

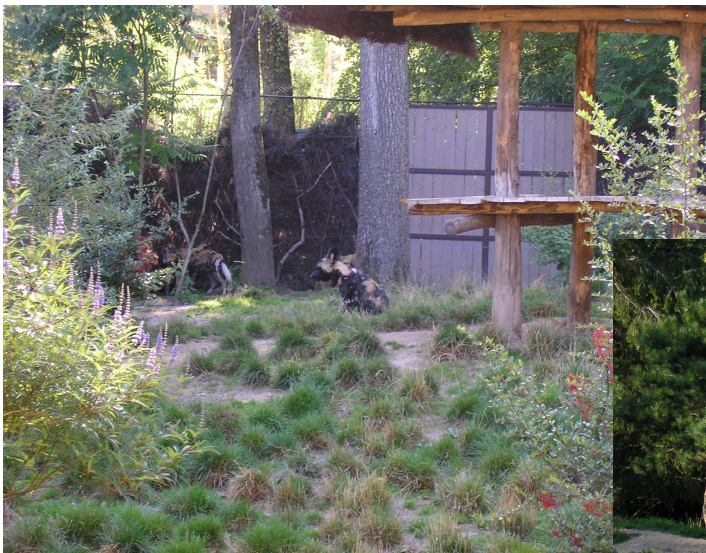
Alexia Pepino

M2 Ecophysiologie et Ethologie

Janvier 2008



# Relation entre la structure sociale et les patterns de coalitions chez les carnivores sociaux : comparaison du lycaon et du loup arctique



## I. Introduction

Au sein du monde animal, on trouve plusieurs espèces au sein desquelles les individus sont organisés en groupe social. Dans certains cas, ces structures ont un niveau de socialité très élevé: l'eusocialité. Elles sont définies par le fait qu'il existe un ou plusieurs individus dominants qui sont les seuls à se reproduire, déléguant les autres membres du groupe à l'élevage des jeunes et la coopération dans d'autres tâches. Ce rang social est défini par la formation de relations de dominance entre tous les membres du groupe. Ces relations, affiliatives (coopération, réconciliation...) ou agressives (conflits, coalitions...), causes du succès évolutif de la vie en société, sont souvent révélatrices du type de relations qu'entretiennent les membres du groupe. En effet, les conflits permettent, par exemple, de déterminer les relations de dominance entre les individus et au sein de toute la société et de savoir qui a accès à la nourriture ou aux partenaires sexuels.

Toutefois, ces relations ne se retrouvent que chez les espèces ayant les capacités cognitives nécessaires à la reconnaissance des prédateurs, conspécifiques et à la discrimination des membres du groupe. Chez les primates, cette dernière permet notamment de connaître la dominance au sein du groupe, via par exemple l'expression faciale de découverte des dents (Silk, 1999). Ainsi, lors de conflits, les mâles peuvent choisir comme allié des mâles qui les dominent sensiblement, mais qui dominent également leur adversaire, leur assurant alors le succès à la fin du conflit.

Ce type de comportement est défini en sociobiologie et éthologie par le terme de coalition: « intervention d'un ou plusieurs autres membres du groupe (tiers) s'impliquant dans un conflit dyadique, au profit de l'une ou l'autre des parties ». Les coalitions, au sein des groupes sociaux permettent entre autre, par le soutien du partenaire privilégié, de renforcer les relations ou d'atteindre d'autres buts, telle que l'augmentation de la dominance sur l'individu cible.

On trouve ces coalitions dans diverses sociétés, aussi bien chez les Invertébrés (**Fig.1**) que les Vertébrés.

**Fig.1: Abeilles se regroupant autour d'un frelon pour l'étouffer: au départ, le frelon s'attaque à une seule abeille, puis les autres lui viennent en aide en formant une coalition contre le prédateur**



Parmi les vertébrés, on trouve notamment les primates et les carnivores sociaux. Les relations entre structure sociale et coalitions ont surtout été très étudiées chez les primates (Haude and all. 1976, Silk 1999, Dasser 1987), laissant encore de grandes incertitudes en ce qui concerne les autres sociétés de mammifères, tels que les carnivores sociaux. C'est pourquoi nous avons choisi ici d'explorer ces relations au sein de deux espèces de carnivores sociaux, les loups arctiques, *Canis lupus*, et les lycaons, *Lycaon pictus*. Les carnivores sont répartis en deux sous-ordres, les caniformes (**Fig.2**) et les féloïdés. C'est au sein des caniformes que l'on trouve la famille des canidés, regroupant les loups et lycaons. Nous allons concentrer nos recherches sur ces deux espèces car elles appartiennent toutes deux à la famille des canidés, enlevant ainsi le biais de la comparaison canidé-félidé, et permettant de se focaliser juste sur l'effet de l'environnement sur les patterns de coalitions, puisque ces deux espèces possèdent une structure sociale similaire et ne se différencient que par leur genre (*Canis* vs *Lycaon*) et leur milieu naturel (steppes arctiques vs savane africaine).



**Fig.2: Carnivores**

On associe à cette famille des canidés les espèces possédant de grandes canines pointues ainsi que des dents carnassières bien développées, et qui ont su développer une vie sociale en bande leur assurant au mieux la survie de leur espèce.

Ainsi, le but de cette étude sera de savoir en quoi l'environnement et la structure sociale d'un groupe influencent les patterns de coalitions entre les individus de ce même groupe. Nous étudierons donc (1) la relation entre paramètres physiques des individus (âge, sexe) et les coalitions, (2) la relation entre paramètres sociaux des individus (rang, filiation) et les coalitions, (3) la relation entre paramètres physiologiques (stress, hormones) et les coalitions et (4) la relation entre environnement (steppes arctiques, savane) et coalitions.



Mots clés: *Canis lupus*, *Lycaon pictus*, structure sociale, coalitions, âge, sexe, rang, filiation, glucocorticoïdes

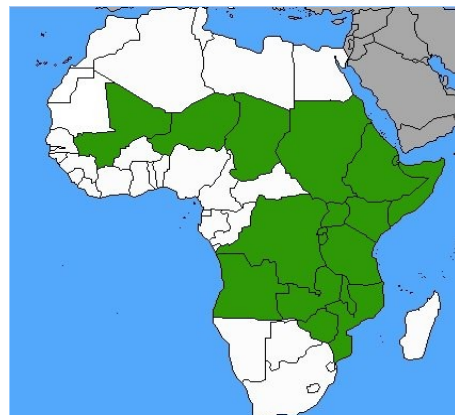
## II. Matériel et méthodes

### 1. Espèces étudiées

#### 1. *Lycaon pictus*

Le lycaon est le seul canidé qui ne possède que 4 doigts à chaque patte. Son poids se situe entre 20 et 30 kg et sa taille entre 60 et 80 cm. Son espérance de vie est de 11 ans. C'est une espèce en voie de disparition: il reste moins de 6000 individus aujourd'hui, que l'on trouve en Afrique subsaharienne (**Fig.3**).

Le lycaon est une espèce très sociable (**Fig.3**). Il vit en meute constituée de 5 à 20 individus, fixe seulement lors de la reproduction, avec parfois des meutes pouvant atteindre jusqu'à 45 lycaons et même au-delà, dominée par un couple alpha dominant. La caractéristique de cette espèce réside dans le fait que seul le couple dominant se reproduit, en donnant naissance à des portées de 2 à 8 chiots, et contrôle les naissances des autres individus par l'infanticide. De plus, chez les lycaons, on note des particularités notables par rapport au comportement social: il existe une hiérarchie distincte chez les mâles et les femelles; les postures d'apaisement sont fréquemment utilisées lors des conflits et chaque individu peut se charger de n'importe quelle fonction, excepté l'allaitement.



**Fig.3: Lycaons et aire de répartition**

A l'instar de nombreuses espèces sociales, le lycaon chasse en meute organisée (= chasse coopérative), dirigée par le mâle dominant qui donne le signal d'assaut, suivi alors par les autres membres qui poussent la proie à l'épuisement puis se ruent dessus au niveau des flancs et l'abdomen pour l'achever. La priorité est alors donnée aux plus jeunes (rang juste inférieur aux couple alpha) qui sont en âge de manger de la nourriture solide. Puis la nourriture est partagée avec toute la meute, même avec ceux qui n'ont pas participés à la chasse. Pour nourrir les membres du groupe

restés à la tanière pour garder les jeunes ou les animaux blessés, les lycasons régurgitent la viande prédigérée.

## 2. *Canis lupus*

Le loup arctique est plus petit que les autres espèces de loups. Il pèse en moyenne 45kg et mesure 90 cm avec une hauteur au garrot de 65 à 80 cm. Le loup arctique atteint de 10 à 15 ans à l'état sauvage et 20 ans en captivité. Les loups arctiques vivent dans le nord du [Canada](#), de l'[Alaska](#), du [Groenland](#), entre 70 et 75° de latitude Nord (**Fig.4**). Le territoire est couvert de neige et de glace et la température peut facilement descendre jusqu'à -50°C.

Comme les lycasons, les loups arctiques chassent en meute pour tuer de grands animaux, tels que les [caribous](#) et [bœufs musqués](#) (**Fig.4**).



**Fig.4: Loups arctiques et aire de répartition**

Les loups sont des animaux sociables qui vivent surtout en meutes, à la tête desquelles se trouvent un [mâle alpha](#) et une femelle alpha. Cette hiérarchie qu'on observe chez toutes les espèces de loups et chez les lycasons, détermine celui qui mange le premier et qui a la priorité pour la reproduction. Seuls le mâle et la femelle alpha ont le droit de se reproduire, ayant 2 à 3 louveteaux par portée, les autres membres de la meute aidant à l'élevage des petits, rendu rude par les conditions extrêmes de l'environnement. Dès que les louveteaux atteignent un mois, ils sont capables de manger de la viande. Alors c'est la meute entière qui s'occupe de leur nourriture.

## 3. Groupes observés

Les connaissances obtenues par de nombreuses études et avec des animaux captifs ou semi-captifs est nécessaire pour la désignation de programmes de conservation d'espèces en voie de

disparition. Créer ces programmes sans connaître la biologie de l'animal concerné est synonyme de perte d'argent et de temps. Ainsi, il est important pour cette étude de concentrer nos observations sur des groupes d'animaux captifs ou semi-captifs (zoos, centres de recherches ou réserves naturelles) connus et suivis régulièrement.

Pour les loups, plusieurs populations de loups gris (très similaires aux arctiques dans leurs comportements et structure sociale, mais vivant à des latitudes moins élevées, toutefois très différentes de la savane des lycaons) sont déjà connues et étudiées et il serait donc intéressant de travailler avec celles-ci: - les populations de loups du parc naturel de Yellowstone (USA) d'une superficie de 9000km<sup>2</sup> réparties en 3 groupes: celles de Druid Peak (8 individus), de Rose Creek (16 individus) et de Leopold (11 individus) (J. Sands 2004).

- le groupe de 6 individus (3 mâles et 3 femelles) du centre de recherche de Kiel (Allemagne) vivant dans un enclos de 400m<sup>2</sup> (J. Fatjo 2007).

Il existe quand même une population de loups blancs connus des biologistes: elle se trouve dans le parc de Yukon (Canada) au niveau des lacs de Aishihik et de Watson. Cette population est contrôlée et régulée afin d'éviter la surpopulation par rapport aux proies (Caribous) (M. Gamberg 1999).

De même pour les lycaons: - la population de la réserve de Selous Game (Tanzanie), composée d'environ 44 individus dont 20 adultes étudiés sur une superficie de 2600km<sup>2</sup> (S. Creel 1995).

- le groupe de 8 individus (7 mâles et 1 femelle alpha) du zoo Western Plains (Australie) vivant dans un enclos de 8300m<sup>2</sup> (S.D. Johnston 2007).

#### 4. Techniques d'observations et comportements relevés

Ces deux espèces de canidés n'étant pas spécialement agressives (climat extrême pour les loups arctiques donc peu d'énergie dépensée pour les conflits; postures d'apaisement couramment utilisées chez les lycaons), il n'est pas nécessaire de faire des focaux d'une durée prédéfinie sur les individus, mais plutôt d'utiliser la méthode des focaux par comportements. Ainsi, dès qu'un conflit est observé, une observation de 5 minutes est démarrée au cours de laquelle plusieurs comportements et caractéristiques seront relevés. Bien sûr, l'utilisation de jumelles et caméra enregistrante n'est pas à proscrire.

Concernant le conflit, on va noter:

- les heures de début de de fin
- les individus concernés (âge, sexe, rang dans la dominance, parenté entre les deux individus)
- le(s) gagnant(s) et le(s) perdant(s)

Concernant les coalitions, on va relever:

- le temps de latence avant l'arrivée d'un tiers par rapport au début du conflit

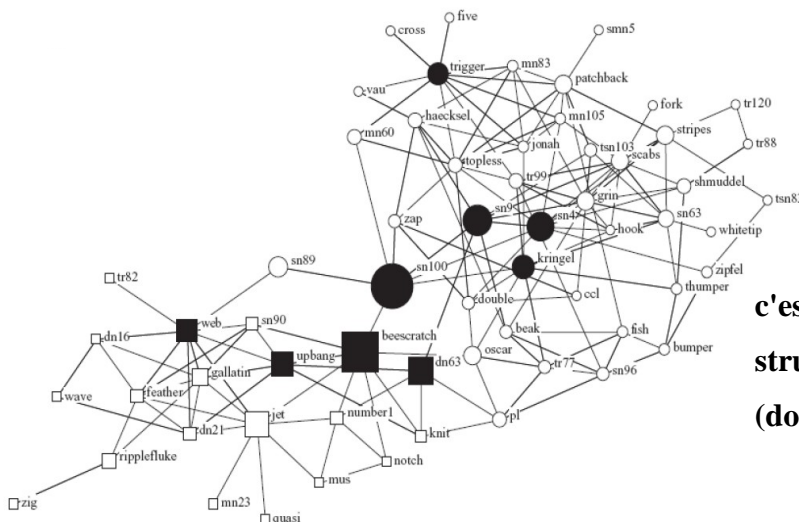
- les tiers concernés (âge, sexe, rang)
- l'individu aidé (rôle (victime ou attaquant), rang, filiation avec le tiers)
- la fréquence de coalitions par rapport au nombre de conflits dyadiques

De plus, avec les animaux captifs, on peut mettre en place des expériences pour montrer le rôle de l'affiliation dans le nombre d'intervention (B. Chapais 1997). On divise ainsi le groupe en trois sous-groupes d'individus apparentés et de dominance différente ( $A > B > C$  en sachant que A et B sont affiliés). On note alors, comme pour les observations sur le terrain, les individus concernés par le conflit, les coalitions, l'individu aidé et l'individu aidant, la durée du conflit et le temps de latence avant l'arrivée d'un tiers.

Enfin, en ce qui concerne les taux d'hormones, les prises de sang étant assez invasives dans la mesure où il est nécessaire de capturer puis anesthésier l'animal, les taux de glucocorticoïdes seront déterminés par extraction à partir des fécès récoltés sur le terrain (J. Sands 2004).

## 5. Outils d'analyse et Statistiques

Pour traiter toutes les données obtenues, plusieurs logiciels seront utilisés. Tout d'abord, on se servira de logiciels de statistiques pour pouvoir calculer, par exemple, les relations entre durée ou fréquence des coalitions et l'âge, le sexe et le rang des individus (via des régressions, corrélations ou analyses de la Variance), ou les relations entre taux d'hormones ou environnement et les patterns de coalitions. Puis on étudiera le réseau social des groupes étudiés à l'aide de networks metrics ou de logiciels de simulation tel que MAGE. En effet, ils permettent de visualiser clairement l'organisation spatiale et sociale d'un groupe (**Fig.5**), montrant les relations entre les individus, les individus dominants, les individus qui sont le plus souvent tiers ou encore la simulation de coalitions en fonction de l'âge, sexe, rang et affiliation des individus.



**Fig.5: Exemple d'un network metrics chez les dauphins (Cétacés sociaux): Les points et carrés de gros diamètres désignent les individus clés, c'est à dire importants vis à vis de la structure sociale du groupe (dominants, tiers souvent impliqués...)**

### III. Résultats, Prédications

#### 1. Paramètres physiques et coalitions

Les patterns de coalitions et d'agression ont été déjà très étudiés chez de nombreuses espèces de primates (macaques, babouin, chimpanzés) et chez quelques espèces de carnivores sociaux (hyène tachetée, loup gris). Il a été montré, par exemple, que chez les macaques, ce sont les individus âgés qui interviennent plus, ce pour limiter le risque de blessures chez des individus tiers plus jeunes.

Concernant la dominance, la création d'une matrice permet de visualiser les relations entre les individus. Par exemple, chez les hyènes, les relations sont très asymétriques et temporaires: une femelle est dominante de 5 ans à sa mort, suite à laquelle c'est la première femelle de rang inférieur qui devient dominante. Cette matrice (**Fig.6**) nous permet alors de voir que, en sachant que les 4 premières femelles du tableau ont le même âge, le rang des individus n'est pas corrélé à leur âge. Ainsi, chez les loups et lycaons, si la matrice est similaire (résultats des conflits différents en fonction des individus), on pourra conclure aussi sur le fait que le rang n'est pas dépendant de l'âge, et donc au final, que le choix de l'individu bénéficiaire lors des coalitions n'est pas non plus lié à l'âge.

Nom		Perdantes						
		PA	OL	ST	SH	DU	PG	PE
Gagnantes	PA	\	3	47	34	31	5	10
	OL	0	\	5	10	2	9	NA
	ST	0	0	\	70	42	63	NA
	SH	0	0	0	\	26	0	2
	DU	0	0	0	0	\	NA	13
	PG	0	0	0	0	0	\	NA
	PE	0	NA	NA	0	0	0	\

Matrice de dominance chez des femelles adultes hyène tachetée, basée sur 374 conflits dyadiques

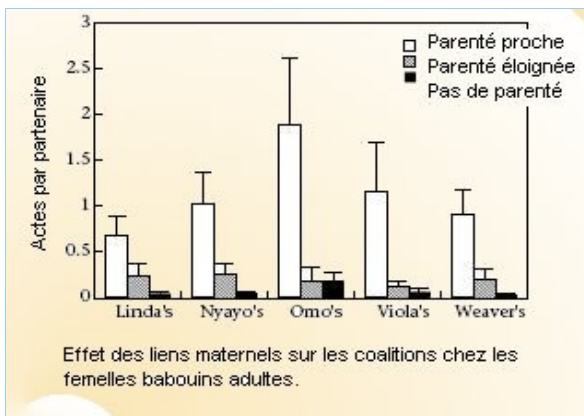
**Fig.6: Matrice de dominance chez les hyènes tachetées. Les chiffres indiquent les résultats lors des conflits dyadiques (D. Owens 1996)**

#### 2. Paramètres sociaux et coalitions

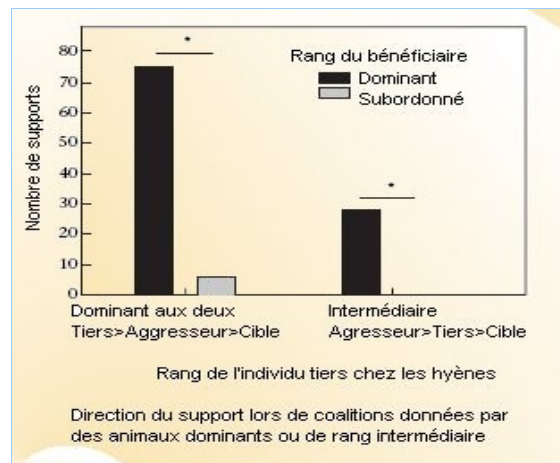
De même, il a été montré que chez les babouins, ce sont significativement plus les individus parentés qui sont soutenus lors des coalitions (**Fig.7**). Et chez les hyènes, ce sont les individus dominants qui sont principalement bénéficiaires de l'aide lors des coalitions (**Fig.8**). On s'attend



donc à trouver des résultats similaires chez les loups et lycaons.



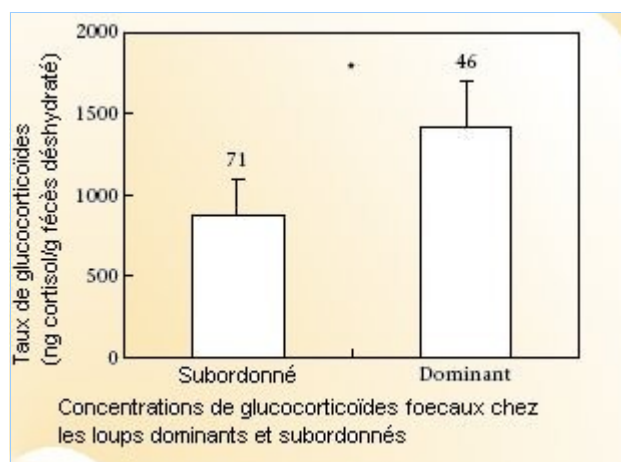
**Fig.7: Effet des liens de parenté et les patterns de coalition chez les babouins**  
(J.B. Silk 2004)



**Fig.8: Effet du rang sur le choix du bénéficiaire chez les hyènes**  
(A.L. Engh 2005)

### 3. Paramètres physiologiques et coalitions

Dans une étude sur les taux de cortisol foecaux chez les loups gris, il a été observé que le taux de cortisol, hormone adrénalique liée à l'état de stress des individus, est corrélé au rang des individus, les dominants en ayant significativement plus que les subordonnés. Mais les auteurs ont montré aussi que ce taux n'était pas lié au taux d'agressions dans la meute. Ainsi, dans notre étude, il est probable que l'on arrive aux mêmes conclusions et qu'on ne puisse lier le taux d'hormones au nombre de coalitions, mais seulement au rang des individus, étant alors peut-être un indice supplémentaire sur la façon dont les individus discriminent les membres du groupe.



**Fig.9: Relation entre les taux de cortisol et le rang des individus** (J. Sands 2004)

### 4. Paramètres environnementaux et coalitions

Enfin, en ce qui concerne la relation entre l'environnement et les patterns de coalition, aucune étude n'a comparé ces comportements dans deux espèces aux milieux de vie différents. Il est donc difficile de prédire un quelconque résultat.

On pourrait penser que dans les steppes arctiques, comme les ressources alimentaires sont plus rares, difficiles à attraper et les températures extérieures plus faibles par rapport aux savanes africaines (**Fig.10**), les loups montrent moins de coalitions que les lycaons, car elles sont coûteuses en énergie pour l'individu tiers.



**Fig.10: Steppes arctiques canadiennes vs Savanes africaines**

Ou, au contraire, on pourrait penser que c'est au sein des groupes de lycaons que l'on retrouve le moins de coalitions, de part leur usage courant des postures apaisantes, et donc la fréquence de coalitions dans les groupes de carnivores sociaux n'aurait pas de lien avec l'environnement.

#### IV. Discussion, Conclusion, Perspectives

Dans le domaine de la sociobiologie, les relations entre la structure sociale d'un groupe d'animaux et les patterns de coalitions ont été surtout étudiées au sein de sociétés de primates. C'est pourquoi il est intéressant ici de travailler sur deux espèces de carnivores sociaux, autres que primates, les loups arctiques, *Canis lupus*, et les lycaons, *Lycaon pictus*. Le fait d'étudier ces deux espèces nous permet de comparer, pour des structures sociales similaires, les coalitions dans deux milieux différents et de s'attarder sur les causes proximales, le « comment? », des coalitions, puisque les causes ultimes ont pu déjà être mises en évidence dans de nombreuses études (altruisme réciproque, kin selection, coopération, marchés biologiques). Ainsi, dans cette étude, il est étudié les relations entre les paramètres physiques, sociologiques, physiologiques et environnementaux, qui structurent le groupe social, avec les patterns de coalitions entre les individus, le but étant de savoir si ce sont toujours les mêmes paramètres qui déterminent les coalitions au sein d'espèces aux

structures sociales similaires, et de pouvoir extrapoler si possible à tous les carnivores, primates, mammifères et animaux sociaux, tel que l'homme.

## V. Bibliographie

- B. Chapais and all., 1997. Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour* **53**, 1089-1101
- S. Creel and N.M. Creel, 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour* **50**, 1325-1339
- C.M. Drea, J.E. Hawk and S.E. Glickman, 1996. Aggression decreases as play emerges in infant spotted hyaenas: preparation for joining the clan. *Animal Behaviour* **51**, 1323–1336
- A.L. Engh, E.R. Siebert, D.A. Greenberg and K. E. Holekamp, 2005. Patterns of alliance formation and postconflict aggression indicate spotted hyaenas recognize third-party relationships. *Animal Behaviour* **69**, 209-217
- J. Fatjo and all., 2007. Ambivalent signals during agonistic interactions in a captive wolf pack. *Applied Animal Behaviour Science* **105**, 274–283
- M.A.J. Frantzen, J.W.H. Ferguson and M.S. de Villiers, 2001. The conservation role of captive African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Biological Conservation* **100**, 253–260
- M. Gamberg and B.M. Braune, 1999. Contaminant residue levels in arctic wolves (*Canis lupus*) from the Yukon Territory, Canada. *The Science of the Total Environment* **243**, 329-338
- J.B. Leca, I. Fornasieri and O. Petit, 2002. Aggression and Reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology* **23**, 979-998
- J.H. Manson, S. Perry and D. Stahl, 2005. Reconciliation in Wild White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology* **65**, 205–219
- D. Owens and M. Owens, 1996. Social dominance and reproductive patterns in brown hyaenas, *Hyaena brunnea*, of the central Kalahari desert. *Animal Behaviour* **51**, 523-551
- J. Sands and S. Creel, 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* **67**, 387-396
- J.B. Silk, S.C. Alberts and J. Altmann, 2004. Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour* **67**, 573-582
- J.B. Silk, 1999. Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Animal Behaviour* **58**, 45-51
- L. Smale and all., 1995. Competition and cooperation between litter-mates in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* **50**, 671-682