérisé par un métabolisme catabolique stimulant l'activité motrice et mentale). En d'autres termes, les stimuli sensoriels non nocifs que perçoivent les individus engagés dans un comportement « amical » induiraient,

[33] Cité dans Gadbois (2002).

dans l'organisme de ces individus, une réponse endocrinienne favorisant la constitution de réserves énergétiques ainsi que la croissance. En conséquence, il semblerait que les interactions d'affiliation positive et de soutien soient bénéfiques pour la santé des intervenants, grâce à l'action qu'ils ont sur l'organisme de ces derniers (Uvnäs-Moberg 1999).

1.4 BUTS ET PREDICTIONS DE L'ETUDE

La présente recherche s'est intéressée à démontrer l'importance des comportements d'affiliation positive et du jeu solitaire au sein d'une meute de loups captifs. Ces comportements ont été précisément quantifiés et mis en relation avec différentes variables, comme l'âge, le statut social, ou encore la personnalité des individus. Les valeurs de taux de cortisol urinaire ont été corrélées avec diverses mesures comportementales réalisées, et le niveau de stress des individus a été disuté dans le contexte d'autres facteurs sociaux et environnementaux.

Les prédictions spécifiques de cette étude consacrée au loup incluent : 1) les comportements d'affiliation positive et de jeu soliatire se produisent moins souvent et moins longuement pendant la période de reproduction, en raison d'interactions conflictuelles plus fréquentes entre les individus ; 2) la propension des animaux à présenter des comportements d'affiliation positive et de jeu solitaire est influencée par leur âge, leur rang hiérarchique, ou encore leur personnalité ; 3) les relations entre les membres de la meute sont différentes, selon la paire d'animaux considérée ; 4) la personnalité d'un individu peut avoir des influences multiples sur ses congénères ; 5) les animaux prenant plus souvent part à des comportements d'affiliation positive présentent un taux de cortisol urinaire moins élevé que les individus ne participant que peu à ce type d'interaction.

2. MATERIEL ET METHODES

La présente recherche est menée sur des prises de vue effectuées entre 1993 et 1996, de novembre à mars, soit pendant trois hivers consécutifs. Le choix de la période de l'année pendant laquelle ce travail s'est déroulé a été motivé par deux raisons principales. La première est que l'activité des loups est en général plus importante au cours de la période de reproduction, soit en janvier et en février dans le cas des représentants nord-américains de l'espèce. La seconde raison est liée à la récolte des données hormonales. En effet, cette dernière nécessitait la présence de neige sur le terrain, ce qui est généralement le cas sur le lieu de l'étude (Shubenacadie, Canada) entre novembre et mars.

2.1 LES DIFFERENTES ETAPES DE LA PRISE DE DONNEES

Le travail personnel effectué au cours de cette recherche est résumé ci-après.

La présente étude emploie une méthode de focalisation, s'intéressant à neuf individus de la meute. Ces derniers ont été choisis de manière non aléatoire.

Un impératif préliminaire à la prise de données a été de se familiariser avec la meute étudiée. La visualisation *ad libitum* de nombreuses prises de vues effectuées au CCWR a permis l'identification des individus sur lesquels est focalisée cette recherche ; la définition détaillée des comportements étudiés a également pu, de cette manière, être donnée.

Chacune des prises de vue concernée a été numérisée sur ordinateur, ce qui a permis une analyse précise de la durée des comportements considérés. La numérisation a également présenté l'avantage de permettre la gestion précise de la visualisation des enregistrements, de même que le retour sur image, au moyen de l'outil de contrôle PowerMate (USB Multimedia Controller & Input Device, Griffin Technology).

Les comportements d'affiliation positive ont été codés selon diverses catégories. Une base de données adaptée a permis de stocker les données récoltées de manière adéquate.

Dans ce chapitre, les points mentionnés ci-dessus sont développés ; les étapes précédant le travail personnel, réalisées par Simon Gadbois et ses collaborateurs, sont aussi brièvement décrites. Préalablement à cela, une section est réservée aux animaux étudiés.

2.2 LES INDIVIDUS

2.2.1 LES ANIMAUX ETUDIES

Les animaux considérés dans cette recherche étaient maintenus en captivité sur le site du Canadian Centre for Wolf Research (CCWR), à Shubenacadie, Nouvelle-Ecosse, Canada (45°05'N, 63°22'O), à environ 100 kilomètres au nord d'Halifax. Durant les trois hivers de cette étude (1993-1994, 1994-1995, 1995-1996), le CCWR était géré par l'Université de Dalhousie, sous la direction du Dr. John Fentress.

Les conditions de captivité et les soins prodigués aux animaux étaient conformes aux standards éthiques énoncés par l'Association de Psychologie Américaine (American Psychological Association), et en accord avec les directives dictées par le Conseil Canadien de Soins aux Animaux (Canadian Council for Animal Care).

Les loups composant la meute étaient les descendants d'animaux capturés dans la région du fleuve Mackenzie (Canada). Chaque individu présent au cours de notre recherche a été élevé par la meute.

Ces animaux se trouvaient dans un grand enclos fortement boisé de 32'000 m^2 (3.2 hectares). A titre de comparaison, le travail classique de Schenkel (1947) a été réalisé sur une meute de loups comptant jusqu'à 10 individus, dans un enclos de 200 m^2.

Le parc de Shubenacadie, exclusivement réservé à la recherche, n'était à aucun moment ouvert au public. Ainsi, les animaux étudiés n'avaient qu'un minimum d'interactions avec les êtres humains. En effet, les incursions de ces derniers dans l'enceinte n'avaient lieu que lorsqu'elles étaient strictement nécessaires, c'est-à-dire dans le cadre de l'apport quotidien de nourriture, de l'entretien de la clôture, et au cours de très exceptionnelles interventions vétérinaires d'urgence.

De manière générale, les membres de la meute étaient nourris quotidiennement. En de rares occasions cependant, comme au lendemain de la consommation de carcasses, aucun aliment ne leur était fourni. L'eau était disponible à volonté par le biais d'un abreuvoir automatique. Les animaux se désaltéraient aussi fréquemment à l'étang situé dans leur enclos, lorsqu'ils parvenaient à briser la couche de glace qui le recouvrait.

La meute de loups étudiée se composait, en hiver 1993, de 14 individus, âgés de neuf mois à 14 ans. Au cours du deuxième hiver de notre recherche, suite au décès de deux animaux, le nombre de loups était de 12. Le printemps 1995 vit la naissance d'Ulysses, portant le nombre des membres de la meute à 13 dans le cas du dernier hiver considéré (1995-1996).

Le présent travail a été mené en utilisant une méthode de focalisation (Martin et Bateson 1993), concentrant la récolte de données sur neuf individus. Le choix de ces animaux a été réalisé de manière non aléatoire, en fonction de leur personnalité particulière, de leur statut social et/ou d'un échantillonnage hormonal suffisant.

La démographie de la meute du CCWR est donnée dans le tableau ci-dessous (Tab. 1). Des précisions, telles que l'année de naissance et le sexe, sont mentionnées pour chaque animal. De même, le statut social au sein de la meute est également figuré, précisant le rang des individus alpha, bêta et oméga. La mention « vues bêta » est réservée aux animaux montrant des velléités pour le rang d'animal bêta au sein de leur hiérarchie de dominance. Les rangs hiérarchiques pour les mâles et les femelles ont été établis de manière subjective dans le cas de chacun des hivers étudiés, sur la base des observations comportementales personnelles réalisées. Les interactions agonistiques entre les membres de la meute ont, dans ce dessein, été observées avec attention, bien qu'elles n'aient pas été relevées au cours de la prise de données. Les individus considérés dans la présente recherche sont figurés en couleur.

NOM	SEXE	ANNEE DE NAISSANCE	STATUT SOCIAL		
			HIVER 1 (1993-1994)	HIVER 2 (1994-1995)	HIVER 3 (1995-1996)
Pawnee	Femelle	1984	Alpha	Alpha	Alpha
Xyla	Femelle	1988	Omega	Omega	Omega
Tess	Femelle	1990	Bêta	Bêta	Bêta
Morgaine	Femelle	1991	Subordonnée	Vues bêta	Subordonnée
Celtie	Femelle	1992	Vues bêta	Subordonnée	Subordonnée
Fiona	Femelle	1992	Subordonnée	Subordonnée	Subordonnée
Devil Child	Femelle	1993	Juvénile	Subordonnée	Vues bêta
Ashley	Mâle	1980	Omega	-	-
Voochko	Mâle	1984	Bêta	Bêta	Bêta
Galen	Mâle	1988	Alpha	Alpha	Alpha
Homer	Mâle	1988	Vues bêta	Vues bêta	Vues bêta
Winston	Mâle	1990	Subordonné	-	-
Noah	Mâle	1990	Subordonné	Subordonné	Omega
Jasper	Mâle	1993	Juvénile	Omega	Subordonné
Ulysses	Mâle	1995	-	-	Juvénile

Tab. 1 Démographie des membres de la meute du CCWR pendant les trois hivers étudiés. Les individus sont classés d'abord selon le sexe, puis selon leur date de naissance. Les lignes correspondant aux animaux pris en compte dans la présente recherche sont mises en évidence en bleu et en vert, pour les femelles et les mâles respectivement.

La photographie ci-dessous (Fig. 1) représente une partie des membres de la meute.

Fig. 1 Photographie figurant une partie de la meute du CCWR. De gauche à droite : Devil Child, Homer (second-plan), Noah (assis), Morgaine (second-plan), Ulysses, Pawnee (couchée), Voochko (dernier plan), Galen (assis) et Tess. (Photographie d'Eric Barr, 1996).

2.2.2 L'IDENTIFICATION DES INDIVIDUS

L'identification des individus a nécessité de nombreuses heures d'observation *ad libitum*. Les couleurs et dessins caractéristiques du pelage, au niveau de la face, des flancs et de la queue, ont permis de distinguer les différents animaux considérés. Certains d'entre eux étaient aisément identifiables, telle que Xyla, dont une partie de l'oreille droite manquait, ou encore Voochko, très massif et au pelage particulièrement clair. Cependant, d'autres individus étaient plus difficiles à reconnaître. Afin d'éviter toute confusion, une planche de six croquis, figurant le contour d'un loup dans diverses positions, a été attribuée à chacun des animaux étudiés. Les planches ont ensuite été complétées de manière à représenter au mieux les caractéristiques individuelles du pelage. Afin de ne pas surcharger inutilement ces croquis, seuls les détails importants permettant l'identification des individus ont été figurés. Mentionnons que les deux juvéniles du premier hiver (Devil Child et Jasper), dont les dessins et couleurs du pelage ont beaucoup évolués au cours des trois hivers considérés, se sont vus attribuer une planche par période hivernale étudiée.

La figure ci-dessous (Fig. 2) illustre deux des croquis employés, complétés pour représenter les caractéristiques du pelage de Galen et de Jasper.

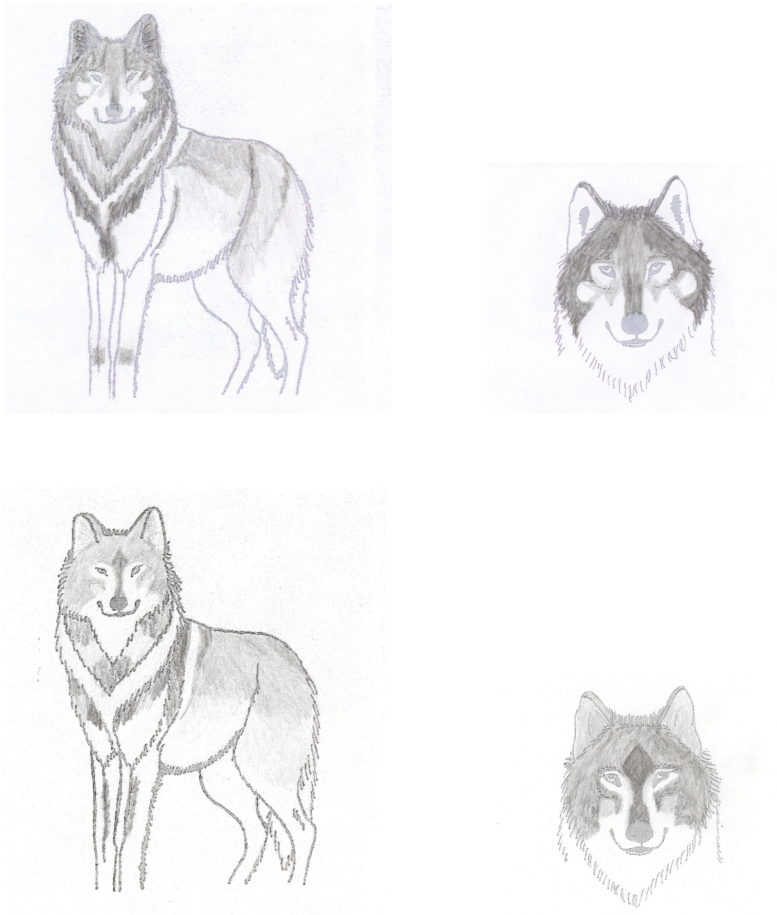


Fig. 2 Croquis employés pour l'identification des individus ;
haut : Galen ; bas : Jasper, au cours du second hiver de l'étude.

Lorsqu'il était, malgré tout, impossible de reconnaître un individu avec certitude, il a été codé en tant que « non identifié » (N/A).

2.3 LA RECOLTE DE DONNEES

2.3.1 LES DONNEES COMPORTEMENTALES

2.3.1.1 Prises de vues

Le tournage des films utilisés dans cette recherche a été effectué sur le site du CCWR, au moyen d'une caméra vidéo 8 mm / HI-8 (Canon A-1 digital recorder – Canovision 8).

Simon Gadbois et ses collaborateurs ont, dans la mesure du possible, filmé la meute quotidiennement pendant les jours de semaine, et parfois également en fin de semaine. Les exigences imposées par cette recherche incluaient cependant aussi les conditions météorologiques. En effet, il était nécessaire que le sol soit enneigé, ou que le film soit tourné pendant une chute de neige, afin de permettre la récolte des échantillons urinaires. Dans le dessein de rendre compte au mieux des comportements actifs des animaux, l'attention était concentrée sur l'aube et le crépuscule, périodes de la journée au cours desquelles le loup est, en principe, le plus actif (voir 1.1.1.3). De manière à ne pas introduire de biais dans les données, les prises de vues étaient réalisées alternativement à l'aurore et en fin de journée. En général, chaque tournage était poursuivi pendant une heure. Le film se voyait cependant interrompu avant ce délai, dans le cas où les animaux n'étaient pas en vue. Lors de très rares occasions, l'enregistrement était poursuivi au-delà de 60 minutes. Cela se produisait lorsque les membres de la meute étaient particulièrement actifs au terme de l'heure d'enregistrement usuel (par exemple, engagés dans une interaction agonistique ou un comportement de jeu).

L'observateur effectuant la prise de vue a indiqué, au début de celle-ci, la date, l'heure, les conditions météorologiques et l'état du terrain (terre gelée ou non, quantité de neige présente au sol, etc.). Toute information pertinente concernant la situation des individus est également mentionnée, telle que l'activité de la meute avant le début du tournage, le fait qu'un des animaux soit blessé, ou encore qu'une nourriture particulière (carcasse de cerf, dépouilles de poussins, etc.) est disponible.

2.3.1.2 Utilisation des enregistrements

Simon Gadbois et ses collaborateurs ont copié chacune des cassettes HI-8 sur des cassettes vidéo S-VHF.

Le travail personnel a débuté par la numérisation de chacune de ces cassettes sur ordinateur, au moyen de l'application EchoFX InterView Capture 2.2.5 d'InterView Capture. Dans ce dessein, un lecteur S-VHF (Panasonic S-VHF AG-5710) a été branché à l'ordinateur. L'application QuickTime Player 6.5.1 de QuickTimePro a servi à la visualisation des enregistrements sur l'ordinateur, et a permis un codage précis des données. En effet, l'indication du temps écoulé (hh:mm:ss) que fournit cette application a été employée pour déterminer la durée des interactions, avec une précision à la seconde.

L'ensemble des informations relevées pour chaque donnée comportementale retenue est présenté dans le tableau ci-dessous (Tab. 2) :

INFORMATION	DESCRIPTION
INFORMATIONS GENERALES CONCERNANT LE COMPORTEMENT	
Date	**Date de l'observation (jj:mm:aaaa)**
Cassette	**Numéro d'identification de la cassette**
Nourriture	**Nourriture disponible, lorsqu'il y en a, au cours de l'observation : nourriture pour chien, carcasse, poussins congelés, etc.**
Commentaires	**Tout élément particulier relatif au comportement, qu'il concerne les individus ou un événement lié à l'activité humaine**
Contexte	**Mention indiquant si le comportement se déroule dans un contexte particulier (relatif à un partenaire sexuel, à la nourriture) ou pas**
Début, fin et durée du comportement	**Le début et la fin du comportement sont codés, en format mm:ss ; la base de données calcule la durée effective du comportement**
Nombre de participants	**Nombre total d'individus prenant part au comportement, soit l'initiateur, le récepteur principal et les participants supplémentaires**
INFORMATION SPECIFIQUE POUR L'INITIATEUR, LE RECEPTEUR ET LES PARTICIPANTS SUPPLEMENTAIRES	
Initiateur	**Précise si l'individu codé initie le comportement ou non, dans le cas où cela peut être déterminé**
Nom	**Noms de l'initiateur, du récepteur et des participants supplémentaires**
Type de l'approche (pour l'initiateur) ou de la réception (pour le récepteur et les autres participants)	**1. agonistique 2. affiliatif 3. sexuel**
Détail du comportement	**1. Jeu social avec objet (Play Social With Object) 2. Jeu social sans objet (Play Social No Object) 3. Jeu individuel avec objet (Play Individual With Object) 4. Jeu individuel sans objet (Play Individual No Object) 5. Salutation avec contact (Greeting With Contact) 6. Salutation sans contact (Greeting No Contact) 7. Proximité avec contact (Proximity With Contact) 8. Proximité sans contact (Proximity No Contact) 9. Cérémonie de salutations (Greeting Ceremony) 10. Sans réponse ou refusé (Unreciprocated)**

Tab. 2 Tableau figurant l'ensemble des informations relevées au cours de l'analyse des prises de vues.

Précisons que les comportements qui se sont déroulés dans un contexte événementiel particulier pouvant potentiellement les influencer (bruits inhabituels, etc.) n'ont pas été pris en considération lors de l'analyse des données. De même, seuls les comportements s'étant déroulés dans un contexte affiliatif (donc ni sexuel ni agonistique) ont été conservés dans la base de données finale. Les interactions initiées de manière sexuelle ou agonistique, ou ayant reçu une réponse de ce type, n'ont pas non plus été prises en compte au cours de l'analyse des données.

Lorsque l'initiateur d'une interaction ne pouvait être déterminé, par exemple dans le cas où deux individus sortaient en jouant de la zone boisée, la rubrique concernée s'est vue nommée « non identifié » (N/A).

Les diverses informations mentionnées ci-dessus (Tab. 2) ont été entrées dans une base de données. Celle-ci a été créée par Simon Gadbois, avec le FileMaker Pro Developper Edition 5.5 de FileMaker, et mise à jour avec FileMaker Pro Developper 6.0. Cet outil a été particulièrement adapté à la prise de données, ainsi qu'au stockage de ces dernières.

Le temps de tournage quotidien a été relevé dans un tabulateur Excel indépendant, à l'aide du programme informatique Microsoft® Excel X.

L'analyse des données a été réalisée au moyen du SPSS 11.0.2 Standard Version de SPSS.

2.3.1.3 Les comportements étudiés

Un disque compact (annexe A) illustre les comportements étudiés, sous la forme d'extraits de prises de vue réalisées au CCWR.

Une vue d'ensemble des comportements considérés est présentée dans le tableau ci-dessous (Tab. 3) :

TYPE DE COMPORTEMENT	SOCIAL	SOLITAIRE
JEU	**Jeu social avec objet (PSWO)** **Jeu social sans objet (PSNO)**	**Jeu individuel avec objet (PIWO)** **Jeu individuel sans objet (PINO)**
SALUTATION	**Salutation avec contact (GWC)** **Salutation sans contact (GNC)**	
PROXIMITE	**Proximité avec contact (PWC)** **Proximité sans contact (PNC)**	
CEREMONIE DE SALUTATIONS	**Cérémonie de salutations (GC)**	
SANS REPONSE OU REFUSE	**Sans réponse (U)**	

Tab. 3 Tableau résumant les comportements pris en compte dans cette recherche.

Les différents comportements étudiés sont décrits en détail ci-après, dans chaque paragraphe correspondant à la catégorie comportementale à laquelle ils appartiennent.

Le jeu

Le comportement ludique comprend des manifestations physiques telles que le « play-bow », la poursuite, la lutte, les mordillements, mais également les actions comme lancer un objet en l'air, ou tenter de prendre ce dernier à un compagnon de jeu. Ces postures et mouvements sont souvent accompagnés par des battements de la queue.

Dans le cas de notre étude, cette catégorie comportementale est la seule incluant des comportements solitaires. Ces derniers ne sont pas, par définition, des comportements d'affiliation positive. Il nous a cependant semblé important de les inclure dans la présente recherche dans la mesure où il est possible qu'ils contribuent, de la même manière que les comportements d'affiliation positive à proprement dit, à l'état psychologique et/ou physiologique des individus y prenant part. En effet, les comportements ludiques solitaires sont, tout comme les autres comportements de jeu, manifestés dans un contexte de détente.

Les comportements de jeu ont ainsi tous été codés, qu'ils soient sociaux ou solitaires. Une catégorisation supplémentaire a permis de préciser si ce comportement avait lieu avec ou sans objet. Ce dernier pouvait être un reste de carcasse, un morceau de glace, un bâton, etc.

Comme décrit dans l'introduction, une « pause » de moins de 15 secondes au cours d'un comportement ludique n'était pas considérée comme une interruption de la séquence de jeu (Loeven 1994). Cependant, si cette interruption se prolongeait au-delà de ce délai, l'interaction était considérée comme terminée et la séquence ludique suivante était alors codée comme un comportement distinct.

Dans le cas où une invitation au jeu ne recevait pas de réponse, la fin du comportement était déterminée par l'interruption de ladite invitation. Des tentatives multiples d'invitation au jeu ont ainsi été codées séparément. La mention « sans réponse » a été employée pour désigner le comportement d'un récepteur qui ne répondait pas à une invitation au jeu.

A certaines occasions, l'initiateur d'un comportement de jeu a été peu aisé à déterminer. Dans le cas où deux individus s'engageaient simultanément dans un comportement ludique, celui d'entre eux qui adoptait la position de « play-bow » (voir point 1.2.2.3) était considéré comme l'initiateur de l'interaction.

Une autre difficulté s'est parfois présentée lorsqu'il s'agissait de déterminer le moment précis auquel un individu s'engageait dans un comportement de jeu. De nombreuses observations personnelles ont cependant permis de remarquer que cet instant était souvent caractérisé par deux manifestations physiques de l'animal : il bondissait soudainement et levait la queue. Cette remarque s'applique en particulier aux individus en déplacement, qui s'engageaient de manière subite dans un comportement ludique.

Une précision supplémentaire concernant le nombre de participants est ici à relever. Les membres de la meute se joignaient souvent de manière spontanée à une interaction ludique en cours, et l'identité de l'initiateur, du récepteur, ainsi que celle de tous les autres participants a été relevée. La séquence comportementale était alors considérée comme ininterrompue. Cependant, lorsqu'un individu prenant part à un jeu social invitait un congénère qui n'y participait pas, cette séquence a été codée comme une nouvelle interaction comportementale. De même, si le type de comportement de jeu changeait, par exemple dans le cas où un jeu solitaire devenait un jeu social, il a également été codé comme une nouvelle séquence.

Mentionnons encore que les interactions de jeu prenant une tournure agonistique n'ont pas été prises en compte dans l'analyse des données.

La salutation

Les individus qui se rencontrent au cours de leurs déplacements s'ignorent rarement. Outre les comportements agonistiques manifestés lors de ces occasions, les loups présentent également des comportements que nous avons nommés « de salutation ». Ces derniers sont typiquement de courte durée (de l'ordre de quelques secondes).

Les interactions de salutation comprenaient diverses manifestations physiques qui ont été divisées en deux types, selon qu'ils incluaient ou non un contact physique entre les individus. Les comportements avec contact désignaient les actions telles que lécher ou renifler la face, toucher le nez ou l'épaule d'un autre individu, frotter la tête ou le flanc contre un congénère, ou encore donner un « coup de patte » sur la tête ou l'épaule d'un congénère ou dans ces directions. La seconde catégorie comprenait les interactions sans contact telles qu'approcher ou observer l'approche d'un autre individu avec une attitude d'affiliation positive. Il incluait des manifestations comme le sautillement sur place, les battements de la queue, etc. (voir 1.2.2.3). Dans ce contexte, il faut rappeler que les battements de la queue n'ont pas toujours une fonction de salutation, mais peuvent également indiquer un comportement agonistique (voir point 1.2.2.3). Ce dernier type d'attitude a été observé à plusieurs reprises au cours de la prise de nourriture, principalement chez les mâles (et en particulier dans le cas de Voochko).

Le comportement de salutation avec contact a été codé comme « sans réponse » dans le cas où le destinataire évitait le contact, par exemple en détournant la tête. Au contraire, si le récepteur ne bougeait pas ou répondait par un même type de comportement, l'interaction était considérée comme réciproque, et codé en tant que « salutation » pour chacun des deux intervenants. Une réponse agonistique à ce type de comportement indiquait de façon évidente qu'il était refusé ; dans ce cas, l'interaction n'a pas été prise en compte dans les analyses ultérieures.

Les manifestations physiques caractéristiques d'un comportement de salutation, mais qui se produisaient à la suite d'interactions agressives, n'ont, bien entendu, pas été retenues. En

effet, ces comportements étaient alors considérés comme des signes de soumission, conséquences directes de l'interaction agonistique précédente. Lorsque l'interprétation de ce type de manifestation pouvait, d'une quelconque manière, porter à confusion, l'interaction n'a pas été relevée au cours de la prise de données.

La proximité

Le loup est un animal social par excellence. La proximité des congénères ou le simple contact corporel avec eux, sans autre forme d'échange que ce soit, peuvent être d'importance pour les relations sociales qu'un individu entretient avec les membres de la meute.

Dans le cadre de notre recherche, les comportements de proximité avec et sans contact physique entre les animaux concernés ont été codés séparément. Une durée minimale de 15 secondes a été retenue pour caractériser ce type d'interaction. Les comportements de proximité sans contact ont été définis par une distance maximale d'une longueur d'« un loup » entre les individus, tandis que la seconde catégorie a inclu les interactions de proximité au cours desquelles les membres de la meute étaient en contact physique les uns avec les autres. Les comportements de proximité avec contact se traduisaient par des manifestations physiques semblables à celles qui avaient lieu au cours des comportements de salutation, mais prenaient une dimension supplémentaire à celle d'une simple rencontre, notamment par leur durée. Cette catégorie comprenait des actions telles que lécher les blessures d'un congénère, se coucher ou s'asseoir contre un ou plusieurs autres individus, etc.

La position individuelle de chacun des intervenants n'a pas été prise en compte. Ainsi, un animal pouvait se trouver dans une situation de proximité, qu'il soit debout, assis, ou couché. Dans le cas où la position relative par rapport au congénère n'était pas modifiée, le changement de la position individuelle n'a pas été considéré comme une interruption du comportement codé (par exemple, un animal assis auprès d'un autre individu et qui se couche à cet endroit).

Mentionnons que, dans le cas de la présente recherche, le temps consacré aux comportements de proximité a été largement sous-estimé, puisque ces interactions n'ont souvent pas été filmées dans leur entier. En effet, les prises de vues analysées n'ayant pas été expressément effectuées pour les fins de notre étude, elles ont été principalement réalisées au cours des moments d'activité des membres de la meute. Alors que les comportements de proximité pouvaient se prolonger très longuement, par exemple lorsque les individus s'assoupissaient les uns auprès des autres, le tournage était souvent interrompu pendant ces moments « passifs ».

Précisons encore que, dans notre étude, les interactions de proximité avec contact sont en partie sous-estimées par rapport à ce type de comportement présenté sans contact. En effet, lorsqu'il ne pouvait être déterminé avec certitude que les individus concernés étaient effectivement en contact physique les uns avec les autres, l'interaction a été codée comme se déroulant sans contact.

Finalement, il convient de relever que les comportements de proximité n'ont pas été retenus lorsqu'ils se déroulaient dans le contexte de la prise de nourriture. En effet, dans ce type de situation, les membres de la meute semblaient plus attentifs à éviter la proximité directe de certains de leurs congénères plutôt qu'à la rechercher.

La cérémonie de salutations

Les cérémonies de salutations désignent les occasions au cours desquelles les membres d'une meute de loups se rassemblent et échangent de très nombreux contacts d'affiliation positive. Au cours de ces regroupements, les individus ne semblent pas accorder d'intérêt particulier à l'identité des récepteurs de leurs actions. Il s'agit plutôt d'un comportement global de la meute, auquel prend ou ne prend pas part chacun des individus. Aucun récepteur n'a ainsi été indiqué pour ce type d'interaction, au cours de la prise de données. Le comportement de cérémonie de salutations n'a pas été subdivisé en différentes catégories.

A l'état sauvage, ces rassemblements ont souvent lieu à l'occasion d'un départ pour la chasse ou au moment où les membres du groupe s'éveillent. Dans le cas de la meute captive du CCWR, ce type de comportement social se produisait parfois peu avant que les individus ne se nourrissent.

2.3.2 Les donnees hormonales

Cette section décrit le travail réalisé par Simon Gadbois et ses collaborateurs (Gadbois 2002) au cours des trois périodes hivernales considérées dans notre étude. La récolte des échantillons urinaires et les analyses de laboratoire consécutives ont permis l'utilisation ultérieure, dans le cadre de la présente recherche, des données de taux de cortisol urinaire des individus.

Au cours des prises de vue, le ou les observateurs relevaient la localisation de chaque site d'urination, dans le cas où ce dernier pouvait être attribué sans aucune ambiguïté à un individu identifié. Au terme du tournage, chacun des échantillons urinaires était prélevé au moyen d'une cuillère, et placé dans un sac en plastique pouvant être hermétiquement scellé (Ziploc®). Au moment de la récolte des échantillons, les données concernant chaque prélèvement (date et heure de l'urination, qualité de l'échantillon, etc.) étaient inscrites sur le sac en plastique au moyen d'un stylo indélébile.

La majorité des échantillons urinaires ont été récoltés immédiatement après les observations comportementales. Cependant, en ce qui concernait les animaux dont les contributions étaient rares, ou dont les marques urinaires étaient souvent recouvertes par celles d'autres membres du groupe, des échantillons ont également été récoltés à d'autres moments. Dans tous les cas, la récolte était effectuée au plus tard une heure après l'urination.

Chaque prélèvement étiqueté était immédiatement réfrigéré à – 20 °C, sur le site du CCWR. Les échantillons étaient ultérieurement transférés, pour analyse, dans le laboratoire médical de l'Université de Dalhousie à Halifax, Nouvelle-Ecosse, Canada. Ce transport était réalisé dans des glacières, maintenant ainsi les prélèvements congelés.

Seule une partie des échantillons récoltés a finalement été employée dans les analyses de laboratoire. En effet, de nombreuses conditions devaient, dans ce dessein, être remplies. En premier lieu, l'urination devait être localisée, et son auteur identifié sans équivoque. Si aucun autre animal ne marquait le site, et si l'échantillon n'était pas contaminé (e.g. sang), le prélèvement était réalisé, puis soumis aux analyses de laboratoire. Dans le cas où les niveaux de créatinine et de cortisol étaient mesurables, les résultats obtenus étaient inclus dans les données. Ainsi, lorsque toutes les exigences décrites ci-dessus étaient respectées, l'échantillon était pris en compte dans les résultats, et le rapport Cortisol : Créatinine était déterminé.

Lorsque plusieurs prélèvements étaient effectués pour le même individu au cours d'une seule journée, la moyenne des résultats fournis par ces échantillons était calculée et considérée comme une valeur unique.

2.3.2.1 Les analyses de la concentration de créatinine

Le taux de créatinine a été mesuré afin de corriger les variations de concentration de l'urine. En effet, non seulement les échantillons urinaires récoltés étaient-ils dilués dans la neige, mais les concentrations de l'urine excrétée pouvaient également beaucoup varier. La créatinine est un produit métabolique secondaire de l'activité musculaire. La concentration de cette molécule est relativement stable dans le plasma sanguin et dans l'urine, pour un individu donné. Le taux de créatinine est ainsi largement utilisé comme indicateur de la concentration urinaire (Bonney et al. 1982[34] ; Mech et al. 1987 ; Clarke et Faulkes 1997 ; Bahr 1998). Sachant que la créatinine est un produit métabolique secondaire de l'activité musculaire, il faut relever qu'un exercice physique soutenu pourrait avoir une influence sur la quantité de cette molécule contenue dans l'urine. Toutefois, la créatinine reste actuellement le meilleur index de la concentration urinaire. Cette molécule est fréquemment employée pour la mesure du taux hormonal de stéroïdes présents dans l'urine, en général sous la forme « hormone : créatinine » (McLeod et al. 1996 ; Moger et al. 1998 ; Chandler et Dixon 2002[35] ; Gadbois 2002). Les concentrations de créatinine (exprimées en microgrammes par millilitre) ont été mesurées en utilisant les modifications de Slot de la réaction de Jaffé, avec des réactifs de chez Sigma Chemical Co (St. Louis, Missouri), comme décrit par McLeod et al. (1996).

Dans notre étude, la concentration urinaire de créatinine, déterminée pour chacun des échantillons, a permis de corriger les valeurs de cortisol pour une même concentration de l'urine récoltée. Le taux urinaire de cortisol est ainsi exprimé par le rapport du cortisol à la créatinine.

En ce qui concerne l'équipement et les appareils utilisés, de même que les procédures détaillées des analyses, se référer à Gadbois (2002).

2.3.2.2 Les analyses de la concentration de cortisol

Le taux urinaire de cortisol est considéré comme un indice du stress perçu par les individus. La concentration de cortisol de chacun des échantillons a été déterminée par radio-immuno-essai (RIA, « radioimmunoassay »). Gadbois (2002) présente le détail du matériel utilisé, ainsi que les procédures d'analyse employées.

Le programme RIAPC (Donald Rieger, © 1987) a ensuite permis de calculer la concentration de cortisol à partir des données brutes (en cpm) ; cette dernière a finalement été exprimée relativement à la concentration de créatinine [C (nanomol/L) : Cr (micromol/L)].

[34] Cité dans Bahr (1998).
[35] Cité dans Gadbois (2002).

2.4 LE TRAITEMENT STATISTIQUE

2.4.1 ARRANGEMENT DES DONNEES

La première étape vers l'analyse des 3'887 données comportementales brutes a été de transférer ces dernières depuis la base de données FileMaker vers un fichier Excel. Deux types d'arrangements de ces données ont ensuite été employés. Dans un premier cas, concernant la majorité des hypothèses testées dans les chapitres 3.2 et 3.3, les données brutes ont été regroupées et reclassées dans un tableau figurant une ligne par jour d'observation, par individu, et par comportement. Les individus ne présentant pas un des comportements considérés au cours d'une des journées d'observation ont reçu le score de zéro pour ce jour et pour ce comportement. Dans le cas où un individu présentait un même comportement à plusieurs reprises durant la même journée d'observation, les périodes de temps consacré à ce comportement, ou le nombre d'occurrences de ce dernier, ont été additionnés. Cet individu s'est ainsi vu attribuer une valeur unique pour ce comportement et pour cette journée.

Dans l'étude des préférences individuelles (point 3.3.4), des tables sociométriques ont été réalisées.

La seconde manière d'arranger les données a été employée dans les chapitres 3.4 et 3.5, dans lesquels l'approche choisie est plus globale. Les données comportementales ont alors été reclassées selon un tableau ne figurant qu'une seule valeur par individu, par comportement et par période hivernale considérée. Les 127 données hormonales brutes ont également été regroupées de cette manière, pour les fins des analyses leur étant consacrées, au chapitre 3.5.

Dans le cas de chacune des hypothèses testées, au moins un fichier Excel a été établit séparément, sur la base du tableau initial des données brutes.

2.4.2 DISTRIBUTION DES DONNEES ET CHOIX DES OUTILS STATISTIQUES

Le choix des tests statistiques à employer pour l'analyse des données récoltées a, dans un premier temps, nécessité de vérifier le type de distribution qu'elles suivent. Dans ce dessein, le test de Kolmogorov-Smirnov a été utilisé. Ce test compare la distribution observée avec une distribution théorique (Dytham 2003), choisie comme normale dans notre cas. Les paramètres de la distribution théorique sont estimés à partir des données observées (Dytham 2003). Chaque comportement étudié a été testé indépendemment ; l'ensemble des comportements (« total »), les différentes catégories comportementales, ainsi que les valeurs transformées de ces données (logarithme naturel et racine carrée) ont également été soumis à ce test (annexe 1).

Dans le cas de tous les tests réalisés, y compris pour ce qui est des données transformées, la distribution différait significativement d'une distribution normale ($p < 0.000$).

Au vus de ces résultats, seuls des tests statistiques non-paramétriques pouvaient être employés dans l'analyse des différentes variables. En effet, ce type de test n'assume pas la distribution normale des données ; ces dernières n'ont ainsi subi aucune transformation (logarithmique ou de la racine carrée) dans le cadre du traitement statistique.

Les tests non-paramétriques sont, en général, légèrement moins puissants que leurs équivalents paramétriques, mais sont cependant plus robustes ; en effet, leur validité n'est pas

soumise aux conditions nécessaires à l'emploi des statistiques paramétriques, comme la distribution normale des données ou l'homogénéité des variances (Martin et Bateson 1993).

Le test U de Mann-Whitney est à 95% aussi puissant que le test paramétrique équivalent (test *t* de Student) (Martin et Bateson 1993). De même, la corrélation de rang de Spearman est à environ 91% aussi puissant que la corrélation de Pearson (Siegel et Castellan 1988).

Compte tenu du fait que les données comportementales ne suivent, le plus souvent, pas une distribution normale, les tests non-paramétriques sont parfois considérablement plus puissants que leurs équivalents paramétriques (Martin et Bateson 1993). Ainsi, les données comportementales sont fréquemment analysées au moyen de tests non-paramétriques (Martin et Bateson 1993). De plus, une augmentation du nombre de données peut toujours rendre un test non-paramétrique aussi puissant que son équivalent paramétrique (Martin et Bateson 1993).

Parmi les avantages des tests non-paramétriques, mentionnons encore qu'ils sont, en général, l'unique moyen d'analyser des données en faible nombre (Siegel et Castellan 1988). Cependant, dans le cas de traitements plus complexes des données (comme certaines analyses multivariées), aucune technique non-paramétrique n'existe (Marin et Bateson 2002).

Les données de la présente recherche sont traitées au moyen des tests non-paramétriques suivants : le test de Kruskal-Wallis, le test U de Mann-Whitney, le test du chi-carré sur une table de contingence et le test de corrélation de Spearman. Dans le chapitre qui suit, quelques caractéristiques de ces tests sont détaillées, et l'intervalle de confiance choisi est précisé.

2.4.3 TESTS STATISTIQUES EMPLOYES

Les individus considérés dans la présente recherche appartiennent à la même meute, vivent ensemble dans le même enclos, et s'influencent ainsi mutuellement en permanence. Dès lors, nous avons été confrontés au problème de la majorité des études concernant les relations sociales au sein d'une communauté animale, puisque les données récoltées dans ce genre de recherches ne sont pas indépendantes les unes des autres (Scott et Fuller 1965 ; Martin et Bateson 1993). Ainsi, au cours de notre étude, les comportements sociaux considérés ont mené à la récolte de données statistiquement non indépendantes.

Les tests de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney, de même que le test du chi-carré sur une table de contingence, sont des traitements statistiques utilisés pour l'analyse de données non appariées, ce qui n'est pas le cas dans la présente recherche. En effet, la comparaison d'un type de comportement entre les trois hivers étudiés ou les différents mois considérés, par exemple, étudie des données appariées, puisque ce sont les mêmes individus qui ont contribué à la récolte de ces dernières. Une alternative aurait ainsi été d'employer des tests non-paramétriques destinés à l'analyse de données appariées (e.g. test de Friedman, test de Wilcoxon, etc.). Cependant, chacun des individus a fourni un nombre différent de données, et le nombre de ces dernières n'était pas non plus le même d'un mois à l'autre ou d'un hiver à l'autre. Or, les tests existant pour l'analyse de données appariées ne permettent de comparer que des séries de données qui sont au même nombre dans chacun des groupes, ce qui rendait dès lors impossible l'emploi de ces traitements statistiques.

Conscients que les tests statistiques utilisés dans la présente recherche ne sont pas parfaitement adaptés à nos données, nous avons décidé d'un très petit seuil de probabilité, soit 0.01, et ce pour chacun des tests réalisés (e.g. 1% de chance d'obtenir le résultat par hasard, et

non pour cause de véritable différence significative entre les données comparées, lorsque le test employé est adapté au type de données).

Dans le cas d'une unique analyse, consacrée aux données hormonales, les valeurs de probabilité situées entre 0.01 et 0.05 ont été relevées et considérées comme significatives, ce dans un but de cohérence avec une recherche antérieure effectuée sur les mêmes données que celles qui ont été employées dans le présent travail.

2.4.3.1 Test de Kruskal-Wallis

Ce test permet de comparer plus de deux séries de données (Dytham 2003). Si la valeur de probabilité est inférieure à 0.01 (seuil fixé dans notre cas), cela indique que parmi tous les groupes considérés, il en existe au moins deux qui diffèrent significativement l'un de l'autre. Le test de Kruskal-Wallis est un test de rangs, ce qui signifie que les données brutes sont préalablement classées selon leur rang, sans qu'il soit tenu compte de leur appartenance à un groupe. Le test statistique est ensuite réalisé sur la valeur de ces rangs. Ainsi, une partie de l'information contenue dans les données brutes de la présente recherche est perdue, puisque ce test ne tient pas compte, par exemple, de la durée exacte de chacun des comportements codés. Cependant, un avantage de ce test est d'éviter que des données extrêmes n'influencent de manière disproportionnée les résultats, comme cela serait le cas avec l'emploi d'un test paramétrique (Dytham 2003). Il est possible d'utiliser ce test pour deux groupes de données seulement, mais le test U de Mann-Whitney est, dans ce cas précis, beaucoup plus puissant.

Le test de Kruskal-Wallis est moins puissant que son équivalent paramétrique (e.g. Anova « one-way »), mais il y a moins de chances qu'il donne un résultat significatif lorsqu'il n'existe aucune vraie différence (Dytham 2003).

Dans les tableaux relatifs à ce test, le rang moyen est figuré, de même que le nombre de données. Le rang moyen indique la moyenne des rangs pour chaque groupe. Pour deux groupes qui ne sont statistiquement pas différents, le rang moyen est similaire.

2.4.3.2 Test U de Mann-Whitney

Le test U de Mann-Whitney est l'un des tests non-paramétriques les plus puissants (Siegel et Castellan 1988), et constitue ainsi une très bonne alternative au test paramétrique *t* de Student. Tout comme le test de Kruskal-Wallis, c'est un test de rangs, mais il ne peut être employé que pour comparer deux séries de données.

Le test U de Mann-Whitney peut être réalisé des séries comprenant un nombre différent de données, mais ces différences peuvent parfois influencer la significativité du test (McLeod, comm. pers.). En effet, un nombre trop faible de données dans un groupe peut mener à des résultats indiquant que cette série de données n'est pas significativement différente des autres.

2.4.3.3 Test du chi-carré sur une table de contingence

Le test du chi-carré sur une table de contingence est un test non-paramétrique très souvent employé (Dytham 2003). Ce test statistique vérifie l'hypothèse selon laquelle il n'existe aucune relation entre la variable figurant dans les lignes de la table de contingence et

celle qui est représentée selon les colonnes. Il compare les valeurs observées (les données récoltées) et les valeurs attendues (calculées sur la base du tableau croisé correspondant). Si le résultat du test indique une faible valeur de probabilité (dans notre cas, inférieure à 0.01), cela signifie qu'il existe une relation entre les deux variables testées, mais ne renseigne pas sur la force ou la direction de cette relation.

Les tableaux figurant les résultats de ces tests indiquent le nombre de données, ainsi que le degré de liberté. Ce dernier est nécessaire pour déterminer si le résultat du test est significatif ou non.

Dans certains cas, le test du chi-carré ne peut être employé. En effet, il ne doit pas être appliqué à des tableaux de contingence pour lesquels le degré de liberté est supérieur à 1 dans le cas où une ou plusieurs valeurs attendues sont inférieures à 1, ou si plus de 20% des valeurs attendues sont inférieures à 5 (Siegel et Castellan 1988 ; Dytham 2003).

Le nombre de données comprises dans chacune des catégories comparées au moyen de ce test peut être différent. Cependant, un nombre trop faible de données dans une des catégories de l'une des deux variables peut mener à des résultats indiquant que cette catégorie n'est pas significativement différente des autres (McLeod, comm. pers.).

2.4.3.4 Test de corrélation de Spearman

Ce test est un équivalent non-paramétrique du test de corrélation de Pearson (Dytham 2003). Il est une mesure de l'association entre deux variables (Siegel et Castellan 1988). Le test de corrélation de Spearman et un test de rangs et s'effectue ainsi sur les rangs conférés à chaque donnée brute. Les tableaux figurant les résultats de ces tests indiquent le coefficient de corrélation, la valeur de probabilité et le nombre de données.

Le coefficient de corrélation de Spearman (ou « rhô de Spearman », r_s) se situe entre – 1 et + 1. Le signe de ce coefficient indique la direction de la relation, alors que la valeur absolue du coefficient de corrélation précise la force de la relation. Ainsi, un rhô de Spearman de – 1 indique une corrélation négative parfaite entre les deux variables, tandis qu'un coefficient de + 1 correspond à une corrélation positive parfaite. Un rhô de Spearman de zéro indique qu'il n'existe aucune corrélation entre les deux variables.

Une faible valeur de probabilité, inférieure à 0.01 dans le cas de la présente recherche, signifie qu'il y a moins de 1% de chance d'obtenir un résultat aussi extrême qui serait uniquement dû au hasard. Dans ce cas, la corrélation est donc significative.

Il est cependant à relever que le test de corrélation de Spearman vérifie le fait que si l'une des deux variables (dé)croît, l'autre (dé)croît aussi. Ainsi, le cas d'une relation exponentielle et celui d'une relation linéaire entre deux variables conduisent au même résultat dans la statistique de Spearman. Si les deux variables testées croissent ou décroissent ensemble, la corrélation est positive (r_s proche de + 1), et si l'une croît tandis que l'autre décroît, la corrélation est négative (r_s proche de – 1). Ainsi, un résultat non significatif de ce test n'indique pas que les deux variables considérées ne sont pas associées dans une relation quadratique ou cubique, par exemple. C'est pourquoi, chacune des relations testées a été représentée graphiquement sur un diagramme de dispersion.

2.5 LES ASSOMPTIONS DE L'ETUDE

Comme tel est souvent le cas pour les recherches éthologiques, de fortes assomptions ont dû être faites dans le cadre de notre étude. La première d'entre elles stipule que tous les individus avaient une chance égale d'être observés pendant la durée de chaque prise de vue. Ainsi, lorsque les membres de la meute sont comparés, un temps identique d'observation leur est accordé, bien que certains d'entre eux aient été visibles moins longuement que d'autres.

La seconde assomption indique que, pendant les prises de vues, tous les comportements d'affiliation positive auxquels les individus étudiés prenaient part étaient visibles, et ainsi inclus dans les données.

La dernière assomption de cette recherche stipule que les facteurs stressants environnementaux (température, bruits, etc.) étaient identiques pour tous les animaux considérés.

3. RESULTATS ET INTERPRETATION

Les hypothèses de travail testées dans cette étude ont abordé les questions posées de manières diverses, soit en termes de relation, soit en termes de ressemblance. La première partie de cette section (3.1) traite de la question des catégories comportementales, définies sur la base des comportements retenus lors de la prise de données. Les notions de « temps consacré » et de « nombre d'occurrences » des comportements étudiés sont également explicitées. Le chapitre 3.2 compare les comportements d'affiliation positive, s'intéressant, par exemple, à leur distribution dans le temps. Le point 3.3 place les individus au centre de l'analyse, les comparant en fonction des différents comportements considérés auxquels ils ont pris part. Au chapitre 3.4, l'accent est mis sur le statut social des individus ; le rang hiérarchique est ici mis en relation avec différentes variables. Finalement, le dernier chapitre (3.5) est consacré à l'approche endocrinologique de la présente recherche. Le lien éventuel entre le taux urinaire de cortisol et diverses variables est analysé.

3.1 CATEGORIES COMPORTEMENTALES ET CHOIX DES VARIABLES TESTEES

Le premier critère à définir était la manière dont les données seraient considérées. En effet, il s'agissait de déterminer si nous nous intéresserions au temps consacré aux différents comportements (3.1.1) ou au nombre d'occurrences de ces derniers (3.1.2). Si ces deux types d'approches des données n'étaient quantitativement pas semblables, les résultats des analyses pourraient, effectivement, s'avérer très différents. Dans le cadre des approches indépendantes consacrées à ces deux manières d'appréhender les données, l'intérêt a été porté, en premier lieu, à mettre en évidence la prépondérance de certains comportements sur les autres. Les deux approches suggérées ont ensuite été comparées. Finalement, le problème posé par le nombre très faible de données que comportait une partie des comportements considérés devait être résolu (3.1.3).

3.1.1 TEMPS CONSACRE AUX DIFFERENTS COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE

Le temps consacré aux différents comportements considérés a été globalement comparé, afin de vérifier si certains d'entre eux se produisaient plus longuement que d'autres, au cours de la présente étude.

Le graphique ci-dessous (Fig. 3) représente le temps total consacré par les individus étudiés aux neuf comportements d'affiliation positive, au cours de l'ensemble de l'étude. La prédominance du temps dévolu aux comportements de jeu social sans objet (PSNO) et de proximité sans contact (PNC) est ici évidente.

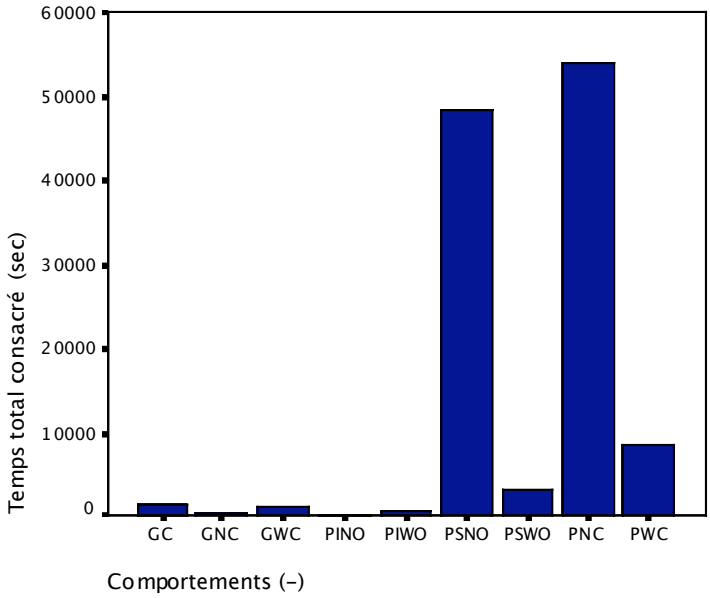


Fig. 3 Temps consacré aux différents comportements étudiés, au cours de l'ensemble de l'étude.

Afin de s'assurer du fait que cette apparente inégalité s'est présentée au cours des trois hivers consécutifs, la part relative de temps consacré aux neuf comportements au cours de ces trois périodes a été comparée (Fig. 4).

Il apparaît clairement que la prédominance du temps consacré aux comportements de jeu social sans objet et de proximité sans contact est réelle au cours des trois hivers considérés, même si les proportions du temps dévolu aux divers comportements varient d'une hiver à l'autre.

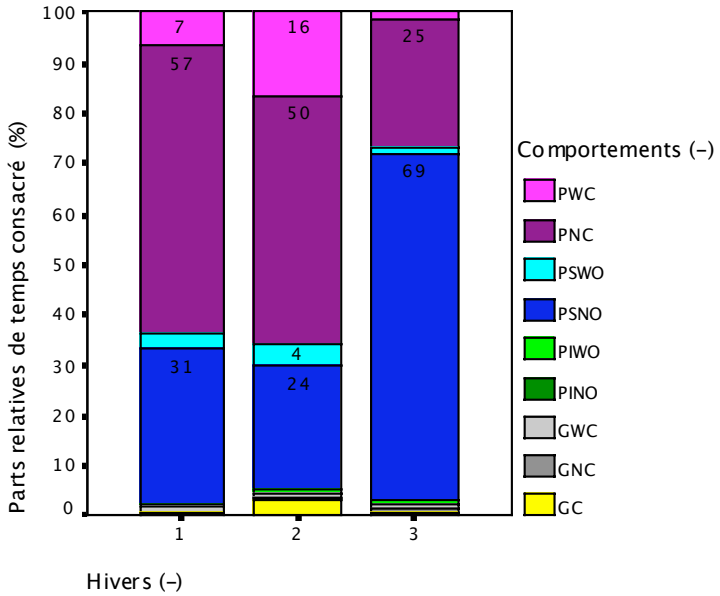


Fig. 4 Parts relatives de temps consacré aux différents types de comportements, par hiver d'étude.

3.1.2 Nombre d'occurrences des differents comportements d'affiliation positive

Dans le cadre de cette seconde approche, les données ont été considérées en termes du nombre de leurs occurrences. La comparaison des comportements étudiés avait pour but de vérifier si certains d'entre eux se produisaient plus fréquemment que d'autres.

Le graphique ci-dessous (Fig. 5) représente le nombre d'occasions au cours desquelles les différents types de comportements d'affiliation positive ont été présentés par les neuf individus, au cours de l'ensemble de l'étude. Bien que le comportement de jeu social sans objet soit très nettement le mieux représenté, les comportements de salutation (GWC et GNC) ainsi que ceux de proximité (PWC et PNC) apparaissent également dans des proportions non négligeables.

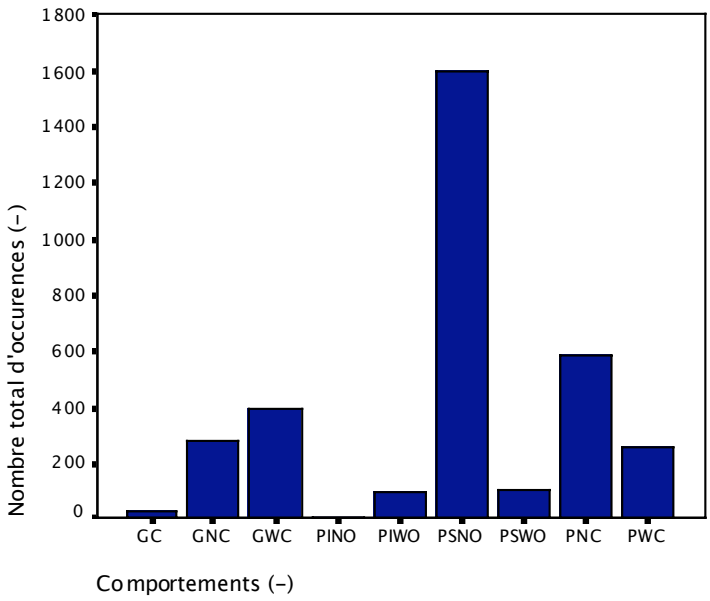


Fig. 5 Nombre total d'occurrences des différents comportements d'affiliation positive, au cours de l'ensemble de l'étude.

Un second graphique (Fig. 6) vérifie, à nouveau, que la prédominance de ces cinq comportements a effectivement eu lieu au cours de chacun des trois hivers étudiés, et qu'elle n'est ainsi pas le fait d'un seul hiver présentant des proportions extrêmes. Cette illustration montre que malgré certaines variations relatives, le profil de chaque période hivernale est globalement le même.

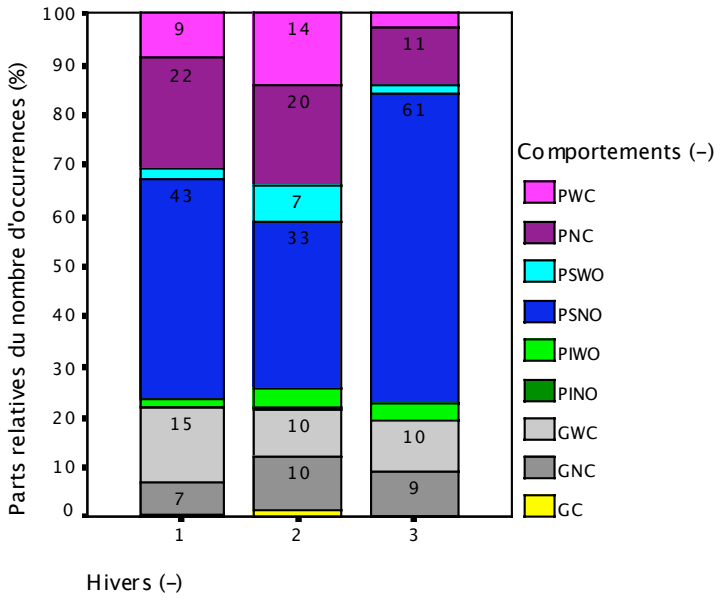


Fig. 6 Parts relatives du nombre d'occurrences des différents types de comportements, par hiver d'étude.

3.1.3 Comparaison des approches et categories comportementales

La présente section définit les catégories comportementales (3.1.3.1), puis compare les deux approches employées, soit celle considérant la durée des comportements et celle s'intéressant au nombre d'occurrences de ces derniers (3.1.3.2).

3.1.3.1 Catégories comportementales

En tenant compte des considérations ci-dessus (3.1.2), il apparaît clairement que certains comportements sont plus souvent ou plus longtemps manifestés que d'autres. Ainsi, dans le cas d'une partie d'entre eux, seul un nombre très faible de données a pu être récolté ; une analyse statistique ne pouvait, dans ce cas, mener à des résultats concluants, au vu du nombre trop élevé de zéros parmi les données.

Plusieurs possibilités remédiant à ce problème étaient envisageables. La première d'entre elles était d'ignorer les comportements trop faiblement représentés et de ne pas les inclure dans les traitements statistiques. Cette option n'a pas été retenue, car elle risquait de négliger des informations potentiellement importantes. De ce fait, le choix s'est porté sur une seconde alternative, soit celle de regrouper les comportements considérés en trois catégories distinctes. Cette façon de faire avait l'avantage de prendre en compte la quasi-totalité des données, et permettait également d'appréhender plus aisément les résultats.

Ainsi, dans le cas de la majorité des questions traitant des neuf comportements étudiés, ces derniers ont été inclus dans les trois groupes définis ci-dessous :

a) Les comportements de jeu, comprenant l'ensemble des comportements ludiques, soit les jeux sociaux avec et sans objet (PSWO et PSNO), de même que les jeux individuels avec et sans objet (PIWO et PINO) ;

b) Les comportements de salutation, incluant les interactions avec et sans contact (GWC et GNC) ;

c) Les comportements de proximité, regroupant les interactions avec et sans contact (PWC et PNC).

Cependant, dans le cadre de certaines questions, seuls les comportements purement sociaux pouvaient faire l'objet de l'étude. Dans ce genre de contexte, il ne pouvait être envisageable de tenir compte des comportements de jeu individuel. Ces derniers étaient alors ôtés à la catégorie a) mentionnée ci-dessus, qui ne comprenait alors plus que les comportements de jeux sociaux, à savoir PSWO et PSNO.

Relevons encore que le comportement de cérémonie de salutations (GC) n'a pas été retenu dans ce regroupement. N'appartenant, en effet, à aucune des catégories comportementales mentionnées ci-dessus, il ne pouvait être inclus dans l'une d'entre elles. Toutefois, il n'était pas non plus possible de considérer ce comportement en tant que catégorie en soi, en raison du nombre très faible de données récoltées (n = 5). Ce type d'interaction n'a ainsi été considéré que dans le cas des très rares analyses statistiques réalisées sur l'ensemble des comportements d'affiliation positive (« total »). La contribution des comportements de cérémonie de salutations aux résultats de la présente recherche est ainsi négligeable, quand elle existe.

Les catégories a) à c) décrites ci-dessus ont été employées dans le cas de la majorité des questions s'intéressant aux différents comportements étudiés ; cependant, des regroupements différents ont également été effectués, dans le cas où le sujet abordé le nécessitait.

Bien que chacune des trois catégories comportementales définies ci-dessus réunisse des comportements qui peuvent être qualifiés de « similaires » ou de « qualitativement semblables », il convient de garder à l'esprit que, dans chaque groupe, un comportement est majoritairement représenté. Ci-dessous, cette prédominance est représentée pour les trois catégories considérées. Les premières illustrations figurent le temps consacré aux différents comportements (Fig. 7) :

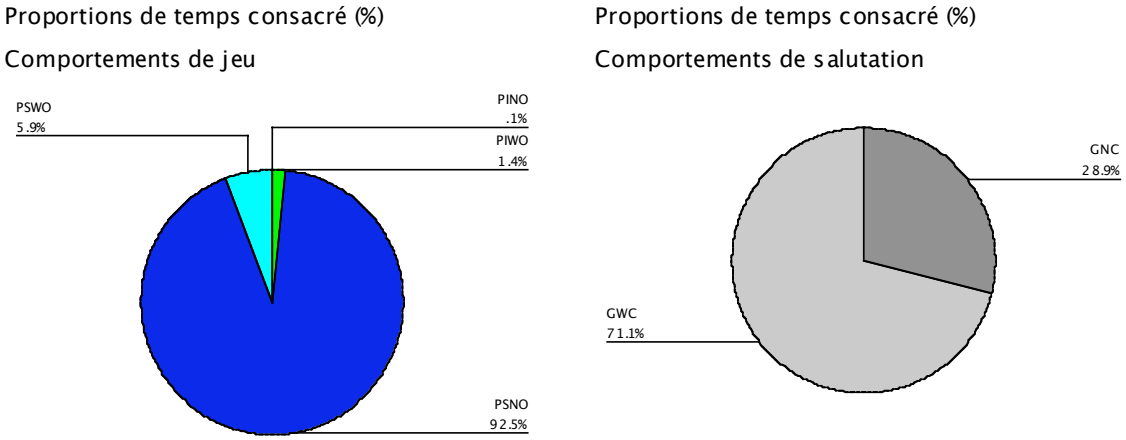


Fig. 7 Temps consacré aux comportements : parts relatives des différents comportements au sein des trois catégories considérées.

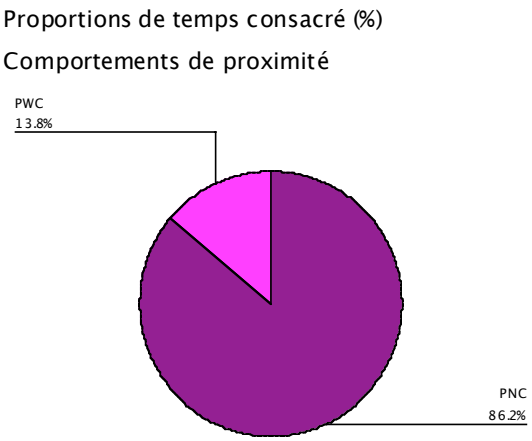


Fig. 7 (cont.) Temps consacré aux comportements : parts relatives des différents comportements au sein des trois catégories considérées.

La même représentation est appliquée, ci-dessous, au nombre d'occurrences des comportements dans les différentes catégories (Fig. 8) :

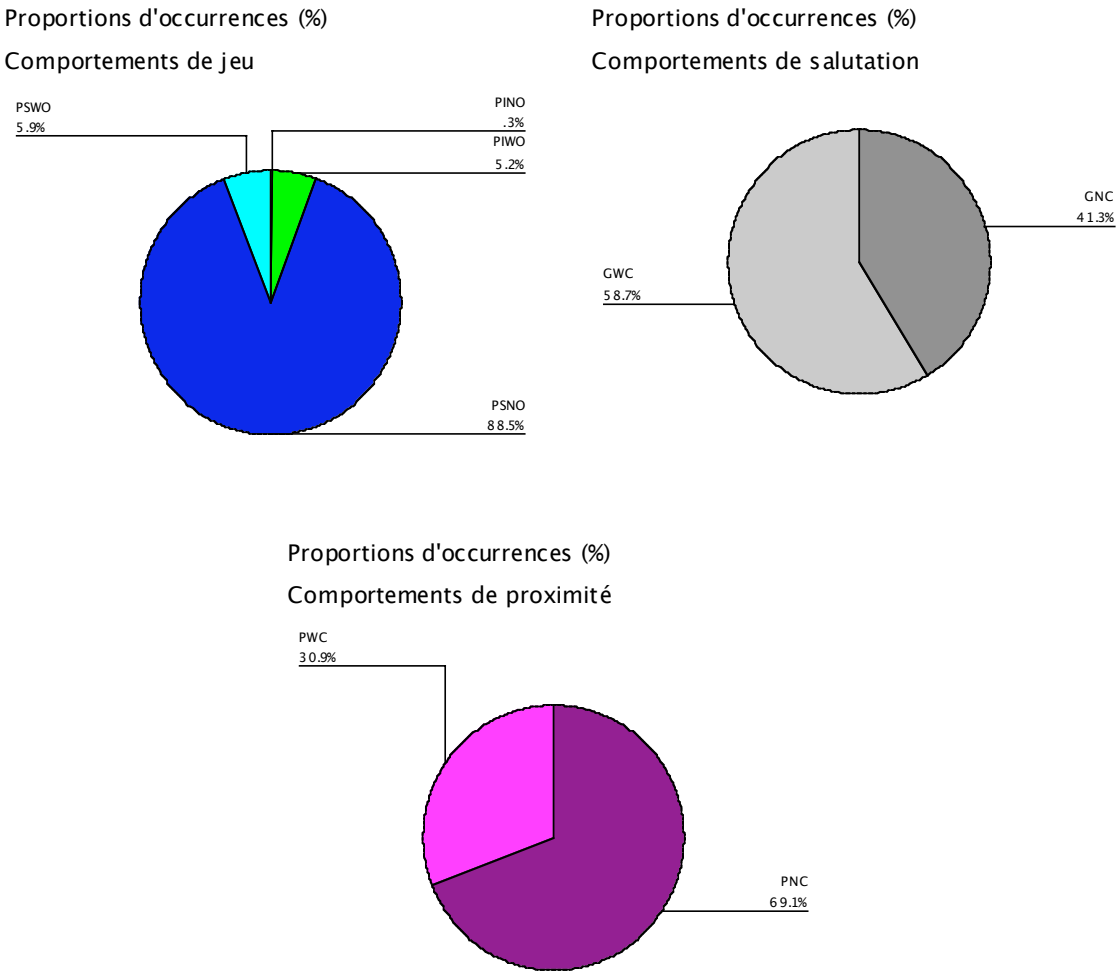


Fig. 8 Nombre d'occurrences des comportements : parts relatives des différents comportements au sein des trois catégories considérées.

3.1.3.2 Etude du temps consacré aux comportements ou du nombre d'occurrences de ces derniers ?

Ce chapitre décrit le choix de l'approche qu'il convenait d'adopter pour l'analyse des données, c'est-à-dire étudier le temps consacré aux différents comportements codés ou le nombre de leurs occurrences. Considérant les trois catégories comportementales définies ci-dessus, la comparaison entre ces deux manières d'appréhender les données a permis de mettre en évidence une différence importante (Fig. 9) :

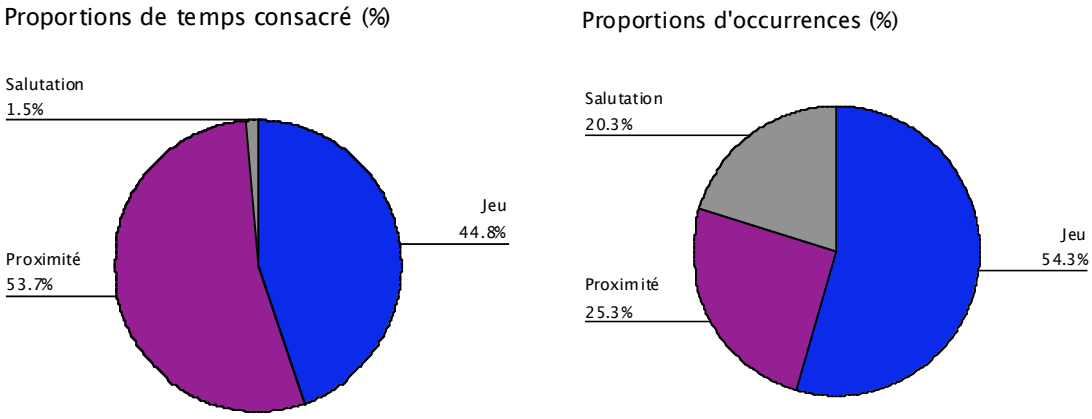


Fig. 9 Parts relatives de temps consacré et nombre d'occurrences des comportements au sein des trois catégories définies.

Il apparaît que si, dans le cas des comportements de jeu, les proportions du temps consacré et du nombre d'occurrences sont plus ou moins comparables, il n'en va pas de même en ce qui concerne les comportements de salutation et de proximité. En effet, le nombre d'occurrences de ces deux types d'interactions est comparable, mais ils diffèrent beaucoup dans le temps qui leur est consacré. Ce fait s'explique aisément par la nature même de ces comportements. Effectivement, les salutations sont typiquement des interactions de courte durée, contrairement aux comportements de proximité qui, selon la définition que nous en avons donnée, se prolongent dans le temps.

Au vu de ces considérations, il semblait important de ne négliger aucune des deux approches mentionnées ci-dessus. Dans le cas où la question posée s'y prêtait, elle a ainsi été traitée du point de vue du temps consacré aux comportements étudiés, de même que de celui du nombre d'occurrences de ces derniers.

3.2 COMPARAISON DES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE

Ce premier chapitre consacré à l'analyse des données étudie la variation des comportements d'affiliation positive dans le temps, que ce soit d'un hiver étudié à un autre, ou d'un mois à l'autre. Diverses variables ont été testées, à commencer par le temps consacré aux différents comportements (3.2.1). Le nombre d'occurrences de ces comportements a également été considéré (3.2.2). Finalement, les occurrences relatives des comportements avec et sans contact ont été soumises à la dernière analyse statistique de ce chapitre (3.2.3).

A chaque occasion au cours de laquelle il s'est agit de comparer les variations entre les mois, les cinq mois identiques des trois hivers concernés par la présente recherche ont bien évidemment été pris en compte. Ainsi, la comparaison entre les mois s'effectue en réalité sur les trois fois cinq mois étudiés.

Afin de pouvoir réaliser une comparaison dans le temps, il a préalablement été nécessaire de pondérer les données. En effet, la durée des observations quotidiennes n'était parfois pas constante, de même que le nombre de jours d'observation au cours d'un mois. Les événements considérés avaient ainsi une plus grande probabilité de se produire au cours d'un mois ou d'un jour pour lequel le temps total d'observation était plus long. Il en est de même en ce qui concerne les trois hivers d'observations, au cours desquels le temps consacré aux prises de vue n'a pas été le même.

Deux types de coefficients de pondération ont ainsi été calculés, afin de ramener l'ensemble des données à un temps d'observation identique pour chaque mois d'étude, ou pour chaque hiver considéré. De manière à ne pas obtenir de valeurs trop petites, les données ont été pondérées par rapport au temps d'observation le plus grand (annexe 2).

Dans les chapitres traitant d'une variation dans le temps (3.2.3 et 3.2.4), chacune des données a ainsi été multipliée par le coefficient lui correspondant. Les hypothèses concernées ont ainsi été testées sur les données pondérées. Les données de tous les autres chapitres n'ont pas été modifiées car cela n'aurait pas été approprié. Mentionnons notamment qu'en ce qui concerne les comparaisons entre les différents individus (3.3), ce genre de pondération n'avait pas lieu d'être, considérant que chaque animal avait été filmé durant une même période de temps (voir les assomptions de ce travail au point 2.5).

3.2.1 Temps total consacre aux comportements d'affiliation positive

L'intérêt est ici porté aux variations du temps consacré aux comportements d'affiliation positive, selon l'hiver d'étude ou selon le mois considéré.

L'énoncé de l'hypothèse testée est le suivant :
H_0 : Il n'y a pas de différence entre les mois ou les hivers étudiés dans le temps consacré aux différents comportements d'affiliation positive.

Cette étude a été abordée du point de vue des trois catégories décrites au chapitre 3.1, soit les comportements de jeu, de salutation et de proximité.

Les données brutes ont été pondérées au moyen des coefficients calculés pour les mois ou pour les hivers, selon l'approche considérée.

Il est à relever que les graphiques figurant dans cette section ainsi qu'au point 3.2.2 ne représentent pas exactement les données telles qu'elles ont été prises en compte dans les tests statistiques correspondants. En effet, les illustrations représentent la somme du temps consacré aux comportements considérés (en secondes), tandis que les tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés sur les rangs accordés à chaque donnée. Ce type de représentation a cependant été choisie car elle figure bien la réalité des données telle qu'elle a été observée sur le terrain, sans pour autant gêner l'appréhension des résultats statistiques.

3.2.1.1 Comparaison du temps consacré aux comportements d'affiliation positive au cours des trois hivers considérés

Le test de Kruskal-Wallis appliqué au temps global consacré aux comportements d'affiliation positive (« total ») au cours des trois hivers de l'étude indique qu'il n'y a pas de différence significative entre ces derniers ($p = 0.072$). Cependant, les informations fournies par ce test appliqué aux trois catégories comportementales considérées séparément sont résumées dans le tableau suivant (Tab. 4) :

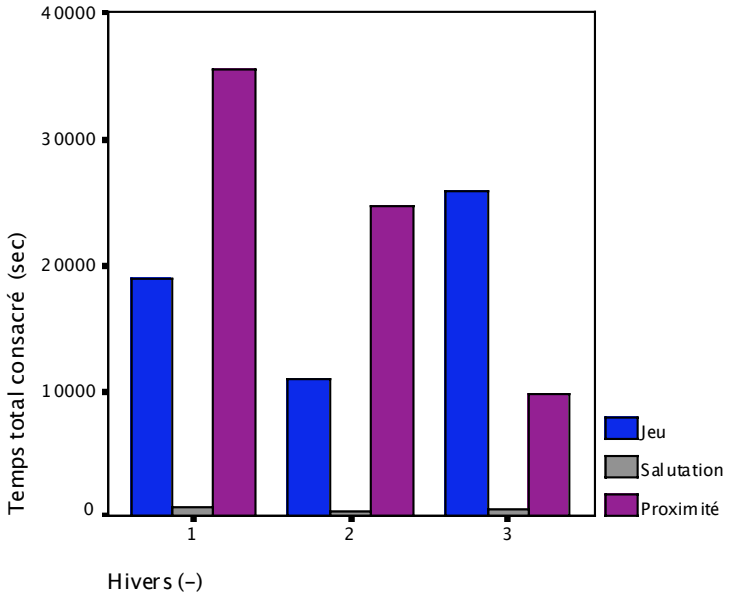
	ORDRE DES HIVERS*		
COMPORTEMENTS	**N°1**	**N°2**	**N°3**
JEU	**3**	**1**	**2**
Rang moyen*	**582**	**539**	**527**
Nombre de données	**432**	**392**	**280**
SALUTATION	**1**	**2**	**3**
Rang moyen*	**569**	**554**	**536**
Nombre de données	**392**	**280**	**432**
PROXIMITE	**1**	**2**	**3**
Rang moyen*	**601**	**558**	**504**
Nombre de données	**392**	**280**	**432**

Tab. 4 Tableau présentant les informations fournies par le test de Kruskal-Wallis effectué sur les données de temps consacré aux comportements des différentes catégories, au cours des trois hivers considérés.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.
- En vert : catégorie comportementale figurant une différence significative entre les trois hivers.

Selon les résultats de ce test (Fig. 10), la différence du temps consacré à ces catégories comportementales est significative en ce qui concerne les comportements de proximité, mais ne l'est pas dans le cas des comportements de jeu et de salutation.

Le graphique ci-dessous (Fig. 10) représente le temps total consacré aux trois catégories comportementales, au cours de chacun des hivers étudiés.



Test Statistics[a,b]

	JEU	SALUTATION	PROXIMITE
Chi-Square	8.441	3.274	31.094
df	2	2	2
Asymp. Sig.	.015	.195	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: HIVER

Fig. 10 Temps consacré aux comportements des différentes catégories au cours des trois hivers considérés, et résultats des tests de Kruskall-Wallis correspondants.

Afin de préciser ces premiers résultats, des tests de Mann-Whitney ont été appliqués à chaque paire d'hiver, dans le cas des comportements de proximité (annexe 3 A). Les résultats de ces tests indiquent que les individus passent significativement moins de temps à ce type d'interaction durant le dernier hiver qu'au cours des deux premiers.

3.2.1.2 Comparaison, selon les mois, du temps consacré aux comportements d'affiliation positive

Le test de Kruskal-Wallis a été appliqué au temps consacré à l'ensemble des comportements d'affiliation positive (« total ») au cours des cinq différents mois étudiés. Le résultat indique qu'il existe une différence significative entre ces derniers ($p < 0.000$). Le même test statistique, appliqué à chacune des trois catégories comportementales envisagées indépendamment, fournit les informations suivantes (Tab. 5) :

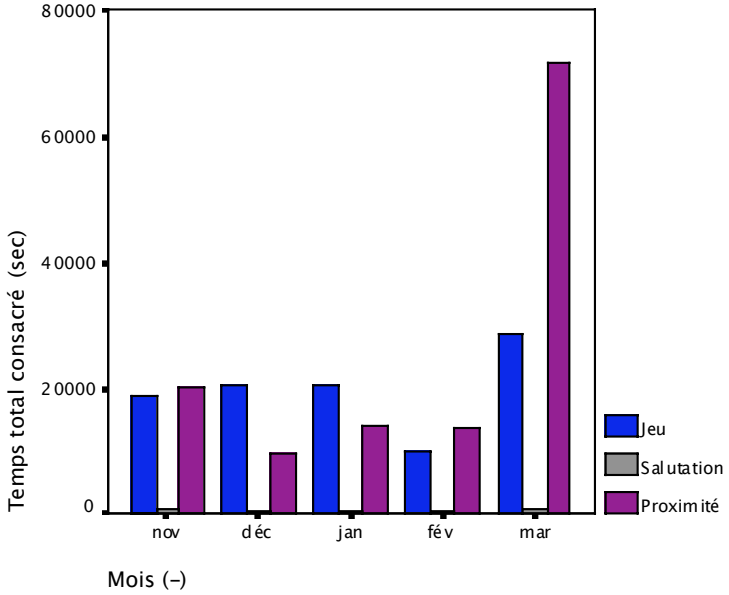
	ORDRE DES MOIS*				
COMPORTEMENTS	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**
JEU	**Novembre**	**Décembre**	**Mars**	**Janvier**	**Février**
Rang moyen*	**574**	**566**	**565**	**552**	**514**
Nombre de données	**189**	**222**	**149**	**321**	**223**
SALUTATION	**Mars**	**Novembre**	**Janvier**	**Février**	**Décembre**
Rang moyen*	**634**	**572**	**538**	**535**	**520**
Nombre de données	**149**	**189**	**321**	**223**	**222**
PROXIMITE	**Mars**	**Février**	**Novembre**	**Janvier**	**Décembre**
Rang moyen*	**669**	**568**	**544**	**532**	**497**
Nombre de données	**149**	**223**	**189**	**321**	**222**

Tab. 5 Tableau présentant les informations fournies par le test de Kruskal-Wallis appliqué aux données de temps consacré aux différentes catégories comportementales, au cours des différents mois étudiés.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.
- En vert : catégorie comportementale figurant une différence significative entre les cinq mois étudiés.

Selon les résultats obtenus (Fig. 11), la différence de temps consacré aux divers comportements en fonction des mois est significative en ce qui concerne les interactions de salutation et de proximité, alors qu'elle ne l'est pas dans le cas des comportements de jeu.

Le graphique ci-dessous (Fig. 11) illustre le temps total consacré aux trois catégories comportementales, au cours des cinq mois étudiés.



Test Statistics[a,b]

	JEU	SALUTATION	PROXIMITE
Chi-Square	6.481	21.036	46.344
df	4	4	4
Asymp. Sig.	.166	.000	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: MOIS

Fig. 11 Temps consacré aux différentes catégories comportementales au cours des cinq mois considérés, et résultats des tests de Kruskal-Wallis correspondants.

Dans le cas des comportements de salutation et de proximité, une comparaison deux à deux des données à l'aide de tests de Mann-Whitney a permis de préciser ces résultats (annexe 3 B). Ainsi, en ce qui concerne les comportements de salutation, les résultats de ces tests indiquent que les individus passent significativement plus de temps à ce type d'interaction pendant le mois de mars qu'au cours de tous les autres, mis à part celui de novembre. Pour ce qui est des comportements de proximité, les animaux étudiés consacrent significativement plus de temps à ce genre d'interaction durant le mois de mars qu'au cours de tout autre mois considéré ; une augmentation significative du temps accordé à ces comportements est également à relever entre le mois de décembre et celui de février[36].

3.2.2 Nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive

Cette section traite de la seconde manière d'appréhender les données, s'intéressant au nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive.

L'hypothèse testée s'énonce comme suit :
H_0 : Il n'y a pas de différence entre les mois ou les hivers étudiés dans le nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive.

L'analyse des données a été réalisée sur les trois catégories comportementales, c'est-à-dire les comportements de jeu, de salutation et de proximité.

Les données brutes ont été pondérées au moyen des coefficients calculés pour les mois ou pour les hivers, selon l'approche considérée.

3.2.2.1 Comparaison du nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive au cours des trois hivers considérés

La comparaison, au moyen d'un test de Kruskal-Wallis, du nombre d'occurrences de l'ensemble des comportements étudiés (« total ») au cours des trois hivers de notre recherche ne révèle aucune différence significative entre ces derniers ($p = 0.473$). Toutefois, en soumettant indépendamment chacune des catégories comportementales à ce même test statistique, les informations suivantes sont obtenues (Tab. 6) :

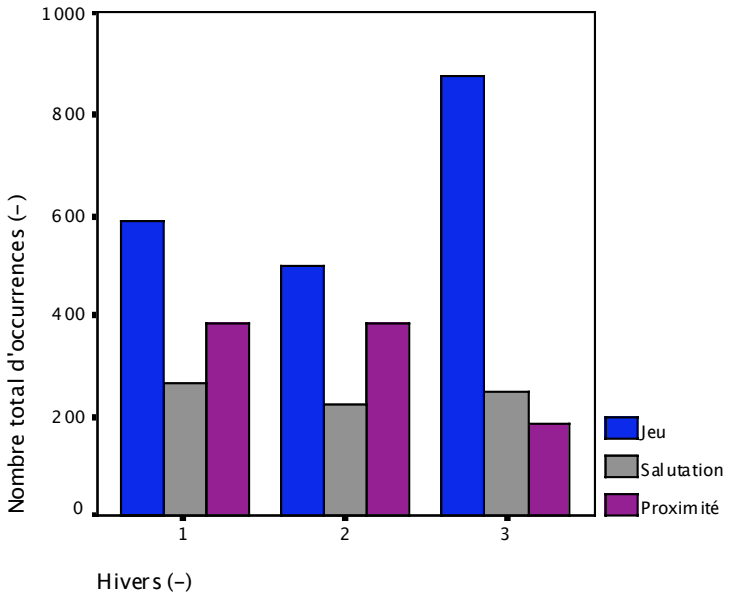
[36] Il importe de rappeler ici que le graphique (Fig. 11) représente la somme du temps consacré à chaque catégorie comportementale, et non pas les rangs moyens calculés par les tests de Kruskal-Wallis. Le lecteur peut être mené à des mésinterprétations s'il n'est pas attentif à ce fait.

	ORDRE DES HIVERS*		
COMPORTEMENTS	**N°1**	**N°2**	**N°3**
JEU	**3**	**2**	**1**
Rang moyen*	**584**	**533**	**532**
Nombre de données	**432**	**280**	**392**
SALUTATION	**2**	**1**	**3**
Rang moyen*	**564**	**557**	**541**
Nombre de données	**280**	**392**	**432**
PROXIMITE	**1**	**2**	**3**
Rang moyen*	**594**	**564**	**507**
Nombre de données	**392**	**280**	**432**

Tab. 6 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements appartenant aux différentes catégories, au cours des trois hivers étudiés.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.
- En vert : catégorie comportementale figurant une différence significative entre les trois hivers.

Ci-dessous, un histogramme illustre le nombre d'occurrences des catégories comportementales testées (Fig. 12) ; les résultats des tests de Kruskal-Wallis sont également représentés. Ces derniers indiquent que la différence entre les trois hivers étudiés est significative pour ce qui est des comportements de jeu et de proximité, mais ne l'est pas dans le cas des interactions de salutation (Fig. 12).



Test Statistics[a,b]

	JEU	SALUTATION	PROXIMITE
Chi-Square	9.273	1.495	25.433
df	2	2	2
Asymp. Sig.	.010	.474	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: HIVER

Fig. 12 Nombre d'occurrences des comportements de jeu, de salutation et de proximité au cours des trois hivers considérés, et résultats des tests de Kruskal-Wallis correspondants.

Dans le cas des comportements de jeu et de proximité, une comparaison deux à deux des données, à l'aide de tests de Mann-Whitney, a permis de préciser ces premiers résultats (annexe 4 A). En ce qui concerne les comportements de jeu, les résultats de ces tests nous nous indiquent que les individus prennent plus souvent part à ce type de comportement durant le troisième hiver qu'au cours des deux premiers. Pour ce qui est des comportements de proximité, les analyses statistiques font apparaître que les animaux étudiés participent significativement plus souvent à ce type d'interaction pendant les deux premiers hivers que durant le troisième.

3.2.2.2 Comparaison, selon les mois, du nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive

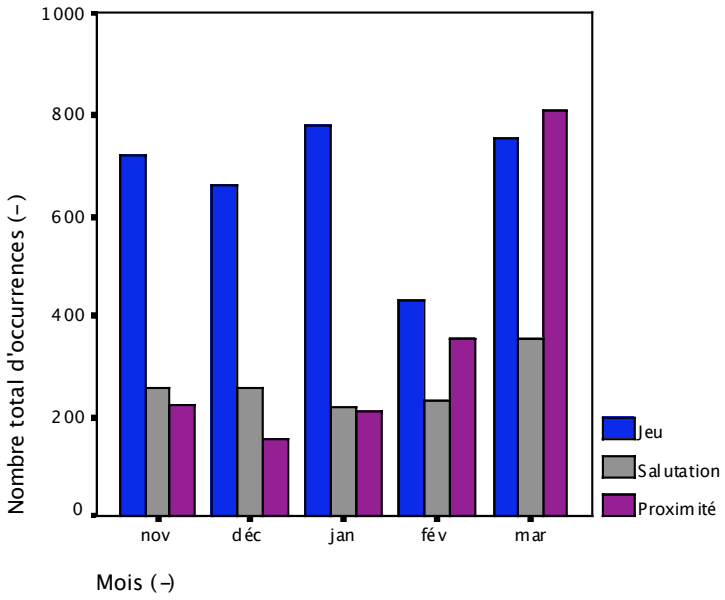
Une comparaison du nombre d'occurrences de l'ensemble des comportements étudiés au cours des cinq mois considérés, au moyen d'un test de Kruskal-Wallis, indique qu'il existe une différence significative entre ces derniers ($p < 0.000$). Le même test statistique, appliqué à chacune des trois catégories comportementales envisagées de manière indépendante, fournit les informations suivantes (Tab. 7) :

	ORDRE DES MOIS*				
COMPORTEMENTS	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**
JEU	**Novembre**	**Mars**	**Décembre**	**Janvier**	**Février**
Rang moyen*	**580**	**567**	**566**	**549**	**512**
Nombre de données	**189**	**149**	**222**	**321**	**223**
SALUTATION	**Mars**	**Novembre**	**Février**	**Janvier**	**Décembre**
Rang moyen*	**644**	**572**	**535**	**530**	**526**
Nombre de données	**149**	**189**	**223**	**321**	**222**
PROXIMITE	**Mars**	**Février**	**Novembre**	**Janvier**	**Décembre**
Rang moyen*	**671**	**574**	**543**	**526**	**497**
Nombre de données	**149**	**223**	**189**	**321**	**222**

Tab. 7 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements appartenant aux différentes catégories, au cours des cinq mois de cette recherche.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.
- En vert : catégorie comportementale figurant une différence significative entre les cinq mois.

Ci-dessous, une graphique (Fig. 13) illustre le nombre d'occurrences des données appartenant aux catégories comportementales étudiées ; les résultats des tests de Kruskal-Wallis sont également présentés. Ces derniers indiquent que la différence entre les cinq mois considérés est significative dans le cas des interactions de salutation et de proximité, mais ne l'est pas pour ce qui est des comportements de jeu (Fig. 13).



Test Statistics[a,b]

	JEU	SALUTATION	PROXIMITE
Chi-Square	7.687	24.811	49.543
df	4	4	4
Asymp. Sig.	.104	.000	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: MOIS

Fig. 13 Nombre d'occurrences des comportements de jeu, de salutation et de proximité au cours des cinq mois considérés, et résultats des tests de Kruskal-Wallis correspondants.

En ce qui concerne les comportements de salutation et de proximité, une comparaison deux à deux des données, au moyen de tests de Mann-Whitney, a permis de préciser ces premiers résultats (annexe 4 B). Les tests réalisés sur les interactions de salutation indiquent que l'occurrence de ce type de comportement est significativement plus importante au cours du mois de mars que durant tout autre mois considéré, à l'exception de celui de novembre. Pour ce qui est des interactions de proximité, le nombre de leurs occurrences est statistiquement plus important pendant le mois de mars qu'au cours de n'importe quel autre mois étudié ; les résultats indiquent également que ce type de comportement a été présenté significativement plus souvent durant le mois de février que pendant celui de décembre.

3.2.3 Comportements avec et sans contact

Cette approche supplémentaire se consacre à l'importance du contact physique entre les individus. L'intérêt est ici porté au nombre d'occurrences relatives des comportements avec et sans contact, étudiant une éventuelle modification de ces proportions au cours du temps, que ce soit d'un hiver à l'autre ou d'un mois à l'autre.

Les deux types d'interactions considérés sont ceux de salutation et de proximité ; les comportements de jeu n'ont, en effet, pas été codés en termes de contact.

Le test du chi-carré sur une table de contingence était le plus à même de répondre à la question posée. Les données n'ont pas été pondérées, puisque seul le rapport entre les

comportements avec et sans contact importe ici (ce rapport ne serait pas modifié par les pondérations employées plus haut).

L'énoncé de l'hypothèse nulle est le suivant :
H_0 : Il n'y a pas de différence entre les hivers étudiés ou les mois considérés, en ce qui concerne les proportions des comportements avec et sans contact.

3.2.3.1 Comparaison du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact selon les hivers

D'après le résultat du test du chi-carré réalisé, les proportions des comportements avec et sans contact au cours des trois hivers comparés ne sont statistiquement pas différentes (*$p = 0.157$*).

3.2.3.2 Comparaison du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact selon les mois

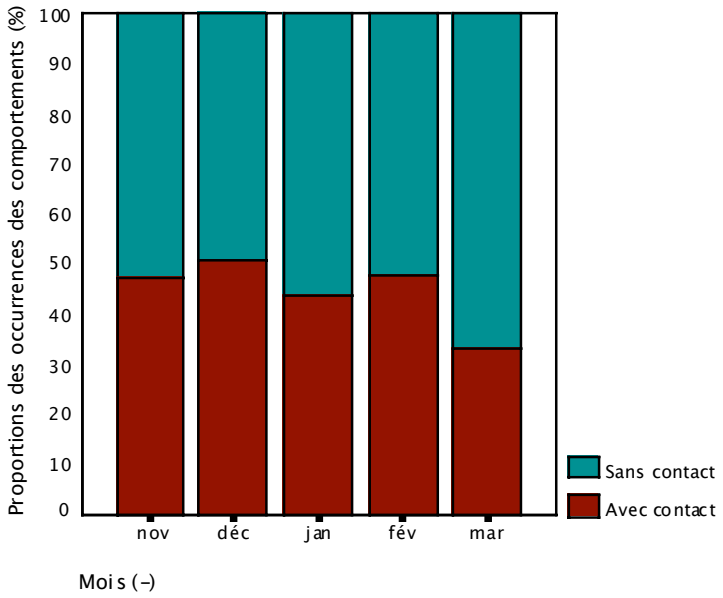
La même comparaison, réalisée sur les données concernant les mois, livre des résultats différents. Ci-dessous, le tableau de contingence ayant servi de base au test effectué (Tab. 8.) :

AVEC OU SANS CONTACT * MOIS Crosstabulation

			MOIS					
			NOVEMBRE	DECEMBRE	JANVIER	FEVRIER	MARS	Total
AVEC OU SANS CONTACT	AVEC CONTACT	Count	108	104	156	149	142	659
		Expected Count	99.2	88.8	152.4	134.7	184.0	659.0
		% within MOIS	47.2%	50.7%	44.3%	47.9%	33.4%	43.3%
	SANS CONTACT	Count	121	101	196	162	283	863
		Expected Count	129.8	116.2	199.6	176.3	241.0	863.0
		% within MOIS	52.8%	49.3%	55.7%	52.1%	66.6%	56.7%
Total		Count	229	205	352	311	425	1522
		Expected Count	229.0	205.0	352.0	311.0	425.0	1522.0
		% within MOIS	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 8 Tableau croisé indiquant le nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact au cours des cinq mois considérés, ainsi que les pourcentages correspondants.

Le graphique ci-dessous figure les proportions d'occurrences des comportements avec et sans contact, pour les différents mois étudiés ; le résultat du test du chi-carré sur la table de contingence correspondante (Tab. 8) est également présenté (Fig. 14). Ce dernier indique qu'une différence significative existe entre les mois considérés.



Chi-Square Tests

	Value	df	Asymp. Sig. (2-sided)
Pearson Chi-Square	25.770[a]	4	.000
Likelihood Ratio	26.133	4	.000
N of Valid Cases	1522		

a. 0 cells (.0%) have expected count less than 5. The minimum expected count is 88.76.

Fig. 14 Proportions du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact au cours des cinq différents mois de la présente étude, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante.

Le même test du chi-carré, appliqué aux données de chaque paire de mois, a permis de préciser ce premier résultat (annexe 5). Ainsi, le mois se distinguant significativement des autres est celui de mars, au cours duquel les deux tiers des interactions de salutation et de proximité ont lieu sans contact. Pour ce qui est des autres mois étudiés, le rapport entre les comportements avec contact et ceux qui sont présentés sans contact est proche de un.

3.3 COMPARAISON COMPORTEMENTALE DES INDIVIDUS

Le présent chapitre est entièrement dédié à l'appréciation des éventuelles différences comportementales et préférences individuelles qui existent entre les neuf individus considérés. Plusieurs approches sont employées afin d'appréhender au mieux ces questions. La première d'entre elles s'intéresse au temps que chacun des animaux étudiés a consacré aux comportements d'affiliation positive (3.3.1). Les individus sont ensuite comparés en fonction du nombre d'occasions au cours desquelles ils ont pris part à ces comportements (3.3.2). Le point suivant s'intéresse aux proportions dans lesquelles les animaux ont participé à des interactions d'affiliation positive avec et sans contact physique avec d'autres membres de la meute (3.3.3). Une section est également réservée aux préférences individuelles dans le choix du récepteur des comportements d'affiliation positive (3.3.4). Le nombre de partenaires de chaque individu au cours des interactions auxquelles il a pris part est considéré au point 3.3.5. La dernière partie de ce chapitre compare le nombre d'occasions au cours desquelles chaque

animal étudié a été l'initiateur d'un comportement d'affiliation positive auquel il a pris part (3.3.6).

3.3.1 Temps individuel consacre aux comportements d'affiliation positive

Cette première partie s'intéresse au temps que chacun des membres étudiés de la meute a consacré à des comportements d'affiliation positive.

En ce qui concerne les histogrammes illustrant cette section, ainsi que le chapitre 3.3.2, le choix s'est porté sur une représentation en termes de moyenne. Cette décision est justifiée par le nombre de données d'Ulysses. En effet, le louvart du dernier hiver n'a pu contribuer à la récolte de données au cours des deux premières périodes hivernales considérées. Il ne pouvait ainsi être représenté de manière équitable sur les graphiques, dans le cas où ces derniers auraient figuré la somme des valeurs de la variable étudiée. Mentionnons que l'approche non-paramétrique utilisée dans cette recherche aurait préféré la représentation de médianes (grandeur non-paramétrique) plutôt que celle de moyennes (grandeur paramétrique) ; le nombre trop élevé de zéros, dans le cas de certains individus, n'a toutefois pas permis d'utiliser ce type d'illustration.

Précisons encore que l'ordre dans lequel les individus figurent sur les graphiques a été choisi sur la base du rang moyen de ces derniers, déterminé par le test de Kruskal-Wallis. Cet arrangement est celui qui représente le mieux les comparaisons des paires d'individus, effectuées au moyen de tests de Mann-Whitney, mais ne correspond pas toujours à une distribution décroissante des barres de l'histogramme.

Ces décisions n'ont pas été prises de manière inconsidérée, mais en tenant compte de toutes les contraintes mentionnées ci-dessus. En effet, le but des graphiques est d'illustrer au mieux les données récoltées, tout en permettant de visualiser les résultats des tests statistiques.

L'énoncé de l'hypothèse testée dans ce chapitre est le suivant :
H_0 : Il n'y a pas de différence entre les individus étudiés dans le temps qu'ils consacrent aux divers types de comportements d'affiliation positive.

Un test de Kruskal-Wallis, appliqué à la comparaison des neuf individus pour l'ensemble des comportements étudiés (« total ») indique qu'une différence statistiquement significative existe entre les animaux considérés ($p < 0.000$).

Dans les trois rubriques qui suivent, le même test est appliqué indépendamment aux différentes catégories comportementales de jeu, de salutation et de proximité.

3.3.1.1 Comparaison du temps individuel consacré à des comportements de jeu

Les données de temps consacré par les neuf individus à l'ensemble des comportements de jeu ont été soumises à un test de Kruskal-Wallis. Ci-dessous, le tableau résumant les informations obtenues au moyen de ce test (Tab. 9) :

ORDRE DES INDIVIDUS*									
COMPORTEMENT	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**	**N°6**	**N°7**	**N°8**	**N°9**
JEU	**U**	**J**	**DC**	**N**	**G**	**P**	**H**	**V**	**X**
Rang moyen*	**871**	**760**	**713**	**560**	**545**	**481**	**473**	**395**	**377**
Nombre de données	**48**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**

Tab. 9 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le temps consacré par les neuf individus considérés à des comportements de jeu.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

Le graphique ci-dessous représente la moyenne du temps consacré au jeu par chaque individu, au cours de l'ensemble de l'étude (Fig. 15). Le résultat du test de Kruskal-Wallis figure également ci-après ; il indique qu'une différence significative existe entre une ou plusieurs paires d'individus.

Test Statistics[a,b]

	JEU
Chi-Square	303.593
df	8
Asymp. Sig.	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: INDIVIDU

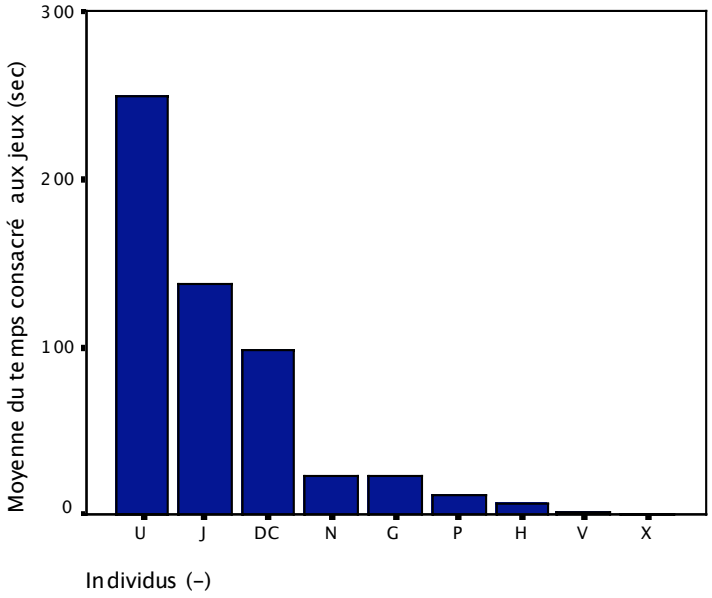


Fig. 15 Moyenne du temps consacré à des comportements de jeu par les neuf individus étudiés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

La comparaison de chaque paire d'individus au moyen de tests de Mann-Whitney a permis de mettre en évidence de nettes différences entre les animaux considérés (annexe 6 A). Ainsi, Ulysses passe significativement plus de temps à des comportements de jeu que n'importe quel autre individu étudié à l'exception de Jasper, le louvart du premier hiver de cette recherche, avec qui la différence est juste significative ($p = 0.010$). Devil Child complète ce trio de tête. Ces trois animaux consacrent significativement plus de temps aux comportements ludiques que tous les autres individus considérés.

Voochko, le mâle bêta, et Xyla, la femelle oméga, se trouvent tous deux en queue de classement. Ces deux individus consacrent significativement moins de temps aux comportements de jeu que tout autre membre étudié de la meute.

3.3.1.2 Comparaison du temps individuel consacré à des comportements de salutation

Un test de Kruskal-Wallis a été réalisé sur les données de temps consacré par chacun des neuf animaux à des comportements de salutation. Le tableau ci-dessous résume les informations obtenues au moyen de ce test (Tab. 10) :

ORDRE DES INDIVIDUS*									
COMPORTEMENT	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**	**N°6**	**N°7**	**N°8**	**N°9**
SALUTATION	**J**	**U**	**G**	**DC**	**V**	**P**	**N**	**H**	**X**
Rang moyen*	**660**	**659**	**635**	**574**	**567**	**552**	**513**	**475**	**406**
Nombre de données	**132**	**48**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**

Tab. 10 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le temps consacré par les neuf individus considérés à des comportements de salutation.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

L'histogramme ci-dessous figure la moyenne du temps consacré à des interactions de salutation par chacun des individus considérés (Fig. 16). Les données de l'ensemble de l'étude sont prises en compte. Le résultat du test de Kruskal-Wallis, également représenté, indique qu'il existe une différence significative entre les animaux étudiés.

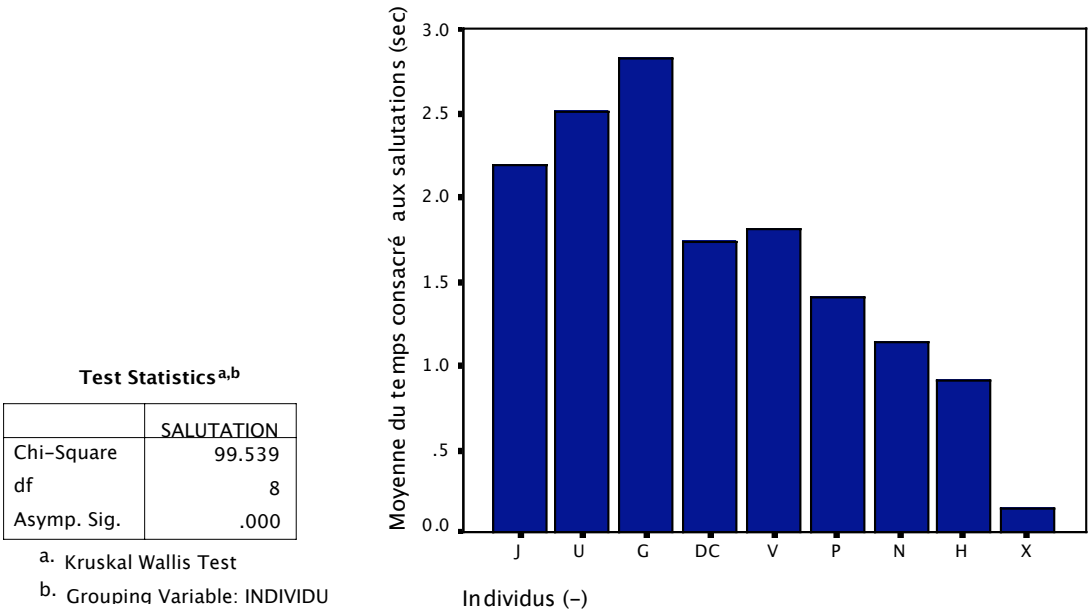


Fig. 16 Moyenne du temps consacré à des comportements de salutation par les individus considérés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

La comparaison des paires d'individus au moyen de tests de Mann-Whitney (annexe 6 B) indique une distinction peu nette entre une grande partie des animaux. Jasper est l'individu présentant le plus longuement des comportements de salutation, mais il ne diffère, en ce point, que de Pawnee, Noah, Homer et Xyla. Homer prend significativement moins longuement part à ce type d'interaction que tous les autres membres étudiés de la meute, à l'exception de Noah et de Xyla. Un résultat à relever encore est celui de Xyla, qui participe significativement moins longuement à des comportements de salutations que n'importe quel autre animal considéré.

3.3.1.3 Comparaison du temps individuel consacré à des comportements de proximité

Dans le cadre de la dernière catégorie comportementale traitée, un test de Kruskal-Wallis a été réalisé sur les données de temps consacré par les neuf individus aux interactions de proximité. Le tableau ci-dessous (Tab. 11) résume les informations obtenues au moyen de ce test :

	ORDRE DES INDIVIDUS*								
COMPORTEMENT	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**	**N°6**	**N°7**	**N°8**	**N°9**
PROXIMITE	**V**	**G**	**P**	**J**	**DC**	**H**	**N**	**U**	**X**
Rang moyen*	**670**	**665**	**645**	**544**	**525**	**501**	**477**	**473**	**421**
Nombre de données	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**48**	**132**

Tab. 11 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le temps consacré par les neuf individus considérés à des comportements de proximité.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

Le graphique ci-dessous représente la moyenne du temps consacré à des comportements de proximité par chaque individu, au cours de l'ensemble de l'étude (Fig. 17). Le résultat du test de Kruskal-Wallis figure également ci-après ; ce dernier indique qu'il existe une différence significative entre une ou plusieures paires d'individus.

Test Statistics[a,b]

	PROXIMITE
Chi-Square	135.327
df	8
Asymp. Sig.	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: INDIVIDU

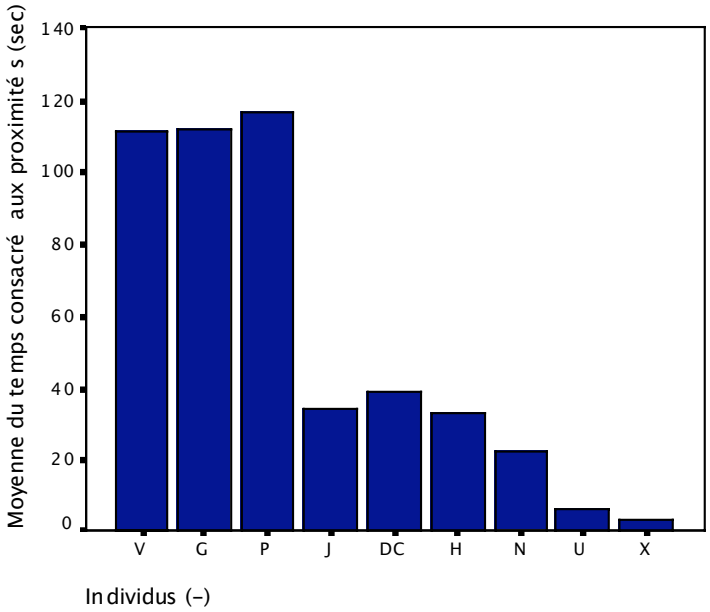


Fig. 17 Moyenne du temps consacré à des comportements de proximité par les neuf individus considérés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

La comparaison deux à deux au moyen de tests de Mann-Whitney (annexe 6 C) a permis de préciser ce résultat. Un premier trio se distingue, constitué de la paire alpha, Pawnee et Galen, et de Voochko, le mâle bêta ; tous trois passent significativement plus de temps à des comportements de proximité que tous les autres animaux étudiés. Xyla occupe à nouveau la dernière place de ce classement, consacrant significativement moins de temps aux interactions de proximité que tous les autres individus considérés.

3.3.2 Nombre d'occurrences individuelles des comportements d'affiliation positive

Cette partie de l'analyse des résultats s'intéresse au nombre de participations des neuf individus étudiés à des comportements d'affiliation positive. L'approche statistique des données est identique à celle qui a été employée dans la section précédente, et les représentations graphiques suivent également les mêmes critères qu'au point 3.3.1.

Les catégories comportementales de jeu, salutation et proximité sont traitées de manière indépendante.

L'énoncé de l'hypothèse testée est le suivant :
H_0 : Il n'y a pas de différence entre les individus dans le nombre d'occasions au cours desquelles ils présentent les divers types de comportements d'affiliation positive.

Le résultat d'un test de Kruskal-Wallis, appliqué à la comparaison du nombre d'occurrences de l'ensemble des comportements d'affiliation positive (« total »), indique qu'il existe une différence statistiquement significative entre les individus considérés ($p < 0.000$).

Les trois rubriques suivantes (3.3.2.1 à 3.3.2.3) s'intéressent indépendamment à chacune des catégories comportementales mentionnées ci-dessus.

3.3.2.1 Comparaison du nombre individuel de participations à des comportements de jeu

Dans l'étude de cette première catégorie, les données correspondant au nombre d'occurrences des comportements ludiques de chacun des neuf individus ont été soumises à un test de Kruskal-Wallis. Le tableau ci-dessous résume les informations obtenues au moyen de ce test (Tab. 12) :

	ORDRE DES INDIVIDUS*								
COMPORTEMENT	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**	**N°6**	**N°7**	**N°8**	**N°9**
JEU	**U**	**J**	**DC**	**N**	**G**	**H**	**P**	**V**	**X**
Rang moyen*	**876**	**755**	**710**	**564**	**539**	**479**	**479**	**399**	**376**
Nombre de données	**48**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**

Tab. 12 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements de jeu présentés par les neuf individus considérés.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

Le graphique ci-dessous représente la moyenne du nombre d'occurrences des comportements de jeu pour chaque individu considéré, au cours de l'ensemble de l'étude. Le résultat du test de Kruskal-Wallis figure également ci-après (Fig. 18) ; ce dernier indique qu'il existe une différence significative entre une ou plusieurs paires d'individus, en ce qui concerne le nombre d'occasions au cours desquelles ils prennent part à des comportements de jeu.

Test Statistics[a,b]

	JEU
Chi-Square	299.113
df	8
Asymp. Sig.	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: INDIVIDU

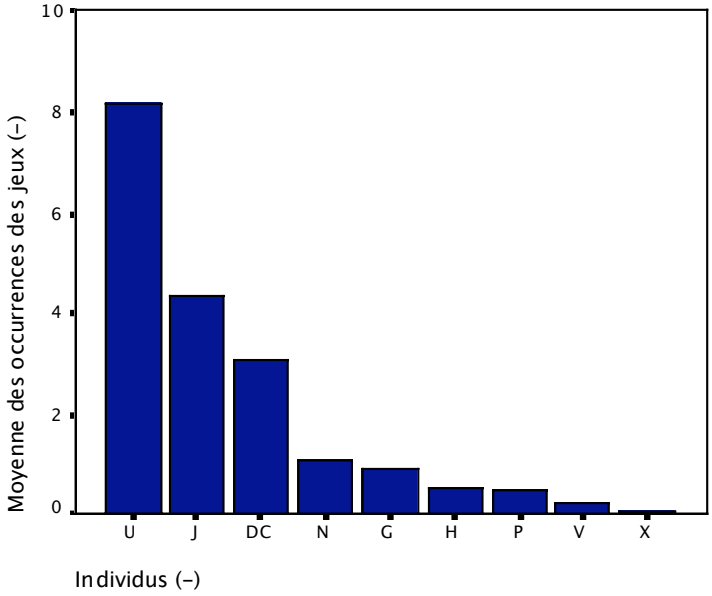


Fig. 18 Moyenne du nombre de participations des neuf individus à des comportements de jeu, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

La comparaison des individus deux à deux, au moyen de tests de Mann-Whitney, a permis de préciser ce résultat (annexe 7 A). Ainsi, Ulysses joue significativement plus souvent que tous les autres animaux étudiés. Suivent Jasper et Devil Child qui prennent significativement plus souvent part à des comportements ludiques que tous les autres animaux étudiés, à l'exception d'Ulysses. Relevons encore que Voochko et Xyla participent significativement moins souvent à des comportements de jeu que tous les autres membres considérés de la meute.

3.3.2.2 Comparaison du nombre individuel de participations à des comportements de salutation

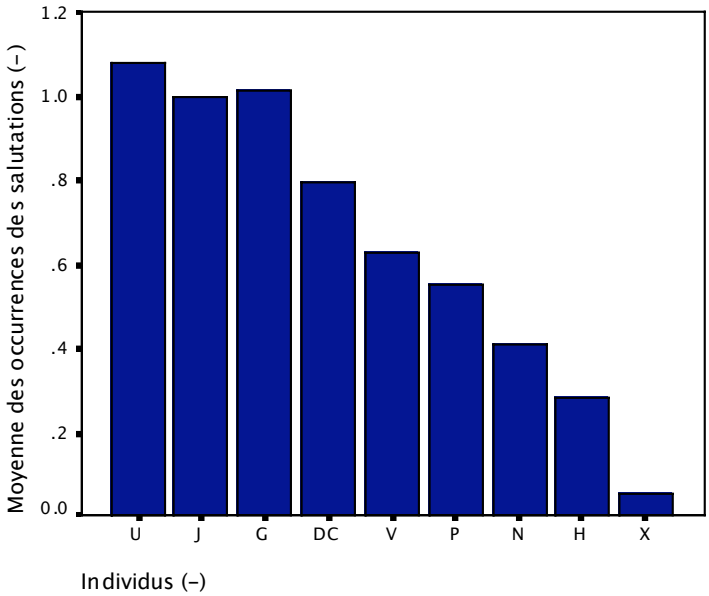
Les données du nombre d'occurrences des comportements de salutation pour chacun des individus étudiés ont été soumises à un test de Kruskal-Wallis. Ci-dessous, le tableau résumant les informations obtenues au moyen de ce test (Tab. 13) :

	ORDRE DES INDIVIDUS*								
COMPORTEMENT	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**	**N°6**	**N°7**	**N°8**	**N°9**
SALUTATION	**U**	**J**	**G**	**DC**	**V**	**P**	**N**	**H**	**X**
Rang moyen*	**672**	**669**	**629**	**582**	**560**	**549**	**510**	**475**	**404**
Nombre de données	**48**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**

Tab. 13 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements de salutation présentés par les neuf individus considérés.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

Le graphique ci-dessous représente la moyenne du nombre d'occurrences des comportements de salutation pour chaque individu, considérant l'ensemble de l'étude ; le résultat du test de Kruskal-Wallis figure également ci-après (Fig. 19). Ce dernier indique qu'une différence significative existe entre une ou plusieurs paires d'individus.



Test Statistics[a,b]

	SALUTATION
Chi-Square	107.032
df	8
Asymp. Sig.	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: INDIVIDU

Fig. 19 Moyenne du nombre de participations à des comportements de salutation pour les neuf individus considérés, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

La comparaison des paires d'individus au moyen de tests de Mann-Whitney (annexe 7 B) mène à des résultats peu nets. Selon ces derniers, Ulysses et Jasper sont les individus prenant le plus souvent part à des comportements de salutation, mais ne diffèrent en ce point que de Pawnee, Noah, Homer et Xyla. Homer prend significativement moins souvent part à ce type de comportement que tous les autres animaux étudiés, à l'exception de Pawnee, Noah et Xyla. Cette dernière occupe à nouveau le dernier rang, participant significativement moins souvent à des comportements de salutation que n'importe quel autre individu considéré.

3.3.2.3 Comparaison du nombre individuel de participations à des comportements de proximité

Un test de Kruskal-Wallis a été réalisé sur les données correspondant au nombre d'occasions au cours desquelles les individus considérés prennent part à des comportements de proximité. Le tableau ci-dessous résume les informations obtenues au moyen de ce test (Tab. 14) :

	ORDRE DES INDIVIDUS*								
COMPORTEMENT	**N°1**	**N°2**	**N°3**	**N°4**	**N°5**	**N°6**	**N°7**	**N°8**	**N°9**
PROXIMITE	**V**	**G**	**P**	**J**	**DC**	**H**	**N**	**U**	**X**
Rang moyen*	**676**	**670**	**643**	**540**	**524**	**499**	**475**	**475**	**421**
Nombre de données	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**132**	**48**	**132**	**132**

Tab. 14 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis effectué sur le nombre d'occurrences des comportements de proximité présentés par les neuf individus considérés.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

Le graphique ci-dessous représente la moyenne du nombre d'occurrences des comportements de proximité pour chaque individu (Fig. 20). Les données de l'ensemble de

l'étude sont prises en compte. Le résultat du test de Kruskal-Wallis, également représenté, indique qu'il existe une différence significative entre les individus étudiés.

Test Statistics[a,b]

	PROXIMITE
Chi-Square	141.354
df	8
Asymp. Sig.	.000

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: INDIVIDU

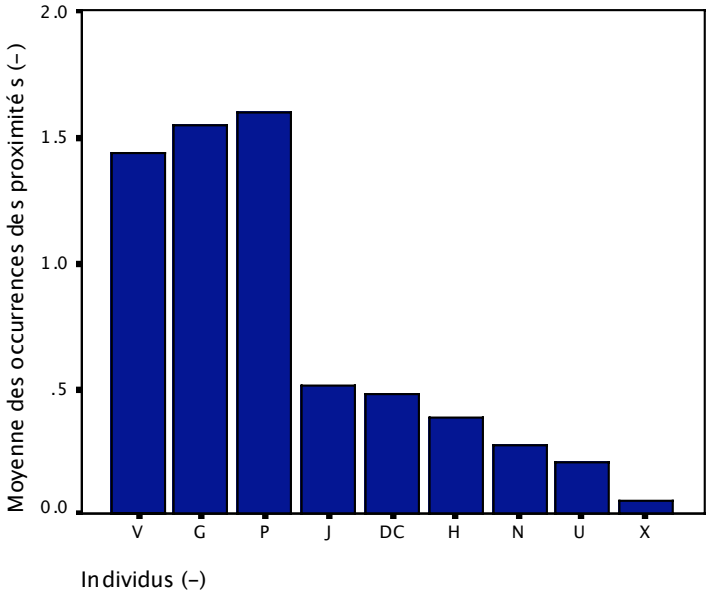


Fig. 20 Moyenne du nombre de participations des neuf individus considérés à des comportements de proximité, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

Le test de Mann-Whitney, appliqué à chaque paire d'individus, a permis de préciser ce premier résultat (annexe 7 C). Ainsi, la paire alpha (Pawnee et Galen) et le mâle bêta (Voochko) se distinguent des autres individus étudiés. Ces trois animaux participent significativement plus souvent aux interactions de proximité que tous les autres membres considérés de la meute. Xyla, quant à elle, prend significativement moins souvent part à ce type de comportement que tout autre individu considéré, à l'exception d'Ulysses. Les autres membres étudiés de la meute se situent entre ces deux extrêmes, et ne diffèrent statistiquement pas les uns des autres. Ulysses fait également partie de ce groupe.

3.3.3 Nombre d'occurrences individuelles des comportements avec et sans contact

Tout comme au point 3.2.3, les deux types d'interactions pris en compte dans cette troisième approche sont ceux de salutation et de proximité, les comportements de jeu n'ayant pas été codés en termes de contact. Cette analyse compare la proportion des occurrences des comportements avec contact avec celle des comportements sans contact. Dans ce dessein, le test du chi-carré sur une table de contingence a été employé.

Seul le nombre d'occurrences des interactions étudiées est considéré (et non le temps consacré à ces dernières), cette approche étant celle qui répond le mieux à la question posée.

Certains individus sont-ils plus souvent engagés que d'autres dans des comportements incluant le contact corporel ? Voici l'énoncé de l'hypothèse testée :

H_0 : Il n'y a pas de différence individuelle en ce qui concerne les rapports du nombre d'occurrences des comportements avec et sans contact.

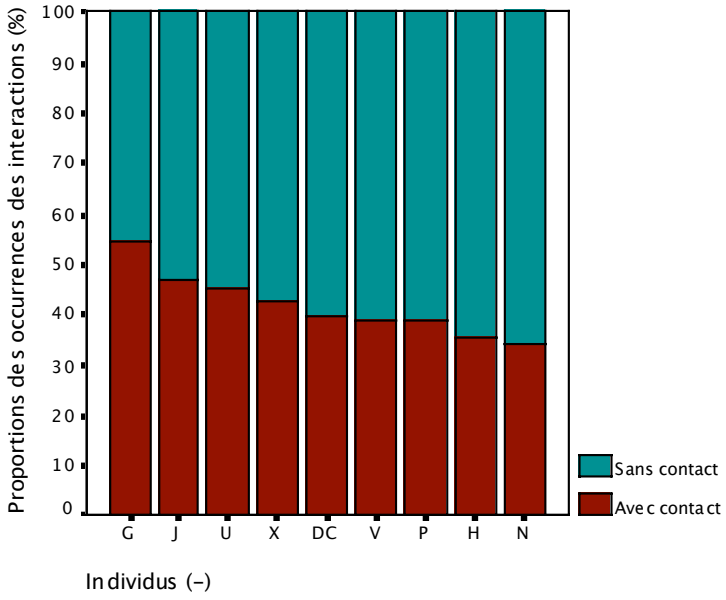
Ci-dessous, la table de contingence ayant servi de support au test du chi-carré (Tab. 15) :

AVEC OU SANS CONTACT * INDIVIDU Crosstabulation

			INDIVIDU									
			G	J	U	X	DC	V	P	H	N	Total
AVEC OU SANS CONTACT	AVEC CONTACT	Count	185	94	28	6	67	106	110	32	31	659
		Expected Count	146.8	86.6	26.8	6.1	73.2	118.2	123.0	39.0	39.4	659.0
		% within INDIVIDU	54.6%	47.0%	45.2%	42.9%	39.6%	38.8%	38.7%	35.6%	34.1%	43.3%
	SANS CONTACT	Count	154	106	34	8	102	167	174	58	60	863
		Expected Count	192.2	113.4	35.2	7.9	95.8	154.8	161.0	51.0	51.6	863.0
		% within INDIVIDU	45.4%	53.0%	54.8%	57.1%	60.4%	61.2%	61.3%	64.4%	65.9%	56.7%
Total		Count	339	200	62	14	169	273	284	90	91	1522
		Expected Count	339.0	200.0	62.0	14.0	169.0	273.0	284.0	90.0	91.0	1522.0
		% within INDIVIDU	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 15 Tableau de contingence des comportements avec et sans contact au cours de l'ensemble de l'étude.

Le graphique ci-dessous représente les proportions d'occurrences des comportements avec et sans contact, pour chacun des neuf individus considérés (Fig. 21). Le résultat du test du chi-carré est également figuré ; ce dernier indique que les proportions mentionnées ci-dessus sont significativement différentes dans le cas d'une ou plusieurs paires d'individus.



Chi-Square Tests

	Value	df	Asymp. Sig. (2-sided)
Pearson Chi-Square	29.665[a]	8	.000
Likelihood Ratio	29.620	8	.000
N of Valid Cases	1522		

a. 0 cells (.0%) have expected count less than 5. The minimum expected count is 6.06.

Fig. 21 Proportions d'occurrences des comportements avec et sans contact pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante.

Une comparaison deux à deux, au moyen du même test du chi-carré (annexe 8), ne conclut cependant à aucune différence significative entre les paires d'individus, exception faite de Galen. Ce dernier est le seul membre étudié de la meute pour lequel la proportion des comportements avec contact est plus importante que celle des comportements sans contact (Tab. 12). Dans le cas de Galen, ces proportions sont significativement différentes de celles de tous les autres animaux considérés, mis à part Jasper, Ulysses et Xyla. Le très faible

nombre de données de la louve oméga, Xyla, ne permet cependant pas de comparer objectivement les résultats de cette dernière avec ceux des autres individus.

3.3.4 Preferences individuelles au cours des interactions d'affiliation positive

Cette section s'intéresse aux éventuelles relations préférentielles entretenues par les individus étudiés, dans le cadre des interactions d'affiliation positive. Le choix du récepteur est-il fait au hasard, ou y a-t-il une préférence des individus quant au destinataire de ces comportements? Pour appréhender cette question, des matrices sociométriques ont été réalisées. Les initiateurs figurent sur la gauche de chacun des tableaux, tandis que les récepteurs sont représentés sur la partie supérieure.

Bien entendu, les comportements de jeu solitaire (PINO, PIWO) ainsi que ceux de cérémonies de salutations (GC) n'ont pas été inclus dans ces tableaux, puisqu'il n'existe aucun récepteur à ces types de comportements.

Dans cette approche matricielle, les récepteurs identifiés ont tous été représentés, et ce également dans le cas où ils n'ont pas fait l'objet d'une focalisation au cours de la présente recherche. C'est ainsi que des membres supplémentaires de la meute figurent dans ces tableaux. Ces individus sont les suivants, dans l'ordre alphabétique[37] : Ashley (A), Celtie (C), Fiona (F), Morgaine (M), Tess (T) et Winston (W). Il est à relever qu'Ashley et Winston sont décédés entre la fin du premier hiver de cette étude et le début du second. Les données les concernant ne représentent ainsi que la période hivernale 1993-1994. De même, seules des données récoltées pendant le dernier hiver étudié (1995-1996) sont disponibles pour Ulysses, né au printemps 1995.

Après une approche générale comparant les trois hivers (3.4.4.1), les catégories comportementales de jeu social, salutation et proximité sont abordées indépendamment (3.4.4.2).

Il est à relever qu'une analyse statistique au moyen d'un test du chi-carré sur une table de contingence ne pouvait être envisagé ici, au vu du trop grand nombre de zéros apparaissant dans les tableaux. Précisons que cette remarque aurait également été valable dans le cas où les individus supplémentaires mentionnés ci-dessus n'avaient pas été pris en considération.

3.3.4.1 Préférences individuelles : étude de l'ensemble des comportements d'affiliation positive présentés au cours de chaque hiver

Dans cette section, les données n'ont pas été pondérées ; c'est pourquoi, la comparaison d'un individu d'une période hivernale à l'autre est impossible. Cependant, les rapports ou proportions entre les données peuvent être comparés, et l'initiateur et le récepteur principal des interactions identifiés. En effet, la pondération des données brutes n'aurait pas modifié ce type de résultat.

Les tableaux ci-dessous représentent les matrices sociométriques de chacun des trois hivers étudiés, et prennent en compte l'ensemble des comportements d'affiliation positive. Il

[37] Pour des renseignements complémentaires au sujet de ces individus (tels que le sexe, l'âge, le statut social, etc.), voir Tab. 1 p. 44.

existe de nombreuses manières d'appréhender ce genre de données. Selon l'approche employée dans la présente recherche, les matrices sociométriques ont été considérées du point de vue de l'initiateur des interactions.

Dans chacun de ces tableaux, différentes couleurs ont permis de mettre en évidence les destinataires de la majorité des comportements initiés par chaque individu. Ainsi, les interactions d'un animal avec son récepteur principal sont figurées en rouge, tandis que le « second choix » de chaque individu est mis en évidence en bleu. Remarquons cependant que les « scores » de plusieurs interactions sont parfois très proches, ce dont la représentation choisie ne peut tenir compte. Dans le cas où deux membres de la meute ont été les récepteurs d'un nombre égal d'initiations de la part du même individu, ces interactions ont été représentées dans une couleur identique.

Le tableau suivant représente la matrice sociométrique des comportements d'affiliation positive au cours du premier hiver de l'étude (Tab. 16) :

HIVER 1	RECEPTEUR														
	FEMELLES							MALES							
	C	DC	F	M	P	T	X	A	G	H	J	N	V	W	TOTAL
INITIATEUR															
Devil Child (DC)	6	-	0	5	6	8	1	1	10	1	34	7	5	10	94
Pawnee (P)	0	4	0	0	-	2	0	2	18	1	1	2	4	5	39
Xyla (X)	1	1	0	0	0	0	-	0	0	4	0	0	0	1	7
Galen (G)	1	4	1	1	39	3	0	6	-	0	3	1	16	0	75
Homer (H)	3	1	0	1	9	1	4	0	5	-	0	1	0	0	24
Jasper (J)	11	56	15	5	9	13	3	5	17	2	-	2	18	13	169
Noah (N)	2	0	1	0	6	7	0	3	3	0	2	-	0	0	24
Voochko (V)	0	2	0	1	26	7	0	6	38	1	4	3	-	1	89
TOTAL	24	68	17	13	95	41	8	23	91	9	44	16	43	30	521

Tab. 16 Matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements d'affiliation positive (mis à part PINO, PIWO et GC) durant le premier hiver de cette recherche (1993-1994).
Code de couleur : rouge : interactions avec le récepteur favori ; bleu : interactions avec le récepteur de second choix.

Ci-dessous, la matrice sociométrique des comportements d'affiliation positive ayant eu lieu durant le second hiver étudié (Tab.17) :

HIVER 2	RECEPTEUR												
	FEMELLES							MALES					
	C	DC	F	M	P	T	X	G	H	J	N	V	TOTAL
INITIATEUR													
Devil Child (DC)	1	-	0	2	6	3	1	6	6	30	5	7	67
Pawnee (P)	1	3	0	2	-	1	0	9	0	6	2	4	28
Xyla (X)	1	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1
Galen (G)	1	4	0	13	34	1	0	-	3	1	0	12	69
Homer (H)	1	4	0	1	3	2	0	4	-	2	1	0	18
Jasper (J)	3	26	1	7	2	4	0	11	2	-	7	10	73
Noah (N)	1	7	0	1	8	2	0	2	2	1	-	0	24
Voochko (V)	3	3	0	7	33	2	0	21	0	3	0	-	72
TOTAL	12	47	1	33	86	15	1	53	13	43	15	33	352

Tab. 17 Matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements d'affiliation positive (mis à part PINO, PIWO et GC) au cours du second hiver considéré (1994-1995).
Code de couleur : rouge : interactions avec le récepteur favori ; bleu : interactions avec le récepteur de second choix.

Le tableau ci-après correspond à la matrice sociométrique des comportements d'affiliation positive présentés au cours du dernier hiver pris en compte dans notre recherche (Tab. 18) :

HIVER 3	RECEPTEUR													
	FEMELLES							MALES						
	C	DC	F	M	P	T	X	G	H	J	N	U	V	TOTAL
INITIATEUR														
Devil Child (DC)	0	-	0	0	3	5	0	13	0	5	10	7	4	47
Pawnee (P)	0	0	0	0	-	3	0	13	1	1	0	2	5	25
Xyla (X)	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1	1	0	2
Galen (G)	0	4	0	3	26	5	0	-	2	7	1	3	8	59
Homer (H)	0	8	1	0	3	4	0	2	-	0	0	2	3	23
Jasper (J)	2	16	3	6	4	3	0	21	0	-	1	17	4	77
Noah (N)	1	10	1	3	1	1	0	6	0	0	-	10	1	34
Ulysses (U)	3	21	2	60	7	16	1	22	6	81	14	-	13	246
Voochko (V)	0	6	0	1	13	3	0	11	0	2	0	0	-	36
TOTAL	6	65	7	73	57	40	1	88	9	96	27	42	38	549

Tab. 18 Matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements d'affiliation positive (mis à part PINO, PIWO et GC) au cours de la troisième période hivernale étudiée (1995-1996).
Code de couleur : rouge : interactions avec le récepteur favori ; bleu : interactions avec le récepteur de second choix.

La considération générale des trois matrices sociométriques mène à un constat important : la majorité des individus montrent indéniablement une préférence quant au choix du récepteur des comportements d'affiliation positive qu'ils initient.

L'examen plus détaillé de ces matrices permet de remarquer plusieurs faits intéressants. Les deux individus alpha (Pawnee et Galen) sont les seuls dont le destinataire principal est le même au cours des trois hivers considérés. En effet, ils se destinent mutuellement la majorité de leurs comportements d'affiliation positive. Remarquons aussi que Voochko, le mâle bêta, initie le plus souvent ces comportements à l'intention de Galen et de Pawnee, au cours de chacune des trois périodes hivernales consécutives. En ce qui concerne Jasper et Devil Child, ils se destinent l'un à l'autre la plus grande partie des comportements d'affiliation positive qu'ils initient, au cours des deux premiers hivers de l'étude. Cependant, pour chacun d'entre eux, ce choix devient différent durant la dernière période hivernale considérée.

Remarquons encore que Galen, le mâle dominant, figure chaque hiver parmi les deux destinataires favoris de la majorité des individus étudiés. Cette situation est également vraie pour Pawnee, la femelle alpha, dans le cas des deux premières périodes hivernales prises en compte.

En dernier lieu, il convient de signaler que le récepteur préféré de chacun des individus est, dans la majorité des cas, de sexe opposé à celui de l'initiateur ; la présence d'Ulysses au cours du troisième hiver rend cependant ce constat moins net au cours de la dernière période hivernale.

L'étude des catégories comportementales qui suit permet d'aborder les préférences individuelles selon un point de vue différent.

3.3.4.2 Préférences individuelles : étude des trois catégories comportementales

Cette seconde approche s'intéresse de manière plus thématique à la question des préférences de chaque individu. En effet, une matrice sociométrique a été établie pour chacune des catégories comportementales considérées, c'est-à-dire les jeux sociaux, les salutations et les proximités. Comme mentionné plus haut, les données relatives aux comportements de jeu individuel (PINO et PIWO) ainsi qu'aux cérémonies de salutations (GC) ne sont pas incluses dans ces tableaux.

Chacune des matrices regroupe les données de l'ensemble de l'étude pour la catégorie comportementale concernée. Dès lors, il convient à nouveau de tenir compte du fait que certains individus n'étaient présents dans la meute qu'au cours d'une seule période hivernale. C'est le cas d'Ulysses, né entre le deuxième et le troisième hiver de cette recherche, de même que celui d'Ashley et de Winston, décédés entre la fin du premier hiver et le début du second. Les données concernant ces trois animaux ne correspondent ainsi qu'à une seule période hivernale d'observation.

Le code de couleur utilisé est ici le même que dans la section précédente ; il a pour but de rendre la lecture et l'interprétation des matrices plus aisées, considérant chacune d'entre elles du point de vue de l'initiateur.

Le jeu social

Le premier type d'interaction abordé est celui de jeu social. Ci-dessous, la matrice sociométrique correspondant à cette catégorie comportementale (Tab. 19) :

JEU SOCIAL	RECEPTEUR															
	FEMELLES							MALES								
	C	DC	F	M	P	T	X	A	G	H	J	N	U	V	W	TOTAL
INITIATEUR																
Devil Child (DC)	4	-	0	2	5	8	1	0	5	3	53	8	4	6	4	103
Pawnee (P)	0	2	0	0	-	0	0	0	7	0	4	1	2	0	1	17
Xyla (X)	2	0	0	0	0	0	-	0	0	3	0	0	0	0	0	5
Galen (G)	2	6	1	5	16	2	0	0	-	0	4	2	2	3	0	43
Homer (H)	4	7	0	1	2	2	1	0	1	-	1	1	1	0	0	21
Jasper (J)	11	81	17	14	3	5	1	2	14	2	-	2	17	9	7	185
Noah (N)	1	13	2	4	5	2	0	0	2	0	2	-	9	0	0	40
Ulysses (U)	2	20	2	50	4	10	1	0	7	5	79	10	-	6	0	196
Voochko (V)	2	5	0	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	-	0	14
TOTAL	28	134	22	77	38	29	4	2	39	13	143	24	35	24	12	624

Tab. 19 Matrice sociométrique des comportements de jeu social présentés au cours de l'ensemble de l'étude. Code de couleur : rouge : interactions avec le récepteur favori ; bleu : interactions avec le récepteur de second choix.

Concernant la réciprocité des préférences dans le jeu social, il convient de relever le cas de Devil Child et son frère Jasper. En effet, ces derniers se choisissent mutuellement comme récepteur principal de leurs invitations au jeu. Pawnee et Galen, le couple alpha, illustrent également une telle préférence réciproque.

Cette matrice révèle encore un fait remarquable : la préférence dans le choix d'un partenaire de jeu est, dans la très grande majorité des cas, donnée à un individu de sexe opposé. De fait, si Ulysses n'est pas pris en compte, ce constat est valable pour tous les

membres étudiés de la meute. En ce qui concerne le louvart du dernier hiver, il voue une nette préférence à Jasper, mais Morgaine, une louve subordonnée, est également très souvent sollicitée par le juvénile.

Relevons encore que le membre de la meute choisi comme destinataire principal par la majeure partie des individus est Devil Child.

Finalement, il convient de souligner que Jasper, Devil Child et Ulysses sont les initiateurs du plus grand nombre d'interactions de jeu social. A leur opposé, Xyla n'initie que de cinq invitations au jeu au cours de l'ensemble de l'étude.

La salutation

La seconde catégorie comportementale considérée est celle qui regroupe les interactions de salutation. Ci-dessous, la matrice sociométrique figurant l'ensemble des comportements de ce type (Tab. 20) :

SALUTATION	RECEPTEUR															
	FEMELLES							MALES								
	C	DC	F	M	P	T	X	A	G	H	J	N	U	V	W	TOTAL
INITIATEUR																
Devil Child (DC)	3	-	0	3	8	2	1	1	19	1	7	13	2	10	6	76
Pawnee (P)	1	1	0	1	-	1	0	0	11	2	1	1	0	1	1	21
Xyla (X)	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	3
Galen (G)	0	1	0	9	19	3	0	1	-	0	1	0	1	4	0	39
Homer (H)	0	4	0	1	7	1	2	0	7	-	1	0	1	2	0	26
Jasper (J)	4	11	2	3	9	8	2	1	30	0	-	3	0	21	6	100
Noah (N)	3	2	0	0	2	4	0	2	9	0	1	-	1	1	0	25
Ulysses (U)	1	1	0	7	3	4	0	0	15	1	2	3	-	7	0	44
Voochko (V)	0	2	0	3	15	2	0	1	38	0	3	0	0	-	0	64
TOTAL	12	23	2	27	63	25	5	6	129	5	16	21	5	46	13	398

Tab. 20 Matrice sociométrique des comportements de salutation présentés au cours de l'ensemble de l'étude. Code de couleur : rouge : interactions avec le récepteur favori ; bleu : interactions avec le récepteur de second choix.

Considérant ce tableau, les préférences individuelles sont évidentes, dans le cas de la majorité des animaux étudiés. Cependant, il s'agit rarement de préférences réciproques. En effet, le mâle dominant Galen est le destinataire favori des comportements de salutation de tous les individus étudiés, à l'exception de Xyla (cette dernière ne participe cependant qu'à un nombre extrêmement faible d'interactions). Jasper et Devil Child sont les initiateurs du plus grand nombre de comportements de salutation. A l'autre extrême, Xyla n'initie des interactions de ce type qu'à trois reprises au cours de l'ensemble de l'étude.

La proximité

Le dernier comportement d'affiliation positive dont il est question est celui de proximité. Ci-dessous, la matrice sociométrique résumant les interactions appartenant à cette catégorie (Tab. 21) :

PROXIMITE	RECEPTEUR															
	FEMELLES							MALES								
	C	DC	F	M	P	T	X	A	G	H	J	N	U	V	W	TOTAL
INITIATEUR																
Devil Child (DC)	0	-	0	2	2	6	0	0	3	3	6	0	1	0	0	23
Pawnee (P)	0	4	0	1	-	5	0	2	21	0	3	2	0	12	3	53
Xyla (X)	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	1	2
Galen (G)	0	4	0	3	64	3	0	5	-	5	5	0	0	29	0	118
Homer (H)	0	2	0	0	6	4	1	0	3	-	0	1	0	1	0	18
Jasper (J)	0	6	0	1	3	7	0	2	2	2	-	5	0	2	0	30
Noah (N)	0	2	0	0	8	3	0	1	0	2	0	-	0	0	0	16
Ulysses (U)	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	1	-	0	0	5
Voochko (V)	0	4	0	5	54	10	0	5	28	1	6	3	0	-	1	117
TOTAL	0	22	0	14	137	40	1	15	57	13	20	12	2	44	5	382

Tab. 21 Matrice sociométrique des comportements de proximité présentés au cours de l'ensemble de l'étude. Code de couleur : rouge : interactions avec le récepteur favori ; bleu : interactions avec le récepteur de second choix.

Dans le cadre de cette approche, les préférences individuelles apparaissent encore plus nettement que dans l'étude des interactions de jeu social ou de salutation. Toutefois, ces préférences ne font que très rarement l'objet d'une réciprocité.

Cette matrice révèle également que le destinataire principal des comportements de proximité est, dans le cas de tous les animaux considérés, de sexe opposé à celui de l'initiateur. Cependant, en ce qui concerne les récepteurs des interactions initiées par Devil Child, l'un des deux individus favoris est une femelle (Tess).

Mentionnons encore que Pawnee, la femelle alpha, est la destinatrice principale du plus grand nombre d'individus. Tess, la femelle bêta, se distingue également des autres membres du groupe. En effet, elle est la réceptrice favorite de trois membres étudiés de la meute, et le second choix de deux autres animaux.

Les individus initiant le plus grand nombre de comportements de proximité sont très nettement Galen, le mâle alpha, et Voochko, le mâle bêta, suivis de Pawnee, la femelle alpha. Les deux membres considérés de la meute engageant le moins souvent ce type d'interaction sont Xyla et Ulysses, avec respectivement deux et cinq initiations à leur actif.

3.3.5 Nombre de partenaires au cours des interactions sociales d'affiliation positive

Dans cette section, l'intérêt est porté aux proportions du nombre de partenaires de chaque individu au cours des interactions de jeu social et de proximité. Les comportements de salutation ne sont pas traités dans cette partie de l'analyse des résultats, puisqu'ils n'impliquent toujours que deux animaux, l'initiateur et le récepteur. Contrairement à cela, les individus engagés dans une même séquence de jeu, ou situés à proximité les uns des autres, peuvent être au nombre de deux, trois, quatre ou plus encore, même s'il n'existe qu'un seul initiateur et un unique récepteur principal pour chacun de ces comportements.

Dans le présent chapitre, les interactions auxquelles plus de deux congénères prenaient part ont été regroupées dans une catégorie nommée « 2 ou plus ». En effet, le test du chi-carré employé ne pouvait être appliqué à des tables de contingence plus détaillées, en raison du grand nombre de cellules présentant des valeurs attendues trop faibles.

Cette question n'est traitée que du point de vue du nombre d'occurrences des interactions considérées (et pas selon le temps consacré à ces dernières), cette approche étant celle qui répond le mieux à la question posée.

L'hypothèse testée s'énonce comme suit :
H_0 : Il n'y a pas de différence entre les individus considérés dans les proportions du nombre de leurs partenaires au cours des interactions d'affiliation positive.

3.3.5.1 Les comportements de jeu social

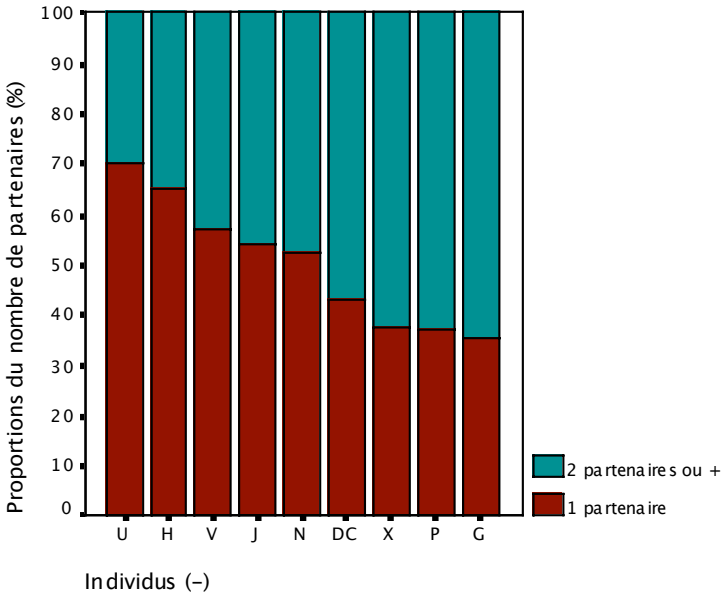
Ci-dessous, le tableau de contingence résumant les données concernant les comportements de jeu social (Tab. 22). Cette table a servi de support au test du chi-carré effectué :

NOMBRE DE PARTENAIRES * INDIVIDUS Crosstabulation

			INDIVIDUS									Total
			U	H	V	J	N	DC	X	P	G	
NOMBRE DE PARTENAIRES	1	Count	255	43	16	299	70	162	3	24	43	915
		Expected Count	194.7	35.3	15.0	294.1	71.1	201.1	4.3	34.8	64.7	915.0
		% within INDIVIDUS	70.1%	65.2%	57.1%	54.4%	52.6%	43.1%	37.5%	36.9%	35.5%	53.5%
	2 ou plus	Count	109	23	12	251	63	214	5	41	78	796
		Expected Count	169.3	30.7	13.0	255.9	61.9	174.9	3.7	30.2	56.3	796.0
		% within INDIVIDUS	29.9%	34.8%	42.9%	45.6%	47.4%	56.9%	62.5%	63.1%	64.5%	46.5%
Total		Count	364	66	28	550	133	376	8	65	121	1711
		Expected Count	364.0	66.0	28.0	550.0	133.0	376.0	8.0	65.0	121.0	1711.0
		% within INDIVIDUS	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 22 Tableau de contingence figurant, pour chaque individu considéré, le nombre d'occurrences des comportements de jeu social avec un ou plusieurs partenaires, au cours de l'ensemble de l'étude.

Le graphique ci-dessous figure les proportions du nombre de partenaires au cours des interactions de jeu social, pour chacun des individus étudiés (Fig. 22). Le résultat du test du chi-carré sur la table de contingence correspondante (Tab. 22) est également présenté. Ce dernier indique qu'une différence significative existe entre une ou plusieurs paires d'individus.



Chi-Square Tests

	Value	df	Asymp. Sig. (2-sided)
Pearson Chi-Square	84.142[a]	8	.000
Likelihood Ratio	85.740	8	.000
N of Valid Cases	1711		

a. 2 cells (11.1%) have expected count less than 5. The minimum expected count is 3.72.

Fig. 22 Proportions du nombre de partenaires au cours des interactions de jeu pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante.

Une comparaison deux à deux des individus, au moyen du même test statistique, a permis de préciser ce résultat (annexe 9 A). Ainsi, Ulysses est l'individu présentant la proportion la plus élevée de comportements de jeu avec un seul partenaire, différant de manière significative de tous les autres individus considérés, à l'exception de Voochko, Homer et Xyla. Relevons cependant que si Ulysses ne diffère statistiquement pas de Jasper et de Noah, il est significativement différent de Xyla, ce qui est surprenant au vu du graphique présenté ci-dessus (Fig. 22). De fait, Ulysses et Xyla présentent un nombre très faible de données, ce qui mène à des résultats indiquant que ces deux individus ne sont statistiquement différents d'aucun des autres animaux considérés. Le cas de Voochko s'explique de la même manière (voir annexe 9 A).

Relevons encore que Pawnee et Galen, les individus alpha, présentent les proportions les plus grandes de jeu social avec plusieurs partenaires, mais ils ne diffèrent significativement en ce point que d'Ulysses, Homer et Jasper.

3.3.5.2 Les comportements de proximité

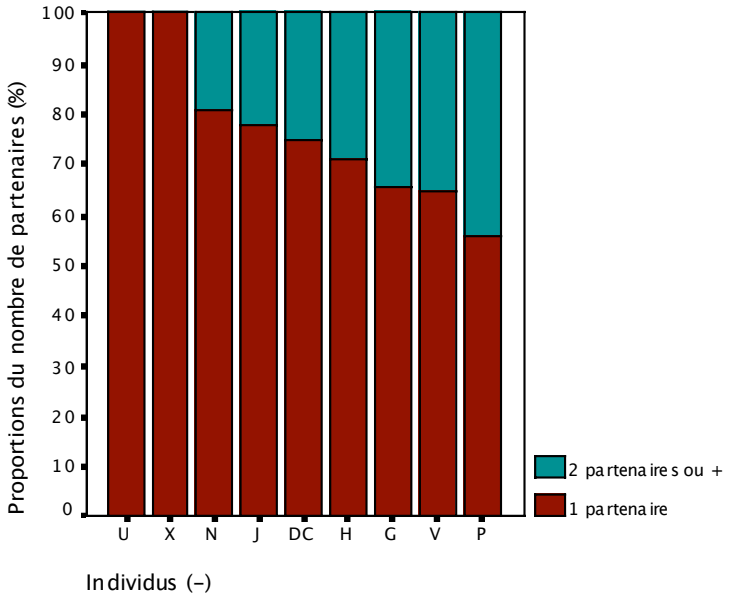
Ci-dessous, le tableau de contingence résumant les données concernant le nombre de partenaires de chaque individu au cours des comportements de proximité auxquels ils ont pris part (Tab. 23) :

NOMBRE DE PARTENAIRES * INDIVIDUS Crosstabulation

			INDIVIDUS									Total
			U	X	N	J	DC	H	G	V	P	
NOMBRE DE PARTENAIRES	1	Count	10	7	30	53	48	37	134	123	118	560
		Expected Count	6.6	4.6	24.5	45.1	42.5	34.5	136.0	126.1	140.0	560.0
		% within INDIVIDUS	100.0%	100.0%	81.1%	77.9%	75.0%	71.9%	65.4%	64.7%	55.9%	66.4%
	2 ou plus	Count	0	0	7	15	16	15	71	67	93	284
		Expected Count	3.4	2.4	12.5	22.9	21.5	17.5	69.0	63.9	71.0	284.0
		% within INDIVIDUS	.0%	.0%	18.9%	22.1%	25.0%	28.8%	34.6%	35.3%	44.1%	33.6%
Total		Count	10	7	37	68	64	52	205	190	211	844
		Expected Count	10.0	7.0	37.0	68.0	64.0	52.0	205.0	190.0	211.0	844.0
		% within INDIVIDUS	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 23 Tableau de contingence représentant, pour chaque individu étudié, le nombre d'occurrences des comportements de proximité avec un ou plusieurs partenanires, au cours de l'ensemble de la présente recherche.

Le graphique ci-dessous illustre les proportions du nombre de partenaires au cours des comportements de proximité, pour chaque individu étudié (Fig. 23) ; le résultat du test du chi-carré sur la table de contingence correspondante (Tab. 23) est également présenté. Ce dernier indique qu'il existe une différence significative entre une ou plusieurs paires d'individus.



Chi-Square Tests

	Value	df	Asymp. Sig. (2-sided)
Pearson Chi-Square	29.575[a]	8	.000
Likelihood Ratio	35.288	8	.000
N of Valid Cases	844		

a. 3 cells (16.7%) have expected count less than 5. The minimum expected count is 2.36.

Fig. 23 Proportions du nombre de partenaires au cours des interactions de proximité pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante.

Une comparaison des individus deux à deux, au moyen du même test statistique, a permis de préciser ce résultat (annexe 9 B). Ces analyses supplémentaires indiquent qu'Ulysses et Xyla n'ont, à aucun moment, présenté de comportement de proximité avec plus d'un seul partenaire. Cependant, vu le nombre très faible de données les concernant, seul Ulysses

diffère significativement d'un unique autre individu (Pawnee), tandis que Xyla n'est statistiquement différente d'aucun autre animal étudié. Les seules autres différences significatives relevées concernent la femelle alpha (Pawnee), qui est le membre de la meute présentant la plus faible proportion de comportements de proximité avec un seul partenaire ; en ce point, elle diffère significativement d'Ulysses, Noah, Jasper et Devil Child.

3.3.6 Proportions d'initiations au cours des comportements d'affiliation positive

La dernière partie de cette section est consacrée à l'étude du nombre d'occasions au cours desquelles chaque individu est l'initiateur d'un comportement d'affiliation positive auquel il prend part. Il s'agit ainsi de vérifier si les proportions dans lesquelles les individus initient ces interactions sont semblables, ou si des différences significatives existent entre les membres de la meute.

Dans le cadre de cette analyse, les catégories comportementales de jeu social, salutation et proximité ont été considérées indépendamment.

L'hypothèse testée s'énonce de la manière suivante :

H_0 : Il n'y a pas de différence entre les proportions dans lesquelles les individus initient les comportements d'affiliation positive auxquels ils participent.

3.3.6.1 Les comportements de jeu social

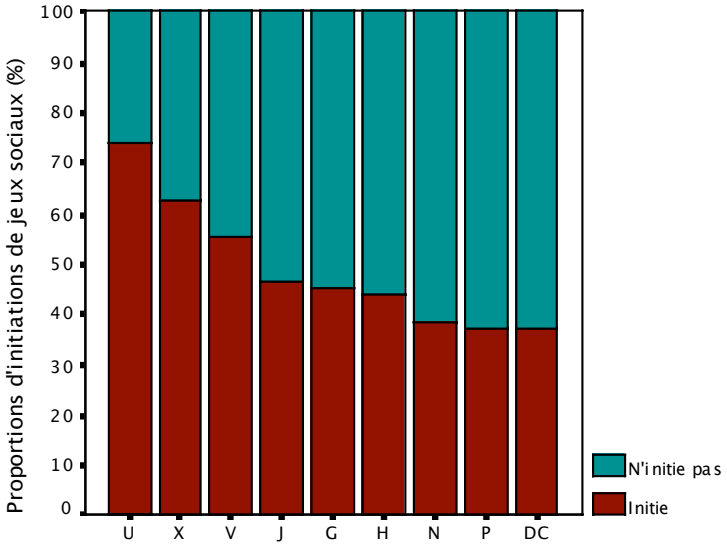
Ci-dessous, le tableau de contingence des comportements de jeu social, résumant les données soumises au test du chi-carré (Tab. 24) :

INITIE OU NON * INDIVIDU Crosstabulation

			INDIVIDUS									
			U	X	V	J	G	H	N	P	DC	Total
INITIE OU NON	Non	Count	78	3	12	256	56	34	74	37	200	750
		Expected Count	151.8	4.1	13.8	244.1	52.5	30.6	61.1	30.1	162.0	750.0
		% within INDIVIDUS	26.2%	37.5%	44.4%	53.4%	54.4%	56.7%	61.7%	62.7%	62.9%	51.0%
	Oui	Count	220	5	15	223	47	26	46	22	118	722
		Expected Count	146.2	3.9	13.2	234.9	50.5	29.4	58.9	28.9	156.0	722.0
		% within INDIVIDUS	73.8%	62.5%	55.6%	46.6%	45.6%	43.3%	38.3%	37.3%	37.1%	49.0%
Total		Count	298	8	27	479	103	60	120	59	318	1472
		Expected Count	298.0	8.0	27.0	479.0	103.0	60.0	120.0	59.0	318.0	1472.0
		% within INDIVIDUS	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 24 Tableau de contingence représentant les proportions d'initiations des interactions de jeu social au cours de l'ensemble de l'étude, pour chacun des individus considérés.

Le graphique ci-dessous illustre les proportions d'initiations pour chaque animal étudié, durant les interactions de jeu social auxquels il a participé (Fig. 24) ; le résultat du test du chi-carré sur la table de contingence correspondante (Tab. 24) est également figuré. Ce dernier indique qu'il existe une différence significative entre une ou plusieurs paires d'individus.



Chi-Square Tests

	Value	df	Asymp. Sig. (2-sided)
Pearson Chi-Square	103.621[a]	8	.000
Likelihood Ratio	106.765	8	.000
N of Valid Cases	1472		

a. 2 cells (11.1%) have expected count less than 5. The minimum expected count is 3.92.

Fig. 24 Proportions d'initiations des interactions de jeu pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante.

La comparaison de chaque paire d'individus au moyen de tests du chi-carré a permis de préciser ce premier résultat (annexe 10 A). Ainsi, Ulysses initie significativement plus souvent les comportements de jeu social auxquels il prend part que tous les autres membres du groupe, à l'exception de Xyla et de Voochko. Relevons que le très faible nombre de données concernant ces derniers (voir Tab. 24) mène à des résultats indiquant que ces individus ne diffèrent statistiquement d'aucun des membres étudiés de la meute. Il est ainsi difficile d'évaluer la pertinence des résultats les concernant.

L'unique différence significative supplémentaire est celle qui existe entre Jasper et Devil Child. Jasper initie plus souvent que sa sœur les interactions de jeu auxquelles il prend part. A nouveau, le nombre trop faible de données de Xyla et de Voochko est responsable d'une différence non-significative de ces deux individus avec Devil Child, contrairement à ce qui devrait logiquement être le cas, au vu de leur position dans le graphique ci-dessus (Fig. 24).

3.3.6.2 Les comportements de salutation

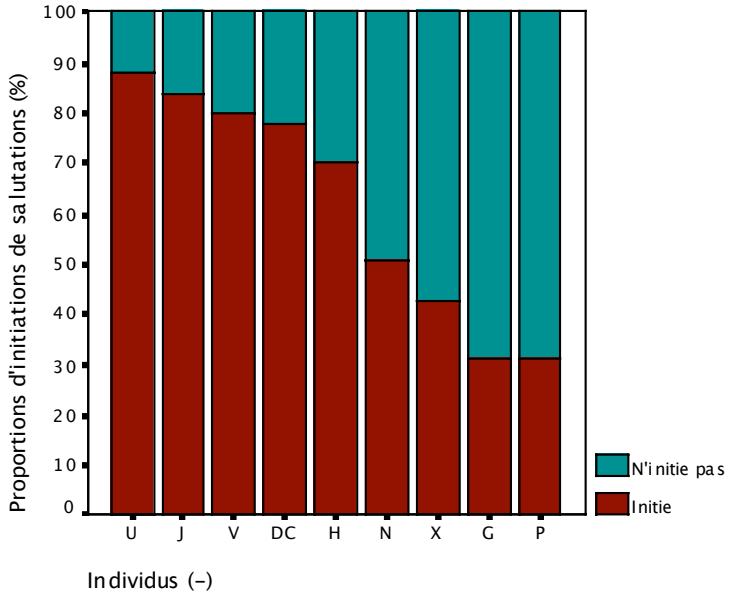
Le tableau de contingence, figurant les données des comportements de salutation soumises au test du chi-carré, se présente comme suit (Tab. 25) :

INITIE OU NON * INDIVIDUS Crosstabulation

			INDIVIDUS									Total
			U	J	V	DC	H	N	X	G	P	
INITIE OU NON	Non	Count	6	21	18	23	11	24	4	91	49	247
		Expected Count	18.9	48.3	30.8	39.0	13.7	18.2	2.6	49.0	26.4	247.0
		% within INDIVIDUS	11.8%	16.2%	21.7%	21.9%	29.7%	49.0%	57.1%	68.9%	69.0%	37.1%
	Oui	Count	45	109	65	82	26	25	3	41	22	418
		Expected Count	32.1	81.7	52.2	66.0	23.3	30.8	4.4	83.0	44.6	418.0
		% within INDIVIDUS	88.2%	83.8%	78.3%	78.1%	70.3%	51.0%	42.9%	31.1%	31.0%	62.9%
Total		Count	51	130	83	105	37	49	7	132	71	665
		Expected Count	51.0	130.0	83.0	105.0	37.0	49.0	7.0	132.0	71.0	665.0
		% within INDIVIDUS	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 25 Tableau de contingence présentant les proportions d'initiations des comportements de salutation au cours de l'ensemble de l'étude, pour chacun des individus considérés.

Le graphique ci-dessous figure les proportions d'initiations de chaque animal étudié durant les interactions de salutation (Fig. 25). Le résultat du test du chi-carré sur la table de contingence correspondante (Tab. 25) est également présenté. Ce dernier indique qu'une différence significative existe entre une ou plusieurs paires d'individus.



Chi-Square Tests

	Value	df	Asymp. Sig. (2-sided)
Pearson Chi-Square	150.597[a]	8	.000
Likelihood Ratio	154.326	8	.000
N of Valid Cases	665		

a. 2 cells (11.1%) have expected count less than 5. The minimum expected count is 2.60.

Fig. 25 Proportions d'initiations des interactions de salutation pour les neuf individus étudiés, et résultat du test du chi-carré réalisé sur la table de contingence correspondante.

Une comparaison des individus deux à deux au moyen de tests du chi-carré (annexe 10 B) a permis de préciser ce résultat. Ainsi, Pawnee et Galen sont les membres de la meute se distinguant le plus nettement des autres ; ils sont les récepteurs de plus du deux tiers des comportements de salutation auxquels ils prennent part. En ce point, ils ne sont statistiquement pas différents l'un de l'autre, mais diffèrent significativement de tous les

autres animaux considérés, à l'exception de Noah et Xyla. Il convient de relever cependant que le nombre très faible de données concernant Xyla (voir Tab. 25) ne confère que peu de crédit aux proportions d'initiations la concernant, de même qu'à la comparaison statistique de ces dernières avec les données des autres individus. Cette remarque est également valable dans le cas d'Ulysses.

Ulysses, Jasper, Voochko, Devil Child et Homer sont les membres de la meute initiant les proportions les plus importantes des interactions de salutation auxquels ils participent, et il n'existe aucune différence significative entre eux.

3.3.6.3 Les comportements de proximité

Le tableau de contingence des comportements de proximité présenté ci-dessous (Tab. 26) résume les données de la dernière approche employée dans cette section :

INITIE OU NON * INDIVIDUS Crosstabulation

			INDIVIDUS									
			U	V	G	N	X	J	H	DC	P	Total
INITIE OU NON	Non	Count	2	50	63	16	2	31	26	35	131	356
		Expected Count	3.8	80.0	86.7	15.3	1.9	29.2	21.6	27.8	89.6	356.0
		% within INDIVIDUS	25.0%	29.9%	34.8%	50.0%	50.0%	50.8%	57.8%	60.3%	70.1%	47.9%
	Oui	Count	6	117	118	16	2	30	19	23	56	387
		Expected Count	4.2	87.0	94.3	16.7	2.1	31.8	23.4	30.2	97.4	387.0
		% within INDIVIDUS	75.0%	70.1%	65.2%	50.0%	50.0%	49.2%	42.2%	39.7%	29.9%	52.1%
Total		Count	8	167	181	32	4	61	45	58	187	743
		Expected Count	8.0	167.0	181.0	32.0	4.0	61.0	45.0	58.0	187.0	743.0
		% within INDIVIDUS	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Tab. 26 Table de contingence présentant les proportions d'initiations des comportements de proximité au cours de l'ensemble de l'étude, pour chacun des individus considérés.

Le graphique ci-dessous illustre les proportions d'initiations de chaque animal étudié au cours des interactions de proximité (Fig. 26).

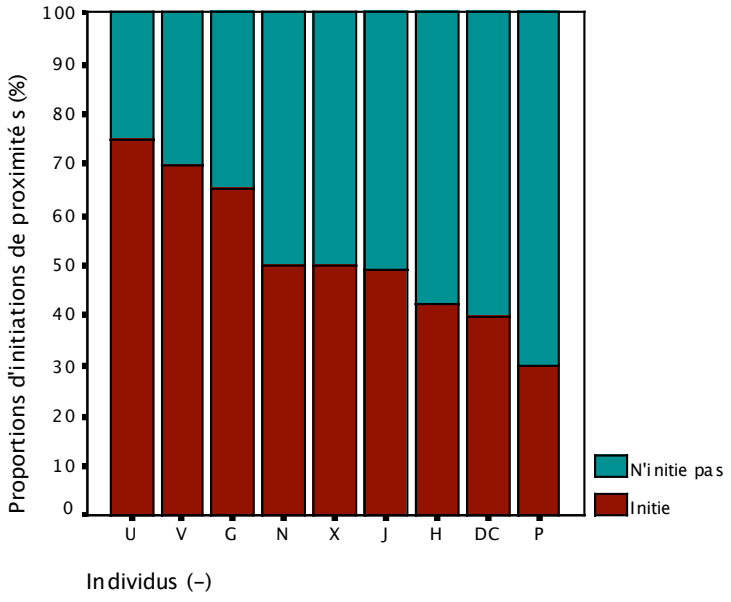


Fig. 26 Proportions d'initiations des interactions de proximité, pour les neuf individus considérés.

Dans le cadre de cette approche, l'analyse statistique au moyen d'un test du chi-carré n'a pu être réalisée. En effet, 22.2% des cellules du tableau de contingence, soit quatre d'entre elles, présentent une valeur attendue inférieure à 5 (voir point 2.4.3.3). Les remarques qui suivent ne sont ainsi basées que sur la lecture des illustrations présentées ci-dessus (Tab. 26 et Fig. 26).

Il apparaît qu'Ulysses, Galen et Voochko sont plus souvent instigateurs que récepteurs des comportements de proximité auxquels ils prennent part. A l'inverse, Homer, Devil Child et surtout Pawnee sont principalement récepteurs de ces interactions. Les données de Noah, Xyla et Jasper indiquent qu'ils sont initiateurs et récepteurs de ces comportements dans des proportions égales ou semblables.

Il convient cependant de mentionner que le nombre très faible de données concernant Ulysses et Xyla ne permet pas une comparaison équitable de ces deux individus avec les autres membres étudiés de la meute.

3.4 ANALYSES EN RELATION AVEC LE RANG HIERARCHIQUE DES INDIVIDUS

Ce chapitre de l'analyse des résultats est consacré à la recherche d'éventuelles corrélations entre le rang hiérarchique occupé par chaque individu au sein de la meute et les comportements d'affiliation positive auxquels il prend part. Cette approche s'intéresse, en premier lieu, au nombre d'occurrences de ces comportements (3.4.1). Une seconde section étudie le nombre d'occasions au cours desquelles les animaux étudiés ne répondent pas aux invitations à des interactions d'affiliation positive (3.4.2). Finalement, le point 3.4.3 aborde cette question du point de vue du nombre d'occasions au cours desquelles les individus sont les récepteurs de telles interactions.

Comme expliqué dans l'introduction (voir 1.1.2.2), la présente recherche admet la hiérarchie séparée pour chaque sexe au sein de la meute. Ainsi, chacune de ces hiérarchies a été considérée indépendamment. Compte tenu de cela, le groupe des femelles n'a pas été testé statistiquement, en raison du faible nombre de données concernant ces animaux (n = 9) ; en effet, ce nombre nous semblait insuffisant pour considérer d'éventuels résultats significatifs comme concluants. De plus, ce groupe étant constitué de la femelle alpha, une subordonnée et la femelle oméga, les résultats des tests impliquant le rang hiérarchique auraient été difficilement interprétables. Le cas du groupe des mâles est moins sujet à caution (n = 16).

En ce qui concerne le rang conféré à chaque individu, il est fondé sur les observations personnelles effectuées au cours de cette recherche. L'individu alpha s'est vu attribuer le chiffre 1, l'individu bêta le chiffre 2, et ainsi de suite (voir annexe 11). Cette classification est la plus adaptée à une lecture aisée des graphiques présentés. De plus, l'arrivée d'Ulysses dans la hiérarchie des mâles entre le deuxième et le troisième hiver n'a ainsi pas perturbé les rangs attribués à ces derniers. En effet, chaque juvénile présent au cours d'une des périodes hivernales considérées a été classé à la dernière place de sa hiérarchie. Ce choix est basé sur le fait que les louvarts sont trop jeunes pour être titulaire d'un rang hiérarchique défini au sein de la meute. Ainsi, Jasper s'est vu attribuer la dernière place de la hiérarchie des mâles au cours du premier hiver de l'étude, et Ulysses occupe cette position dans le cas de la dernière période hivernale considérée.

Au cours de chaque période hivernale considérée, un seul rang hiérarchique a été défini pour chaque individu, bien que quelques renversements momentanés de statut aient été observés. Les hypothèses testées dans ce chapitre se posent en termes de relation. Le choix de la méthode statistique employée s'est porté sur le test de corrélation de Spearman.

Il importe de préciser que les graphiques illustrant ce chapitre représentent les véritables données, et non le rang qu'elles reçoivent dans la statistique de Spearman. Cette décision a cependant été motivée par le désir de représenter au mieux la réalité des données récoltées, tout en permettant de visualiser les relations entre les variables, et ainsi les résultats des tests statistiques.

3.4.1 Relation entre le rang hierarchique et le nombre d'occurrences des comportements d'affiliation positive

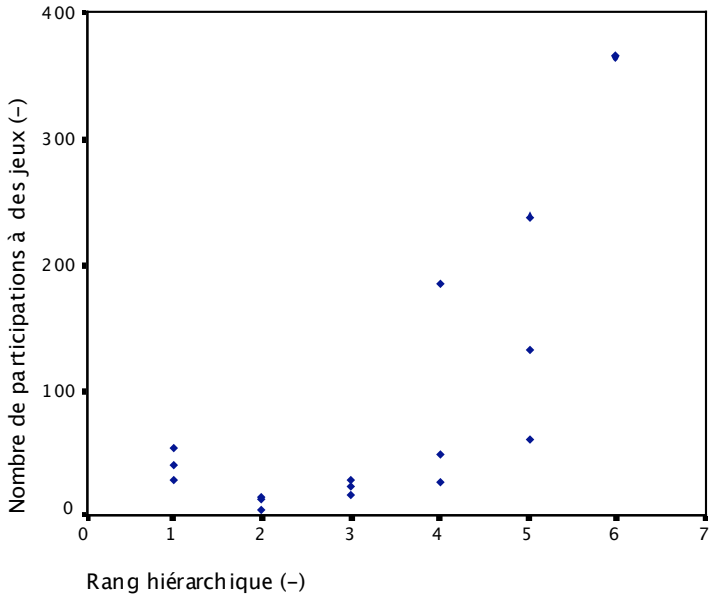
Cette première section s'intéresse au lien éventuel existant entre le nombre d'occasions au cours desquelles les individus participent à des comportements d'affiliation positive et leur statut social de ces animaux au sein de la meute.

Les catégories comportementales de jeu, de salutation et de proximité, sont abordées indépendamment.

L'hypothèse testée s'énonce de la manière suivante :
H_0 : Il n'y a pas de relation entre le rang hiérarchique des individus et le nombre d'occasions au cours desquelles ils prennent part à des comportements d'affiliation positive.

3.4.1.1 Les comportements de jeu

Le diagramme de dispersion ci-dessous figure le nombre d'occasions au cours desquelles les individus participent à des comportements de jeu, en fonction du rang hiérarchique que ces animaux occupent au sein de la meute (Fig. 27). Le résultat du test de corrélation de Spearman, appliqué à ces deux variables, est également représenté. Il indique que la corrélation positive modérée entre les deux variables ($r_s = + 0.609$) est significative ($p = 0.006$). Selon ce résultat, la participation d'un individu à des comportements ludiques est ainsi en partie liée au rang qu'il occupe dans sa hiérarchie, un animal dominant jouant moins souvent qu'un subordonné.



Correlations

			RANG HIERARCHIQUE	NOMBRE DE PARTICIPATIONS A DES JEUX
Spearman's rho	RANG HIERARCHIQUE	Correlation Coefficient	1.000	.609**
		Sig. (1-tailed)	.	.006
		N	16	16
	NOMBRE DE PARTICIPATIONS A DES JEUX	Correlation Coefficient	.609**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.006	.
		N	16	16

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 27 Diagramme de dispersion figurant le nombre de participations à des comportements de jeu en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant.

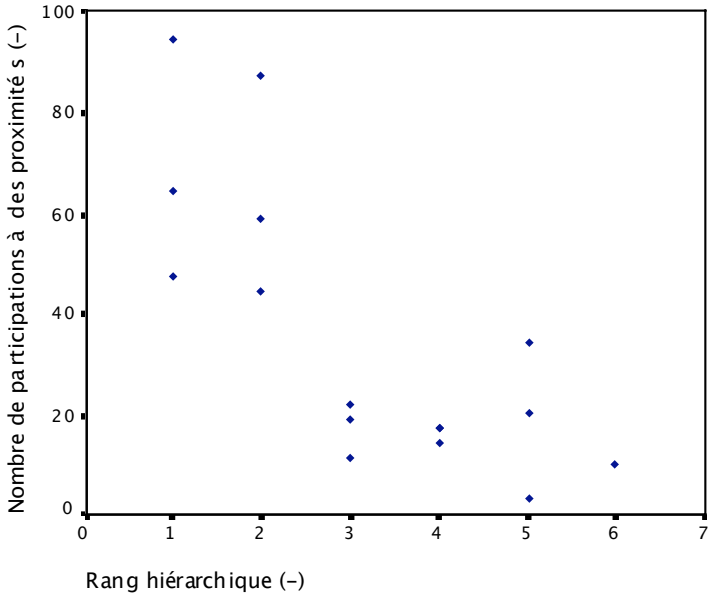
La représentation graphique de la relation entre les deux variables testées suggère que celles-ci seraient associées de manière plus quadratique que linéaire. En effet, le diagramme de dispersion indique que les individus participant le moins souvent aux comportements de jeu sont de rang intermédiaire (bêta et gamma), situés au minimum de la relation liant ces deux variables.

3.4.1.2 Les comportements de salutation

Le test de corrélation de Spearman n'indique aucune corrélation significative entre le nombre d'occasions au cours desquels les individus participent à des comportements de salutation et le rang hiérarchique que ces animaux occupent au sein de la meute ($p = 0.482$). Le diagramme de dispersion correspondant ne suggère aucune relation particulière entre ces deux variables, et n'est ainsi pas représenté ici.

3.4.1.3 Les comportements de proximité

Le diagramme de dispersion ci-dessous figure le nombre de participations à des interactions de proximité en fonction du rang hiérarchique des individus considérés (Fig. 28). Le résultat du test de corrélation de Spearman, appliqué à ces deux variables, figure également ci-après. Selon ce dernier, il existe une corrélation négative élevée entre les deux variables considérées (r_s = - *0.783*), et cette relation est significative ($p < 0.000$). Les mâles dominants prennent ainsi plus souvent part à des comportements de proximité que les subordonnés.



Correlations

			RANG HIERARCHIQUE	NOMBRE DE PARTICIPATIONS A DES PROXIMITES
Spearman's rho	RANG HIERARCHIQUE	Correlation Coefficient	1.000	-.783**
		Sig. (1-tailed)	.	.000
		N	16	16
	NOMBRE DE PARTICIPATIONS A DES PROXIMITES	Correlation Coefficient	-.783**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.000	.
		N	16	16

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 28 Diagramme de dispersion figurant le nombre de participations à des interactions de proximité en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant.

3.4.2 Relation entre le rang hierarchique et le pourcentage de refus

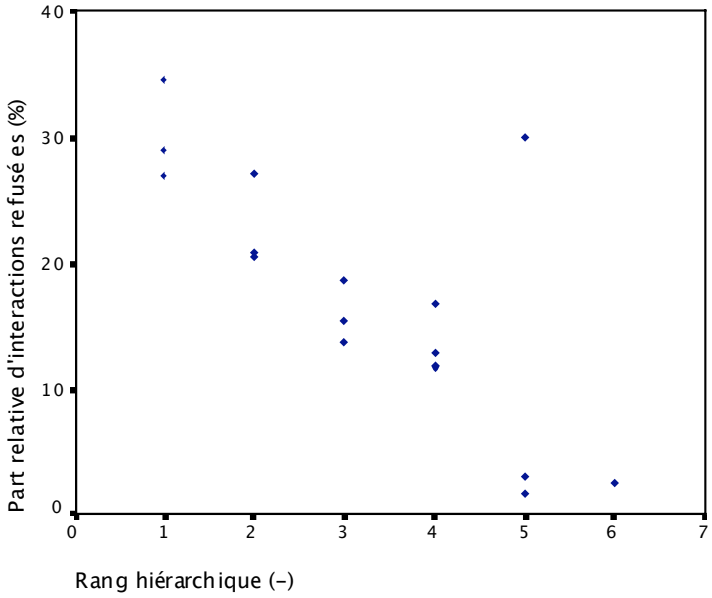
La présente section aborde le thème des interactions non acceptées par leur destinataire. Comme expliqué dans l'introduction (1.2.2.3), les destinataires de comportements refusant de recevoir ou de répondre à ces derniers se sont vu attribuer la mention « refusé » en guise de comportement. Dans ce chapitre, le pourcentage d'interactions refusées par les individus

considérés est mis en relation avec le rang que ces derniers occupent au sein de leur hiérarchie.

L'énoncé de l'hypothèse testée est le suivant :
H_0 : Il n'y a pas de relation entre la proportion de comportements refusés ou sans réponse que présente un individu, et le rang hiérarchique qu'il occupe.

Cette question n'a pu être examinée selon les trois catégories comportementales de jeu, salutation et proximité, en raison d'un nombre de données insuffisant. De ce fait, l'analyse est ici appliquée à l'ensemble des comportements d'affiliation étudiés (« total »).

Le diagramme de dispersion ci-dessous figure le pourcentage de comportements refusés par les individus en fonction du rang hiérarchique occupé par ces animaux (Fig. 29). Le résultat du test de corrélation de Spearman est également représenté. Il indique qu'il existe une corrélation négative importante entre les deux variables étudiées (r_s = *- 0.719*), et que cette relation est significative (p = *0.001*). Ainsi, les mâles dominants refusent une plus grande part des comportements d'affiliation positive qui leur sont destinés que les subordonnés.



Correlations

			RANG HIERARCHIQUE	PART RELATIVE DE REFUS
Spearman's rho	RANG HIERARCHIQUE	Correlation Coefficient	1.000	-.719**
		Sig. (1-tailed)	.	.001
		N	16	16
	PART RELATIVE DE REFUS	Correlation Coefficient	-.719**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.001	.
		N	16	16

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 29 Diagramme de dispersion figurant la part relative d'interactions d'affiliation positive refusées en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant.

3.4.3 Relation entre le rang hierarchique et le nombre de receptions de comportements d'affiliation positive

La variable mise en relation avec le rang hiérarchique est ici le nombre d'occasions au cours desquelles les individus sont les destinataires de comportements d'affiliation positive.

L'hypothèse testée s'énonce comme suit :
H_0 : Il n'y a pas de relation entre le rang hiérarchique occupé par les individus et le nombre d'occasions au cours desquelles ils sont les récepteurs d'un comportement d'affiliation positive.

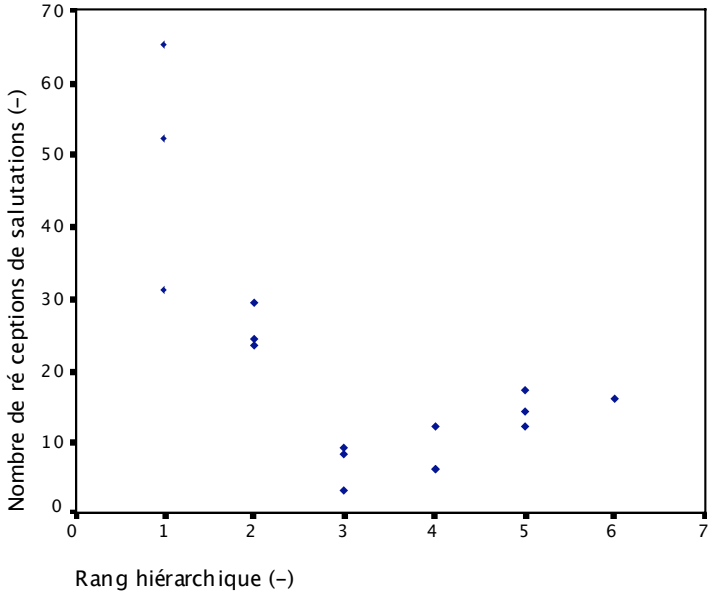
Dans les prochaines sections, les catégories comportementales de jeu social, salutation et proximité ont été traitées indépendamment.

3.4.3.1 Les comportements de jeu social

Pour un seuil de probabilité fixée à 0.01, le test de corrélation de Spearman n'indique aucune corrélation significative entre le nombre d'occasions au cours desquelles les individus sont les destinataires d'invitations à des interactions de jeu social et le rang hiérarchique que ces animaux occupent au sein de la meute ($p = 0.041$). Le diagramme de dispersion correspondant (non représenté) suggère cependant l'existence d'une relation de type quadratique plutôt que linéaire entre ces deux variables, puisque cette relation présente un minimum.

3.4.3.2 Les comportements de salutation

Ci-dessous, le diagramme de dispersion figurant le nombre d'occasions au cours desquelles les individus sont les récepteurs de comportements de salutation, en fonction du rang hiérarchique des animaux considérés (Fig. 30). Le résultat du test de corrélation de Spearman est également représenté. Il indique qu'il existe une corrélation négative modérée entre les deux variables ($r_s = -0.576$) et que cette relation est tout juste significative, puisque $p = 0.010$.



Correlations

			RANG HIERARCHIQUE	NOMBRE DE RECEPTIONS DE SALUTATIONS
Spearman's rho	RANG HIERARCHIQUE	Correlation Coefficient	1.000	-.576**
		Sig. (1-tailed)	.	.010
		N	16	16
	NOMBRE DE RECEPTIONS DE SALUTATIONS	Correlation Coefficient	-.576**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.010	.
		N	16	16

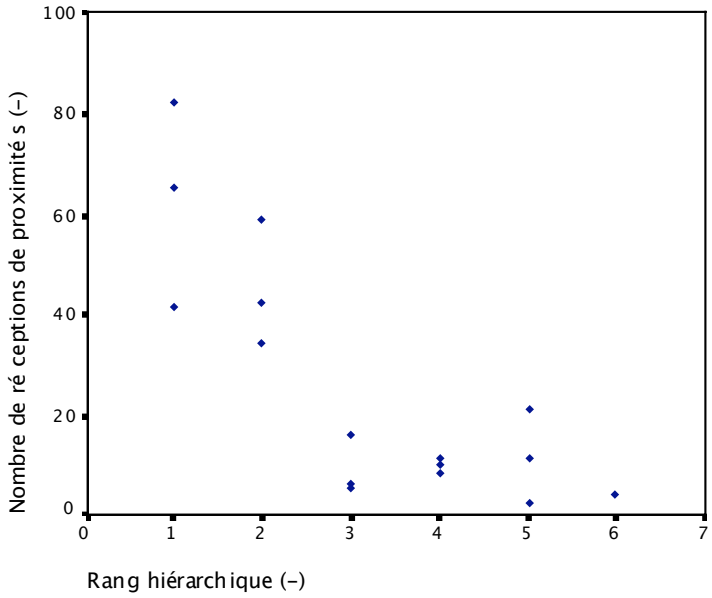
**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 30 Diagramme de dispersion figurant le nombre de réceptions de comportements de salutation en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant.

Au sein de la hiérarchie des mâles, les individus dominants sont ainsi plus souvent les destinataires de comportements de salutation que les membres subordonnés de la meute. Cependant, l'examen du diagramme de dispersion indique que la relation entre les deux variables testées présente un minimum, et n'est donc pas linéaire. Les individus récepteurs du plus faible nombre de comportements de salutation sont ainsi les mâles occupant un rang intermédiaire, au-delà du rang bêta.

3.4.3.3 Les comportements de proximité

Le diagramme de dispersion ci-dessous (Fig. 31) représente le nombre de comportements de proximité dont les individus ont été les destinataires, en fonction du rang hiérarchique occupé par ces animaux. Le résultat du test de corrélation est également figuré. Il indique qu'il existe une corrélation négative importante entre ces deux variables ($r_s = - 0.769$), et que cette relation est significative ($p < 0.000$). Les individus occupant un rang hiérarchique élevé sont ainsi plus souvent les récepteurs de comportements de proximité que les animaux subordonnés.



Correlations

			RANG HIERARCHIQUE	NOMBRE DE RECEPTIONS DE PROXIMITES
Spearman's rho	RANG HIERARCHIQUE	Correlation Coefficient	1.000	-.769**
		Sig. (1-tailed)	.	.000
		N	16	16
	NOMBRE DE RECEPTIONS DE PROXIMITES	Correlation Coefficient	-.769**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.000	.
		N	16	16

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 31 Diagramme de dispersion figurant le nombre de réceptions de comportements de proximité en fonction du rang hiérarchique, et résultat du test de Spearman correspondant.

3.5 ANALYSES EN RELATION AVEC LE TAUX DE CORTISOL URINAIRE DES INDIVIDUS

Le point central de ce chapitre concerne le taux de cortisol urinaire, exprimé par le rapport Cortisol : Créatinine (voir point 2.3.2).

La première approche considérée est consacrée à la variation, d'un hiver à l'autre, du taux de cortisol urinaire global de la meute (3.5.1). La seconde section étudie le lien éventuel entre ce taux de cortisol et le nombre d'initiations de comportements d'affiliation positive (3.5.2). La dernière analyse s'intéresse à l'éventuelle relation entre le taux de cortisol urinaire et le temps consacré aux comportements d'affiliation positive (3.5.3).

La contribution de chaque individu aux données de taux urinaire de cortisol varie de 1 à 17 échantillons par période hivernale étudiée. De ce fait, nous avons choisi de d'uniformiser ces données en considérant la valeur moyenne du taux de cortisol de chaque individu pour chacun des trois hivers de cette recherche. Les hypothèses de ce chapitre se sont posées en termes de relation, et ont été traitées au moyen de tests de corrélation de Spearman.

Les valeurs des données hormonales employées figurent dans les tableaux de l'annexe 11.

Le taux de cortisol urinaire est désigné par le terme « rapport C:Cr », dans les illustrations ci-dessous. De manière à alléger la présentation graphique des résultats, l'unité de ce rapport est indiqué par « (-) » ; cependant, l'unité réelle est [(nanomoles/L) / (micromoles/L)], comme décrit au point 2.3.2.

3.5.1 Comparaison du taux de cortisol urinaire global de la meute, au cours des trois hivers considérés

Gadbois (2002), qui a analysé les données de cortisol urinaire employées dans la présente étude, a montré qu'il n'existe aucune différence statistique entre les mâles et les femelles pour ce qui est de cette variable. Cependant, ce même auteur (Gadbois 2002) a démontré qu'une différence significative du taux de cortisol urinaire global de la meute existe entre les trois périodes hivernales étudiées.

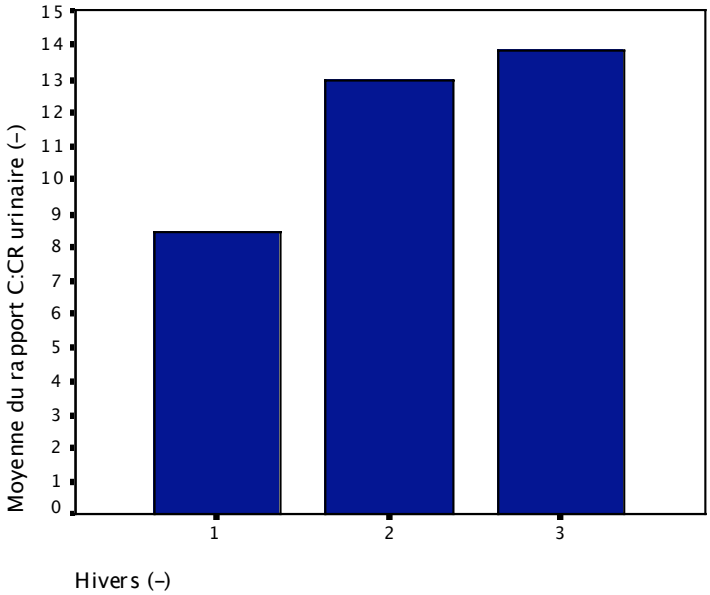
En ce qui concerne notre recherche, la comparaison du taux global de cortisol de l'ensemble des animaux étudiés n'a pu être faite entre les différents mois considérés, en raison d'un nombre de données trop faible. En revenche, la variation de ce taux au cours des trois hivers a été vérifiée au moyen d'un test de Kruskal-Wallis. Les informations fournies par ce test sont résumées dans le tableau ci-dessous (Tab. 27) :

	ORDRE DES HIVERS*		
DONNEES HORMONALES	**N°1**	**N°2**	**N°3**
TAUX URINAIRE DE CORTISOL	**3**	**2**	**1**
Rang moyen*	**16**	**15**	**7**
Nombre de données	**9**	**8**	**8**

Tab. 27 Tableau présentant les données du test de Kruskal-Wallis réalisé sur le taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — de l'ensemble des individus considérés de la meute, pour les trois périodes hivernales étudiées.

- *en ordre décroissant (établit selon les rangs calculés dans la statistique de Kruskal-Wallis).
- Les valeurs des rangs moyens sont arrondies à l'unité.

Le graphique ci-dessous (Fig. 32) illustre la moyenne du taux de cortisol urinaire (rapport C:Cr) de l'ensemble des individus considérés pour chaque hiver étudié. Les données des trois périodes hivernales de cette recherche sont prises en compte. Le résultat du test de Kruskal-Wallis, appliqué aux données hormonales de l'ensemble des neuf individus, est également représenté.



Test Statistics[a,b]

	TAUX URINAIRE DE CORTISOL
df	2
Asymp. Sig.	.031

a. Kruskal Wallis Test

b. Grouping Variable: SAISON

Fig. 32 Moyenne du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — de l'ensemble des individus étudiés pour chacune des périodes hivernales considérées, et résultat du test de Kruskal-Wallis correspondant.

Selon le seuil de probabilité fixée dans la présente recherche, la différence entre les trois hivers n'est pas significative ($p = 0.031$). Le résultat obtenu est toutefois significatif pour un seuil de probabilité fixée à 0.05. De manière à tenir compte des recherches antérieures effectuées sur ces données, et au vu du résultat du test de Kruskal-Wallis, nous avons décidé de poursuivre l'analyse au moyen de tests de Mann-Whitney. Ce test statistique, appliqué à chaque paire d'hiver, a permis de préciser notre premier résultat (annexe 12). Ainsi, pour un seuil de probabilité de 0.05, les résultats indiquent que le taux de cortisol urinaire global des individus considérés est significativement plus élevé au cours des deuxième et troisième hivers que durant la première période hivernale.

En conséquence, il apparaît que le niveau de stress global de la meute était moins élevé au cours du premier hiver étudié que durant les deux périodes hivernales subséquentes.

3.5.2 Relation entre le taux de cortisol urinaire et le nombre d'initiations de comportements d'affiliation positive

La question centrale de ce chapitre est de savoir si un niveau de stress trop important chez un individu peut être en relation avec une faible propension à initier des interactions d'affiliation positive.

L'hypothèse testée s'énonce comme suit :

H_0 : Il n'y a pas de relation entre le taux urinaire de cortisol des individus et le nombre d'occasions au cours desquelles ces animaux initient un comportement d'affiliation positive.

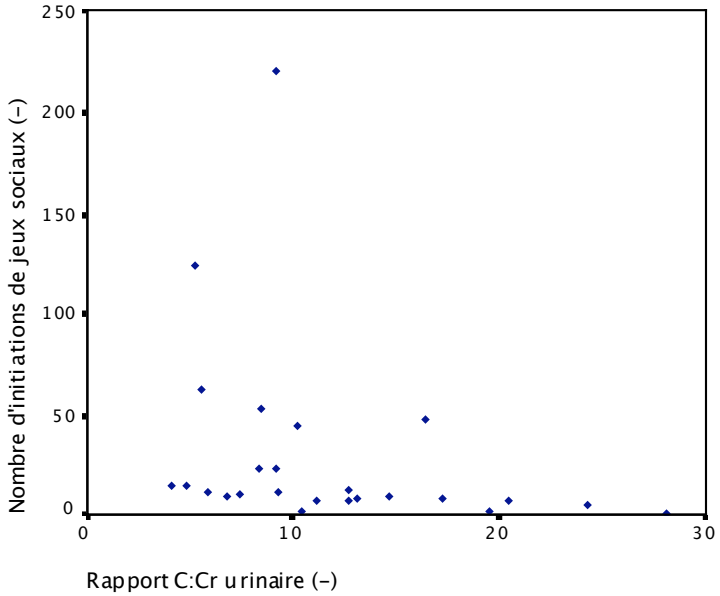
Le test de corrélation de Spearman appliqué au nombre d'initiations d'interactions d'affiliation positive (« total ») et au taux de cortisol urinaire (rapport C:Cr) indique qu'il existe une corrélation négative modérée entre ces deux variables ($r_s = -0.502$), et que cette relation est significative ($p = 0.005$).

Selon ces résultats, les individus dont le taux de cortisol uriaire est bas initient un plus grand nombre de comportements d'affiliation positive que les membres plus stressés de la meute.

Dans les paragraphes qui suivent, le même test de corrélation est appliqué au taux de cortisol des individus et au nombre d'initiations de comportements appartenant à chacune des catégories comportementales considérées indépendamment.

3.5.2.1 Les comportements de jeu social

Le diagramme de dispersion ci-dessous figure le nombre d'initiations de comportements de jeu social en fonction du taux de cortisol urinaire (Fig. 33). Le résultat du test de corrélation de Spearman est également représenté. Ce dernier indique qu'il existe une corrélation négative modérée entre les deux variables (r_s = - *0.643*), et que cette relation est significative ($p < 0.000$).



Correlations

			RAPPORT C:CR URINAIRE	NOMBRE D'INITIATIONS DE JEUX SOCIAUX
Spearman's rho	RAPPORT C:CR URINAIRE	Correlation Coefficient	1.000	-.643**
		Sig. (1-tailed)	.	.000
		N	25	25
	NOMBRE D'INITIATIONS DE JEUX SOCIAUX	Correlation Coefficient	-.643**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.000	.
		N	25	25

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 33 Diagramme de dispersion figurant le nombre d'initiations d'interactions de jeu social en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — et résultat du test de Spearman correspondant.

Il est à relever que des valeurs extrêmes apparaissent sur ce diagramme ; elles sont le fait de Jasper (durant le premier hiver) et d'Ulysses, qui ont initié respectivement 123 et 220 interactions de jeu au cours des hivers considérés.

Puisque le test de corrélation utilisé est un test de rangs, ces valeurs extrêmes ne devraient pas avoir une grande influence sur le résultat de l'analyse. Ce fait a été vérifié en répétant le test de corrélation de Spearman sans prendre en compte ces deux données.

Le coefficient de corrélation ainsi obtenu indique toujours une relation négative modérée entre les deux variables testées (r_s = - *0.627*) et cette corrélation est statistiquement significative (p = *0.001*). Ainsi, les données extrêmes d'Ulysses et de Jasper ne modifient que peu le résultat de l'analyse. Le diagramme de dispersion ci-dessous (Fig. 34) illustre ce deuxième cas de figure.

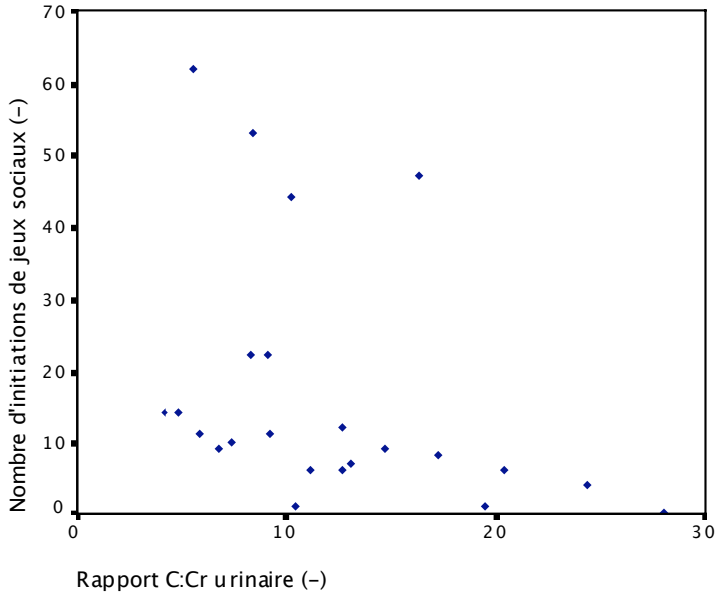


Fig. 34 Diagramme de dispersion figurant le nombre d'initiations de comportements de jeu social en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] —, en excluant les valeurs extrêmes de Jasper et d'Ulysses.

Selon ces résultats, il apparaît qu'un individu peu stressé (e.g. dont le taux de cortisol urinaire est bas) initie plus souvent des interactions de jeu qu'un animal dont le niveau de stress est élevé.

3.5.2.2 Les comportements de salutation

Pour un seuil de probabilité fixé à 0.01, le résultat du test de corrélation de Spearman indique qu'il n'existe aucune corrélation significative entre le nombre d'initiations de comportements de salutation et le taux de cortisol urinaire (p = *0.037*). Le diagramme de dispersion figurant ces deux variables (non représenté) ne suggère l'existence d'aucune relation particulière entre elles.

3.5.2.3 Les comportements de proximité

En ce qui concerne le nombre d'initiations d'interactions de proximité, aucune relation significative de cette variable avec le taux de cortisol urinaire n'a pu être mise en évidence par le test de corrélation de Spearman ($p = 0.057$).

3.5.3 Relation entre le taux de cortisol urinaire et le temps consacre a des comportements d'affiliation positive

La dernière section de ce chapitre étudie le lien éventuel entre le taux de cortisol urinaire des individus et le temps que ces derniers consacrent à des comportements d'affiliation positive. Il s'agit de vérifier si un animal consacrant plus de temps à ce type de comportement présente un niveau de stress plus bas que celui de congénères ne participant que peu à ces interactions. Afin de déterminer si l'une ou l'autre des catégories comportementales est plus en cause dans cette approche, les comportements de jeu, salutation et proximité ont été traités séparément.

L'hypothèse testée s'énonce comme suit :
H_0 : Il n'y a pas de relation entre le temps consacré par les individus à des comportements d'affiliation positive et le taux de cortisol urinaire de ces animaux.

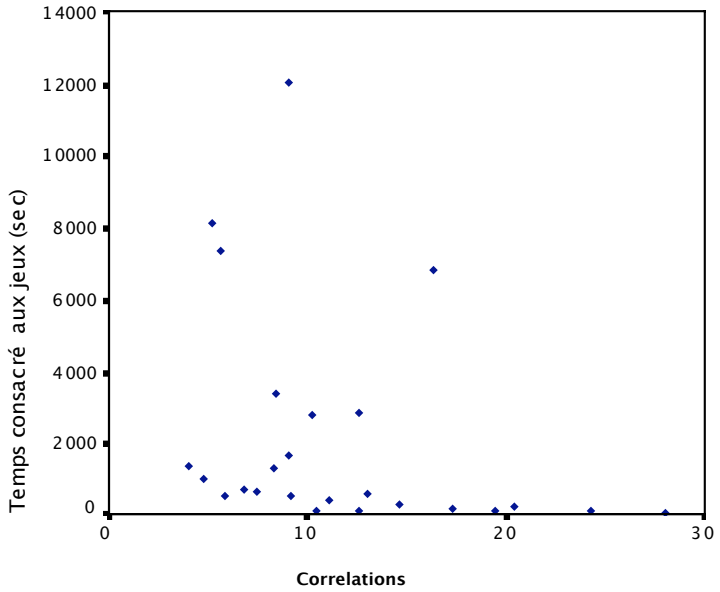
Le test de corrélation de Spearman appliqué au temps consacré par les individus étudiés à l'ensemble des comportements d'affiliation positive (« total ») et au taux de cortisol urinaire (rapport C:Cr) indique qu'il existe une corrélation négative modérée entre ces deux variables ($r_s = -0.532$), et que cette relation est significative ($p = 0.003$).

Selon ces résultats, les individus dont le niveau de cortisol est faible consacrent ainsi davantage de temps aux comportements d'affiliation positive que les membres plus stressés de la meute.

Dans les paragraphes qui suivent, le lien est recherché entre le taux de cortisol des individus et le temps que ces derniers consacrent aux comportements appartenant à chacune des catégories comportementales considérées indépendamment.

3.5.3.1 Les comportements de jeu

Le diagramme de dispersion ci-dessous (Fig. 35) représente le temps consacré aux comportements de jeu en fonction du taux de cortisol urinaire (rapport C:Cr). Le résultat du test de corrélation de Spearman est également figuré. Il indique qu'il existe une corrélation négative modérée entre les deux variables considérées ($r_s = -0.603$), et que cette relation est significative ($p = 0.001$).



			RAPPORT C:CR URINAIRE	TEMPS CONSACRE AUX JEUX
Spearman's rho	RAPPORT C:CR URINAIRE	Correlation Coefficient	1.000	-.603**
		Sig. (1-tailed)	.	.001
		N	25	25
	TEMPS CONSACRE AUX JEUX	Correlation Coefficient	-.603**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.001	.
		N	25	25

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 35 Diagramme de dispersion figurant le temps consacré aux comportements de jeu en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — et résultat du test de Spearman correspondant.

Une valeur extrême est mise en évidence par ce diagramme. Elle correspond à la donnée d'Ulysses, qui a consacré 12'001 secondes à des comportements de jeu, au cours du dernier hiver de notre recherche.

Le test de corrélation de Spearman étant un test de rangs, cette valeur extrême ne devrait pas modifier grandement le résultat de l'analyse statistique. Ce fait a été vérifié en répétant ce test de corrélation sans prendre en compte la donnée d'Ulysses.

Le coefficient de corrélation résultant de cette seconde analyse indique toujours une relation négative modérée entre les deux variables testées ($r_s = -0.616$), et cette corrélation est statistiquement significative ($p = 0.001$). Ci-dessous, un diagramme de dispersion illustre ce second cas de figure (Fig. 36).

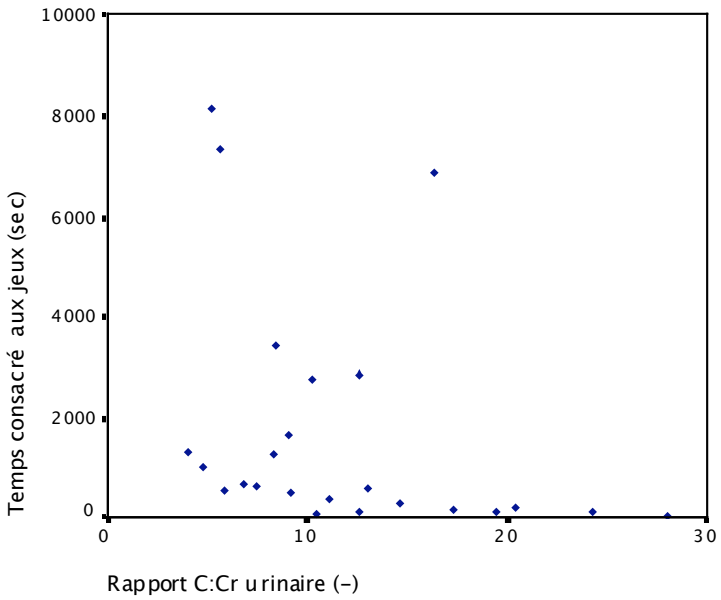
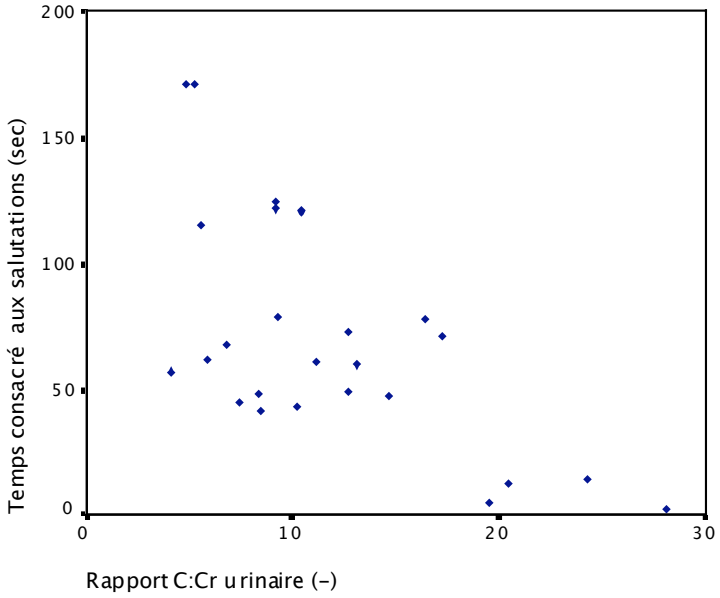


Fig. 36 Diagramme de dispersion figurant le temps consacré aux comportements de jeu en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] —, en excluant la valeur extrême d'Ulysses.

Ainsi, la donnée extrême d'Ulysses ne modifie que dans une moindre mesure le résultat de l'analyse. Ce dernier indique qu'un individu dont le taux de cortisol urinaire est faible participe plus longuement à des comportements de jeu qu'un animal stressé.

3.5.3.2 Les comportements de salutation

Le diagramme de dispersion ci-dessous (Fig. 37) illustre le temps consacré aux comportements de salutation en fonction du taux de cortisol urinaire. Le résultat du test de corrélation de Spearman est également représenté. Il indique qu'il existe une corrélation négative modérée entre ces deux variables (r_s = - *0.519*), et que cette relation est statistiquement significative (p = *0.004*).



Correlations

			RAPPORT C:CR URINAIRE	TEMPS CONSACRE AUX SALUTATIONS
Spearman's rho	RAPPORT C:CR URINAIRE	Correlation Coefficient	1.000	-.519**
		Sig. (1-tailed)	.	.004
		N	25	25
	TEMPS CONSACRE AUX SALUTATIONS	Correlation Coefficient	-.519**	1.000
		Sig. (1-tailed)	.004	.
		N	25	25

**. Correlation is significant at the .01 level (1-tailed).

Fig. 37 Diagramme de dispersion figurant le temps consacré aux comportements de salutation en fonction du taux de cortisol urinaire — rapport C:Cr [(nanomoles/L) / (micromoles/L)] — et résultat du test de Spearman correspondant.

Selon ces résultats, les membres de la meute dont le niveau de stress est bas consacrent plus de temps aux comportements de salutation que les individus plus stressés.

3.5.3.3 Les comportements de proximité

Pour un seuil de probabilité fixée à 0.01, le test de corrélation de Spearman n'indique aucune corrélation significative entre le temps consacré à des comportements de proximité et le taux de cortisol urinaire ($p = 0.048$). Le diagramme de dispersion figurant ces deux variables (non représenté) ne suggère l'existence d'aucune relation particulière entre elles.

4. DISCUSSION GENERALE

La nature novatrice de nos recherches s'inspire principalement de travaux antérieurs menés par les primatologues, ainsi que de rares observations dont il est fait mention concernant le loup. Les connaissances actuelles au sujet de ce grand carnivore font état de lacunes importantes dans le cadre des interactions d'affiliation positive. L'approche innovante adoptée dans la présente étude implique que seules de très rares comparaisons de nos résultats peuvent être faites avec des recherches antécédentes. Notamment, il apparaît nécessaire d'apprécier et d'interpréter de manière nouvelle certains types de comportements, comme cela a été discuté dans le cadre des interactions de salutation. Notre étude se propose d'apporter les bases nécessaires dans le domaine des comportements d'affiliation positive chez le loup, et d'ouvrir la voie à une plus grande considération de ces interactions dans les recherches futures. Les résultats et conclusions de notre travail indiquent l'importance qu'il convient d'accorder aux comportements d'affiliation positive, et se propose de pallier le manque d'information dont nous disposons encore à ce sujet. La présente recherche démontre que les individus consacrent une grande partie de leur temps à ce type de comportement, et que ces derniers constituent certainement une base très importante de la vie sociale du loup. Les résultats du présent travail soulignent également le lien que les comportements considérés ont avec le stress ressenti par les individus de la meute ; en effet, les interactions d'affiliation positive semblent influencer de manière non négligeable la santé des animaux, et sont un indicateur de la qualité des relations entretenues au sein du groupe.

Ces considérations peuvent être extrêmement importantes dans le cadre du maintien de représentants de l'espèce en captivité, de même qu'au cours de campagnes de réintroduction de cet animal à l'état sauvage. De ce fait, les résultats de notre recherche sont non seulement profitables à la communauté scientifique, mais également informatifs pour le grand public. Notre connaissance de la vie sociale du loup, divulguée à ces différents niveaux, se trouve ainsi enrichie par ces nouvelles données.

Le premier chapitre de cette partie du travail commente brièvement les conditions de vie des animaux étudiés en relation avec la pertinence des constats et conclusions auxquels notre recherche a mené. Le point 4.2 traite du choix de la catégorisation des comportements, tandis que la section 4.3 commente le résultat des analyses en fonction des individus, et les discute, lorsque cela est possible, en fonction des recherches antérieures. Au chapitre 4.4, les divers facteurs pouvant influencer le stress chez les membres d'une meute de loups sont abordés et commentés. Finalement, le point 4.5 est consacré aux perspectives de recherche, qui permettraient de compléter les résultats obtenus dans cette étude.

4.1 CONDITIONS DE VIE DES ANIMAUX CONSIDERES

Dans le contexte des débats remettant en question les résultats de travaux menés en captivité, il est à souligner que la présente recherche est basée sur des données obtenues dans un cadre exceptionnel. En effet, les conditions de vie des animaux étudiés étaient parmi les meilleures qui soient, pour ce qui est de recherches menées en captivité sur le loup. Ainsi, les grandes dimensions de l'enclos permettaient aux membres de la meute de satisfaire amplement leur besoin d'exercice physique. De plus, les 90% du terrain étant boisés, les

animaux pouvaient à tout moment se soustraire aux regards de l'Homme. Tous les individus considérés ont été élevés par la meute. Plusieurs terriers permettaient aux animaux subissant des attaques de groupe de se mettre à l'abri et de rester à l'écart des autres membres de la meute. Les interventions humaines étaient réduites au strict minimum, et les données hormonales ont été récoltées de manière non invasive.

Compte tenu de ces faits, les observations effectuées, de même que la méthode de récolte des échantillons qui a été employée dans le cadre de notre recherche, sont certainement parmi les moins invasives qui soient pour ce qui est d'une étude menée sur des représentants captifs de l'espèce. Ainsi, les circonstances dans lesquelles ce travail a été réalisé s'approchent au mieux des conditions de vie à l'état sauvage, et il est légitime de présumer qu'il en va de même pour les résultats obtenus.

4.2 Quantification des comportements d'affiliation positive

4.2.1 Principaux comportements d'affiliation positive

4.2.1.1 Les neufs comportements considérés

Les études antérieures concernant les manifestations d'affiliation positive chez le loup ont principalement été menées sur les comportements de jeu (Coscia 1993 ; Loeven 1994 ; Cipponeri et Verrell 2003), dont les interactions sociales sont typiquement « amicales » (Rosenberg 1990). Il convenait, dans le contexte de la présente recherche, d'évaluer l'importance de l'ensemble des interactions d'affiliation positive au sein d'une meute de loups, y compris les comportements de salutation, de proximité, de même que les jeux solitaires. En effet, ces comportements n'ont reçu que peu d'attention à ce jour, dans le cadre de travaux consacrés à l'éthologie du loup, et notre recherche s'est proposée de remédier à cette lacune dans la compréhension et la connaissance de la vie sociale de l'espèce.

Bien que le choix de neuf comportements, définis préalablement à la prise de données, se soit avéré trop détaillé pour les analyses statistiques employées, leur discrimination a mené à des constats intéressants. Ainsi, la distinction des différents types de comportements a montré que le temps consacré au jeu solitaire, de même que le nombre d'occurrences de ce type de manifestation, ont été quantitativement négligeables par rapport au comportement ludique présenté dans un contexte social. De manière similaire, le comportement de jeu social sans objet s'est produit beaucoup plus longuement et plus souvent que ce type d'interaction incluant l'emploi d'un objet. A l'inverse, dans le cas du jeu solitaire, le comportement ludique a été manifesté plus souvent et plus longuement avec l'emploi d'un objet.

La considération des neufs comportements distincts a également permis de définir des catégories supplémentaires, plus adaptées à la question posée, lors de l'analyse des données. Par exemple, une classification adéquate a ainsi pu être employée permettant l'étude des interactions de salutation et de proximité incluant ou non un contact corporel avec les congénères. Le choix des neuf comportements définis s'est aussi avéré utile dans la discrimination entre les comportements ludiques sociaux et solitaires, lorsque la question posée le nécessitait, tout comme de précédentes recherches sur les Canidés l'ont fait (Loeven 1994 ; Meyer & Weber 1996). Cependant, la distinction entre les comportements de jeu avec

et sans objet, utilisée au cours de notre étude tout comme dans le cadre de recherches antérieures (Coscia 1993 ; Loeven 1994), est apparue ici trop détaillée pour permettre des analyses statistiques, au vu d'un nombre de données trop faible concernant le comportement ludique présenté avec objet.

Certains travaux antécédents consacrés à l'étude et à la quantification de différents types de jeux se sont intéressés à des questions diverses, employant des catégories comportementales qui ne pouvaient être comparées avec la présente recherche. De plus, les conclusions des études antérieures dédiées au comportement ludique chez le loup ne sont que peu informatives pour ce qui est de notre recherche, puisqu'elles traitent de sujets comme l'ontogénie des comportements ludiques (Loeven 1994), les comportements de jeu aquatiques (Coscia 1993), ou encore l'étude comparative du jeu chez les Canidés (Fox 1975).

Le jeu social est le comportement d'affiliation positive ayant été le plus souvent étudié, mais seules de rares recherches ont tenu compte de la participation des individus adultes à ce type d'interaction (Lockwood 1976 ; Packard 1980). Les conclusions de ces quelques travaux indiquent que les individus diffèrent par leur participation aux comportements de jeu, ce que confirment les résultats de notre étude.

Au vus de ces considérations, nos résultats ne peuvent que difficilement être mis en rapport avec ceux de travaux antécédents, mais permettent cependant de répondre aux attentes de la recherche entreprise. La quantification précise des comportements de jeu, prenant en compte les jeunes individus aussi bien que les adultes, a permis d'apporter des informations essentielles dans notre connaissance de l'éthologie du loup.

A notre connaissance, les comportements de salutation dont il est fait mention dans les études menées sur le loup n'ont jamais fait l'objet d'une approche quantitative, de même qu'ils n'ont pas été considérés en tant que catégorie comportementale en soi. En effet, ce type d'interaction a surtout été décrit dans le cadre des cérémonies de salutations (Harrington et Asa 2003). De plus, comme cela est discuté au chapitre 1.2.2.3, une partie des comportements de salutation pris en compte dans notre recherche a probablement été considérée comme appartenant à la catégorie des comportements de soumission active dans la plupart des études précédentes. Il est ainsi impossible de comparer les résultats du présent travail avec ceux de recherches antérieures, pour ce qui est des interactions de salutation. Le peu de connaissance que nous avons de ce type de comportement est un manque indéniable dans la compréhension des interactions sociales au sein d'une meute de loups. Les résultats de notre travail indiquent, en effet, que les comportements de salutation se produisent de manière fréquente entre les représentants de l'espèce.

En ce qui concerne les interactions de salutation considérées dans notre recherche, il s'est avéré que ces comportements ont eu lieu plus souvent et plus longuement en incluant un contact physique avec un partenaire, même si la balance entre les interactions avec et sans contact est plutôt équilibrée.

De nombreux chercheurs ont mentionné la proximité des membres d'une meute de loups au repos (Zimen 1975 ; Bekoff 1995 ; Asa 1999 ; Mech 2001), et relevé les comportements de toilettage entre les individus ou fait état d'animaux léchant les blessures de leurs congénères (Packard 2003 ; Zimen 1975 ; Lockwood 1976). Cependant, les interactions de proximité décrites dans la présente étude n'ont, à notre connaissance, que rarement été quantifiées avec précision. Toutefois, les conclusions de travaux ayant adopté une telle approche indiquent que les membres d'une meute diffèrent par leur participation à ce type d'interaction (Lockwood 1976 ; Packard 1980), ce qui est également vérifié par les résultats de notre recherche.

Relevons encore que, comme pour ce qui est des comportements de salutation étudiés, les interactions de proximité pris en compte dans notre travail ont inclus des comportements qui

ont été considérés, dans le cadre de recherches antérieures, comme des interactions appartenant à d'autres catégories comportementales. Il n'est ainsi pas possible de comparer, de manière détaillée, nos résultats avec ceux qui ont été mis en évidence dans d'autres études. La faible attention qu'a reçue ce type d'interaction indique, une fois encore, les considérables lacunes dans nos connaissances actuelles de la vie sociale du loup. Dans notre travail, la quantification détaillée des comportements de proximité et les analyses subséquentes de ces données instaurent les fondements nécessaires à la compréhension de l'importance de ces interactions au sein d'une meute.

Les résultats de notre recherche indiquent que le nombre d'occurrences et le temps consacré à des interactions de proximité sans contact ont été plus importants que dans le cas où ces comportements s'accompagnent d'un contact corporel entre les individus.

Pour ce qui est du comportement de cérémonie de salutations, un nombre insuffisant de données a empêché le recours à l'analyse statistique dans le cadre de notre étude. Cependant, ce comportement typiquement « amical » (Murie 1944 ; Schenkel 1947) a été relevé à plusieurs reprises au cours des trois hivers de ce travail, et nos observations attestent du fait que les individus alpha sont les principaux destinataires des contacts corporels multiples échangés au cours de ces rassemblements, comme cela est mentionné dans la littérature (Harrington et Asa 2003).

En ce qui concerne la présente recherche, il apparaît ainsi que seuls les comportements de jeu ont été quelque peu trop détaillés pour les fins de l'étude. En effet, notre travail n'aurait pas nécessité de distinguer les comportements de jeu avec et sans objet. Relevons toutefois que, dans la majorité des cas, chacune des catégories comportementales d'affiliation positive (jeu, salutation, proximité) est largement représentée par un seul type principal d'interaction.

La comparaison avec des études antérieures est compliquée par le choix des variables considérées dans chaque recherche. Elle l'est également par la définition des interactions prises en compte dans les travaux concernés, et par le choix du thème de l'étude (Bekoff 1979). L'éthogramme employé dans notre recherche a été constitué sur la base du sujet traité, et en fonction des questions auxquelles cette étude tentait de répondre (Bekoff 1979). Ainsi, bien que les comportements définis se soient avérés adaptés dans le cadre de notre travail, ils ne permettent que peu de comparaisons avec les recherches antécédentes.

4.2.1.2 Les trois catégories comportementales principales et le choix de la grandeur étudiée

La distinction entre les trois catégories comportementales, soit les comportements de jeu, de salutation et de proximité, s'est avérée appropriée à la présente étude. En effet, alors que plusieurs tests statistiques effectués sur l'ensemble des données comportementales (« total ») n'ont souvent révélés aucune différence significative, les analyses détaillées selon les différentes catégories ont fréquemment mené à des résultats intéressants. Cette remarque s'applique également aux informations mises en évidence par les matrices sociométriques.

Les analyses appliquées aussi bien au nombre d'occurrences des comportements qu'au temps consacré à ces derniers ont conduit à plusieurs résultats intéressants, comme cela est détaillé ci-dessous. A notre connaissance, aucune étude menée sur le loup n'a comparé ces deux approches pour une même série de données.

Si de nombreuses recherches se sont intéressées aux comportements de jeu, les interactions de proximité ont reçu bien moins d'attention de la part des éthologues, dans le cadre des travaux réalisés sur le loup. Notre recherche indique pourtant que si les comportements ludiques représentent la majorité des comportements d'affiliation positive, les interactions de proximité sont celles qui ont eu lieu le plus longuement. Ainsi, les comportements de proximité ont certainement une très grande importance dans la vie sociale du loup, et devraient être plus souvent considérés dans les études consacrées aux interactions sociales chez cette espèce.

Pour ce qui est des comportements de salutation, les comparaisons effectuées montrent qu'ils sont surtout importants par le nombre de leurs occurrences, qui atteint plus du tiers de celui des comportements de jeu. Les interactions de salutation semblent ainsi également contribuer de manière non négligeable aux relations entre les membres d'une meute de loups, et il paraît essentiel de considérer ces comportements dans les recherches futures menées sur la vie sociale de l'espèce.

En conclusion, les deux grandeurs étudiées dans ce travail, soit le nombre d'occurrences et le temps consacré aux différents comportements, sont toutes deux informatives. En effet, bien que les analyses statistiques selon ces deux approches aient mené à des résultats comparables, les caractéristiques temporelles de chacun des comportements considérés semblent déterminantes dans le choix de la grandeur à employer pour son étude. Ainsi, si l'analyse du temps consacré aux comportements de proximité apparaît comme étant la plus adaptée à cette variable, elle ne l'est pas dans le cas des comportements de salutation, pour lesquels le nombre d'occasions au cours desquelles les individus interagissent par ce moyen semble être la manière la plus appropriée de considérer cette variable. En ce qui concerne les comportements de jeu, les deux grandeurs testées s'avèrent adaptées à son étude.

4.2.2 Variations des comportements d'affiliation positive au cours du temps

Dans le cadre de la comparaison entre les trois hivers de l'étude, l'analyse des comportements ludiques indique que le nombre d'occurrences de ce type de comportement est plus important au cours du troisième hiver que pendant le premier, alors qu'aucune différence significative n'existe entre les deuxième et troisième périodes hivernales. Ces résultats sont surprenants. En effet, nous aurions pu nous attendre à ce que les comportements de jeu se produisent significativement plus souvent au cours du premier et du dernier hiver, durant lesquels un ou plusieurs louvarts étaient présents dans la meute. Au cours du deuxième hiver, en effet, le groupe ne comptait aucun juvénile. Dans ce contexte, il est également étonnant de constater que le troisième hiver diffère statistiquement du premier. Ces résultats pourraient être expliqués par l'influence importante d'un seul individu sur l'ensemble de la meute. Dans le cas qui nous intéresse, Ulysses était l'unique louvart de la troisième période hivernale, mais il était de nature particulièrement joueuse, incitant souvent les adultes du groupe à prendre part à ses comportements ludiques.

Aucune différence significative entre les trois hivers n'a été démontrée dans le cas des comportements de salutation.

A l'inverse des comportements de jeu, les interactions de proximité ont été présentés moins longuement et moins souvent pendant le dernier hiver qu'au cours des deux premiers. Plusieurs explications peuvent être données à ce résultat, incluant la personnalité particulièrement agressive d'un individu de la meute et le stress global du groupe. Ces diverses influences sont abordées dans les chapitres ultérieurs.

Les proportions de comportements avec et sans contact au cours des trois hivers étudiés ne diffèrent pas significativement.

La comparaison des mois étudiés n'a révélé aucune différence concernant les comportements de jeu.

Pour ce qui est des interactions de salutation, le temps consacré à ces comportements a été plus important au cours du mois de mars que durant les mois de décembre, janvier et février, et le nombre d'occurrences de ce type d'interaction a été plus grand au cours du mois de mars que durant tout autre mois considéré.

Les analyses statistiques concernant les comportements de proximité ont révélé que le temps consacré à ces interactions, de même que le nombre d'occasions au cours desquelles les membres de la meute ont présenté ce type de comportement, ont été plus importants au cours du mois de mars que durant tous les autres mois étudiés. De plus, ces comportements ont eu lieu plus longuement et plus souvent au cours du mois de février que pendant celui de décembre.

Durant le mois de mars, les comportements de salutation et de proximité impliquant un contact physique entre les individus ont été significativement moins fréquents que pendant tous les autres mois considérés.

Du point de vue comportemental, le nombre d'occurrences des interactions de salutation et de proximité, de même que le temps consacré à ces types de comportements, sont étonnamment importants au cours du mois de mars. Ces interactions semblent ainsi moins liées à la période de reproduction en soi qu'à la fin de cette dernière.

Relevons encore que les résultats obtenus dans la présente recherche n'indiquent pas de pic important de la fréquence des comportements de jeu pendant le mois de mars, comme cela a été signalé par Zimen (1975) dans son étude menée sur une meute de loups captifs. Toutefois, nos résultats révèlent, au mois de mars, une hausse du nombre d'occurrences des interactions appartenant aux deux autres catégories comportementales d'affiliation positive, aussi bien que du temps leur étant consacré, et ce en accord avec les données de Zimen (1975).

La chute de la proportion des contacts physiques au cours du mois de mars peut trouver une explication dans les conditions climatiques. En effet, le temps passé par les individus en contact corporel avec un ou plusieurs membres de la meute est significativement plus important pendant les mois les plus froids, soit de novembre à février, qu'au cours du mois de mars. Mentionnons encore que nos résultats soutiennent aussi, au moins en partie, les observations de Zimen (1975), selon lesquelles la fréquence des interactions impliquant un contact physique entre les membres d'une meute est plus élevée durant la période de reproduction. Cependant, une meilleure évaluation de chacune de ces hypothèses nécessiterait de disposer de données comportementales couvrant l'ensemble de l'année, ce qui n'est pas le cas dans notre étude.

Les informations révélées par la présente recherche tendent à indiquer que les interactions agonistiques et tensions diverses engendrées par la période de reproduction (e.g. l'accès à un partenaire sexuel, les conflits hiérarchiques, etc.) limitent ou annulent l'expression d'une partie des comportements d'affiliation positive. Selon cette interprétation de nos résultats, la brusque hausse, au cours du mois de mars, du nombre d'occurrences des interactions de salutation et de proximité, ainsi que du temps consacré à ces comportements, représenterait un retour à la normale après la période de reproduction. Les interactions d'affiliation positive seraient ainsi particulièrement peu nombreuses, et de courte durée, durant les mois de décembre à février. Toutefois, il est également possible que les comportements d'affiliation positive soient favorisés au terme de la période de reproduction, de manière à resserrer les liens sociaux entre les membres de la meute après une phase de tensions multiples. Dans ce

contexte, il serait important de mener les futures recherches traitant des comportements d'affiliation positive au cours de l'ensemble de l'année, de manière à préciser l'interprétation de ces premiers résultats.

Relevons encore que, malgré les différences que la présente recherche a démontré entre les approches considérant le nombre d'occurrences des comportements et le temps leur étant consacré, les résultats des analyses appliquées à ces deux grandeurs sont très similaires.

4.3 LES INDIVIDUS ET LES COMPORTEMENTS D'AFFILIATION POSITIVE

De nombreux auteurs ont relevé le grand nombre d'interactions d'affiliation positive se produisant au sein d'une meute de loups (Zimen 1975 ; Mech 1970, 1999 ; Packard 2003), ce que vérifient également nos observations. Dans le cadre de notre étude, la quantification des comportements d'affiliation positive a permis de déterminer que chaque individu manifeste ce type de comportement à six reprises par heure en moyenne, lui consacrant un peu plus de 5% de son temps, soit trois minutes par heure. Les interactions agonistiques, ritualisées ou non, ayant eu lieu au sein de la meute durant les trois hivers considérés ont été quantifiées dans l'étude de Gadbois (2002), qui a analysé les mêmes prises de vue que celles qui ont été employées dans le cadre de la présente recherche. La comparaison de nos résultats avec ceux de Gadbois (2002) a permis de déterminer que les comportements d'affiliation positive étaient 2.8 fois plus fréquents que les interactions agonistiques, au sein de la meute étudiée. Ce constat est d'autant plus remarquable que les mois considérés dans notre recherche couvrent la période de reproduction, qui est d'ordinaire plus tendue en termes de relations sociales que le reste de l'année, et par conséquent plus riche en comportements agonistiques. La prévalence des interactions « amicales » sur les comportements agonistiques a déjà été relevée dans le cadre de recherches menées sur des meutes de loups évoluant à l'état sauvage (Murie 1944 ; Haber 1977[38] ; Mech 1988[38]).

La discussion des résultats présentée dans ce chapitre ne peut se référer qu'à un nombre restreint de recherches antérieures, puisque ces dernières n'ont quantitativement considéré les comportements étudiés que très rarement, et partiellement.

Dans cette section, les individus n'ont pas été comparés selon leur sexe, et ce pour deux raisons principales. La première d'entre elles est que les femelles étudiées sont deux fois moins nombreuses que les mâles. La seconde est que ces louves étaient les deux représentantes extrêmes de leur hiérarchie (alpha et oméga) et une juvénile, devenant, au cours du temps, une subordonnée. Mentionnons encore que la personnalité de cette dernière était, qui plus est, très particulière.

Il est à relever que, dans le cadre de la comparaison des individus, les approches considérant le nombre d'occurrences et le temps consacré aux différents comportements d'affiliation positive mènent à des résultats très similaires.

[38] Cité dans Packard (2003).

4.3.1 L'influence du rang hiérarchique

La considération des résultats en fonction du rang hiérarchique occupé par les individus indique de très nettes différences comportementales entre les individus alpha, bêta et oméga.

Le membre de la meute se distinguant le plus nettement des autres est, sans conteste, Xyla. En effet, la femelle oméga n'interagit que très rarement avec ses congénères. Elle est l'individu participant le moins souvent à chacune des comportements d'affiliation positive, et consacrant le moins de temps à ces derniers. Elle se distingue significativement, en ces points, de tous les autres animaux étudiés, dans la plupart des comparaisons effectuées. Xyla n'est l'initiatrice que d'un nombre extrêmement faible de ces différents types de comportements (jeu : n = 5 ; salutation : n = 3 ; proximité : n = 2), et n'en est que très rarement la destinatrice (jeu : n = 4 ; salutation : n = 5 ; proximité : n = 1). Le statut social de la louve oméga peut aisément expliquer ces résultats. Chez le loup, en effet, les individus oméga sont en général moins engagés dans des interactions sociales avec leurs congénères que les autres membres de la meute. Cependant, dans le cas de la hiérarchie des mâles, l'individu oméga a été différent au cours de chacun des hivers considérés (voir Tab. 1), ce qui empêche la comparaison des résultats de Xyla avec ceux d'un autre membre du groupe. Ainsi, nous ne pouvons que supposer que le nombre et la durée très faibles des interactions d'affiliation positive de Xyla soient en relation avec son statut d'individu oméga. Toutefois, d'autres interprétations sont également possibles. Ainsi, la femelle oméga peut aussi être considérée comme une émigrante potentielle. En effet, Packard (1980) a décrit ce type d'individu comme étant un animal n'entretenant que de très faibles liens sociaux avec les autres membres de la meute, ce qui correspond à nos observations concernant Xyla. Les résultats de cette dernière sont caractéristiques d'individus « périphériques » ou potentiellement « solitaires », selon Lockwood (1976), pouvant être présents à tous les niveaux de la hiérarchie. Ces diverses interprétations ne sont pas mutuellement exclusives, et chacune d'entre elles peut expliquer, du moins en partie, les résultats de Xyla.

Pour ce qui est des comportements de jeu, la femelle oméga n'est pas le seul individu se distinguant des autres. En effet, les résultats de Voochko, le mâle bêta, sont comparables à ceux de Xyla. Ces deux animaux participent ainsi significativement moins souvent et moins longuement aux comportements ludiques que tout autre individu étudié de la meute. Dans le cas de Voochko, l'instabilité de son statut social, sans cesse brigué par Homer, le mâle gamma, peut être en partie responsable de cette faible participation (Zimen 1975). Effectivement, Voochko consacrait beaucoup de temps à imposer son rang hiérarchique à Homer et à empêcher ce rival direct de prendre part aux interactions de jeu, plutôt que d'y participer lui-même. Voochko agissait ainsi de manière à supprimer les interactions d'affiliation positive de ses subordonnés, et plus particulièrement celles du mâle gamma (obs. pers.). Ce comportement de suppression a déjà été relevé, chez le loup, par divers observateurs (Zimen 1975 ; Gadbois, comm. pers.).

La très faible participation de la femelle oméga et du mâle bêta aux interactions ludiques pourrait donc, en partie, être expliquée par le rang hiérarchique de ces individus, qui les soumet tous deux à des tensions particulières.

Le résultat du test de corrélation de Spearman, appliqué à la hiérarchie des mâles, indique que les animaux dominants participent moins souvent à des comportements de jeu que les subordonnés. Il est possible que les luttes pour l'accès à un partenaire sexuel ou à un rang hiérarchique, plus nombreuses entre les dominants, annulent les comportements d'affiliation

positive entre les individus concernés (Zimen 1975). De même, les relations conflictuelles entre les mâles bêta et gamma peuvent expliquer la faible participation des dominants de cette hiérarchie. En effet, le diagramme de dispersion figurant le nombre de participation aux interactions de jeu en fonction du rang hiérarchique indique que ce sont les mâles de rang intermédiaire (bêta et gamma) qui sont situés au minimum de la relation liant ces deux variables, et qui prennent ainsi le moins souvent part aux interactions ludiques. Remarquons que ce test de corrélation, appliqué à la hiérarchie des femelles, n'aurait certainement pas mené à un résultat similaire, au vue de la très faible participation de Xyla, la femelle oméga. Aucune corrélation n'a été trouvée entre le nombre d'occasions au cours desquelles les mâles de la meute sont les récepteurs d'un comportement de jeu social et le rang hiérarchique de ces individus.

Ainsi, le fait qu'un individu ne prenne que rarement part à des comportements ludiques est probablement lié à de multiples causes, incluant l'instabilité de la hiérarchie et la suppression des interactions sociales de la part des dominants.

Mentionnons encore que l'analyse des données relatives aux comportements de jeu social indique que les individus alpha, Galen et Pawnee, sont les membres de la meute dont les proportions d'interactions ludiques avec plusieurs partenaires sont les plus élevées. Toutefois, ces deux animaux ne se distinguent significativement, en ce point, que d'un nombre très faible de leurs congénères. La participation de plus d'un individu à la majorité des interactions de jeu des dominants principaux peut être partiellement expliquée par l'attitude « tolérante » de ces derniers à l'égard de leurs subordonnés (Zimen 1975). Ces observations illustrent également le fait que le statut social de la paire alpha n'était pas remis en cause par les autres membres de la meute (Zimen 1975).

Pour ce qui est des comportements de salutation, Ulysses, Jasper et Galen sont les individus participant le plus souvent et le plus longuement à des interactions de ce type. Cependant, ces individus ne sont, de ce point de vue, significativement différents que de trois ou quatre autres membres de la meute, selon la comparaison considérée. La présence des deux plus jeunes mâles, Ulysses et Jasper, au sein de ce trio pourrait être principalement due à leur âge. Ces deux animaux initient un très grand nombre d'interactions de salutation. En ce qui concerne le mâle alpha, Galen, il est le principal destinataire de ce type de comportement, initié par chacun des membres étudiés de la meute excepté Xyla, d'où sa grande participation à ces interactions. Dans le cas de la louve oméga, cependant, le nombre très faible de données la concernant ne permet pas de la comparer équitablement avec les autres individus. Le test de corrélation de Spearman, appliqué à la hiérarchie des mâles, indique que les animaux dominants sont plus souvent récepteurs d'un comportement de salutation que les subordonnés, mais la relation entre ces variables n'est que moyennement forte.

Galen est l'individu récepteur du plus grand nombre de comportements de salutation, et le statut de mâle dominant pourrait expliquer cette attention particulière de la part des autres membres de la meute. De ce fait, il n'est pas surprenant que Pawnee, la femelle alpha, occupe la seconde place quant au nombre de comportements de salutation dont elle est la destinatrice. Au sein de la meute étudiée, les deux individus alpha sont ainsi les récepteurs de la majorité des comportements de salutation, conformément aux résultats de recherches antérieures (Mech 1970 ; Harrington et Asa 2003), et sont les animaux initiant la part la plus faible des interactions de salutation dans lesquelles ils sont impliqués. En ce dernier point, ils diffèrent significativement de la plupart de leurs congénères.

Voochko et Homer, respectivement les mâles bêta et gamma, font partie des individus initiant la majorité des comportements de salutation auxquels ils prennent part ; ils partagent cette particularité avec les trois plus jeunes membres de la meute. Il est possible que l'instabilité du rang social de Voochko et Homer au sein de la hiérarchie des mâles puisse, en

partie, expliquer ces résultats. En effet, il est envisageable que ces deux animaux s'assurent du soutien des individus alpha par le biais de comportements de salutation répétés à leur égard (Voochko et Homer destinent plus de la moitié des interactions de salutation qu'ils initient aux deux dominants principaux). Pour ce qui est des louvarts, l'interprétation de leur résultat dans cette analyse est discutée au chapitre suivant.

Le test de corrélation de Spearman n'a montré aucune corrélation entre le rang hiérarchique des mâles et le nombre d'occasions au cours desquelles les individus participent à des comportements de salutation.

Les comportements de proximité semblent être principalement présentés par les individus dominants. En effet, le trio constitué de la paire alpha (Pawnee et Galen) et du mâle bêta (Voochko) consacre plus de temps et prend plus souvent part à ce type d'interaction que tout autre membre étudié de la meute. Ces résultats nous indiquent ainsi que le comportement de proximité voit surtout la participation des animaux les plus impliqués dans les interactions sexuelles, du moins au cours de la période hivernale. Ce constat appuie les remarques d'Asa (1999) qui relève que les individus alpha se distinguent des autres membres de la meute par une plus grande proximité. Dans le cas de la présente étude, le mâle de second rang, dont la proximité est tolérée par le loup alpha, complète cependant le duo constitué par les deux dominants principaux.

La lecture de la matrice sociométrique des interactions de proximité indique que Pawnee est la destinatrice principale des mâles du groupe. Il est également intéressant à relever que les mâles de la meute ne choisissant pas Pawnee comme réceptrice principale de ce type d'interaction l'initient majoritairement envers la femelle bêta, Tess. Celle-ci est aussi le partenaire de second choix de deux autres mâles.

Les récepteurs principaux des interactions de proximité sont essentiellement Pawnee, suivie de Galen, Voochko et Tess, et les initiateurs de la majorité de ces comportements sont très nettement Galen et Voochko, suivis de Pawnee. Les deux mâles initient ce type de comportement dans le cas de plus de 65% des interactions auxquelles ils participent, tandis que ce pourcentage n'est que de 30 en ce qui concerne Pawnee.

Le couple alpha constitue l'unique paire d'individus se choisissant mutuellement comme récepteur principal, pour ce qui est des comportements de proximité.

Ainsi, nos résultats indiquent que les comportements de proximité impliquent essentiellement la participation des individus alpha et bêta des deux hiérarchies de dominance au sein de la meute. Ce constat est vérifié, dans le cas des mâles, par une corrélation significative entre le statut social et le nombre de participations à des interactions de proximité. Ainsi, les mâles dominants prennent plus souvent part à ce type de comportement que les membres subordonnés de la meute, et la relation entre ces deux variables est forte. Le test de corrélation de Spearman appliqué aux données concernant le rang hiérarchique des mâles et le nombre d'occasions au cours desquelles les individus sont les récepteurs de comportements de proximité indique également que ces deux variables sont fortement liées ; les mâles dominants sont ainsi plus souvent les destinataires de ce type d'interaction que les subordonnés. Ce test de corrélation appliqué aux autres catégories comportementales n'a révélé aucune relation aussi nette entre le nombre de réceptions d'interactions d'affiliation positive et le statut social.

L'étude de la matrice sociométrique des comportements de proximité conforte ces résultats. En effet, le classement des individus selon le nombre d'interactions de proximité dont ils sont les destinataires est très proche de l'ordre de ces animaux au sein de leur hiérarchie de dominance, les individus de rang élevé étant les récepteurs du plus grand

nombre de comportements de ce type[39]. Ce constat n'est pas vérifié dans le cas des interactions de jeu ou de salutation.

Il apparaît ainsi, d'après l'ensemble des résultats dont nous disposons, que les interactions de proximité sont les comportements d'affiliation positive qui sont les plus en relation avec le statut social des individus au sein de la meute considérée.

Le résultat du test de corrélation de Spearman, appliqué à la hiérarchie des mâles, indique que les dominants refusent une part plus importante des interactions d'affiliation positive qui leur sont destinées que ne le font les subordonnés. Ce constat semble aisément compréhensible. En effet, les individus occupant un rang élevé dans leur hiérarchie n'ont pas à investir activement dans la qualité de leurs relations avec leurs subordonnés, et peuvent ainsi « se permettre » plus aisément de refuser les comportements d'affiliation positive auxquels ils ne souhaitent pas prendre part.

L'examen des matrices sociométriques apporte encore quelques informations complémentaires. La considération globale des interactions d'affiliation positive au cours de chacun des trois hivers étudiés indique que les individus alpha sont les destinataires de la plus grande partie de ces comportements au cours des deux premières périodes hivernales. Galen est le destinataire favori ou le second choix de la majorité des membres considérés de la meute, et ce au cours des trois hivers consécutifs. Cette remarque est également valable pour Pawnee dans le cas des deux premières périodes hivernales. Les interactions d'Ulysses, principalement, perturbent quelque peu ces résultats pour ce qui est du troisième hiver étudié. Ces observations sont probablement le reflet de l'attitude « tolérante » des individus alpha vis-à-vis de leurs subordonnés, et peuvent indiquer que le statut social des deux dominants principaux était globalement bien accepté par les autres membres de la meute (Zimen 1975).

4.3.2 L'influence de l'age

Les jeunes individus se sont distingués de tous les autres animaux considérés par diverses caractéristiques comportementales. En particulier, Ulysses, le louvart du dernier hiver de l'étude, se différenciait plus spécifiquement des autres membres de la meute. En effet, il est l'individu ayant le plus souvent et le plus longuement participé à des comportements ludiques, différant statistiquement, de ce point de vue, de tous les autres animaux considérés, à l'exception de Jasper. Ulysses est le membre de la meute qui a initié la plus grande proportion des comportements de jeu auxquels il a participé, soit dans le cas de 70% de ces interactions. En ce point, il est significativement différent de tous les autres individus dont le nombre de données est suffisant pour permettre une comparaison statistique. La très importante participation d'Ulysses aux interactions ludiques s'explique aisément par le fait qu'il était un juvénile pendant l'année au cours de laquelle les données le concernant ont été récoltées. En effet, bien que les adultes prennent également part aux comportements de jeu chez les Carnivores (Immelman 1990), ces interactions sont plus souvent le fait des jeunes animaux, chez le loup. Ainsi, il n'est pas étonnant que les résultats de Devil Child et de Jasper, les deux louvarts du premier hiver, indiquent que ces individus participent aussi significativement plus souvent et plus longuement aux comportements ludiques que les autres membres de la meute, à l'exception d'Ulysses. En effet, les données récoltées au cours de la première période

[39] Remarquons, à ce sujet, que les nombres très faibles d'interactions de Celtie, Fiona et Xyla peuvent être considérés comme équivalents.

hivernale du présent travail influencent certainement de manière non négligeable le résultat global de ces individus. Relevons encore que les trois plus jeunes membres de la meute sont également les initiateurs de la majorité des interactions de jeu, ce qui est une caractéristique peu surprenante dans le cas de louvarts, comme cela est commenté ci-dessus.

Il est intéressant à relever que dans plus de 70% des cas les interactions de jeu social auxquelles Ulysses a pris part ne faisaient intervenir qu'un seul partenaire. Le louvart du dernier hiver présente ainsi la plus faible proportion de comportements de jeu avec plusieurs individus. Ce résultat est statistiquement différent de celui de la majorité des autres animaux étudiés. Le fait que, chez le loup, les interactions ludiques d'un juvénile soient généralement plus fréquentes que celles d'individus adultes peut contribuer à ce résultat. Ainsi, les comportements de jeu d'Ulysses recevaient moins d'attention que les interactions qui voyaient la participation d'autres membres de la meute, en particulier celle des deux individus alpha. La très grande proportion de comportements ludiques d'Ulysses avec un seul partenaire pourrait aussi être expliquée, dans une certaine mesure, par le comportement de suppression de la part de Devil Child à l'égard des femelles subordonnées. En effet, principalement au cours du dernier hiver, il est apparu que les interactions de jeu social ne faisant pas intervenir les individus alpha se voyaient fréquemment interrompues par la jeune louve, qui empêchait les femelles subordonnées de participer à ces comportements. Dans le cas d'interactions ludiques ne faisant intervenir que deux individus, elles étaient moins souvent remarquées par Devil Child, et se produisaient fréquemment en l'absence de la majorité du groupe.

En ce qui concerne les comportements de salutations, Ulysses, Jasper et Devil Child se distinguent à nouveau des autres animaux considérés. Les trois plus jeunes membres de la meute ont initié la majorité des interactions de salutation auxquels ils ont participé, bien qu'ils ne diffèrent statistiquement, de ce point de vue, que d'un faible nombre d'autres individus. Ulysses et Jasper sont les membres de la meute ayant le plus souvent et le plus longuement pris part aux interactions de salutation, même s'ils ne diffèrent significativement, en ce point, que de trois à cinq autres animaux, selon la comparaison considérée.

La lecture de la matrice sociométrique des comportements de salutation indique que Jasper et Devil Child sont les individus initiant le plus grand nombre d'interactions de salutation. Compte tenu du fait que les données d'Ulysses ne correspondent qu'à un seul hiver d'observation, il fait également partie des individus initiant particulièrement beaucoup d'interactions de ce type.

Ainsi, les comportements de jeu et de salutation semblent être principalement le fait des plus jeunes membres de la meute. Ce constat révèle l'importance de la présence de juvéniles au sein d'une meute de loups. En effet, il est possible que les louvarts aient une influence significative sur la quantité et la qualité des interactions d'affiliation positive entre les membres du groupe, et ainsi sur les relations globales qu'entretiennent les individus.

Pour ce qui est des comportements de proximité, il est intéressant à remarquer que les trois plus jeunes membres de la meute choisissent la femelle bêta, Tess, comme réceptrice principale des interactions qu'ils initient. Ce choix est difficile à interpréter et ne semble explicable que par la personnalité calme et joueuse de Tess, qui entretenait ainsi probablement une relation assez forte avec les jeunes individus.

4.3.3 L'influence de la personnalite

Les observations et résultats de la présente recherche indiquent que la personnalité du loup est polymorphique, comme cela est relevé dans l'étude comparative de Fox (1975). En effet, la personnalité des individus considérés dans notre travail est très hétérogène, certains d'entre eux se distinguant plus particulièrement de ce point de vue. Notre recherche confirme ainsi les observations d'études antérieures (Rabb et al. 1967 ; Mech 1970 ; Sullivan 1978) selon lesquelles les représentants de l'espèce diffèrent grandement par leur personnalité. En ce qui concerne le présent travail, la perduration de certaines caractéristiques comportementales individuelles nous conforte dans l'emploi du terme de « personnalité » ou de « tempérament » appliqué aux membres de la meute. Ces termes ont déjà été employés dans le cadre de nombreuses recherches antécédentes menées sur le loup (Fentress 1967 ; Woolpy et Ginsgurg 1967 ; Mech 1970 ; Fox 1972, 1975 ; Ginsburg 1987 ; MacDonald 1987 ; Gadbois 2002 ; Harrington et Asa 2003).

Pour ce qui est de notre étude, la distinction entre le tempérament et le caractère d'un individu étant difficile à faire (voir 1.1.3), le terme global de personnalité a été employé pour discuter les différences individuelles quant aux comportements d'affiliation positive. Rappelons encore que notre travail ne peut que partiellement comparer la personnalité des différents animaux étudiés, puisque les interactions agonistiques n'ont pas été considérées lors de la prise de données. Dès lors, il ne nous a pas été possible d'établir un profil comportemental pour chacun des individus, comme cela a été fait dans le cadre de travaux antérieurs (Packard 1980 ; MacDonald 1987). Toutefois, nous pouvons relever quelques caractéristiques comportementales individuelles, au regard des observations réalisées au cours de notre étude et des résultats des analyses statistiques relatives aux comportements d'affiliation positive. En effet, l'importance de ces derniers dans la comparaison des personnalités individuelles a été relevée par de nombreux chercheurs (Fox 1972 ; Bekoff et al. 1975 ; Colmenares Gil 1979[40] ; Lockwood 1979 ; Packard 1980 ; van Hooff et Wensing 1987 ; Derix 1994).

Parmis les membres considérés de la meute, certains individus avaient une personnalité plus joueuse que d'autres. C'est le cas de Jasper, par exemple. Effectivement, bien qu'il ait presque atteint l'âge de trois ans au cours du dernier hiver du présent travail, Jasper était le partenaire de jeu favori d'Ulysses. En ce qui concerne ce dernier, les résultats sont difficilement interprétables en termes de personnalité, puisqu'il n'était encore qu'un juvénile durant la période hivernale pendant laquelle les données comportementales le concernant ont été récoltées. Il est ainsi fort probable que sa personnalité n'ait encore été que peu développée. Relevons toutefois que, malgré son unique hiver de présence, il est l'individu ayant initié le plus grand nombre d'interactions de jeu.

Homer, le mâle gamma, avait une personnalité plus joueuse que Voochko, bien que ce dernier ne lui ait que peu laissé l'occasion de prendre part aux interactions ludiques. Le mâle bêta était, sans aucun doute, l'individu le moins joueur. La personnalité de Voochko pourrait ainsi, en partie, expliquer sa très faible participation aux interactions ludiques.

Parmi les membres non étudiés de la meute, Winston ainsi que, dans une moindre mesure, Tess, étaient de nature très joueuse, et participaient souvent aux comportements ludiques avec les jeunes individus.

[40] Cité dans Packard (2003).

En ce qui concerne la personnalité des membres de la meute, une comparaison intéressante peut être faite entre Jasper et Devil Child. Ces deux animaux, de la même portée, ont fréquemment participé ensemble à des interactions de jeu au cours de la première période hivernale étudiée, alors qu'ils étaient encore des louvarts. Cependant, au fil des ans, alors que leur personnalité respective se développait, ils se choisissaient de moins en moins souvent comme destinataire principal de leurs interactions d'affiliation positive. Ainsi, alors que Jasper est resté très joueur et plutôt « tolérant », sa sœur est rapidement devenue un des membres les plus belliqueux de la meute, agressant souvent, et sans raison apparente, les individus subordonnés (Gadbois 2002 ; obs. pers.). De manière surprenante, Devil Child destinait ses comportements agonistiques aussi bien aux mâles qu'aux femelles. En effet, les interactions agressives sont en général très rares, chez le loup, entre les animaux de sexes opposés, hormis les altercations initiées par la femelle reproductrice suite aux avances sexuelles répétées du mâle, au cours de la période de reproduction. De plus, les individus de moins de trois ans n'initient, en général, que peu d'interactions agonistiques (Packard 1980). Ce fait n'a pas été vérifié dans le cas de Devil Child, qui a commencé à s'affirmer dès le deuxième hiver étudié, alors qu'elle n'avait pas encore deux ans. La jeune louve s'est élevée au troisième rang de sa hiérarchie en l'espace de deux ans, par le biais d'interactions agonistiques de plus en plus fréquentes. Ainsi, Devil Child a développé une personnalité très agressive, qui a certainement affecté l'ensemble des membres de la meute. Fort de ces considérations, il est surprenant de constater que la jeune louve est la destinatrice favorite des comportements de jeu de la majorité des mâles du groupe. Toutefois, les résultats indiquant ce choix de Devil Child par les mâles pourraient être principalement le fait des données récoltées pendant les deux premiers hivers de notre étude, et plus particulièrement durant le premier. Au cours de la première période hivernale, en effet, la personnalité agressive de la jeune louve n'était encore pas développée, et elle était l'une des principales initiatrices des interactions ludiques. Globalement considérées, les données indiquent cependant que Jasper initie statistiquement plus souvent les interactions de jeu auxquelles il prend part que sa sœur. L'ensemble de ces informations illustre le développement « divergeant » de la personnalité de ces deux individus.

Pour ce qui est de Xyla, il convient de relever que sa personnalité n'était pas particulièrement peu sociable, mais qu'elle semblait éviter le contact avec ses congénères par peur de « répressions » de la part des individus dominants. Elle correspondait ainsi à la description donnée par Mech (1970) de membres subordonnés d'une meute de loups qui, particulièrement harassés par leurs congénères, « semblent perdre toute initiative sociale et vivre dans un état continuel de stress ». Au cours du dernier hiver, Fiona, une louve subordonnée qui n'a pas été considérée dans notre étude, aussi particulièrement harcelée, notamment par Devil Child (Gadbois 2002 ; obs. pers.), a montré des caractéristiques comportementales comparables à celles de Xyla (obs. pers.). Dans le cas de ces animaux, situés très bas dans leur hiérarchie, il est difficile d'identifier la cause principale de leur très faible participation aux interactions d'affiliation positive. Il semble cependant peu probable que la personnalité de ces individus en soit la principale raison, du moins en ce qui concerne la femelle oméga.

4.3.4 Preferences individuelles

Bien que la capacité du loup à « se lier émotionnellement à d'autres individus » ait été relevée, il y a des décennies (Mech 1970), comme étant le trait le plus fort de la personnalité

chez cette espèce, les préférences des individus pour certains de leurs congénères n'ont été clairement mises en évidence que dans le cadre de très rares recherches (Packard 1980 ; Cipponeri et Verrell 2003). L'emploi de matrices sociométriques au cours du présent travail a été, de ce point de vue, très informatif. A notre connaissance, aucune étude antérieure n'a précisément quantifié de telles relations entre les membres d'une meute de loups.

L'examen de ces matrices indique que les individus étudiés n'adressent pas les comportements d'affiliation positive qu'ils initient de manière aléatoire, mais qu'ils les destinent prioritairement à un ou plusieurs congénères.

Considérant l'ensemble des comportements d'affiliation positive, il apparaît que certaines paires d'individus se destinent mutuellement la majorité des interactions qu'ils initient, durant un ou plusieurs hivers, témoignant ainsi d'une réciprocité de leur préférence. Ainsi, Jasper et Devil Child, les deux louvarts du premier hiver de notre étude, se choisissent réciproquement comme partenaire favori des comportements d'affiliation positive qu'ils initient, au cours des deux premiers hivers considérés. La préférence mutuelle entre des individus est encore plus parfaitement illustrée par le couple alpha. En effet, Pawnee et Galen se destinent la majorité des interactions d'affiliation positive qu'ils initient au cours de chacun des trois périodes hivernales de la présente recherche. De plus, le choix réciproque des deux dominants en tant que partenaire favori est aussi bien vérifié dans le cas des interactions de jeu que dans celui des comportements de salutation et de proximité, considérés séparément.

Les préférences individuelles prennent une dimension supplémentaire lorsque chacune des catégories comportementales étudiées est considérée indépendamment. Ainsi, Jasper et Devil Child se destinent mutuellement la majorité de leurs invitations au jeu. La réciprocité entre ces deux individus est également presque vérifiée dans le cas des comportements de proximité, puisqu'ils représentent l'un pour l'autre le partenaire favori ou de second choix au cours de ces interactions. Compte tenu du fait que ces deux animaux sont de la même portée, ce résultat n'est pas étonnant, mais il est possible qu'il s'explique majoritairement par les données récoltées au cours des deux premiers hivers étudiés, comme déjà mentionné ci-dessus.

Il est intéressant à relever que si des préférences mutuelles existent, il est également des individus qui sont les destinataires favoris de la majorité des autres membres du groupe. Dans le cas des interactions ludiques, Devil Child est, sans conteste, la partenaire favorite de la majorité des mâles de la meute. Ce résultat pourrait cependant être principalement le fait des données comportementales récoltées pour les deux premières périodes hivernales considérées, puisque Devil Child est devenue de plus en plus agressive au fil des ans, comme cela est discuté dans les chapitres précédents.

La matrice sociométrique des interactions de jeu révèle encore un fait remarquable. Il apparaît, en effet, que tous les membres étudiés de la meute donne leur préférence à un partenaire principal de sexe opposé, exception faite d'Ulysses. Ce dernier choisit son frère, Jasper, comme partenaire favori, ce qui peut s'expliquer par la personnalité très joueuse de ce dernier, comme mentionné plus haut. Remarquons cependant que Morgaine, une louve subordonnée, est également très souvent sollicitée par Ulysses, et il est possible qu'elle aurait été la destinatrice principale des invitations au jeu du louvart si elle n'avait pas subit les comportements de suppression répété inités par Devil Child à son égard.

L'ensemble de ces constats rappelle l'influence des jeunes individus sur les membres de la meute dans le cadre des interactions ludiques, et souligne également l'importance de la présence d'individus des deux sexes au sein du groupe.

L'étude de la matrice sociométrique des comportements de salutation révèle aussi la préférence pour un individu de la meute en particulier, auquel la majorité des interactions de ce type sont réservées ; il s'agit de Galen. Ce dernier est choisi comme destinataire principal par l'ensemble des membres de la meute, à l'exception de Xyla dont le nombre particulièrement faible d'interactions est commenté plus haut. Comme cela a déjà été mentionné, le statut social de Galen, de même que la stabilité de son rang au sein de la hiérarchie des mâles, peuvent, en partie, expliquer ces résultats.

Dans le cas des interactions de salutation, l'unique préférence réciproque démontrée est celle qui existe entre Galen et Pawnee.

Pour ce qui est des comportements de proximité, la quantification des interactions entre les membres de la meute indique que Pawnee est la destinatrice favorite des mâles du groupe. Les mâles n'initiant pas principalement ce type de comportement à l'intention de la femelle alpha choisissent la femelle bêta, Tess, comme partenaire préférée, dans le cadre de ces interactions. Celle-ci est, en outre, le partenaire de second choix de deux autres mâles. Ces résultats sont commentés dans les chapitres précédents. Seul le couple alpha se choisit mutuellement comme récepteur principal, en ce qui concerne les comportements de proximité.

Remarquons encore que, tout comme dans le cas des comportements de jeu, le destinataire favori des interactions de proximité est, dans tous les cas, de sexe opposé à celui de l'initiateur. Ce constat commun aux interactions ludiques et de proximité pourrait être lié au fait que les rivalités sont moins importantes entre les individus n'appartenant pas à la même hiérarchie de dominance que celles qui existent entre les animaux de même sexe.

L'ensemble de ces observations indique que les individus ne partagent pas les mêmes liens avec tous leurs congénères, leur partenaire favori étant différent, le plus souvent, selon la catégorie comportementale étudiée. Globalement considérées, certaines préférences réciproques perdurent pendant plusieurs années, comme l'illustrent, par exemple, les interactions de la paire alpha. Le terme d'« amical », souvent employé dans la littérature pour définir des comportements d'affiliation positive, semble ainsi particulièrement adapté à la description des relations privilégiées entretenues par certains membres de la meute.

4.4 Influences possibles sur le stress des membres de la meute

La socio-endocrinologie du loup n'a fait l'objet que d'un nombre très faible de recherches (Seal et al. 1987 ; McLeod et al. 1996 ; Moger et al. 1998 ; Gadbois 2002), et le cortisol est l'hormone principalement employée dans le cadre des travaux menés sur le stress ressenti par les représentants de cette espèce (McLeod et al. 1996 ; Creel et al. 2002 ; Gadbois 2002 ; Sands et Creel 2004). La présente recherche a également employé cette hormone comme un indice du stress chez les individus étudiés.

4.4.1 L'importance des comportements d'affiliation positive

Plusieurs travaux ont mentionné l'action bénéfique exercée par des comportements d'affiliation positive sur le niveau de stress des animaux. Ainsi, ces études ont démontré que la participation des individus à ce type d'interaction a pour conséquence de diminuer le stress ressenti par ces derniers. L'effet calmant de différents comportements d'affiliation positive a

été relevé chez le chien et son maître (Harrington et Asa 2003), chez certains Primates (Keverne et al. 1989[41] ; Keverne 1992[41] ; Ray et Sapolsky 1992 ; Sapolsky 1993 ; Strier 2003) ou encore dans le cas de Rongeurs (Uvnäs-Moberg 1999).

Dans le cadre de notre étude, les comportements d'affiliation positive ont été mis en relation avec le taux urinaire de cortisol des individus. Les analyses statistiques ainsi réalisées ont mené à des résultats très intéressants.

4.4.1.1 Le stress de la meute

En ce qui concerne les tests statistiques réalisés sur les données du taux de cortisol urinaire global de la meute, le seuil de probabilité a été exceptionnellement fixé à 0.05 (voir 3.5.1). Les résultats de ces analyses indiquent que le niveau de stress de la meute était significativement plus élevé au cours des deuxième et troisième hivers que pendant le premier, comme l'avait déjà démontré Gadbois (2002) qui a considéré les mêmes données hormonales que celles qui ont été employées dans notre recherche. Des conditions météorologiques particulières ont été envisagées comme étant la cause de ces changements, mais Gadbois (2002) a prouvé que cette hypothèse n'était pas vérifiée, dans le cas de la meute étudiée. Aucune explication n'ayant été trouvée, dans le cadre du travail de Gadbois (2002), à cette hausse du niveau de stress global de la meute, plusieurs interprétations comportementales potentielles sont explorées ci-dessous.

Selon une approche considérant les interactions agonistiques, l'augmentation du stress global du groupe peut probablement trouver une explication dans le comportement d'un individu du groupe en particulier, c'est-à-dire Devil Child. En effet, dès le second hiver de notre étude, cette dernière a commencé à afficher une personnalité dominante et agressive, et a participé de moins en moins souvent à des interactions d'affiliation positive. Cette situation s'apparente à celle reportée par Alberts et al. (1992) dans le cadre d'une recherche menée sur une troupe de babouins jaunes, et dont les résultats indiquent que l'arrivée d'un individu particulièrement agressif au sein du groupe a provoqué une nette augmentation du taux sanguin de cortisol de l'ensemble des membres de la troupe. Ainsi, la présente recherche et celle d'Alberts et al. (1992) pourraient illustrer l'importante influence qu'un seul animal se comportant de manière agressive peut avoir sur le stress ressenti par les autres individus appartenant à la même communauté animale. Un autre élément de similitude entre ces deux travaux concerne le niveau de stress de l'individu particulièrement agressif. Ainsi, si le babouin immigrant (Alberts et al. 1992) présentait un taux de cortisol particulièrement élevé, ce taux a plus que doublé en l'espace de trois ans dans le cas de Devil Child, représentant ainsi la plus forte hausse parmi les femelles. Selon ces considérations, il est possible que les nombreuses interactions agonistiques initiées par Voochko (Gadbois 2002) aient également eu un impact sur le niveau de stress global de la meute. Cependant, une différence importante existe entre les comportements agressifs de Voochko, ou de tout autre membre de la meute, et ceux qui ont été initiés par Devil Child. En effet, cette dernière destinait ses interactions agonistiques à un grand nombre d'individus, quel que soit leur sexe et sans que ces derniers ne les aient apparemment provoquées de quelque manière que ce soit (Gadbois 2002 ; obs. pers.). En revanche, les altercations initiées par les autres membres de la meute étaient le plus souvent destinées à un ou deux individus en particulier (Homer, dans le cas de Voochko), et répondaient, dans la majorité des cas, à une « provocation » quelconque de leur part.

[41] Cité dans Gadbois (2002).

Mentionnons encore que Devil Child, dès le second hiver et plus particulièrement au cours du dernier, a supprimé la majorité des interactions d'affiliation positive de la plupart des louves lui étant subordonnées, surtout dans le cadre du jeu social. Ce comportement de suppression n'a presque jamais été observé chez les autres membres de la meute, mis à part dans le cas de Voochko à l'égard de son subordonné et rival direct, Homer. Ainsi, s'il est vrai que les comportements d'affiliation positive détendent les individus, comme l'indiquent les résultats de différents travaux (Ray et Sapolsky 1992 ; Sapolsky 1993 ; Uvnäs-Moberg 1999 ; Harrington et Asa 2003), la suppression d'une partie de ces interactions sociales par Devil Child pourrait, en partie, expliquer la hausse générale du niveau de stress chez la plupart des individus. En effet, le partenaire favori étant de sexe opposé à celui de l'initiateur dans le cas des interactions de jeu et de proximité, le comportement de suppression présenté par Devil Child affectait aussi bien les mâles que les femelles présents au sein de la meute. Des études ultérieures devront cependant être menées pour déterminer plus précisément l'impact du comportement de suppression sur le stress ressenti par les animaux.

En ce qui concerne l'importance des comportements d'affiliation positive, les analyses effectuées ont démontré que le nombre d'occurrences et le temps consacré aux interactions de proximité, par les indivus étudiés considérés dans leur ensemble, étaient moins importants au cours du dernier hiver que pendant les deux premiers. Ce constat pourrait également expliquer, en partie, l'augmentation du stress global de la meute entre le premier et le troisième hiver. En effet, certaines études suggèrent que la proximité des congénères, au moment du repos ou lors d'interactions comme le grooming, exerce un effet calmant sur les membres d'un groupe (Uvnäs-Moberg 1999 ; Harrington et Asa 2003).

Considérant l'action potentiellement relaxante des comportements ludiques, l'augmentation du niveau de stress de la meute entre la première période hivernale et la seconde pourrait aussi être partiellement une conséquence de la disparition de Winston, un individu de personnalité calme et joueuse, décédé entre la fin du premier hiver et le début du deuxième. De plus, aucun louvart n'était présent dans la meute au cours de la seconde période hivernale étudiée. Il est ainsi possible que, pendant le deuxième hiver, les individus n'aient bénéficié que dans une moindre mesure de l'éventuelle influence physiologique calmante des interactions de jeu (Uvnäs-Moberg 1999). Pour ce qui est de nos données, les comportements ludiques ont été globalement moins souvent et surtout moins longuement présentés au cours du second hiver que durant le premier, bien que les tests statistiques réalisées n'indiquent pas de différence significative soutenant ce constat. En revenche, lors de la comparaison entre les trois hivers de l'étude, l'analyse des comportements de jeu indique que ces derniers se sont produits plus fréquemment au cours du troisième hiver que pendant les deux premiers. Il est ainsi étonnant de constater une hausse du nombre d'occurrences des comportements ludiques pendant une période qui voit le niveau de stress global de la meute augmenter. Toutefois, c'est principalement Ulysses, le louvart du dernier hiver, qui a initié un nombre très important d'interactions de jeu. De plus, ces dernières n'impliquaient, le plus fréquemment, qu'un unique partenaire, et souvent le même. Les effets phyiologiques relaxants que pourraient avoir les interactions ludiques ne sont ainsi éventuellement effectifs que pour un nombre restreint d'individus au cours du dernier hiver, et donc de relativement peu d'influence sur le niveau de stress global de la meute. De ce fait, il semble que la hausse parallèle du nombre de comportements de jeu et l'augmentation du taux de cortisol de la meute puissent ne pas être contradictoires.

L'ensemble de ces informations indique qu'il est possible que les comportements d'affiliation positive au sein de la meute aient un effet relaxant non négligeable sur l'ensemble de celle-ci. De plus, il apparaît que l'influence d'un seul individu sur le niveau de stress de l'ensemble d'une communauté peut être très importante, que ce soit du point de vue

de l'effet potentiellement calmant des comportements d'affiliation positive ou en ce qui concerne les interactions agonistiques et les conséquences stressantes de ces dernières.

La personnalité des individus dominants d'un groupe a également été relevée comme étant un facteur modulant de manière importante le niveau de stress des membres d'une communauté animale (de Waal 1989[42]; Sapolsky 1989, 1993, 1998 ; Ray et Sapolsky 1992 ; Abbott et al. 1999). En ce qui concerne les animaux étudiés, l'attitude des individus alpha vis-à-vis de leurs subordonnés était plutôt « tolérante », et ce au cours de chacune des trois périodes hivernales considérées. La personnalité des deux dominants principaux ne semble ainsi pas pouvoir expliquer l'élévation du niveau de stress global de la meute.

Selon Mech (1970), l'intensité du stress social est positivement corrélée avec le nombre d'adultes que compte une meute de loups, et ce fait est principalement vérifié pendant la période de reproduction.

Dans le cas de notre recherche, la meute était constituée, au cours du premier hiver, de 10 adultes de plus de deux ans (voir Tab. 1), pouvant potentiellement intervenir dans les conflits liés à l'accès à un partenaire sexuel. Durant la seconde période hivernale étudiée, les adultes étaient également au nombre de 10, alors qu'ils étaient 12 pendant le dernier hiver. Le fait que deux individus adultes supplémentaires aient été présents au cours de la troisième période hivernale ne peut probablement pas expliquer, en soi, la hausse du niveau de stress global de la meute.

Les tensions générées lors de luttes pour un rang hiérarchique ou dans le cadre de l'accès à un partenaire sexuel influencent de manière importante le niveau de stress des individus au sein d'une meute (Mech 1970 ; Zimen 1975 ; Derix et al. 1993 ; Gadbois 2002 ; Harrington et Asa 2003 ; Packard 2003). Ainsi, les progressions de Jasper, mais surtout celle de Devil Child, au sein de leur hiérarchie respective ont pu constituer un facteur de stress non négligeable pour une partie des membres de la meute. Dans ce contexte, mentionnons que le statut social des individus alpha et bêta des deux hiérarchies de dominance est resté inchangé au cours de l'ensemble de l'étude, bien que des interactions agonistiques entre ces animaux aient régulièrement eu lieu. Toutefois, les fréquents comportements d'affiliation positive entre les individus alpha et bêta au sein des deux hiérarchies, principalement initiés par les subordonnés à l'intention des dominants, indiquent que le statut social de ces individus semblait réciproquement bien accepté au cours des trois périodes hivernales considérées (Zimen 1975). De même, aucune augmentation importante du nombre de comportements agonistiques manifestés par Voochko, le mâle bêta, à l'encontre d'Homer, le mâle gamma, n'a été remarquée au cours des trois hivers étudiés. Cependant, la présente recherche n'a pas quantifié ce type d'interaction. Toutefois, il semble peu probable que les altercations entre ces deux individus aient affecté le niveau de stress de l'ensemble de la meute, comme cela est discuté plus haut.

Ainsi, il est possible que l'influence des comportements agonistiques entre les individus dominants sur le stress de l'ensemble de la meute ait été moins importante que les modifications hiérarchiques provoquées par l'ascension sociale de Jasper et de Devil Child. En effet, les luttes relatives à l'accès à un rang hiérarchique annulent les interactions d'affiliation positive entre les individus concernés (Zimen 1975), ce qui n'a pas été observé dans le cas des individus alpha et bêta, alors que la forte progression sociale de Devil Child a pu avoir un impact important sur les comportements « amicaux » d'un grand nombre d'individus.

[42] Cité dans Gadbois (2002).

Afin de vérifier l'influence des divers facteurs cités ci-dessus, de futures recherches devraient être menées sur des données comportementales récoltées au cours de l'ensemble de l'année, puisque les interactions agonistiques au sein d'une meute sont, en général, plus fréquentes pendant la période de reproduction.

Les informations développées ci-dessus laissent à penser que les comportements agonistiques et d'affiliation positive au sein d'une meute de loups agissent en synergie sur le niveau de stress global du groupe, aussi bien que dans le cas de chacun des membres de la meute, comme cela est discuté dans le chapitre qui suit.

4.4.1.2 Le stress des individus

Dans le cadre de notre recherche, le stress dû à des causes internes ne pouvait être isolé, à l'exception du cas du mâle bêta, Voochko (Moger et al. 1998). Les stimuli stressants environnementaux ont été considérés comme identiques pour chaque individu étudié. Ainsi, nos résultats sont interprétés en rapport avec le stress social, chronique, psychologique, causé par les confrontations agonistiques entre les congénères (Christian et Davis 1964[43] ; Mech 1970 ; Creel 2001 ; Gadbois 2002 ; Greenberg et al. 2002). Les conséquences du stress social sont aussi bien d'ordre physiologique que comportemental (Rabb et al. 1967 ; Mech 1970 ; Eibl-Eibesfeldt 1984 ; Immelmann 1990 ; Gadbois 2002). Ce chapitre s'intéresse aux liens éventuels entre le taux de cortisol urinaire et différents facteurs incluant les interactions d'affiliation positive.

En premier lieu, il convient de mentionner le cas particulier de Voochko. En effet, l'hypercortisolémie de ce dernier (voir annexe 11) peut s'expliquer par au moins deux facteurs distincts. Le premier d'entre eux concerne une pathologie particulière que l'autopsie de l'animal a révélé (Moger et al. 1998). En effet, il apparaît que cet individu présentait une tumeur au niveau de l'une de ses glandes surrénales ; cette dernière peut tout à fait avoir engendré les valeurs élevées du taux de cortisol mesuré chez cet animal. La seconde explication possible de l'hypercortisolémie de Voochko, d'ordre comportemental, est celle qui est discutée ci-dessous. Il semble impossible de déterminer si les causes primaires du taux de cortisol urinaire particulièrement élevé du mâle bêta étaient de nature physiologique ou comportementale (Moger et al. 1998).

L'influence de nombreuses variables individuelles, comme l'âge, le sexe, ou encore le statut social, a été prouvée comme étant déterminante dans l'ampleur de la réponse d'un organisme à un facteur stressant (Sapolsky 2002), modulant la sensibilité d'un animal dans sa perception de la menace (Gadbois 2002). Les comparaisons selon le sexe n'ont pu être réalisées dans le cadre de la présente recherche, en raison d'un nombre de données trop faible concernant les femelles. Pour ce qui est de l'âge des individus, les données ne semblent indiquer aucun lien particulier entre cette variable et le taux de cortisol urinaire (voir annexe 11).

Dans le cas des animaux sociaux, les hiérarchies de dominance au sein d'une communauté sont considérées, par de nombreux auteurs, comme un facteur stressant important (Mech 1970 ; Keverne et al. 1982[44] ; Sapolsky 1991, 1993 ; Abbott et al. 1999 ; Creel 2001 ; Gadbois 2002). Des hypothèses complémentaires indiquent que, chez les espèces pratiquant l'élevage coopératif, les individus subordonnés ne se distinguent pas par un taux

[43] Cité dans Greenberg et al. (2002).
[44] Cité dans Abbott (1999).

élevé de glucocorticoïdes (Ziegler et al. 1995 ; Abbott 1999) ou que ce fait est caractéristique des dominants du groupe (Creel 2001). Cependant, plusieurs études menées sur le loup ne sont parvenues à démontrer aucune relation entre le taux de cortisol et le rang hiérarchique des animaux (Seal et al 1987 ; Gadbois 2002). Cette question n'a pas été traitée dans notre recherche, puisque l'absence de relation entre ces variables a déjà été démontrée par Gadbois (2002) dans le cas de la meute étudiée. Cependant, quelques faits intéressants sont relevés ci-après.

En ce qui concerne la hiérarchie des femelles, Xyla, l'individu oméga, est la louve dont les valeurs de taux de cortisol urinaire étaient significativement plus élevées que celles des autres animaux (Gadbois 2002). Son cas illustre ainsi parfaitement la description de Mech (1970) faisant état d'individus subordonnés particulièrement harcelés par les autres membres de la meute, et qui « semblent … vivre dans un état continuel de stress ». Cependant, les résultats sont très différents pour ce qui est de la hiérarchie des mâles, au sein de laquelle Voochko et Homer, respectivement les mâles bêta et gamma, sont les animaux dont les valeurs de taux de cortisol étaient les plus élevées (voir annexe 11). L'instabilité hiérarchique entre ces deux mâles, se traduisant par des interactions agonistiques fréquentes, semble être une des explications comportementales possibles de l'hypercortisolémie de ces animaux, conformément aux résultats de travaux antérieurs (Leshner et Candland 1972[45] ; Keverne et al. 1982[46] ; Sapolsky 1983, 1993 ; Ziegler et al. 1995 ; Gadbois 2002). L'interruption des interactions d'affiliation positive entre les individus concernés, consécutive à une instabilité de la hiérarchie (Sapolsky 1993), est également vérifiée dans le cas de ces deux animaux. Cependant, les résultats de la présente recherche n'indiquent pas que le mâle susceptible de perdre son statut en faveur d'un rival soit plus stressé que ce dernier (voir annexe 11), contrairement aux conclusions d'une recherche antécédente menée sur une troupe de babouins (Sapolsky 1992).

La personnalité d'un individu semble également moduler de manière importante la réaction de ce dernier, qu'elle soit physiologique ou comportementale, face à un facteur stressant (Sapolsky 1993, 1998 ; Virgin et Sapolsky 1997 ; Gadbois 2002). L'influence de la personnalité sur le stress perçu par un animal est cependant difficile à quantifier, et n'a pu être considérée dans la présente recherche.

Le contexte spécifique dans lequel se produit l'événement stressant, de même que le contrôle que l'animal exerce ou non sur ce dernier, sont également des facteurs influençant de manière non négligeable l'ampleur de la réponse physiologique de l'organisme (Sapolsky 1983, 1989, 1998 ; Virgin et Sapolsky 1997). Au cours de notre étude, les interactions d'affiliation positive codées se sont déroulées dans un contexte détendu, et cette variable n'a ainsi pas été prise en compte lors de l'analyse des données. En ce qui concerne le contrôle exercé par les individus sur les événements stressants, Sapolsky (1998) indique que les animaux initiant les interactions agonistiques auxquelles ils prennent part peuvent percevoir ces dernières comme moins stressantes que les individus qui subissent ces agressions en tant que récepteurs. Pour ce qui est de la présente recherche, ce constat est vérifié dans le cas de Xyla. En effet, les valeurs de taux de cortisol de la femelle oméga, globalement considérées, étaient les plus élevées au sein de la meute, et Xyla n'avait pour ainsi dire aucun contrôle sur les interactions agonistiques dans lesquelles elle était engagée puisqu'elle subissait chacune d'entre elles (Gadbois 2002). Relevons cependant que dans le cas de la majorité des autres animaux considérés, les données comportementales récoltées par Gadbois (2002), dans le cadre de son étude des interactions agonistiques entre les membres de la meute, ne

[45] Cité dans Gadbois (2002).
[46] Cité dans Abbott (1999).

corroborent pas les résultats obtenus par Sapolsky (1998). En ce qui concerne notre recherche, le contrôle du facteur stressant ne semble ainsi pas être une variable explicative primordiale modulant le taux de cortisol urinaire des animaux étudiés.

Parmi les nombreux facteurs abordés ci-dessus, exerçant potentiellement une influence sur le stress perçu par les individus au sein d'une meute de loups, plusieurs sont difficiles à évaluer ou à quantifier. Notre travail n'a pu tenir compte de chacune de ces variables de manière détaillée, et des recherches ultérieures devront être menées afin de préciser l'ascendance de ces facteurs sur le stress ressenti par les animaux. En revanche, dans les paragraphes ci-dessous, la présente étude apporte des éléments de réponse basés sur les comportements d'affiliation positive qui ont été quantifiés.

Dans le cadre de recherches menées sur des babouins, un lien évident a été démontré entre le taux de cortisol sanguin des individus et le nombre d'occasions au cours desquelles ils participent à des interactions d'affiliation positive (Ray et Sapolsky 1992 ; Sapolsky 1993). Les résultats de ces travaux indiquent que les individus prenant plus souvent part à ce type d'interaction ont un taux de cortisol plus faible que celui des autres membres du groupe. A notre connaissance, aucune étude ne s'est encore intéressée au lien entre ces deux variables chez le loup. Plusieurs recherches ont démontré l'influence calmante des contacts physiques sur les chiens (Lynch 1974 ; Baun et al. 1983[47] ; Vormbrock et Grossberg 1988[47]). De plus, l'importance des comportements d'affiliation positive dans le cadre du renforcement des liens sociaux entre les individus d'un groupe, à travers la réduction du stress que ces interactions semblent provoquer chez les animaux, a également été relevée (Bekoff 1995 ; Harrington et Asa 2003). Les résultats d'autres travaux indiquent que les comportements de proximité, par exemple pendant le repos, ont une influence relaxante sur les individus (Uvnäs-Moberg 1999). L'effet physiologique de ces interactions est comparé aux conséquences calmantes et satisfaisantes de la prise de nourriture. Ce type de comportement favorise ainsi l'emmagasinage d'énergie et la croissance, et a donc une influence bénéfique sur la santé des individus (Uvnäs-Moberg 1999). En conséquence, les comportements de proximité et les autres interactions calmantes ont des effets positifs sur l'organisme, agissant de manière opposée au SAF déclenché par un facteur stressant (Uvnäs-Moberg 1999). Dans cette perspective, les comportements d'affiliation positive sont ainsi extrêmement importants à considérer dans le cadre de l'étude du stress dans une communauté animale.

Dès lors, il est intéressant à rappeler le comportement particulier de certains individus dominants, qui annulent tout ou partie des interactions sociales positives d'un ou plusieurs de leurs subordonnés (Zimen 1975 ; Gadbois, comm. pers ; obs. pers.). Ces comportements de suppression semblent caractériser l'attitude d'un dominant de type « dictatorial » (Zimen 1975), et ont été observés à maintes reprises au cours de notre étude. Ce type de comportement a ainsi souvent été présenté par Voochko, principalement à l'égard de son rival direct, Homer ; de même, Devil Child a manifesté un comportement de suppression envers de nombreux autres membres de la meute, en particulier pendant le dernier hiver étudié. S'il est vrai que les stimuli que constituent les interactions d'affiliation positive induisent un effet relaxant chez les individus impliqués, la suppression de ces dernières pourrait être néfaste à ces animaux. En d'autres termes, les individus dominants supprimant les libertés sociales de leurs subordonnés pourraient, par ce biais, baisser la capacité de l'organisme de ces derniers à accumuler des réserves et à se maintenir en bonne santé, tout en affaiblissant les liens sociaux de ces animaux. Ces deux influences pourraient avoir pour conséquence de minimiser les risques qu'un subordonné ne prenne la place du dominant. Même si le comportement de suppression n'est pas directement lié aux altercations pour l'accès à un statut social (Zimen

[47] Cité dans Harrington et Asa (2003).

1975), il pourrait ainsi prévenir ces interactions. Au vu du très faible nombre d'individus ayant présenté ce type de comportement dans le cadre de la présente recherche, nos résultats laissent à penser qu'il est principalement le fait d'animaux se sentant menacés dans leur position hiérarchique.

L'analyse statistique de nos données a démontré une corrélation significative entre le temps globalement consacré par chacun des individus à des comportements d'affiliation positive et le niveau de stress de ces animaux, soutenant les résultats antérieurs qui indiquent que l'ensemble des comportements « amicaux » et « de soutien » ont des conséquences physiologiques calmantes sur les individus (Uvnäs-Moberg 1999). Dans ce contexte, les comportements de jeu n'ont, à ce jour, pas reçu une attention particulière de la part des chercheurs, contrairement aux interactions de proximité. Il est néanmoins probable que la participation à des comportements ludiques contribue aussi à la relaxation des animaux, exerçant ainsi une action bénéfique sur l'organisme de ces derniers. Dans le cadre de la présente étude, nous pouvons suggérer quelques éléments de réponse à cette hypothèse, sur la base des résultats obtenus. Ainsi, il est intéressant à relever que les trois membres de la meute présentant les valeurs de taux de cortisol urinaire les plus élevées (voir annexe 11), soit Xyla, Homer et Voochko, sont également ceux qui consacrent le moins de temps aux comportements de jeu. En particulier, le mâle bêta et la femelle oméga sont les individus participant significativement moins souvent et moins longuement aux comportements ludiques que tout autre animal considéré. Comme cela est discuté plus haut, ces individus sont tous deux soumis à un stress indéniable au sein de leur hiérarchie de dominance respective. Cependant, le fait que Voochko et Xyla ne participent que très peu aux comportements de jeu pourrait également contribuer au maintien d'un niveau de stress élevé chez ces animaux, ce dernier n'étant pas contrebalancé par l'effet relaxant que les comportements ludiques pourraient avoir sur l'organisme de ces individus. Relevons également que le comportement de suppression de Voochko à l'encontre d'Homer conduit aussi à une très faible participation du mâle gamma aux interactions de jeu au sein de la meute. Le résultat du test de corrélation appliqué à la hiérarchie des mâles indique une corrélation modérée, mais significative, entre le temps consacré aux comportements ludiques et le taux de cortisol urinaire. Ainsi, un animal peu stressé participe plus longuement à des comportements de jeu qu'un individu dont le taux de cortisol urinaire est élevé. Il semble ainsi que la balance physiologique éventuelle entre les effets des facteurs stressants et les conséquences des stimuli appaisants que pourraient constituer les interactions ludiques n'existe pas chez les trois animaux précités. L'influence conjointe de ces deux variables pourrait expliquer, en partie, l'hypercortisolémie de ces individus.

Une corrélation, bien que modérée, a aussi été démontrée entre le taux de cortisol urinaire et le temps consacré aux interactions de salutation. Ces comportements pourraient ainsi également avoir une action relaxante sur les individus qui y prennent part. Toutefois, de manière surprenante, aucune corrélation de ce type n'a pu être mise en évidence dans le cas des interactions de proximité, bien que plusieurs recherches aient fait mention de l'effet apaisant que procure la proximité de congénères (Uvnäs-Moberg 1999 ; Harrington et Asa 2003). Ce constat pourrait cependant trouver une explication dans l'hypercortisolémie de Voochko. Effectivement, cet animal est un des membres de la meute qui a le plus longuement pris part aux comportements de proximité, et les valeurs élevées de son taux de cortisol urinaire ont pu avoir une grande influence sur le résultat du test de corrélation réalisé. De plus, rappelons que les prises de vue n'ayant pas été effectuées expressément pour les fins de la présente recherche, une partie non négligeable des interactions de proximité n'ont pas été filmées dans leur entier, ce qui peut également modifier les résultats des tests statistiques appliqués à cette variable.

Afin de préciser notre approche, nous avons testé la relation entre le nombre d'initiations des différents types de comportements d'affiliation positive et le taux de cortisol urinaire. Nos résultats indiquent que, dans le cas des comportements de jeu, ces deux variables sont corrélées. Ainsi, un individu dont le taux de cortisol urinaire est élevé initie moins souvent des comportements ludiques qu'un animal peu stressé. En revanche, aucune relation de ce type n'a été démontrée pour ce qui est des interactions de salutation et de proximité.

Ces résultats soulignent l'importance de la présence de juvéniles au sein d'une meute de loups. Effectivement, rappelons que les jeunes individus sont les initiateurs principaux des comportements de jeu et de salutation, interactions qui pourraient contribuer à la relaxation des animaux qui y prennent part et avoir un effet physiologique bénéfique sur la santé de ces derniers.

Il est important de mentionner ici que l'exercice physique peut induire des modifications du taux de cortisol détecté. En effet, le taux de créatinine augmente généralement suite à une activité musculaire, ce qui mène à un calcul de rapport C:Cr minimisant le niveau de stress mesuré. Ce constat est vérifié dans le cadre de toute activité au cours de laquelle les animaux effectuent un exercice physique soutenu, qu'il s'agisse d'interactions agressives ou de comportements de jeu. Il est ainsi probable que les valeurs de taux de cortisol mesurées soient sous-estimées dans les échantillons prélevés consécutivement à des interactions agonistiques particulièrement stressantes impliquant la poursuite d'un individu, de même qu'à la suite de comportements ludiques prolongés. Compte-tenu de cette double influence possible, la baisse du rapport C:Cr due à l'activité physique n'a pas été considérée dans la présente recherche. De plus, les données hormonales testées constituent une moyenne de chaque hiver étudié, minimisant de ce fait l'importance de mesures éventuellement modifiées par une activité physique soutenue.

En ce qui concerne l'interprétation de nos résultats, il importe de relever que la relation démontrée entre le niveau de cortisol et le temps consacré aux comportements de jeu et de salutation ne prouve aucun lien de cause à effet. Ainsi, cette relation peut indiquer que la participation à ces comportements induit la relaxation de l'individu et fait ainsi baisser son taux de cortisol ; mais ces résultats peuvent également être la conséquence du fait qu'un individu détendu s'adonne plus volontiers à des comportements ludiques. La même remarque s'applique à la relation entre le nombre d'initiations d'interactions de jeu et le taux urinaire de cortisol. Il est ainsi difficile de savoir si ce sont les facteurs comportementaux qui influencent les données physiologiques des membres de la meute, ou si c'est la relation inverse qui est vraie. Remarquons encore que, comme dans le cas de toute corrélation, le lien entre ces variables pourrait aussi être dû à un troisième facteur, comme l'âge, le statut social ou l'instabilité au sein de la hiérarchie.

4.4.2 L'importance du contact physique

Diverses études font état d'interactions de « grooming » entre les membres d'une meute de loups (Zimen 1975 ; Harrington et Asa 2003), et l'importance des contacts physiques « amicaux » entre ces individus a été relevée par plusieurs auteurs (Zimen 1981 ; Harrington et Asa 2003). Au sein d'une meute, les comportements d'affiliation positive impliquant un contact corporel avec un congénère ne sont pas prodigués au hasard mais destinés à certains animaux en particulier (obs. pers.). Ces interactions sont très certainement riches en informations tactiles et olfactives (Harrington et Asa 2003). Les contacts physiques

« amicaux » entre les membres d'une meute de loups peuvent avoir un effet relaxant sur ces derniers, et contribuer ainsi à la diminution du niveau de stress des individus concernés (Harrington et Asa 2003). Dans le cadre de notre recherche, le nombre très faible de données concernant plusieurs membres de la meute n'a pas permis d'aborder la question de l'importance du contact physique en considérant indépendamment les comportements de salutation et de proximité.

La comparaison des proportions d'interactions avec et sans contact n'a permis de déceler aucune différence significative entre les trois hivers étudiés. Cependant, l'analyse appliquée aux cinq mois étudiés a révélé une nette baisse, au cours du mois de mars, du nombre de comportements de salutation et de proximité impliquant un contact corporel entre les membres de la meute. Divers facteurs peuvent expliquer ce résultat. D'un point de vue comportemental, il est possible que les membres du groupe confortent davantage les liens sociaux qui les unissent, par le biais d'interactions tactiles, au cours de la période de l'année la plus riche en comportements agonistiques. Selon une perspective physiologique, les animaux « compensent » peut-être le stress engendré par les tensions inhérentes à la période de reproduction en échangeant un plus grand nombre de contacts physiques relaxants avec leurs congénères. En effet, plusieurs auteurs mentionnent que l'un des rôles des contacts corporels chez les Canidés est de renforcer les liens sociaux entre les membres d'un groupe en diminuant le stress ressenti par les individus (Bekoff 1995 ; Harrington et Asa 2003). La proportion plus importante de comportements incluant un contact physique avec un ou plusieurs congénères au cours des mois de novembre à février pourrait aussi être le simple fait des conditions climatiques. En effet, comme cela est mentionné plus haut, il est possible que les basses températures incitent les individus à favoriser les contacts physiques avec les autres membres de la meute durant les mois les plus froids de l'année. Cependant, cette dernière remarque s'applique principalement aux comportements de proximité et moins spécifiquement aux interactions de salutation également considérées dans nos analyses. Des études ultérieures, plus détaillées et menées sur l'ensemble de l'année, seront nécessaires afin de clarifier l'interprétation de ces résultats. Dans le cadre de notre recherche, il est peu probable que l'effet calmant du contact corporel au cours des comportements de proximité sur le niveau de stress des individus ait pu être démontré, en raison de l'hypercortisolémie de Voochko, comme cela est discuté plus haut.

Les membres considérés de la meute ont été comparés en fonction des proportions d'occurrences de leurs comportements de salutation et de proximité impliquant ou non un contact physique avec un ou plusieurs congénères. Les résultats des analyses statistiques réalisées indiquent que ces proportions sont similaires dans le cas de la majorité des membres de la meute. Seul Galen se distingue significativement des autres animaux étudiés, exception faite de Jasper, Ulysses et Xyla. Le nombre de données du louvart du dernier hiver et de la femelle oméga sont cependant trop faibles pour que les résultats des tests les concernant puisse être comparé avec ceux des autres membres de la meute. Le mâle alpha est l'unique individu considéré qui interagit plus souvent au moyen de comportements impliquant un contact corporel avec ses congénères que par des comportements sans contact. Ce résultat pourrait traduire un renforcement continuel des liens sociaux entre le mâle alpha et les autres membres de la meute, par l'intermédiaire de l'effet appaisant de ces interactions sur les intervenants (Harrington et Asa 2003). Dès lors, il est intéressant à relever que ces observations ne sont pas vérifiées dans le cas de la femelle alpha.

4.5 PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Les résultats du présent travail ouvrent de nombreuses voies de recherches concernant l'étude des comportements d'affiliation positive ou du stress social chez le loup.

Au cours de travaux ultérieurs, il apparaît important de récolter les données comportementales sur une période prolongée, idéalement tout au long de l'année. Ce faisant, il sera plus aisé de discriminer entre les différents facteurs pouvant influencer les résultats. Cette remarque est toutefois difficilement applicable en ce qui concerne les données hormonales obtenues par le biais d'échantillons urinaires, puisque la récolte de ces derniers nécessite la présence de neige au sol, du moins dans le cas de travaux réalisés sur le terrain.

Il semble également important de considérer les variables comportementales étudiées selon le temps qui leur est consacré aussi bien qu'en fonction du nombre de leurs occurrences. En effet, le choix de la grandeur à prendre en compte pour les analyses statistiques peut s'avérer différent, selon le type de comportement considéré.

Des études comparatives, menées conjointement sur plusieurs meutes de loups, apparaissent indispensables à une meilleure compréhension des éléments mis en évidence dans notre recherche.

4.5.1 LES CEREMONIES DE SALUTATIONS

Le présent travail n'a pu tenir compte du comportement de cérémonie de salutations au cours des tests statistiques, en raison d'un nombre insuffisant de données. Des études ultérieures seront ainsi nécessaires afin d'analyser ces interactions de manière plus détaillée, et pour mieux comprendre leur importance dans la vie sociale du loup. Il serait également intéressant d'évaluer l'influence de ce type de comportement sur le niveau de stress des individus et de l'ensemble de la meute.

4.5.2 LA PERSONNALITE

Dans le cadre des recherches menées en éthologie, et pour ce qui est des Mammifères tout au moins, il est important de mieux comprendre l'impact de la personnalité des animaux sur les données comportementales récoltées, en particulier chez une espèce très sociale comme le loup. De nombreuses études devront encore être menées pour évaluer les multiples influences possibles de la personnalité des animaux sur leurs interactions sociales au sein de la meute. Les travaux ultérieurs tenant à prendre en compte ce facteur devront veiller à relever aussi bien les données concernant les interactions agonistiques que celles d'affiliation positive. En effet, la nécessité de considérer ces deux types de comportements dans l'appréhension de la personnalité d'un individu semble évidente.

4.5.3 Les comportements d'affiliation positive

Les résultats de notre recherche démontrent la très grande importance des comportements d'affiliation positive chez le loup, et souligne l'attention que les travaux futurs menés sur la vie sociale de l'espèce devraient porter à ce type d'interaction. Il apparaît, en effet, que les comportements de jeu, de salutation et de proximité se sont produits longuement et fréquemment au sein de la meute considérée. La quantification détaillée, dans le cadre de notre étude, des comportements d'affiliation positive a pausé les fondements d'une compréhension plus approfondie et plus complète des interactions sociales chez le loup. Dans ce contexte, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour confirmer ou infirmer les résultats de notre travail, puisque ces derniers n'ont pu être confrontés qu'avec ceux d'un nombre très restreint d'autres études. Notamment, il semble important de comparer les informations révélées par notre recherche avec des études semblables réalisées sur des meutes évoluant à l'état sauvage.

Dans le cadre du présent travail, les matrices sociométriques ont été très utiles à l'appréhension des données, et ce de multiples manières. Ainsi, elles ont non seulement permis de mettre en évidence les préférences individuelles entre les membres de la meute, mais se sont aussi avérées informatives afin de relativiser ou, au contraire, de mettre l'accent sur des différences comportementales entre les animaux. Pour ce qui est du partenaire favori, ces matrices ont également révélé des choix intéressants de la part des individus, potentiellement liés avec le statut social ou le sexe des intervenants. Il ne fait aucun doute que si un nombre trop important de faibles valeurs attendues empêche l'emploi de tests du chi-carré dans l'analyse des données, ce genre de tableau croisé est des plus instructifs dans la compréhension des liens sociaux entre les animaux. Les relations privilégiées entretenues par certains individus au sein d'une meute de loups ne sont encore que très peu documentées, et ce sujet nécessite encore de nombreuses investigations complémentaires.

Les tests de corrélation de Spearman employés dans notre recherche ont permis de faire des liens intéressants entre les différentes variables considérées. Cependant, pour ce qui est de certaines de ces analyses, ce test s'est avéré insuffisant car inadapté à la mise en évidence de relations qui semblaient de type quadratique plutôt que linéaire. De futures études autorisant l'emploi de tests statistiques paramétriques permettraient ainsi peut-être de vérifier des relations supplémentaires entre les variables testées dans notre travail. Il est toutefois probable que ce type de statistique soit difficilement utilisable, en raison de multiples critères que les données comportementales récoltées au moyen de méthodes non invasives ne remplissent pas, en général, comme la distribution normale. Ainsi atteignons-nous éventuellement, dans ce contexte, les limites inhérentes à l'analyse des données éthologiques.

Les comportements de suppression, qui influenencent de manière importante les interactions d'affiliation positive, représentent un domaine de recherche encore peu documenté, dont l'étude plus approfondie pourrait apporter de nombreux compléments aux connaissances actuelles concernant les interactions sociales au sein d'une meute de loups.

4.5.4 Le contact physique

La communication employant le sens du toucher chez le loup est encore très peu connue. Les interactions impliquant un contact physique avec un congénère véhiculent certainement une grande quantité d'information, et leur compréhension nécessite encore de nombreuses recherches. Dans le cas de travaux étudiant les comportements d'affiliation positive au sein d'une meute, il semble dès lors important de distinguer les interactions impliquant un contact corporel entre les individus et les comportements sans contact. Si un nombre suffisant de données le permet, il serait adéquat, dans ce contexte, de traiter indépendamment les interactions de salutation et de proximité, de manière à préciser les résultats obtenus au cours de notre étude. Dans cette perspective, les préférences individuelles seraient également intéressantes à considérer.

De multiples facteurs peuvent induire une modification, au cours du temps, des proportions des interactions incluant ou non un contact physique avec des congénères, et ce sujet mérite de plus amples investigations.

4.5.5 Le stress dans une meute de loups

Chacune des très nombreuses influences possibles sur le stress ressenti par les membres d'une meute de loups, comme l'âge, le sexe, le statut social ou la personnalité des individus, nécessite des recherches plus approfondies. Notamment, des données relatives à des meutes dont la hiérarchie reste stable devraient être comparées avec celles de groupes présentant des modifications du statut social au sein d'au moins une des deux hiérarchies de dominance, de manière à clarifier les hypothèses soulevées dans le cadre de la présente recherche.

Les travaux ultérieurs dédiés à la relation entre l'éthologie et le stress social chez le loup devraient être réalisés sur des catégories comportementales détaillées, incluant les interactions agonistiques et celles d'affiliation positive. En effet, les résultats de notre étude indiquent que ces deux types de comportements pourraient avoir une influence antagoniste sur le stress perçu par les animaux. De plus, il semble que les interactions agonistiques et d'affiliation positive soient en partie interdépendantes, une hausse de la fréquence de l'un provoquant une diminution du nombre d'occurrences de l'autre. Dans ce contexte, l'influence du comportement de suppression serait également importante à considérer.

L'effet relaxant du contact physique lors d'interactions d'affiliation positive, révélé dans le cadre de recherches précédentes, n'a pu être clairement mis en évidence au cours du présent travail. Dans cette perspective, de futures études devraient considérer les comportements de salutation et de proximité indépendamment, afin de déterminer l'impact des interactions de chacune de ces catégories comportementales sur le niveau de stress des individus.

5. CONCLUSION

Chez le loup, les interactions multiples entre les membres d'une meute sont un élément essentiel de la vie sociale des individus. Même si de très nombreuses recherches éthologiques ont été consacrées à cette espèce, très peu d'entre elles se sont intéressées aux comportements d'affiliation positive. Dans ce contexte, notre travail a précisé la définition de tous les comportements décrits comme « amicaux » ou encore « affectueux », et a recensé l'ensemble des signaux visuels concernés par notre approche. La diversité des éthogrammes employés dans le cadre des rares recherches qui ont étudié les comportements considérés a empêché, dans la majorité des cas, la comparaison de nos résultats avec ceux de travaux antécédents.

Notre étude a révélé la place considérable occupée par les comportements d'affiliation positive dans les relations sociales au sein d'une meute de loups. De fait, les informations échangées au cours de ces interactions sont certainement très importantes pour les animaux concernés.

Bien que les comportements considérés dans le présent travail aient régulièrement, et depuis des décennies, été mentionnés par les observateurs étudiant cette espèce, seules de très rares analyses scientifiques leur ont été consacrées. En effet, la grande majorité des recherches éthologiques menées sur le loup se sont intéressées aux interactions agonistiques entre les représentants de l'espèce. Pour ce qui est de la meute considérée, les résultats indiquent cependant que les comportements d'affiliation positive sont près de trois fois plus nombreux que les interactions agonistiques, et ce bien que les mois étudiés couvrent la période de reproduction, décrite comme étant plus riche en altercations agressives que n'importe quelle autre époque de l'année.

Par le biais de la quantification détaillée des comportements d'affiliation positive et des analyses subséquentes de ces données, notre travail pose ainsi les fondements nécessaires à combler la lacune importante de nos connaissances dans ce domaine. La recherche de liens avec diverses variables a permis de mettre en évidence l'influence notamment de l'âge, de la personnalité et du statut social dans la qualité et la quantité des comportements d'affiliation positive auxquels un individu prend part.

Les résultats de notre étude indiquent que les comportements ludiques, de salutation et de proximité semblent véhiculer des informations différentes. Ainsi, le présent travail démontre l'importance qu'il convient d'accorder à chacune des ces trois catégories comportementales, considérées indépendamment.

Au cours des interactions de jeu et de proximité, les préférences individuelles sont principalement données à un animal de sexe opposé à celui de l'initiateur. Ce constat est probablement lié au fait que les tensions sont de moindre importance entre les membres de la meute n'appartenant pas à la même hiérarchie de dominance.

Selon les résultats de notre recherche, il apparaît également que les interactions de salutation sont principalement destinées aux individus dominants, et en particulier au mâle alpha. Les comportements de proximité, quant à eux, sont en majorité initiés à l'intention des femelles alpha et bêta. Ainsi, notre étude indique que ces interactions pourraient contribuer au renforcement des liens sociaux entre les membres dominants de la meute et leurs subordonnés.

Nos résultats font aussi apparaître que la présence de jeunes individus au sein du groupe semble être un facteur influençant de manière considérable l'ambiance régnant au sein de celui-ci. En effet, ces animaux sont les initiateurs principaux des comportements de jeu et de

salutation, dont l'effet pourrait s'avérer bénéfique, d'un point de vue psychologique aussi bien que physiologique, sur l'ensemble des membres de la meute.

Dans le cadre de notre travail, l'emploi de matrices sociométriques a permis de mettre en évidence des préférences mutuelles entre certains animaux, et a révélé que les membres d'une meute de loups entretiennent des relations d'intensité et de qualité diverses avec leurs congénères. Il apparaît notamment que, pour ce qui est de la meute considérée, les individus alpha semblent soudés par des liens privilégiés, qui perdurent pendant plusieurs années.

Notre recherche a mis en évidence les influences multiples que diverses variables comme le statut social, l'âge ou encore le sexe, pourraient avoir sur les interactions d'affiliation positive. Ces facteurs agissent certainement en synergie pour déterminer, en partie, le comportement d'un animal et les relations qu'il entretient avec ses congénères. Dans ce contexte, l'étude de la personnalité des individus nécessite également des investigations complémentaires, mais notre travail révèle que la personnalité particulière d'un seul animal semble avoir un impact non négligeable sur les comportements sociaux au sein de la meute. En conséquence, les interactions extrêmes d'un unique individu, qu'elles soient d'affiliation positive ou agonistiques, pourraient aussi influencer de manière considérable le niveau de stress de l'ensemble du groupe.

Ainsi, il est possible que l'effet calmant des comportements d'affiliation positive revête une importance significative dans son impact sur le stress social, notamment en contrebalançant les conséquences physiologiques des interactions agonistiques au sein de la meute.

Les observations réalisées au cours de notre recherche indiquent également que le comportement de suppression, présenté par certains membres dominants de la meute, pourrait traduire la perception, par ces derniers, de l'instabilité de leur position hiérarchique. S'il est avéré que la participation à des comportements d'affiliation positive a une quelconque action bénéfique sur les individus, la suppression de ces interactions pourrait être préjudiciable aux animaux concernés.

Selon les résultats de notre étude, le temps globalement consacré à des comportements d'affiliation positive est corrélé négativement avec le niveau de stress des individus, et pourrait ainsi être un indicateur de la santé des membres de la meute, ou tout au moins de leur bien-être psychologique et physiologique.

Les résultats de la présente étude améliorent nos connaissances scientifiques de la vie sociale du loup, et peuvent également trouver une application dans la gestion des représentants captifs de l'espèce. En effet, lors d'échange d'animaux entre les zoos ou les centres de recherche, dans le cadre du maintien de la diversité génétique, le déplacement d'un individu entretenant de forts liens d'affiliation positive avec la majorité des membres de sa meute peut avoir un effet néfaste non seulement sur le déplacé, mais encore sur les autres animaux du groupe. Cette remarque est aussi valable pour ce qui est du prélèvement d'individus sauvages, réalisé dans le cadre de programmes de réintroduction du loup.

Compte tenu des conditions dans lesquelles les données constituant la base de cette recherche ont été récoltées, nous pouvons aisément prétendre que les conclusions auxquelles notre travail a mené sont représentatives de la vie sociale au sein d'une meute de loups. Cependant, les résultats de l'étude d'un unique groupe social ne peuvent, en aucun cas, être généralisés à l'ensemble de l'espèce. Des travaux ultérieurs, réalisées aussi bien sur des meutes captives qu'évoluant à l'état sauvage, sont ainsi nécessaires afin de confirmer ou infirmer nos résultats.

6. BIBLIOGRAPHIE

Abbott, D. H., W. Salzman, N. J. Schultz-Darken et T. E. Smith. 1999. Specific neuroendocrine mechanisms not involving generalized stress mediated social regulation of female reproduction in cooperatively breeding marmoset monkeys. Dans C. S. Carter, I. I. Lederhendler et B. Kirkpatrick, eds., *The integrative neurobiology of affiliation*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Abrantes, R. 1997. *Dod language : An encyclopedia of canine behaviour*. Wakan Janka Publishers, Naperville, Illinois.

Alberts, S. C., R. M. Sapolsky et J. Altmann. 1992. Behavioral, endocrine, and immunological correlates of immigration by an aggressive male into a natural primate group. *Hormones and Behavior* 26 : 167-178.

Asa, C. S. 1999. Dogs. Dans *Encyclopedia of reproduction*, Vol. 1. Academic Press, New York, New York.

Asa, C. S. 1997. Hormonal and experimental factors in the expression of social and parental behavior in Canids. Dans N. G. Solomon et J. A. French, eds., *Cooperative breeding in Mammals,* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Asa, C. S. et C. Valdespino. 1998. Canid reproductive biology : An integration of proximate mechanisms and ultimate causes. *Amer. Zool*. 38 : 251-259.

Bahr, N. I. 1998. Environmental and hormonal correlates of maternal behavior in captive gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). Ph.D. dissertation. Universität Zürich, Zürich, Switzerland.

Baker, J. V., D. H. Abbott et W. Saltzman. 1999. Social determinants of reproductive failure in male common marmosets housed with their natal family. *Anim. Behav.* 58 : 501-513.

Bandelow, B., G. Sengos, D. Wedeking, G. Huether, J. Pilz, A. Broocks, G. Hajak et E. Rüther. 1997. Urinary excretion of cortisol, norepinephrine, testosterone, and melatonine in panic disorder. *Pharmacopsychiat.* 30 : 113-117.

Baun, M. M., N. Bergstrom, N. F. Langston et L. Thoma. 1983. Psychological effects of human / companion animal bonding. *Nurs. Res.* 33 : 126-129.

Bekoff, M. 1972. The development of social interaction, play and metacommunication in mammals : An ethological perspective. *Q. Rev. Biol.* 47 : 413-434.

Bekoff, M. 1974a. Social play and play-soliciting by infant Canids. *Am. Zool.* 14 : 323-340.

Bekoff, M. 1974b. Social play in coyotes, wolves and dogs. *BioScience* 24 : 225-230.

Bekoff, M. 1979. Behavioral acts : Description, classification, ethogram analysis, and measurement. Dans R. B. Cairns, ed., *The analysis of social interactions : Methods, issues, and illustrations.* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey.

Bekoff, M. 1982. Functional aspects of play as revealed by structural components and social interaction patterns. *Behav. Brain Sci.* 5 : 156-157.

Bekoff, M. 1995. Coyotes : Victims of their own success. *Canid news* 3 : 36-40.

Bekoff, M., H. L. Hill et J. B. Mitton. 1975. Behavioral taxonomy in Canids by discriminant function analyses. *Science* 190 : 1123-1125.

Berdoy, M. 1993. Defining bouts of behavior. *Anim. Behav.* 46 : 387-396.

Berman, C. M., K. L. R. Rasmussen et S. J. Suomi. 1994. Responses of free-ranging monkeys to a natural form of social separation. I. Parallels with mother-infant separation in captivity. *Child development* 65 : 1028-1041.

Boitani, L. 1995. Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf-human relationships. Dans L. N. Carbyn, S. H. Fritts et D. R. Seip, eds., *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada.

Boitani, L. 2003. Wolf conservation and recovery. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Bradbury, J. W. et S. L. Vehrencamp. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Burrows, R., H. Hofer et M. L. East. 1995. Population dynamics, intervention and survival in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Proc. R. Soc. Lond.* 262 : 235-245.

Carter, C. S., I. I. Lederhendler et B. Kirkpatrick. 1999. Dans C. S. Carter, I. I. Lederhendler et B. Kirkpatrick, eds., *The integrative neurobiology of affiliation*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Cannon, W. B. 1929. The wisdom of the body. *Physiol. Rev.* 9 : 399-431.

Caro, T. M., R. Roper, M. Young et G. R. Dank. 1979. Interobserver reliability. *Behaviour* 69 : 303-315.

Chandler, K. J. et R. M. Dixon. 2002. Urinary cortisol : Creatinine ratios in healthy horses and horses with hyperadrenocorticism and non-adrenal disease. *Veterinary Research* 150 : 773-776.

Christian, J. J. et D. E. Davis. 1964 . Endocrines, behavior, and population. *Science* 146 : 1550-1560.

Cipponeri, T. et P. Verrell. 2003. An uneasy alliance : Unequal distribution of affiliative interactions among members of a captive wolf pack. *Can. J. Zool.* 81 : 1763–1766.

Ciucci, P., L. Boitani, E. Francisci et G. Andreoli. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J. Zool.* 243 : 803-819.

Clarke, F. M. et C. G. Faulkes. 1997. Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proc. R. Soc. Lond.* 264 : 993-1000.

Colmenares Gil, R. 1979. Analisis automatico de la estructura social de una manada de lobos iberico (*Canis lupus signatus*) en cautividad. Dissertation, Universidad Autònoma de Madrid, Madrid, Spain.

Coscia, E. M. 1993. Swimming and aquatic play by timber wolf, *Canis lupus*, pups. *Can. Field Nat.* 107 : 361-362.

Creel, S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends Ecol. Evol.* 16 : 491-497.

Creel, S., N. M. Creel, M. G. L. Mills et S. L. Monfort. 1997. Rank and reproduction in cooprative breeding African wild dogs : Behavioral and endocrine correlates. *Behav. Ecol.* 8 : 298-306.

Creel, S., J. E. Fox, A. Hardy, J. Sands, B. Garrott et R. O. Peterson. 2002. Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conserv. Biol.* 16 : 809-814.

Darwin, C. 1872. *The expression of the emotions in man and animals.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

de Boer, S. F., J. L. Slangen et J. van der Gugten. 1988. Adaptation of plasma catecholamine and corticosterone responses to short-term repeated noise stress in rats. *Physiol. And Behav.* 44 : 237-280.

Derix, R. 1994. The social organisation of wolves and African wild dogs: An empirical and model-theoretical approach. Ph.D. dissertation, Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.

Derix, R., J. van Hooff, H. de Vries et J. Wensing. 1993. Male and female mating competition in wolves — female suppression vs. male intervention. *Behaviour* 127 : 141-174.

de Villiers, M. S., D. G. A. Meltzer, J. van Heerden, M. G. L. Mills, P. R. K. Richardson et A. S. van Jaarsveld. 1995. Handling-induced stress and mortalities in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Proc. R. Soc. Lond.* 262 : 215-220.

de Waal, F. B. M. 1989. Dominance « style » and primate social organization. Dans V. Standen et R. A. Foley, eds., *Comparative socioecology : The behavioural ecology of humans and other mammals*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, United Kingdom.

Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour* 125 : 283-313.

Dytham, C. 2003. *Choosing and using statistics : A biologist's guide.* 2nd ed. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom.

Eckert, R., D. Randall, W. Burggren et K. French. 1999. *Physiologie animale ―Mécanismes et adaptations.* De Boeck Université, Paris, France.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1955. Ethologische Studien am Galapagos-Seelöwen *Zalophus wollebaeki*. *Tierpsychol.* 12 : 203-219.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1984. *Ethologie ―biologie du comportement.* Editions scientifiques Naturalia et Biologia, Ophrys, Paris, France.

Eisenberg, J. F. et E. Gould. 1966. The behaviour of *Solenodon paradoxus* in captivity with comments on behavior of other Insectivoras. *Zoologica* 51 : 49-58.

Fagen, R. 1987. Play, games, and innovation : Sociobiological findings and unanswered questions. Dans C. B. Crawford, M. F. Smith and D. L. Krebs, eds., *Sociobiology and psychology : Ideas, issues and applications*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey.

Fau, J. F. et I. R. Tempany. 1976. Wolf observations from aerial bison surveys, 1972-76. Dans J. G. Stelfox, ed., *Wood Buffalo National Park Research 1972-76*. Annual Report. Canadian Wildlife Service and Parks Canada, Edmonton, Canada.

Fentress, J. C. 1967. Observations on the behavioural development of a hand-reared male timber wolf. *American Zoologist* 7 : 339-351.

Fentress, J. C., J. Ryon, P. J. McLeod et G. Z. Havkin. 1987a. A multidimentional approach to agonistic behavior in wolves. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues and problems in captive wolf research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Fentress, J. C., J. Ryon et P. J. McLeod. 1987b. Coyote adult-pup interactions in the first 3 months. *Can. J. Zool.* 65 : 760-763.

Fischer, R. B. 1984. Observations of group introductions in lowland gorillas. *Behavioral Processes* 9 : 293-296.

Folk, G. E., M. Fox et M. Folk. 1970. Physiological differences between alpha and subordinate wolves in a captive sibling pack. *Am. Zool.* 10 : 487.

Forbes, G. J. 1994. Wolf-ungulate winter relationships in Algonquin park, Ontario. Ph.D. dissertation, University of Waterloo, Ontario, Canada.

Foreman, G. E. 1997. Breeding and maternal behavior in Geoffroy's cats. *Int. Zoo Yb.* 35 : 104-115.

Forthman, D. L. 1995. Preliminary observations of social interactions among captive Sloth bears (*Ursus ursinus*). *Der Zoologische Garten* 65 : 139-152.

Fox, M. W. 1969. The anatomy of aggression and its ritualization in Canidae : A developmental and comparative study. *Behaviour* 35 : 242-258.

Fox, M. W. 1970. A comparative study of the development of facial expressions in Canids : Wolf, coyote and foxes. *Behaviour* 36 : 49-73.

Fox, M. W. 1972. Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters : A developmental and evolutionary persceptive. *Behaviour* 41 : 298-313.

Fox, M. W. 1975. Evolution of social behaviour in Canids. Dans M. W. Fox, ed., *The wild Canids : Their systematics, behavioral ecology, and evolution*. Van Nostrand Reinhold, New York, New York.

Fox, M. W., S. Halperin, A. Wise et E. Kohn. 1976. Species and hybrid differences in frequencies of play and agonistic actions in Canids. *Z. Tierpsychol.* 40 : 194-209.

Fox, M. W. et J. A. Cohen. 1977. Canid communication. Dans T. A. Sebeok, ed., *How animals communicate*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.

Fritts, S. H., R. O. Stephenson, R. D. Hayes et L. Boitani. 2003. Wolves and humans. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Am. Midl. Nat.* 121 : 184-188.

Gadbois, S. 2002. The socioendocrinology of aggression-mediated stress in timber wolves (*Canis lupus*). Ph.D. dissertation, Dalhousie University, Halifax, Canada.

Ganong, W. F. 1995. *Review of medical physiology*. Appelton et Lange, Norwalk, Connecticut.

Gese, E. M. et L. D. Mech. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969-1989. *Can. J. Zool.* 69 : 2946-2955.

Gilbert, F. K. 1995. Historical perspectives on wolf management in North America with special reference to human treatments in capture methods. Dans L. N. Carbyn, S. H. Fritts et D. R. Seip, eds., *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada.

Ginsberg, J. R. et D. W. Macdonald. 1990. *Foxes, wolves, jackals, and dogs : An action plan for conservation of Canids*. IUCN World Conservation Union, Gland, Switzerland.

Ginsburg, B. E. 1987. The wolf pack as a socio-genetic unit. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Ginther, A. J., T. E. Ziegler et C. T. Snowdon. 2001. Reproductive biology of captive male cottontop tamarin monkeys as a function of social environment. *Anim. Behav.* 61 : 65-78.

Glickman, S. E., C. J. Zabel, S. I. Yoerg, M. L. Weldele, C. M. Drea et L. G. Frank. 1999. Social facilitation, affiliation, and dominance in the social life of spotted hyenas. Dans C. S. Carter, I. I. Lederhendler et B. Kirkpatrick, eds., *The integrative neurobiology of affiliation*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Goodman, P. A. et E. Klinghammer. 1985. Wolf ethogram. *Ethology Series* 3. North American Wildlife Park Foundation, Battle Ground, Indiana.

Gosling, S. D. 1998. Personality dimensions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of comparative Psychology* 112 : 107-118.

Greenberg, N., J. A. Carr et C. H. Summers. 2002. Ethological causes and consequences of the stress response. *Integrative and Comparative Biology* 42 : 508-516.

Haber, G. C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. Ph.D. dissertation, University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Haber, G. C. 1996. Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conserv. Biol.* 10 : 1068-1081.

Hanson, J. D, M. E. Larson et C. T. Snowdon. 1976. The effects of control over high intensity noise on plasma cortisol levels in rhesus monkeys. *Behav. Biol.* 16 : 333-340.

Harcourt, A. H. 1979. Social relationships among adult male and female mountain gorillas in the wild. *Animal Behavior* 27 : 325-342.

Harlow, H. et R. Zimmerman. 1959. Affectional responses in the infant monkey. *Science* 130 : 421.

Harrington, F. H., P. Paquet, J. Ryon et J. C. Fentress. 1982. Monogamy in wolves : A review of the evidence. Dans F. H. Harrington et P. C. Paquet, eds., *Wolves of the world : Perspectives of behavior, ecology, and conservation.* Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey.

Harrington, F. H. et C. S. Asa. 2003. Wolf communication. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Harris, S. et P. C. L. White. 1992. Is reduced affiliative rather than increased agonistic behaviour associated with dispersal in red foxes ? *Anim. Behav.* 44 : 1085-1089.

Hill, H. L. et M. Bekoff. 1977. The variability of some motor components of social play and agonistic behaviour in infant eastern coyotes, *Canis latrans* var.. *Anim. Behav.* 25 : 907-909.

Hoff, M. P., R. D. Nadler et T. L. Maple 1981. Development of infant play in a captive group of low-land gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *American Journal of Primatology* 1 : 65-72.

Honeyager, A. T. 1992. The potential for timber wolf recovery in the Nicolet National Forest and adjacent areas. Ph.D. dissertation, University of Wisconsin - Milwaukee, Milwaukee, Wisconsin.

Insel, T. R. et L. E. Shapiro. 1992. Oxytocin receptor distribution reflects social organization in monogamous and polygamous voles. *Proceedings the National Academy of Sciences*. 89 : 5981-5985.

Immelmann, K. 1990. *Dictionnaire de l'éthologie*. Pierre Margdaga, ed., Psychologie et sciences humaines, Bruxelles, Belgique.

Jenks, S. M. et B. E. Ginsburg. 1987. Socio-sexual dynamics in a captive wolf pack. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Keverne, E. B. 1992. Primate social relationships : Their determinants and consequences. *Advances in the Study of Behavior* 21 : 1-37.

Keverne, E. B., R. E. Meller et J. A. Eberhardt. 1982. Dominance and subordination : Concepts or physiological states ? Dans O. Chiarelli, ed., *Advanced views on Primate biology*. Springer-Verlag, New York, New York.

Keverne, E. B., N. D. Martensz et B. Tuite. 1989. Beta-endorphins concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology* 14 : 155-161.

Kirschbaum, C. et D. H. Hellhammer. 1994. Salivary cortisol in psychoneuroendocrine research : Recent developments and applications. *Psychoneuroendocrinology* 19 : 313-333.

Kojola, I. et J. Kuittinen. 2002. Wolf attacks on dogs in Finland. *Wild Soc. Bull.* 30 : 498-501.

Kreeger, T. J. 1988. *The physiological, biochemical, and pathological responses of wild Canids to stress.* Ph.D. dissertation. University of Minnesota, Minnesota.

Kreeger, T. J. 2003. The internal wolf : Physiology, pathology, and pharmacology. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Kreeger, T. J., U. S. Seal et E. D. Plotka. 1992. Influence of hypothalamic-pituitary-adrenocortical hormones on reproductive hormones in gray wolves (*Canis lupus*). *The Journal of Experimental Zoology* 264 : 32-41.

Landry, J.-M. 2001. *Le loup*. Delachaux et Niestlé S.A., Paris, France.

Leshner, A. I. et D. K. Candland. 1972. Endocrine effects of grouping and dominance rank in skirrel monkeys. *Physiology and behavior* 8 : 441-445.

Levine, S., M. D. Lyons et A. F. Schatzberg. 1999. Psychobiological consequences of social relationships. Dans C. S. Carter, I. I. Lederhendler et B. Kirkpatrick, eds., *The integrative neurobiology of affiliation*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Lockwood, R. 1976. An ethological analysis of social structure and affiliation in captive wolves (*Canis lupus*). Ph.D dissertation, Washington University, Saint Louis, Missouri.

Lockwood, R. 1979. Dominance in wolves : Useful construct or bad habit ? Dans E. Klinghammer, ed., *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, New York, New York.

Loeven, J. C. 1994. The ontogeny of social play in timber wolves, *Canis lupus*. Master's thesis, Dalhousie University, Halifax, Canada.

Lorenz, K. Z. 1966. *On aggression*. Harcourt, Brace and World, New York, New York.

Lucchini, V. E. Fabbri, F. Marucco, S. Ricci, L. Boitani et E. Randi. 2002. Noninvasive molecular tracking of colonizing wolf (*Canis lupus*) packs in the western Italian Alps. *Molecular Ecology* 11 : 857-868.

Lukas, K. E., G. Hamor, M. A. Bloomsmith, C. L. Horton et T. L. Maple. 1998. Behavioral effects of removing milk from the gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) diet at Zoo Atlanta. *American Journal of Primatology*. 45 : 193.

Lynch, J. J. 1974. Psychophysiology and development of social attachment. *J. Nerv. Ment. Dis.* 151 : 231-244.

MacDonald, K. 1987. Development and stability of personality characteristics in pre-pubertal wolves : Implications for pack organization and behavior. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues, and problems in captive wolf research*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Malechek, J. C. et B. M. Smith. 1976. Behavior of range cows in response to winter weather. *Journal of Range Management* 29 : 9-12.

Martin, P. et P. Bateson. 1993. *Measuring behaviour*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

McFarland, D. 2001. *Le comportement animal : Psychobiologie, éthologie et évolution*. De Boeck Université, Bruxelles, Belgique.

McLeod, P. J. 1987. Aspects of the early social development of timber wolves (*Canis lupus*). Ph.D. dissertation, Dalhousie University, Halifax, Canada.

McLeod, P. J. 1996. Developmental changes in associations among timber wolf (*Canis lupus*) postures. *Behav. Processes* 38 : 105-118.

McLeod, P. J., J. C. Fentress et J. Ryon. 1991. Patterns of aggression within a captive timber wolf pack. *Agress. Behav.* 17 : 84.

McLeod, P. J., W. H. Moger, J. Ryon, S. Gadbois et J. C. Fentress. 1996. The relation between urinary cortisol levels and social behavior in captive timber wolves. *Can. J. Zool.* 74 : 209-216.

Mech, L. D. 1970. *The wolf : The ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press, Garden City, New York, New York.

Mech, L. D. 1988. *The Arctic wolf : Living with the pack*. Voyageur Press, Stillwater, Minnesota.

Mech, L. D. 1993. Details of a confrontation between two wild wolves. *Can. J. Zool.* 71 : 1900-1903.

Mech, L. D. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Can. J. Zool.* 77 : 1196-1203.

Mech, L. D. 2001. "Standing over" and "hugging" in wild wolves, *Canis lupus*. *Canadian Field-Naturalist* 115 : 179-181.

Mech, L. D. et U. S. Seal. 1987. Premature reproductive activity in wild wolves. *J. Mammal.* 68 : 871-873.

Mech, L. D., U. S. Seal et G. D. DelGiudice. 1987. Use of urine in snow to indicate condition of wolves. *J. Wildl. Mgmt*. 51 : 10-13.

Mech, L. D., L. G. Adams, T. J. Meier, J. W. Burch et B. W. Dale. 1998. *The wolves of Denali.* University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota.

Mech, L. D., P. C. Wolf et J. M. Packard. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. *Can. J. Zool.* 77 : 1192-1195.

Mech, L. D. et L. Boitani. 2003. Wolf social ecology. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Medjo, D. C. et L. D. Mech. 1976. Reproductive activity in nine- and ten-month-old wolves. *J. Mammal.* 57 : 406-408.

Meyer, S. et J.-M. Weber. 1996. Ontogeny of dominance in free-living red foxes. *Ethology* 102 : 1008-1019.

Moger, W. H., L. E. Ferns, J. R. Wright, S. Gadbois et P. J. McLeod. 1998. Elevated urinary cortisol in a timber wolf (*Canis lupus*) : A result of social behaviour or adrenal pathology ? *Can. J. Zool.* 76 : 1957-1959.

Moran, G. 1987. Dispensing with the « fashionable fallacy of dispensing with description » in the study of wolf social behavior. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Moran, G., J. C. Fentress et I. Golani. 1981. A description of relational patterns during « ritualized fighting » in wolves. *Anim. Behav.* 29 : 1146-1165.

Morell, V. 1996. Life at the top : Animals pay the high price of dominance. *Science* 271 : 345-346.

Murie, A. 1944. *The wolves of Mount McKinley*. University of Washington Press, Seattle, Washington.

Nelson, R. J. 2000. *An introduction to behavioral endocrinology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Nickelson, S. A. et J. S. Lockard. 1978. Ethogram of Celebes monkeys (*Macaca nigra*) in two captive habitats. *Primates* 19 : 437-447.

Nowak, R. M. 2003. Wolf evolution and taxonomy. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Oswald, M. et J. S. Lockard. 1980. Ethogram of the De Brazza's guenon (*Cercopithecus Neglectus*) in captivity. *Applied Animal Ethology*. 6 : 285-296.

Packard, J. M. 1980. Deferred reproduction in wolves (*Canis lupus*). Ph.D. dissertation, University of Minnesota, Saint Paul, Minnesota.

Packard, J. M. 2003. Wolf behavior : Reproductive, social, and intelligent. Dans L. D. Mech et L. Boitani, eds., *Wolves : Behavior, ecology, and conservation.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Pedersen, J. M., S. E. Glickman, L. G. Frank et F. A. Beach. 1990. Sex differences in the play behavior of spotted hyenas, *Crocuta crocuta. Hormon. Behav*. 24 : 403-420.

Peters, R. 1978. Communication, cognitive mapping, and strategy in wolves and hominids. Dans R. L. Hall et H. S. Sharp, eds., *Wolf and man : Evolution in parallel*. Academic Press, New York, New York.

Perry, J. M. 1991. The reproductive biology of captive lemur mongoz (mongoose lemur) : A comparison between wild caught and captive born breeding pairs. Master's thesis, North Carolina State University, Raleigh, North Carolina.

Rabb, G. B., J. H. Woolpy et B. E. Ginsburg. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zool.* 7 : 305-312.

Ray, J. C. et R. M. Sapolsky. 1992. Styles of male social behavior and their endocrine correlates among hight-ranking wild baboons. *American Journal of Primatology* 28 : 231-250.

Razzoli, M., B. S. Cushing, C. S. Carter et P. Valsecchi. 2003. Hormonal regulation of agonistic and affiliative behavior in female mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus). Horm Behav.* 43 : 549-553.

Rosenberg, A. 1990. Is there an evolutionary biology of play ? Dans M. Bekoff and D. Jamienson, eds., *Interpretation and explanation in the study of animal behavior*, Vol. 1. Westview Press, Boulder, Colorado.

Ross, M. R. 2001. The effect of ultraviolet light on the behavior of birds. Ph.D. dissertation, Georgia Institute of Technology, Atlanta, Georgia.

Saltzman, W., N. J. Schultz-Darken, F. H. Wegner, D. J. Wittwer et D. H. Abbott. 1998. Suppression of cortisol levels in subordinate female marmosets : Reproductive and social contributions. *Hormones and Behavior* 33 : 58-74.

Sands, J. et S. Creel. 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* 67 : 387-396.

Sapolsky, R. M. 1982. The endocrine stress-reponse and social status in the wild baboon. *Horm. Behav.* 16 : 279-292.

Sapolsky, R. M. 1983. Endocrine aspects of social instability in the olive baboon (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology* 5 : 365.

Sapolsky, R. M. 1985. Stress-induced suppression of testicular function in the wild baboon : Role of glucocorticoids. *Endocrinology* 116 : 2273-2278.

Sapolsky, R. M. 1991. Testicular function, social rank and personality among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology* 16 : 281-293.

Sapolsky, R. M. 1992. Cortisol concentrations and the social significance of rank instability among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology* 17 : 701-709.

Sapolsky, R. M. 1993. Endocrinology alfresco : Psychoendocrine studies of wild baboons. *Recent progress in hormone research.* 48 : 437-468.

Sapolsky, R. M. 1996. Stress, glucocorticoids, and damage to the nervous system : The current state of confusion. *Stress* 1 : 1-19.

Sapolsky, R. M. 1998. *Why zebras don't get ulcers — A guide to stress, stress-related diseases, and coping.* W. H. Freeman and Company, New York, New York.

Sapolsky, R. M. 2002. Endocrinology of the stress response. Dans J. B. Becker, S. M. Breedlove, D. Crews et M. M. McCarthy, eds., *Behavioral Endocrinology*. 2nd ed. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Sapolsky, R. M. et J. C. Ray. 1989. Styles of dominance and their endocrine correlates among wild olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology* 18 : 1-13.

Schenkel, R. 1947. Ausdrucks-Studien an Wölfen [Expression studies of wolves]. *Behaviour* 1 : 81-129 [Traduction de l'allemand par F. Harrington].

Schenkel, R. 1967. Submission : Its features and function in the wolf and dog. *Am. Zool.* 7 : 319-329.

Scott, J. P. et J. L. Fuller. 1965. *Genetics and the social behaviour of the dog.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Seal, U. S., E. D. Plotka, J. M. Packard et L. D. Mech. 1979. Endocrine correlates of reproduction in the wolf. I. Serum progesterone, estradiol, and LH during the estrous cycle. *Biol. Reprod*. 21 : 1057-1066.

Seal, U. S., E. D. Plotka, L. D. Mech et J. M. Packard. 1987. Seasonal metabolic and reproductive cycles in wolves. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues and problems in captive wolf research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Seligman, M. E. P. 1975. *Helplessness.* Freeman & Co., San Francisco, California.

Seligman, M. E. P. et S. F. Maier. 1967. Failure to escape traumatic shock. *Journal of Experimental Psychology* 74 : 1-9.

Selye, H. 1973. The evolution of the stress concept. *American Scientist* 61 : 692-699.

Siegel, S. et N. J. Castellan. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. 2nd ed. McGraw-Hill, London, United Kingdom.

Silbernagl, S. et A. Despopoulos. 2001. *Atlas de poche de physiologie.* Flammarion, Paris, France.

Smith, W. J. 1977. *The behavior of communicating : An ethological approach.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Stevenson, M. F. et T. B. Poole. 1976. An ethogram of the common marmoset (*Calithrix Jaccus Jaccus*) : General behavior repertoire. *Animal Behavior* 24 : 428-451.

Strier, K. B. 2003. *Primate behavioral ecology*. Allyn and Bacon Press, Needham Heights, Massachusetts.

Stryer, L. 1995. *Biochemistry.* W. H. Freeman and Company, Stanford University, New York, New York.

Sullivan, J. O. 1978. Variability in the wolf, a group of hunter. Dans R. L. Hall et H. S. Sharp, eds., *Wolf and man : Evolution in parallel*. Acadamic Press, New York, New York.

Suomi, S. J. 1991. Primate separation models of affective disorders. Dans J. Madden, ed., *Neurobiology of learning, emotion and affect.* Raven Press, New York, New York.

Swenson, R. M. et W. H. Vogel. 1983. Plasma catecholamine and corticosterone as well as brain catecholamine changes during coping in rats exposed to stressful footshock. *Pharmacol. Biochem. And Behav.* 18 : 689-693.

Thiel, R. P. et T. Valen. 1995. Status of the grey wolf in the lower 48 states to 1992. Dans L. N. Carbyn, S. H. Fritts et D. R. Seip, eds., *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada.

Toates, F. M. 1995. *Stress — Conceptual and biological aspects*. J. Wiley and Sons, Chichester, United Kingdom.

Uvnäs-Moberg, K. 1999. Physiological and endocrine effects of social contact. Dans C. S. Carter, I. I. Lederhendler et B. Kirkpatrick, eds., *The integrative neurobiology of affiliation*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Valière, N., L. Fumagalli, L. Gielly, C. Miquel, B. Lequette, M.-L. Poulle, J.-M. Weber, R. Arlettaz et P. Taberlet. 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation* 6 : 83-92.

van Hooff, J. A. R. A. M. et J. A. B. Wensing. 1987. Dominance and its behavioral mesures in a captive wolf pack. Dans H. Frank, ed., *Man and wolf : Advances, issues and problems in captive wolf research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

van Lawick-Goodall, J. 1965. New discoveries among Africa's chimpanzees. *Nat. Geog. Mag.*, 128 : 802-831.

van Lawick-Goodall, J. 1968. The behavior of freeliving chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Anim. Behav. Monogr.* 1 : 161-311.

Vilà, C., U. Vicente et J. Castroviejo. 1995. Observations on the daily activity patterns in the Iberian wolf. Dans L. N. Carbyn, S. H. Fritts et D. R. Seip, eds., *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada.

Virgin, C. E. Jr et R. M. Sapolsky. 1997. Styles of male social behavior and their endocrine correlates among low-ranking baboons. *American Journal of Primatology* 42 : 25-39.

Vormbrock, J. K. et J. M. Grossberg. 1988. Cardiovascular effects of human-pet dog interactions. *J. Behav. Med.* 11 : 509-517.

Vos, J. 2000. Food habits and livestock depredation of two Iberian wolf packs (*Canis lupus signatus*) in the north of Portugal. *J. Zool.* 251 : 457-462.

Weber, I. 1973. Tactile communication among free-ranging langurs. *American Journal of Antropology* 38 : 481-486.

Welker, W. I. 1961. An analysis of exploratory and play behavior in animals. Dans D. W. Fiske et S. R. Maddi, eds., *Functions of varied experience*. The Dorsey Press, Homewood, Illinois.

Willkomm, S. 1990. Quantitative analysis of the ontogeny of play behaviour in Canid hybrids. *Ethology* 86 : 287-302.

Woolpy, J. H. et B. E. Ginsgurg. 1967. Wolf socialization : A study of temperament in a wild social species. *American zoologist* 7 : 357-363.

Ziegler, T. E., G. Scheffler et C. T. Snowdon. 1995. The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Hormones and Behavior* 29 : 407-424.

Zimen, E. 1975. Social dynamics of the wolf pack. Dans M. W. Fox, ed., *The wild Canids : Their systematics, behavioral ecology, and evolution*. Van Nostrand Reinhold, New York, New York.

Zimen, E. 1981. *The wolf : A species in danger.* Delacorte Press, New York, New York.

Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram. Dans F. H. Harrington et P. C. Paquet, eds., *Wolves of the world : Perspectives of behavior, ecology, and conservation.* Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey.

Zimen, E. et L. Boitani. 1979. Status of the wolf in Europe and the possibilities of conservation and reintroduction. Dans E. Klinghammer, ed., *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, New York, New York.

7. ANNEXES

ANNEXE 1

One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test

		GC	GNC	GWC	PINO	PIWO	PSNO	PSWO	PNC	PWC	U
N		1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104
Normal Parameters[a,b]	Mean	.02	.25	.36	.01	.09	1.45	.10	.53	.24	.48
	Std. Deviation	.146	.639	.869	.085	.465	3.409	.632	1.400	1.013	1.112
Most Extreme Differences	Absolute	.537	.479	.445	.521	.519	.335	.518	.418	.475	.411
	Positive	.537	.479	.445	.521	.519	.321	.518	.418	.475	.411
	Negative	-.441	-.346	-.339	-.475	-.427	-.335	-.439	-.353	-.408	-.333
Kolmogorov-Smirnov Z		17.859	15.928	14.797	17.310	17.245	11.131	17.223	13.881	15.797	13.667
Asymp. Sig. (2-tailed)		.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000

a. Test distribution is Normal.

b. Calculated from data.

Tab. 28 Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov appliqué à la distribution de chaque comportement individuel ; la distribution théorique est normale.

One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test

		TOTAL	JEU	SALUT.	PROX.	LN(TOT+1)	LN(JEU+1)	LN(SALUT.+1)	LN(PROX.+1)	RACINE(TOT)	RACINE(JEU)	RACINE(SALUT.)	RACINE(PROX.)
N		1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104	1104
Normal Parameters[a,b]	Mean	3.52	1.64	.61	.76	1.014035	.5115182	.3132503	.3160419	1.346641	.6810938	.4173863	.4176140
	Std. Deviation	5.271	3.822	1.213	2.041	.9582646	.8049318	.5116391	.5868102	1.307264	1.085580	.6635646	.7685221
Most Extreme Differences	Absolute	.252	.334	.379	.373	.214	.377	.416	.432	.207	.374	.421	.434
	Positive	.229	.319	.379	.373	.214	.377	.416	.432	.207	.374	.421	.434
	Negative	-.252	-.334	-.306	-.354	-.145	-.263	-.270	-.295	-.151	-.265	-.265	-.293
Kolmogorov-Smirnov Z		8.376	11.091	12.607	12.407	7.101	12.524	13.806	14.363	6.885	12.436	13.989	14.418
Asymp. Sig. (2-tailed)		.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000

a. Test distribution is Normal.

b. Calculated from data.

Tab. 29 Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov appliqué à la distribution des catégories comportementales, ainsi qu'à celle de ces données transformées (logarithme naturel ou racine carrée) ; la distribution théorique est normale.

ANNEXE 2

Calcul des coefficients :

- coefficient pour un hiver = le plus grand total de temps consacré par hiver / le temps total de l'hiver considérée ;
- coefficient pour un mois = le plus grand total de temps consacré par mois / le temps total du mois considéré.

HIVER D'ETUDE	TEMPS TOTAL D'OBSERVATION (SEC)	COEFFICIENT DE PONDERATION
1	**178'587**	**1.00**
2	**128'263**	**1.39**
3	**175'611**	**1.017**

Tab. 30 Coefficients de pondération calculés pour chacun des hivers étudiés.

MOIS ET ANNEE	TEMPS TOTAL D'OBSERVATION (SEC)	COEFFICIENT DE PONDERATION
Novembre 1993	**32'400**	**1.91**
Décembre 1993	**25'200**	**2.46**
Janvier 1994	**54'355**	**1.14**
Février 1994	**39'600**	**1.56**
Mars 1994	**27'032**	**2.29**
Novembre 1994	**33'034**	**1.88**
Décembre 1994	**18'160**	**3.41**
Janvier 1995	**21'979**	**2.82**
Février 1995	**32'400**	**1.91**
Mars 1995	**22'690**	**2.73**
Novembre 1995	**18'000**	**3.44**
Décembre 1995	**51'600**	**1.20**
Janvier 1996	**61'971**	**1.00**
Février 1996	**26'040**	**2.38**
Mars 1996	**18'000**	**3.44**

Tab. 31 Coefficients de pondération calculés pour chacun des mois de l'étude.

ANNEXE 3

A. Les trois hivers

PROXIMITE	Hiver 1	Hiver 2	Hiver 3
Hiver 1	**-**	**0.049**	**< 0.000**
Hiver 2	**0.049**	**-**	**0.004**
Hiver 3	**< 0.000**	**0.004**	**-**

Tab. 32 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des hivers, pour les comportements de proximité.

B. Les cinq mois

SALUTATION	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars
Novembre	**-**	**0.040**	**0.157**	**0.151**	**0.045**
Décembre	**0.040**	**-**	**0.385**	**0.531**	**< 0.000**
Janvier	**0.157**	**0.385**	**-**	**0.863**	**< 0.000**
Février	**0.151**	**0.531**	**0.863**	**-**	**0.001**
Mars	**0.045**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.001**	**-**

Tab. 33 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de salutation.

PROXIMITE	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars
Novembre	**-**	**0.039**	**0.633**	**0.347**	**< 0.000**
Décembre	**0.039**	**-**	**0.067**	**0.001**	**< 0.000**
Janvier	**0.633**	**0.067**	**-**	**0.080**	**< 0.000**
Février	**0.347**	**0.001**	**0.080**	**-**	**< 0.000**
Mars	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**-**

Tab. 34 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de proximité.

ANNEXE 4

A. Les trois hivers

JEU	Hiver 1	Hiver 2	Hiver 3
Hiver 1	**-**	**0.840**	**0.004**
Hiver 2	**0.840**	**-**	**0.030**
Hiver 3	**0.004**	**0.030**	**-**

Tab. 35 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des hivers, pour les comportements de jeu.

PROXIMITE	Hiver 1	Hiver 2	Hiver 3
Hiver 1	**-**	**0.152**	**< 0.000**
Hiver 2	**0.152**	**-**	**0.001**
Hiver 3	**< 0.000**	**0.001**	**-**

Tab. 36 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des hivers, pour les comportements de proximité.

B. Les cinq mois

SALUTATION	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars
Novembre	**-**	**0.073**	**0.071**	**0.147**	**0.015**
Décembre	**0.073**	**-**	**0.710**	**0.719**	**< 0.000**
Janvier	**0.071**	**0.710**	**-**	**0.814**	**< 0.000**
Février	**0.147**	**0.719**	**0.814**	**-**	**< 0.000**
Mars	**0.015**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**-**

Tab. 37 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de salutation.

PROXIMITE	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars
Novembre	**-**	**0.038**	**0.452**	**0.235**	**< 0.000**
Décembre	**0.038**	**-**	**0.108**	**0.001**	**< 0.000**
Janvier	**0.452**	**0.108**	**-**	**0.021**	**< 0.000**
Février	**0.235**	**0.001**	**0.021**	**-**	**< 0.000**
Mars	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**-**

Tab. 38 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des mois, pour les comportements de proximité.

ANNEXE 5

AVEC ET SANS CONTACT	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars
Novembre	**-**	**0.458**	**0.501**	**0.863**	**0.001**
Décembre	**0.458**	**-**	**0.143**	**0.530**	**< 0.000**
Janvier	**0.501**	**0.143**	**-**	**0.354**	**0.002**
Février	**0.863**	**0.530**	**0.354**	**-**	**< 0.000**
Mars	**0.001**	**< 0.000**	**0.002**	**< 0.000**	**-**

Tab. 39 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire de mois, pour les comportements avec et sans contact.

ANNEXE 6

A. Comportements de jeu

JEU	U	J	DC	N	G	P	H	V	X
U	-	**0.010**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
J	**0.010**	-	**0.138**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
DC	**< 0.000**	**0.138**	-	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	-	**0.633**	**0.009**	**0.004**	**< 0.000**	**< 0.000**
G	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.633**	-	**0.036**	**0.015**	**< 0.000**	**< 0.000**
P	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.009**	**0.036**	-	**0.800**	**< 0.000**	**< 0.000**
H	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.004**	**0.015**	**0.800**	-	**< 0.000**	**< 0.000**
V	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	-	**0.225**
X	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.225**	-

Tab. 40 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de jeu.

B. Comportements de salutation

SALUTATION	J	U	G	DC	V	P	N	H	X
J	-	**0.958**	**0.720**	**0.021**	**0.011**	**0.001**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
U	**0.958**	-	**0.781**	**0.083**	**0.055**	**0.019**	**0.001**	**< 0.000**	**< 0.000**
G	**0.720**	**0.781**	-	**0.071**	**0.050**	**0.014**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
DC	**0.021**	**0.083**	**0.071**	-	**0.882**	**0.450**	**0.052**	**0.001**	**< 0.000**
V	**0.011**	**0.055**	**0.050**	**0.882**	-	**0.658**	**0.086**	**0.003**	**< 0.000**
P	**0.001**	**0.019**	**0.014**	**0.450**	**0.658**	-	**0.199**	**0.008**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**0.001**	**< 0.000**	**0.052**	**0.086**	**0.199**	-	**0.178**	**< 0.000**
H	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.001**	**0.003**	**0.008**	**0.178**	-	**0.002**
X	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.002**	-

Tab. 41 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de salutation.

C. Comportements de proximité

PROXIMITE	V	G	P	J	DC	H	N	U	X
V	-	**0.874**	**0.602**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
G	**0.874**	-	**0.718**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
P	**0.602**	**0.718**	-	**0.002**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
J	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.002**	-	**0.510**	**0.129**	**0.013**	**0.072**	**< 0.000**
DC	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.510**	-	**0.364**	**0.060**	**0.186**	**< 0.000**
H	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.129**	**0.364**	-	**0.328**	**0.496**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.013**	**0.060**	**0.328**	-	**0.985**	**0.004**
U	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.072**	**0.186**	**0.496**	**0.985**	-	**0.010**
X	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.004**	**0.010**	-

Tab. 42 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de proximité.

ANNEXE 7

A. Comportements de jeu

JEU	U	J	DC	N	G	H	P	V	X
U	-	**0.002**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
J	**0.002**	-	**0.176**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
DC	**< 0.000**	**0.176**	-	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	-	**0.413**	**0.005**	**0.005**	**< 0.000**	**< 0.000**
G	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.413**	-	**0.045**	**0.043**	**< 0.000**	**< 0.000**
H	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.005**	**0.045**	-	**0.990**	**< 0.000**	**< 0.000**
P	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.005**	**0.043**	**0.990**	-	**< 0.000**	**< 0.000**
V	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	-	**0.212**
X	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.212**	-

Tab. 43 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de jeu.

B. Comportements de salutation

SALUTATION	U	J	G	DC	V	P	N	H	X
U	-	**0.902**	**0.416**	**0.069**	**0.016**	**0.006**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
J	**0.902**	-	**0.329**	**0.023**	**0.002**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
G	**0.416**	**0.329**	-	**0.190**	**0.042**	**0.015**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
DC	**0.069**	**0.023**	**0.190**	-	**0.478**	**0.294**	**0.025**	**0.001**	**< 0.000**
V	**0.016**	**0.002**	**0.042**	**0.478**	-	**0.702**	**0.104**	**0.004**	**< 0.000**
P	**0.006**	**< 0.000**	**0.015**	**0.294**	**0.702**	-	**0.189**	**0.010**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.025**	**0.104**	**0.189**	-	**0.195**	**< 0.000**
H	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.001**	**0.004**	**0.010**	**0.195**	-	**0.001**
X	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.001**	-

Tab. 44 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de salutation.

C. Comportements de proximité

PROXIMITE	V	G	P	J	DC	H	N	U	X
V	-	**0.868**	**0.386**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
G	**0.868**	-	**0.505**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
P	**0.386**	**0.505**	-	**0.002**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
J	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.002**	-	**0.562**	**0.126**	**0.013**	**0.088**	**< 0.000**
DC	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.562**	-	**0.355**	**0.057**	**0.197**	**< 0.000**
H	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.126**	**0.355**	-	**0.319**	**0.517**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.013**	**0.057**	**0.319**	-	**0.931**	**0.004**
U	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.088**	**0.197**	**0.517**	**0.931**	-	**0.011**
X	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.004**	**0.011**	-

Tab. 45 Valeurs de probabilité obtenues au moyen de tests de Mann-Whitney appliqués aux comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de proximité.

ANNEXE 8

AVEC ET SANS CONTACT	G	J	U	X	DC	P	V	H	N
G	-	0.089	0.172	0.389	0.002	< 0.000	< 0.000	0.001	0.001
J	0.089	-	0.800	0.764	0.156	0.070	0.076	0.069	0.039
U	0.172	0.800	-	0.876	0.450	0.349	0.358	0.234	0.166
X	0.389	0.764	0.876	-	0.814	0.757	0.763	0.598	0.522
DC	0.002	0.156	0.450	0.814	-	0.847	0.864	0.519	0.376
P	< 0.000	0.070	0.349	0.757	0.847	-	0.982	0.588	0.424
V	< 0.000	0.076	0.358	0.763	0.864	0.982	-	0.579	0.417
H	0.001	0.069	0.234	0.598	0.519	0.588	0.579	-	0.833
N	0.001	0.039	0.166	0.522	0.376	0.424	0.417	0.833	-

Tab. 46 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire d'individus, pour les comportements avec et sans contact.

ANNEXE 9

A. Comportements de salutation

SALUTATION	U	H	V	J	N	DC	X	P	G
U	-	0.427	0.154	< 0.000	< 0.000	< 0.000	0.048	< 0.000	< 0.000
H	0.427	-	0.463	0.096	0.093	0.001	0.128	0.001	< 0.000
V	0.154	0.463	-	0.773	0.664	0.148	0.326	0.071	0.035
J	< 0.000	0.096	0.773	-	0.719	0.001	0.342	0.008	< 0.000
N	< 0.000	0.093	0.664	0.719	-	0.057	0.405	0.038	0.006
DC	< 0.000	0.001	0.148	0.001	0.057	-	0.752	0.353	0.142
X	0.048	0.128	0.326	0.342	0.405	0.752	-	0.975	0.911
P	< 0.000	0.001	0.071	0.008	0.038	0.353	0.975	-	0.851
G	< 0.000	< 0.000	0.035	< 0.000	0.006	0.142	0.911	0.851	-

Tab. 47 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire d'individus, pour les comportements de salutation.

B. Comportements de proximité

PROXIMITE	U	X	N	J	DC	H	G	V	P
U	-	1.000	0.136	0.098	0.074	0.051	0.023	0.021	0.006
X	1.000	-	0.210	0.165	0.133	0.100	0.056	0.053	0.020
N	0.136	0.210	-	0.706	0.483	0.285	0.060	0.052	0.004
J	0.098	0.165	0.706	-	0.690	0.395	0.053	0.045	0.001
DC	0.074	0.133	0.483	0.690	-	0.642	0.150	0.130	0.006
H	0.051	0.100	0.285	0.395	0.642	-	0.430	0.386	0.046
G	0.023	0.056	0.060	0.053	0.150	0.430	-	0.896	0.049
V	0.021	0.053	0.052	0.045	0.130	0.386	0.896	-	0.072
P	0.006	0.020	0.004	0.001	0.006	0.046	0.049	0.072	-

Tab. 48 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré appliqués à chaque paire d'individus, pour les comportements de proximité.

ANNEXE 10

A. Comportements de jeu social

JEU SOCIAL	U	X	V	J	G	H	N	P	DC
U	-	**0.474**	**0.042**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**
X	**0.474**	-	**0.727**	**0.370**	**0.357**	**0.307**	**0.176**	**0.172**	**0.143**
V	**0.042**	**0.727**	-	**0.362**	**0.358**	**0.291**	**0.101**	**0.112**	**0.059**
J	**< 0.000**	**0.370**	**0.362**	-	**0.865**	**0.637**	**0.105**	**0.177**	**0.008**
G	**< 0.000**	**0.357**	**0.358**	**0.865**	-	**0.776**	**0.271**	**0.301**	**0.124**
H	**< 0.000**	**0.307**	**0.291**	**0.637**	**0.776**	-	**0.519**	**0.502**	**0.362**
N	**< 0.000**	**0.176**	**0.101**	**0.105**	**0.271**	**0.519**	-	**0.892**	**0.813**
P	**< 0.000**	**0.172**	**0.112**	**0.177**	**0.301**	**0.502**	**0.892**	-	**0.979**
DC	**< 0.000**	**0.143**	**0.059**	**0.008**	**0.124**	**0.362**	**0.813**	**0.979**	-

Tab. 49 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré pour les comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de jeu social.

B. Comportements de salutation

SALUTATION	U	J	V	DC	H	N	X	G	P
U	-	**0.456**	**0.146**	**0.127**	**0.035**	**< 0.000**	**0.003**	**< 0.000**	**< 0.000**
J	**0.456**	-	**0.309**	**0.261**	**0.064**	**< 0.000**	**0.006**	**< 0.000**	**< 0.000**
V	**0.146**	**0.309**	-	**0.971**	**0.342**	**0.001**	**0.036**	**< 0.000**	**< 0.000**
DC	**0.127**	**0.261**	**0.971**	-	**0.338**	**0.001**	**0.035**	**< 0.000**	**< 0.000**
H	**0.035**	**0.064**	**0.342**	**0.338**	-	**0.072**	**0.161**	**< 0.000**	**< 0.000**
N	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.001**	**0.001**	**0.072**	-	**0.686**	**0.013**	**0.027**
X	**0.003**	**0.006**	**0.036**	**0.035**	**0.161**	**0.686**	-	**0.513**	**0.521**
G	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.013**	**0.513**	-	**0.991**
P	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**< 0.000**	**0.027**	**0.521**	**0.991**	-

Tab. 50 Valeurs de probabilité des tests du chi-carré pour les comparaisons deux à deux des individus, en ce qui concerne les comportements de salutation.

ANNEXE 11

Les tableaux ci-dessous représentent le rang occupé par chaque individu étudié dans sa hiérarchie de dominance, ainsi que le taux urinaire de cortisol (exprimé par le rapport C:Cr) de ces animaux.

En ce qui concerne les femelles, au nombre de trois seulement, aucun rang hiérarchique ne leur a été attribué pour les fins de la présente recherche. Au cours de l'ensemble de notre étude, Pawnee était l'individu alpha et Xyla l'individu oméga au sein de cette hiérarchie de dominance.

Femelles :

HIVER	INDIVIDU	RANG HIERARCHIQUE (-)	RAPPORT C:CR URINAIRE (-)
1	Pawnee	-	6.9
1	Devil Child	-	5.7
1	Xyla	-	24.4
2	Pawnee	-	11.2
2	Devil Child	-	10.3
2	Xyla	-	19.5
3	Pawnee	-	13.1
3	Devil Child	-	12.7
3	Xyla	-	28.1

Tab. 51 Taux urinaire de cortisol des femelles étudiées, selon l'hiver considéré.

Mâles :

HIVER	INDIVIDU	RANG HIERARCHIQUE (-)	RAPPORT C:CR URINAIRE (-)
1	Galen	1	4.9
1	Homer	3	6.0
1	Jasper	5	5.3
1	Noah	4	4.2
1	Voochko	2	10.5
2	Galen	1	9.3
2	Homer	3	20.4
2	Jasper	5	8.5
2	Noah	4	7.5
2	Voochko	2	17.3
3	Galen	1	9.2
3	Homer	3	14.7
3	Jasper	4	16.4
3	Noah	5	8.4
3	Ulysses	6	9.2
3	Voochko	2	12.7

Tab. 52 Taux urinaire de cortisol et rang hiérarchique des mâles étudiés, selon l'hiver considéré.

ANNEXE 11 (cont.)

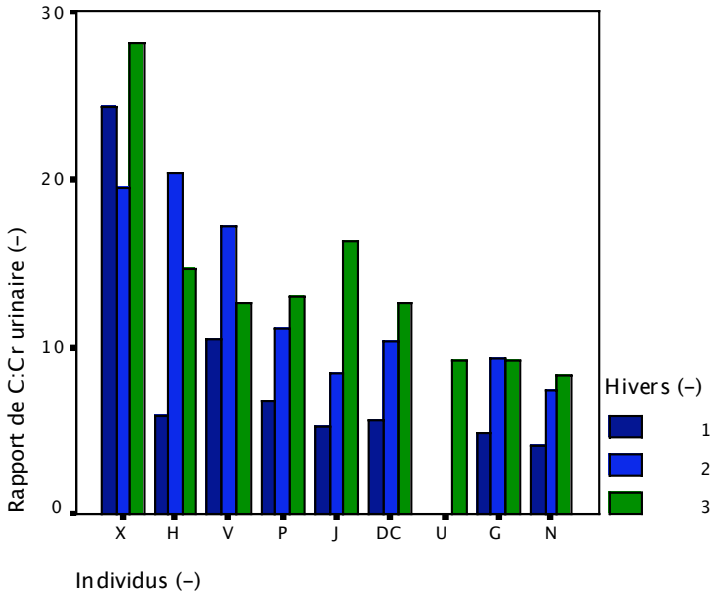


Fig. 38 Représentation graphique du taux urinaire de cortisol de chaque individu, pour les trois hivers considérés.

ANNEXE 12

TAUX C:CR URINAIRE	Hiver 1	Hiver 2	Hiver 3
Hiver 1	**-**	**0.036**	**0.016**
Hiver 2	**0.036**	**-**	**0.847**
Hiver 3	**0.016**	**0.847**	**-**

Tab. 53 Valeurs de probabilité des tests de Mann-Whitney pour les comparaisons des hivers deux à deux, en ce qui concerne le taux urinaire de cortisol global des membres étudiés de la meute.

ANNEXE A

Extraits vidéo illustrant les comportements étudiés.

Accès public non autorisé.