

Projet de Fin d'Etudes (PFE) 2020-2021

**Exploitation de l'espace par des canidés en captivité:
approche comparative entre le dhole (*Cuon alpinus*),
le lycaon (*Lycaon pictus*) et le loup gris (*Canis lupus*)**



Des dholes - Source : Réserve zoologique de la Haute Touche

Exploitation de l'espace par des canidés en captivité: approche comparative entre le dhole (*Cuon alpinus*), le lycaon (*Lycaon pictus*) et le loup gris (*Canis lupus*)

**Directeur de recherche
Francis Isselin**

**Auteur
Mila Bétemps**

2020-2021

AVERTISSEMENT

Cette recherche a fait appel à des lectures, enquêtes et interviews. Tout emprunt à des contenus d'interviews, des écrits autres que strictement personnel, toute reproduction et citation, font systématiquement l'objet d'un référencement.

L'auteur de cette recherche a signé une attestation sur l'honneur de non plagiat.

Formation par la recherche, Projet de Fin d'Etudes en génie de l'aménagement et de l'environnement

La formation au génie de l'aménagement et de l'environnement, assurée par le département aménagement et environnement de l'Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, associe dans le champ de l'urbanisme, de l'aménagement des espaces fortement à faiblement anthropisés, l'acquisition de connaissances fondamentales, l'acquisition de techniques et de savoir faire, la formation à la pratique professionnelle et la formation par la recherche. Cette dernière ne vise pas à former les seuls futurs élèves désireux de prolonger leur formation par les études doctorales, mais tout en ouvrant à cette voie, elle vise tout d'abord à favoriser la capacité des futurs ingénieurs à :

- Accroître leurs compétences en matière de pratique professionnelle par la mobilisation de connaissances et de techniques, dont les fondements et contenus ont été explorés le plus finement possible afin d'en assurer une bonne maîtrise intellectuelle et pratique,
- Accroître la capacité des ingénieurs en génie de l'aménagement et de l'environnement à innover tant en matière de méthodes que d'outils, mobilisables pour affronter et résoudre les problèmes complexes posés par l'organisation et la gestion des espaces.

La formation par la recherche inclut un exercice individuel de recherche, le projet de fin d'études (P.F.E.), situé en dernière année de formation des élèves ingénieurs. Cet exercice correspond à un stage d'une durée minimum de trois mois, en laboratoire de recherche, principalement au sein de l'équipe Dynamiques et Actions Territoriales et Environnementales de l'UMR 7324 CITERES à laquelle appartiennent les enseignants-chercheurs du département aménagement.

Le travail de recherche, dont l'objectif de base est d'acquérir une compétence méthodologique en matière de recherche, doit répondre à l'un des deux grands objectifs :

- Développer toute ou partie d'une méthode ou d'un outil nouveau permettant le traitement innovant d'un problème d'aménagement
- Approfondir les connaissances de base pour mieux affronter une question complexe en matière d'aménagement.

Afin de valoriser ce travail de recherche nous avons décidé de mettre en ligne sur la base du Système Universitaire de Documentation (SUDOC), les mémoires à partir de la mention bien.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier particulièrement mes tuteurs, M. Francis Isselin, maître de conférence à Polytech Tours et écologue et M. Patrick Roux, éthologue à la Réserve Zoologique de la Haute Touche pour leur aide précieuse sur ce projet et leur soutien dans sa réalisation. Merci d'avoir corrigé mes erreurs, de m'avoir donné accès à la meute de dhole de la Haute Touche et de m'avoir introduit au monde fascinant des canidés.

Je remercie également ma camarade, Mme Camille Gagnière, pour avoir avec moi réalisé toute la première partie de ce travail. Même si je le complète seule, c'est un travail collaboratif et je n'aurai pas pu aller si loin sans elle. Merci pour ton enthousiasme sur ce projet, en espérant que ton Erasmus ait été aussi exceptionnel que le mien.

Je remercie tous les professeurs, encadrants et personnels de Polytech Tours, qui ont su répondre à nos questions et interrogations sur cet exercice. Je remercie enfin ma famille et mes amis, qui ont supporté de m'entendre parler de canidés pendant une année, et ont patiemment relu ce travail.

SOMMAIRE

Remerciements	5
Sommaire	6
Table des figures	7
Introduction	8
Dholes, Loups gris et Lycaons	9
Impact de la captivité sur les canidés	13
Matériel et méthode	14
Résultats - Discussion	16
1. Utilisation de l'espace et comportements dans l'enclos	16
Une occupation différentielle de l'espace	16
Une variation selon l'âge	20
Certains chemins privilégiés	21
Comparaison avec un environnement naturel	21
Limites et observations complémentaires	21
2. Utilisation de l'espace, entre personnalité, comportements individuels et relations entre individus	22
Relation hiérarchiques	22
Amitiés et famille	23
Personnalités	24
Relations avec d'autres espèces	24
3. Les changements et leurs effets sur l'utilisation de l'espace	24
Changements dans le nourrissage	24
Présence de juvéniles	25
Changements dus à la présence de l'Homme	25
Mort d'un individu	25
Changements dans la journée	26
Changements de saisons	26
4. Enrichissement environnemental, design des enclos, et leurs effets sur les canidés	27
Des comportements stéréotypés	27
Design des enclos	27
Enrichissement environnemental, exemples et résultats	29
5. Limites, applications et recherches complémentaires nécessaires	30
Conclusion	31
Bibliographie	33
Annexes	36
Annexe 1 : Comportements relevés par Natacha Ferrer dans son étude sur les dholes du parc zoologique de la Haute Touche. Selon Ferrer, 2004.	36
Annexe 2 : Description des zones de l'enclos au San Diego Zoo. Selon Hunter et al., 2014	37
Annexe 3 : Description des zones de l'enclos au Bronx Zoo. Selon Hunter et al., 2014	37

TABLE DES FIGURES

Figure 1 - Arbre phylogénétique des canidés. Source : Vaysse, 2011	9
Figure 2 - Zones de l'enclos les plus fréquentées selon les comportements. Adapté de Ferrer, 2004.	17
Figure 3 - Schémas de la sur et sous-utilisation de certaines zones de deux enclos, respectivement au San Diego Zoo (a) et au Bronx Zoo (b). Adapté de Hunter et al., 2014.	18
Figure 4 – Schémas de l'utilisation des zones de deux enclos pour le repos et les comportements généraux: North American, individus adultes socialisés (a et b) et Sparkwell, individus adultes non socialisés (c et d). Adapté de Gunning, 2008 (les descriptions d'origine des zones sont indiquées en key).....	19
Figure 5 - Investissement de l'espace par les 3 âges sur la meute de la Haute Touche (De Gaulejac, 1997; Neault, 2003).....	20
Figure 6 - Schéma de l'espace privilégié par des loups juvéniles pour le repos et les comportements généraux. Adapté de Gunning, 2008.	20
Figure 7 - Schéma des changements apportés à l'enclos des dholes entre 2004 et 2020 (Ferrer, 2004; mesures personnelles).	28

INTRODUCTION

L'étude d'animaux sauvages en captivité est souvent une opportunité pour les chercheurs et les soigneurs. Pour certaines espèces, peu étudiées ou en danger, la captivité est un des seuls moyens d'en apprendre plus sur les comportements spécifiques ou individuels difficiles à distinguer en milieu naturel. Cette connaissance passe par une « compréhension claire de l'utilisation de l'espace », qui « est nécessaire pour entièrement comprendre les besoins biologiques des animaux en zoos [...] et maximiser leur bien-être » (Hunter et al., 2014, p. 98). Le bien être est ici défini comme « l'état d'un individu en relation avec son environnement et en regard de son adaptation à celui-ci » (Hunter et al., 2014, p. 99). Si cette définition est discutable, le lien avec l'environnement ne l'est pas.

La notion d'espace renvoie à une unité géographique, ou « milieu de vie géographique », composée d'un « ensemble de ressources reliées les unes aux autres par un réseau de sentiers parcourus plus ou moins régulièrement et distribuées sur une surface limitée » (Neault, 2003, p. 168). La notion d'exploitation de l'espace est alors entendue comme l'utilisation des ressources par le vivant selon leurs besoins. C'est ici que la notion de « domaine vital » intervient. Le domaine vital est « l'ensemble des lieux fréquentés par un individu ou un groupe d'individus au cours d'une période donnée » (Neault, 2003, p. 172). Il correspond à tous les lieux dans lesquels les individus, généralement de la même espèce observent des « activités spécifiques » (Neault, 2003, p. 173), ou « l'aire autour de la tanière à travers lequel l'animal voyage à la recherche de nourriture et d'autres ressources » (Neault, 2003, p. 227; Daniels and Bekoff, 1989). Ces notions sont ainsi particulièrement adaptées dans le cas des canidés, animaux territoriaux vivant majoritairement en meute. Une distinction doit être faite entre le « domaine vital » et le « territoire », qui sont tout de même souvent confondus dans la littérature. Si le domaine vital correspond à tous les lieux fréquentés, le territoire désigne « une partie du domaine vital généralement centrale qui est défendu contre les intrus », une « propriété exclusive » (Neault, 2003, p. 173). Le domaine vital comprend également une zone nommée « core area », où les animaux passent la majorité de leur temps (Neault, 2003).

Si ces notions d'exploitation de l'espace sont, pour une facilité opérationnelle, appréhendées « sous la forme d'aires géographiques » avec des « surfaces aux contours bien dessinés », ce sont toujours des « simplifications de la réalité » (Neault, 2003, p. 199). Fabienne de Gaulejac explicite ainsi dans sa thèse la notion « d'espace vécu » (De Gaulejac, 1997). Ces notions de division de l'espace sont fluides et vont diverger selon les espèces étudiées. Il s'agit alors d'aller au-delà de la simple étude de « la répartition géographique des animaux en fonction notamment de la distribution des ressources », et de ne pas oublier la « réalité vécue par l'animal » (Neault, 2003, p. 173). Si la répartition des ressources est importante, les relations entre les individus ou les comportements individuels sont autant de facteurs influençant l'utilisation de l'espace à l'état sauvage comme en captivité. Laurent Neault développe l'exemple de la ligne de sortie du territoire, qui « sera différente si une meute voisine est proche, si le lieu est investi d'odeurs de cette meute, si une carcasse est proche ou encore si un homme passe » (Neault, 2003, p. 195). Les loups (dans l'exemple) adaptent alors leurs comportements individuels et collectifs à la situation (hurlements, marquages urinaires, etc.) et leur utilisation de l'espace se modifie (Neault, 2003). Être territorial « est aussi gouverné par entre autre le rythme circadien », et la territorialité peut être mise en relation avec le temps (Leyhausen, 1971).

Dholes, Loups gris et Lycaons

26 milliards d'animaux et plus de 10 000 espèces sont présentes en parcs zoologiques (Mason, 2010). Cependant, de grandes différences d'adaptation à la captivité existent, et si certains individus se portent très bien, d'autres dépérissent (Clubb and Mason, 2007). De plus, certaines espèces comme le dhole (*Cuon alpinus*) ou les lycaons (*Lycaon pictus*) sont encore peu étudiées dans la littérature (Namgyal and Thinley, 2017). C'est à ces deux espèces, en plus du loup gris (*Canis lupus*) que cet état de l'art est consacré.

Tous carnivores, ces animaux sont phylogénétiquement proches, comme l'indique l'arbre phylogénétique ci-contre. Ils présentent des caractéristiques communes permettant leur comparaison. Ainsi, ils sont les trois espèces de canidés à posséder une dentition adaptée à une alimentation exclusivement carnivore, aussi appelée hypercarnivorie (Maisch et al., 2017).

Ils ont de plus une taille du corps, une reproduction et un comportement social similaire (Johnsingh, 1982; Maisch et al., 2017). Ce sont des canidés sociaux vivants en meutes, ces dernières étant généralement des groupes familiaux d'une dizaine d'individus pouvant compter jusqu'à 25 individus pour les dholes et 42 pour les loups à l'état naturel (Durbin et al., 2004; Mech and Boitani, 2003; Venkataraman, 1995). Cette vie en groupe est rendue possible grâce à l'existence de rituels de communication et à une structure sociale basée sur la hiérarchie. Les trois espèces élèvent leurs jeunes en meute (Maisch, 2010; Sukmasuang et al., 2020).

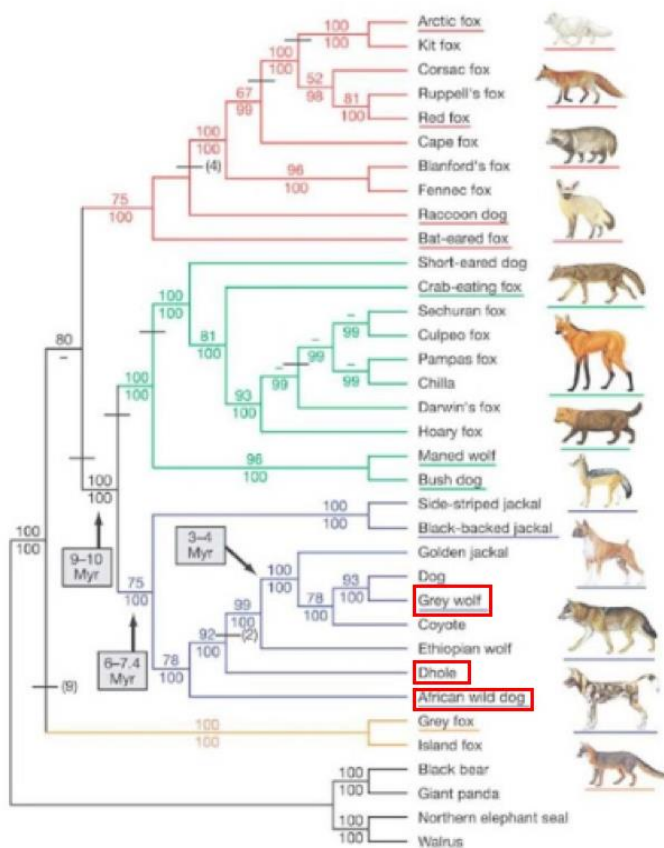





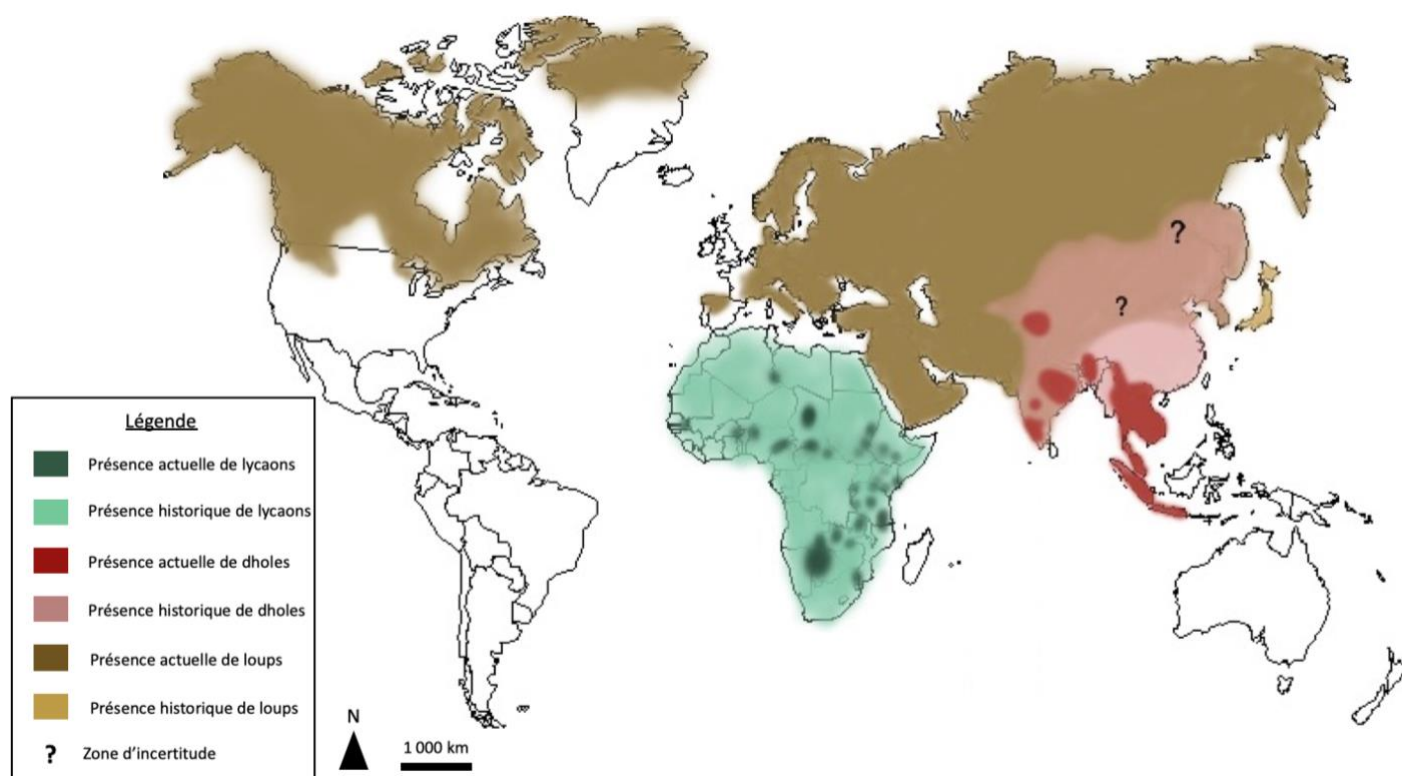
Figure 1 - Arbre phylogénétique des canidés. Source : Vaysse,

Cependant, malgré leur ressemblance, ces 3 espèces sont néanmoins distinctes. Le tableau suivant résume leurs principales caractéristiques biologiques et écologiques.

	Dhole (<i>Cuon alpinus</i>)	Lycaon (<i>Lycaon pictus</i>)	Loup gris commun (<i>Canis lupus</i>)
Généralités	<p>Aussi appelé chien sauvage d'Asie. Seul représentant du genre <i>Cuon</i>.</p> <p>11 sous espèces (Durbin et al., 2004).</p>	<p>Aussi appelé chien sauvage d'Afrique. Seul représentant du genre <i>Lycaon</i>.</p> <p>5 sous espèces (Integrated Taxonomic Information System, 2020a).</p>	<p>38 sous espèces (Integrated Taxonomic Information System, 2020b).</p> <p>En France: <i>Canis lupus italicus</i> (Office Français de la Biodiversité, 2021).</p>

Apparence	Taille max 55 cm Poids max 20 kg Couleur rousse à brune, queue touffue, grandes oreilles triangulaires, museau court et brun.	Taille max de 65 à 75 cm Poids entre 18 et 28 kg Pelage à motifs uniques à patchs blancs, bruns et noirs. Reconnaissance aisée. Grandes oreilles rondes. Dimorphisme sexuel minime (Tighe, 2013).	Taille max 90 cm Poids entre 18 et 40 kg Pelage nuancé du gris au roux, oreilles arrondies et courtes.
Image	 <p><u>Un dhole.</u> Source : Réserve zoologique de la Haute-Touche</p>	 <p><u>Un lycaon.</u> Source: manimalworld.net</p>	 <p><u>Un loup.</u> Source: P.Orsini, MNHN Toulon</p>
Meute	<p>Hiérarchie marquée.</p> <p>Un couple dominant, reproducteurs exclusifs ou principaux.</p> <p>Différents rôles pour les individus: surveillance (sentinelle), chasse, ou soin des chiots (nounous). Chasse en meute (Maisch, 2010; Milton, 2013).</p>	<p>Meute constituée de 5 à 20 individus (certaines peuvent atteindre 45 individus).</p> <p>Couple dominant seul reproducteur. Hiérarchie distincte entre les mâles et les femelles.</p> <p>Chasse en meute.</p> <p>« Le haut niveau de sociabilité de ces animaux est considéré un facteur crucial de leur succès en tant que prédateurs » (Tighe, 2013, p. 1).</p> <p>Les lycaons handicapés ou vieux sont nourris par régurgitation. Cherchent à éviter les combats en cas de conflits (IUCN, 2012).</p>	<p>Meutes constituées de 8 individus environ, jusqu'à 42 loups (Mech and Boitani, 2003), composées du couple reproducteur, de leurs descendants et de loups solitaires.</p> <p>Meutes plus grandes en hiver, pouvant fusionner (Neault, 2003).</p>
Proies	Ongulés principalement (Durbin et al., 2004).	Ongulés principalement, mais diète flexible (Pretorius et al., 2019).	Ongulés sauvages et proies plus petites, bétails, parfois insectes (UICN, 2018).

Répartition géographique



Répartition géographique des 3 espèces à l'état naturel. Sources : Durbin et al. 2004; IUCN (International Union for Conservation of Nature) 2020. Réalisation: M. Bétemps

Territoire	Vaste territoire de 40 à 80 km ² . Dépend de la disponibilité de proies, de la ressource en eau (Durbin et al., 2004), de la proximité avec l'Homme, de la présence d'autres prédateurs et de sites de reproduction convenables. Forêts, mais aussi large variété de types d'habitats et de végétations (Maisch et al., 2017).	Animal nomade, (2 à 3 mois dans le même territoire). Territoire entre 500 et 1 500 km ² , jusqu'à 2 500 km ² Types d'habitats variés, du désert à la forêt. Espèce pouvant s'adapter à son environnement (Tighe, 2013).	Leur "core area", ou ils passent plus de 50% de leur temps, fait en moyenne environ 35 km ² (Jedrzejewski et al., 2007; Mech et Boitani, 2003). Territoire variable selon la densité des proies. Ainsi, le plus petit découvert était de 33 km ² uniquement, et le plus grand de 6,272 km ² (Mech et Boitani, 2003).
Menaces	Disparition de plus de 75 % de leur aire de répartition historique. Épuisement des proies, perte d'habitat,	Compétition avec d'autres prédateurs, comme le lion.	Destruction d'habitats par l'Homme, chasse (Mech et Boitani, 2003).

	persécution de l'Homme, transmission de maladies, concurrence avec d'autres grands prédateurs (Maisch et al., 2017).	Effets de l'Homme comme la chasse ou la destruction d'habitats (Tighe, 2013).	
Perception par l'Homme	Méfiance à l'encontre de ces animaux due à leur méconnaissance (Jenks et al., 2014).	Considérés comme nuisibles. Rôle de l'éducation (Masenga et al., 2017).	Encore sujet de débats pour son impact sur le bétail. Craint en général (Mech et Boitani, 2003).
État de conservation	En danger. Entre 949 et 2 500 individus sexuellement matures à l'état naturel (Kamler et al., 2012; Maisch, 2010; Namgyal and Thinley, 2017).	En danger. 1 409 individus sexuellement matures à l'état naturel (IUCN, 2012).	Préoccupation mineure au niveau international, et vulnérable en France (IUCN, 2018).
Présence en captivité	Au moins 110 individus sont aujourd'hui détenus en captivité (Maisch, 2010).	Manque de source	Très commune (Gunning, 2008a).

Ces trois espèces vivent naturellement dans de vastes espaces comportant opportunités (proies, tanières) et menaces (compétitions, pertes d'habitats...), et y adaptent leurs comportements et organisations. Ainsi par exemple, la forte compétition entre les lions et les lycaons est considérée comme une des principales raisons du caractère fortement sociable de ces derniers, qui ont adopté des comportements temporels différents afin d'éviter ces compétiteurs (Tighe, 2013).

Un territoire idéal pour les trois espèces contient « un terrain de chasse avec une bonne possibilité de mouvements et des proies » (Milton, 2013, p. 4). Pour le repos, le paysage doit prodiguer l'opportunité de « creuser des tanières et de se cacher » (Milton, 2013, p. 4). Pour ce qui est des mouvements et utilisation de l'espace, cela change selon la saison et l'environnement pour les trois espèces (Gunning, 2008b; Jenkins et al., 2015; Milton, 2013). Ainsi, durant l'été, les mouvements sont principalement liés au transport de nourriture pour les juvéniles, et en automne et hiver les territoires s'agrandissent (Milton, 2013). Il est à préciser que les carnivores ayant naturellement un territoire étendu sont plus susceptibles de connaître des problèmes de bien-être en captivité (Gunning, 2008a).

La littérature présente peu de détail sur l'utilisation précise des différentes zones du territoire par les canidés dans le milieu naturel. Néanmoins, quelques points caractéristiques sont remarquables, même s'ils n'ont pas été spécifiquement vérifiés chez les trois espèces.

a. Les loups

Les tanières des loups, présentes dans la core area, sont créées quand des juvéniles sont présents, et sont généralement placés près d'une source d'eau et creusés dans des pentes côté sud (Western Wildlife Outreach, 2021). Lors de cette période, les femelles reproductrices les quittent rarement (Jedrzejewski et al., 2007). Les loups adaptent également la taille de leur territoire à la qualité de l'habitat (Kittle et al., 2015). Certains chemins et voies sont régulièrement utilisés pour des patrouilles dans le territoire. Une large partie du temps est ainsi occupé par la marche chez le loup (Wolves and Moose of Isle Royale, 2020). Ces derniers tendent également à éviter les zones proches de la limite de leur territoire, et adaptent leur déplacements en prenant en compte le temps passé depuis la dernière fois qu'ils avaient visités la zones, notamment dans le cadre de la chasse (Schlägel et al., 2017). Jedrzejewski et al. proposent qu'en large présence de proies, la taille et l'utilisation de l'espace dépend de facteurs sociaux (Jedrzejewski et al., 2007). Des différences dans les sélections d'habitats entre les mâles et les femelles ont été observées (Benson and Patterson, 2015).

b. Les dholes

Chez les dholes, les tanières sont utilisées comme lieu de repos, de refuge face aux éléments et de gestation (Maisch, 2010). Ils favorisent les prairies pour chasser et les forêts de feuillus pour les tanières (Sukmasuang et al., 2020). Les dholes sont plus actifs en début de matinée et au crépuscule (Sukmasuang et al., 2020) et les points d'eau sont favorisés toute l'année afin de se rafraichir, de digérer ou de nager (Maisch, 2010). La taille de l'habitat est différente entre les sexes et leur période auprès des juvéniles chez les dholes (Sukmasuang et al., 2020).

c. Les lycaons

Avec des proies suffisantes la taille et l'utilisation de l'espace dépend de facteurs sociaux (Jenkins et al., 2015). Les lycaons évitent les habitats aux abords de rivière et les plaines inondables (Jenkins et al., 2015).

Les trois espèces présentées tendent à éviter les environnements trop proches des Hommes à l'état naturel. Dans des habitats changés par les activités humaines, les loups par exemple « établissent préférentiellement leur core area dans des zones plus élevées et plus forestières et inaccessibles de leur territoire » (Mancinelli, 2018, p. 2). Ils évitent activement les zones habitées, réduisent leur territoire le jour et privilégient les déplacements de nuit (Kaartinen, 2005; Karamanlidis et al., 2017), même si leurs comportements peuvent s'accoutumer aux activités humaines (Merrill, 2000; Sukmasuang et al., 2020).

Impact de la captivité sur les canidés

La captivité est un état dans lequel un animal est confiné dans un espace particulier et empêché de le quitter ou de se déplacer librement. L'espace, les interactions sociales, l'alimentation, le climat et bien d'autres aspects de la vie d'un animal peuvent ainsi être complètement différents de l'état sauvage. Si l'environnement captif ne répond pas pleinement aux besoins spécifiques de l'animal en question, ou s'il impose un stress ou une frustration non

naturelle, il peut y avoir une détérioration de la santé mentale de l'animal, pouvant se manifester par le développement d'un comportement anormal, stéréotypé. Ils sont identifiés comme étant « hautement répétitifs, invariants et sans fonctions » (Mason, 2006, p. 14). Si cette définition peut-être discutable car elle englobe une grande diversité d'observations et de comportements (Mason, 2006), ces derniers sont fréquents chez les animaux en captivité, avec environ 85 millions d'animaux concernés dans le monde (Mason et Latham, 2004). Ces comportements peuvent comprendre le fait de tourner en rond (le comportement stéréotypé le plus courant chez les carnivores (Clubb and Mason, 2007), de se frapper contre un élément de l'environnement (comme par exemple une femelle dhole de la meute de la Haute Touche, qui se cognait répétitivement contre un arbre) ou encore de longer continuellement les bordures de l'enclos. Ces comportements sont synonymes d'espaces inadaptés aux individus (Clubb and Mason, 2007).

Au vu de ces diverses observations et de l'importance de la grande taille des domaines vitaux et territoires chez ces 3 canidés, plusieurs questions se posent alors dans le contexte de la captivité, où ces espaces sont réduits, les sources de danger éliminées et la chasse inutile:

Quand différents éléments spécifiques de l'environnement (tanières, mares, points hauts...) sont disponibles en enclos, l'utilisation fonctionnelle de l'espace est-elle observée pareillement que dans le milieu naturel ? N'ayant pas de problème d'accès aux proies, est-ce que l'utilisation de l'espace relève de facteurs sociaux ? Les changements de comportements entre les saisons, les moments de la journée, la présence ou non de juvéniles sont-ils toujours observables ? Les canidés étant sujets à des comportements stéréotypés, comment les enclos peuvent-ils être améliorés ?

Le but de cette étude est de présenter un état des lieux des connaissances concernant l'utilisation de l'espace de ces trois espèces de canidés en captivité. Les comportements et l'utilisation de l'espace dans l'enclos, les liens avec la sociabilité et les changements subis par les animaux seront présentés, ainsi que les comportements stéréotypés et des pistes pour y remédier. La comparaison sera faite, si elle est possible, avec les observations à l'état sauvage.

MATERIEL ET METHODE

Ce travail est un état de l'art et une mise en relation des connaissances sur l'exploitation de l'espace des loups gris, lycaons et dholes en captivité existant dans la littérature à l'heure actuelle. La première partie, portant sur l'exploitation de l'espace focalisée sur les dholes, menée de janvier à mai 2020, a été réalisée avec Mme Camille Gagnière, également étudiante ingénieur en Aménagement et Environnement à Polytech Tours.

La collecte d'informations s'est tenue entre janvier et décembre 2020 et tous les articles publiés au-delà de décembre 2020 n'ont pas été pris en compte. Les portails internet Google Scholar et BibCNRS ont été majoritairement utilisés, ainsi que les références internes aux articles précédemment lus. 2 ouvrages ont également été consultés grâce à la bibliothèque universitaire de l'université de Tours. Les deux langues recherchées sont le français et l'anglais. Les mots clefs ont été à la fois recherchés en combinaison et séparément, avec par exemple *Cuon alpinus space use*

ou *wolf space use in captivity*. Les articles ont été sélectionnés en prenant en compte leur titre et leur extrait. La collecte s'est réalisée en 2 phases principales:

- De janvier à mai 2020, recueil d'articles et d'informations sur les dholes en général et leur utilisation de l'espace en captivité et à l'état sauvage, sur la territorialité et la stéréotypie chez les canidés, et sur les enrichissements.

Mots clefs utilisés pour la recherche: *dhole, cuon alpinus, space use, habitat use, captivity, canids, environmental enrichments*

- De septembre à décembre 2020, recueil d'articles et d'informations sur les loups, les lycaons et leur utilisation de l'espace en captivité et à l'état sauvage, sur la relation entre les individus des trois espèces, et sur les comportements.

Mots clefs utilisés pour la recherche (en plus de ceux ci-dessus): *wolf, gray wolf, lycaons, african wild dog, behavior, sex difference, relationships*.

Un total de 63 publications ont été retenues, soit 12 sur les lycaons, 21 sur les loups, 16 sur les dholes, 4 sur d'autres carnivores (coyotes, léopards et loups à crinière) et 10 plus générales. Les principales informations de ces publications ont ensuite été extraites après lecture et réunies en différents thèmes se répondant et constituant le plan de ce travail. 6 études ont été particulièrement utilisées : - Trois études sur la répartition spatiale de dholes en captivité : deux en Suède, respectivement au Parken Zoo de Eskilstuna (Palmér, 2014), et au Kolmården zoo (Malmqvist, 2013; Milton, 2013), et une au parc de la Haute Touche en France (Ferrer, 2004).

- Deux sur l'utilisation des enclos et l'activité générale de loups socialisés ou non sur 3 meutes (Gunning, 2008a) et sur les loups en captivité en général (De Gaulejac, 1997),
- Une sur deux packs de lycaons détenus au zoo de San Diego et au Bronx Zoo de New York (Hunter et al., 2014).

Si ces 6 études diffèrent, elles présentent des méthodologies en partie similaires. Les enclos ont été divisés en zones d'observations, régulières ou non, les différents éléments de l'environnement ont été relevés, et la méthode du *scan sampling* a été utilisée. Les traitements statistiques sont également semblables et les zones les plus ou les moins utilisées, proportionnellement à leur disponibilité sont alors déterminées. Si les observations n'ont pas été couplées avec un relevé des comportements spécifiques des individus dans chaque zone pour les lycaons, ceux-ci ont été observés dans le cas des dholes (Ferrer, 2004) et loups (Gunning, 2008a). Ainsi, malgré ces différences, il est toujours possible de tirer des conclusions générales, et particulières aux espèces.

Certaines observations complémentaires d'une meute de dholes de 27 individus en captivité ont été réalisées lors de deux journées passées à la réserve zoologique de la Haute Touche, encadrées par M. Francis Isselin et M. Patrick Roux. Un éthogramme en fréquence du comportement général des dholes a été réalisé en 40 min, suivant la méthode *ad-libitum*. Un second éthogramme suivant la méthode *focal sampling* et se focalisant sur un individu dominé a été réalisé au courant de l'après-midi. Ces observations n'ont cependant pas été spécifiquement liées à l'utilisation de l'espace.

RESULTATS - DISCUSSION

1. Utilisation de l'espace et comportements dans l'enclos

Une occupation différentielle de l'espace

Les carnivores en captivité passent plus de 75 % de leur temps dans moins de la moitié de leur espace clos (Mallapur, 1999). Cette occupation différentielle de l'espace se retrouve chez les 3 espèces. Autrement dit, les animaux sur-utilisent certaines parties de leur enclos, et en sous-utilisent d'autres. Cela serait lié aux ressources limitées disponibles qu'ils ne peuvent utiliser uniformément. L'identification des zones sous-utilisées et de ses causes peut permettre d'optimiser la taille effective d'une enceinte (Schultz, 2017).

d. Dholes

- **Zone sur-utilisées** : les zones comprenant la tanière ou un point d'observation. La tanière « constitue un refuge, un lieu de regroupement pour les phases de repos mais aussi pour les observations » (Ferrer, 2004, p. 16). Les dholes semblent avoir une affinité avec les zones planes à proximité des visiteurs, et si les animaux ont suffisamment d'espace, les dholes resteront probablement près des visiteurs plutôt que de se cacher hors de vue (Palmér, 2014 ; Maisch, 2010).
- **Zones sous-utilisées** : Les zones très humides sont délaissées pour le repos (Palmér, 2014).
- **Comportement général** : Avec un enclos assez grand, les dholes se déplacent normalement en groupe plutôt qu'individuellement (Palmér, 2014; Maisch, 2010). Cela fait écho au milieu naturel.
- **Résultats divergents** : Une étude montre la zone de la mare comme privilégiée (Ferrer, 2004). De plus, les dholes en captivité utilisent les zones aquatiques pendant l'été et l'hiver (Maisch, 2010) et ces dernières seraient par ailleurs propices aux comportements de jeux (Palmér, 2014; Maisch, 2010). Cependant, en Suède, les zones dans lesquelles il y avait des zones d'eau ont le moins été utilisées pendant toutes les observations au total (Palmér, 2014). Cela est peut-être dû au fait que dans le premier cas la zone était également favorisée pour la prise de nourriture et les déplacements.

Contrairement aux deux autres auteures, Natacha Ferrer a poussé son projet de recherche à l'étude des comportements des dholes de la meute de la Haute Touche. Elle a ainsi relevé 31 comportements en 5 catégories: repos, observation, interactions sociales, prises alimentaires et déplacements (Ferrer, 2004. Liste détaillée en annexe 1). Le répertoire comportemental des dholes est donc "riche", avec néanmoins quelques comportements stéréotypés comme des allers-retours.

Les diverses utilisations des zones selon les comportements sont présentées dans les schémas ci-dessous :

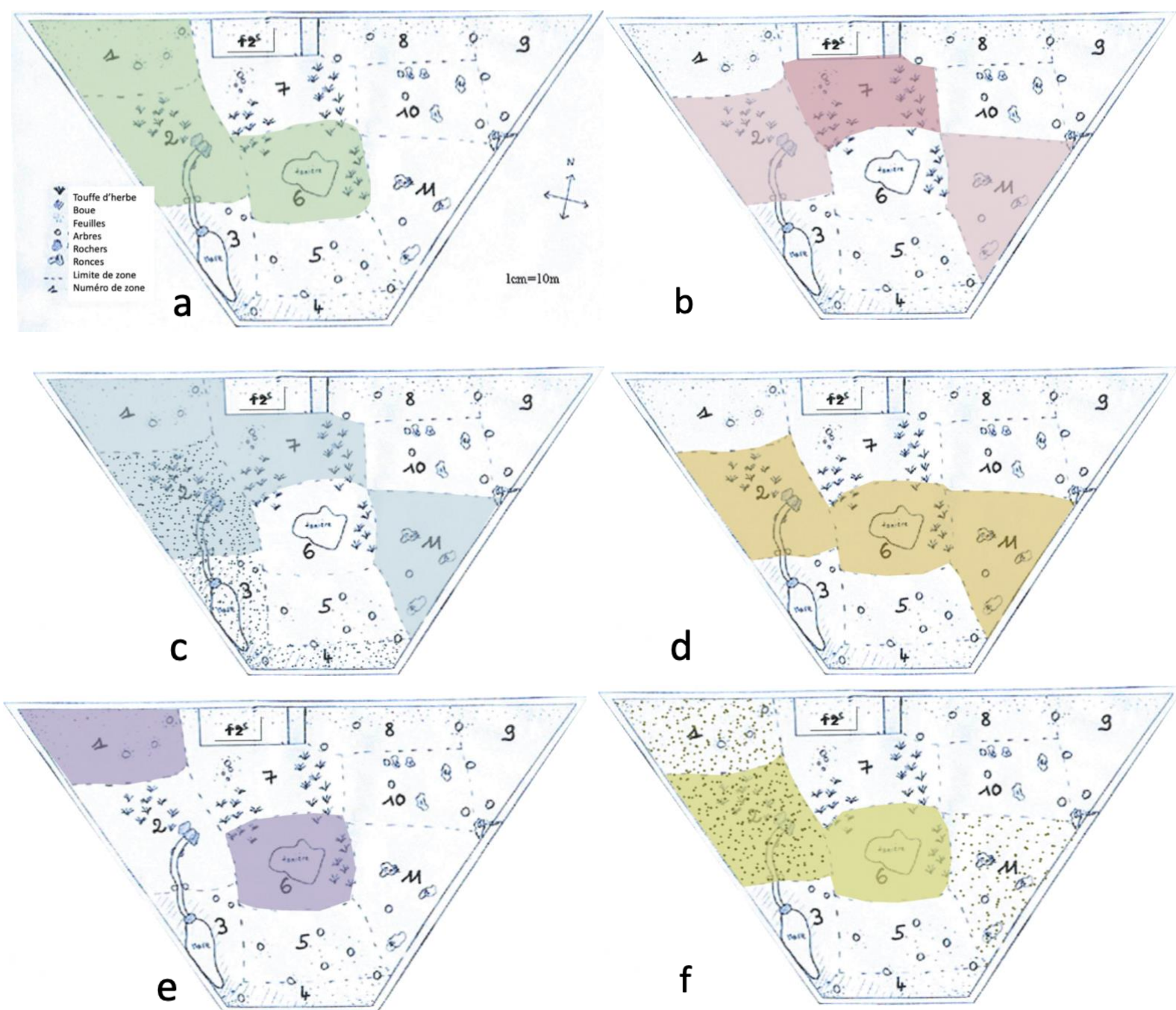


Figure 2 - Zones de l'enclos les plus fréquentées selon les comportements.
Adapté de Ferrer, 2004.

Certains espaces de l'enclos sont propices à l'expression de certains comportements. La zone 6 est ainsi très utilisée pour les comportements de jeu, de repos et d'observation. La zone n° 7 est nécessairement utilisée pour manger. D'autres zones sont favorisées pour les activités sociales ou pour des déplacements. Il est remarquable que les zones favorisées pour les déplacements sont en abords d'enclos, près des chemins des visiteurs. Certaines zones comme la 9 ne sont presque jamais parcourues. La zone de la mare est également

Légende

Zones les plus fréquentées:

	En général		Pour manger
	Pour les déplacements		Pour flairer
	Pour les aller-retours		Pour les observations
	Pour le repos		Pour les activités de jeux
			Pour les relations positives

peu utilisée, celle-ci étant peut-être inadaptée (et a fait l'effet de modifications ultérieures, voir partie 4). De plus, les zones 3 et 4 montrent un fort taux d'aller-retours, peut-être signe qu'elles sont inadaptées.

e. Lycaons

Les observations de Hunter et al. sont présentées au travers des deux schémas suivants (détail des zones en annexe 2 et 3).

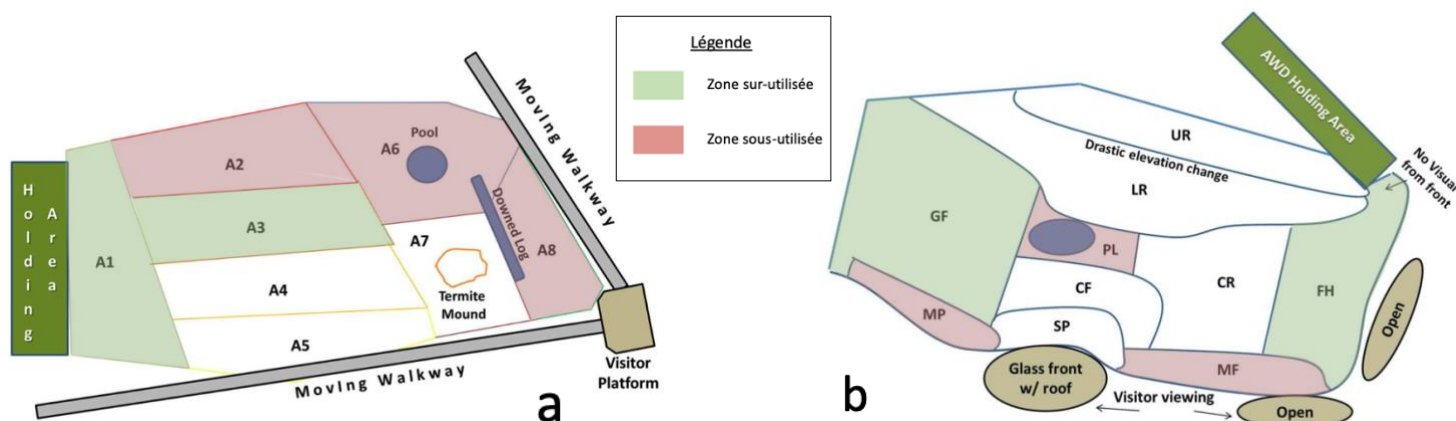


Figure 3 - Schémas de la sur et sous-utilisation de certaines zones de deux enclos, respectivement au San Diego Zoo (a) et au Bronx Zoo (b). Adapté de Hunter et al., 2014.

Ainsi, les lycaons utilisent également leur espace en captivité de manière inégale. Les individus favorisent les zones proches des soigneurs (A1, A3) et sous utilisent celles proches des visiteurs. Cependant, cela ne semble pas être corrélé à un évitement de ces derniers, car le chemin des visiteurs est tout de même proche des zones privilégiées. Ils « préfèrent peut-être simplement la proximité avec l'aire des gardiens, ou la nourriture est généralement distribuée » (Hunter et al, 2014, p. 105). La présence de la mare ne semble pas attirer les individus, dans l'un ou l'autre enclos.

Dans la seconde meute, des points d'observations, très visibles du public, sont également favorisés par les lycaons (FH étant un point central et haut de l'enclos). La femelle dominante passait 64,4% de son temps dans cette zone (Hunter et al. 2014). Ces espaces peuvent ainsi être mobilisés par un individu pendant une longue période, en bloquant l'accès à d'autres. Certaines zones sont sous utilisées car présentes en « proportions plus grandes que ce qui est nécessaires pour les animaux », ou indésirables (Hunter et al, 2014, p. 107). Cependant cette diversité d'espace est nécessaire aux individus, habitués à de grands territoires. La meute de cette seconde zone évite également la zone boueuse et le paillis (MP), ce qui serait cohérent avec le fait qu'il préfèrent les zones « sèches et sableuses, entrecoupées d'arbres » (Hunter et al, 2014, p. 108). Une pente trop forte peut aussi être la cause d'un évitement d'une zone (UR) (Hunter et al, 2014).

f. Loups

Les loups « réservent certaines zones de l'enclos à la conduite alimentaire, d'autres au repos, d'autres à la miction et à la défécation, d'autres aux comportements de creusement et d'enfouissement, alors que certaines zones ne sont jamais fréquentées » (Neault, 2003, p. 196). Les animaux n'utilisent qu'une partie de l'espace disponible, ce dernier étant plus faible dans les enclos

les plus grands. Les figures suivantes résument les observations de 2 meutes de loups en captivité, une avec des individus socialisés (North American, a et b), et l'autre avec des individus non-socialisés (Sparkwell, c et d). Les espaces privilégiés pour le repos (en bleu) et pour les comportements généraux éveillés (marche, jeux, nourrissage...) (en beige) sont présentés :

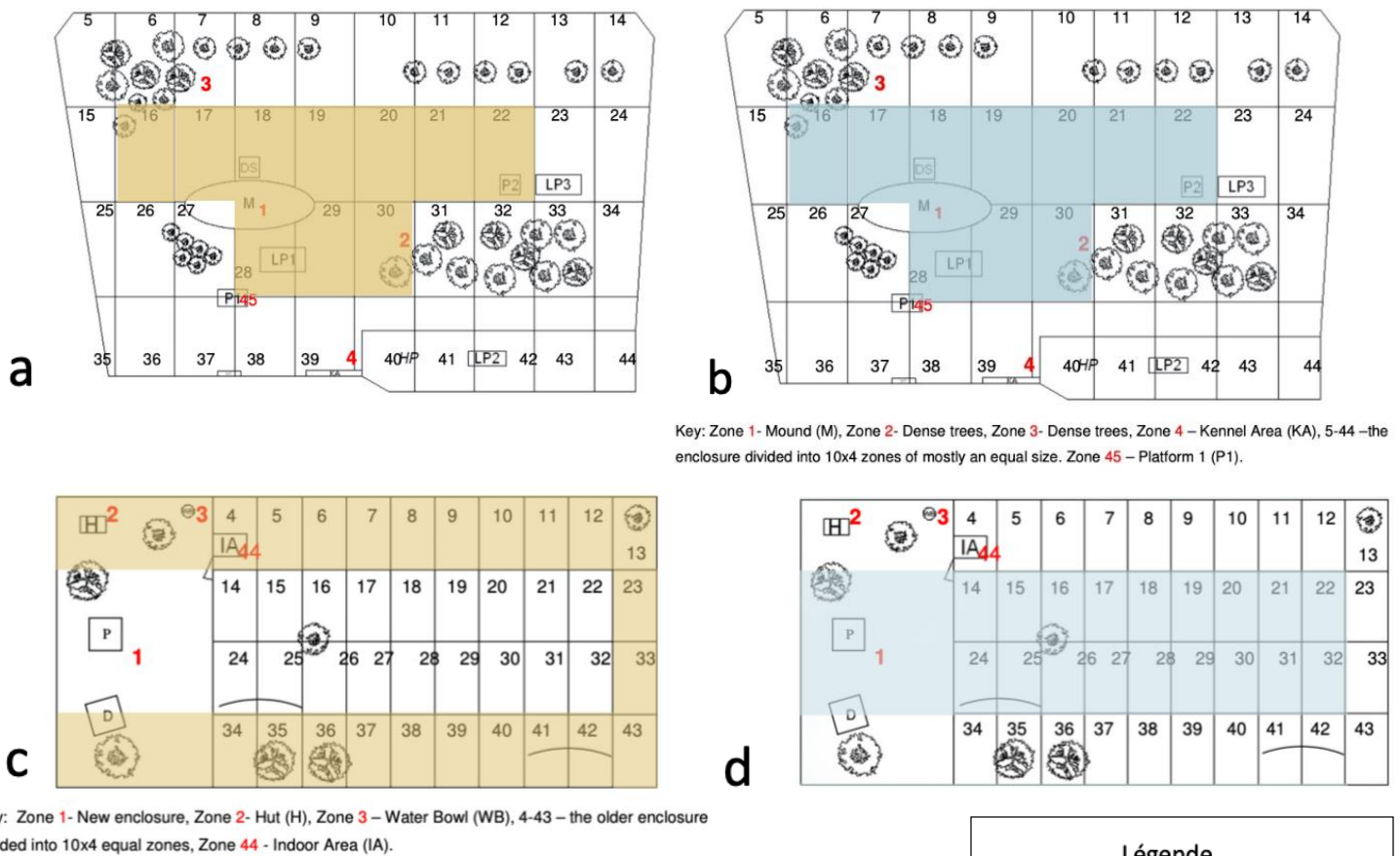


Figure 4 – Schémas de l'utilisation des zones de deux enclos pour le repos et les comportements généraux: North American, individus adultes socialisés (a et b) et Sparkwell, individus adultes non socialisés (c et d). Adapté de Gunning, 2008 (les descriptions d'origine des zones sont indiquées en key).

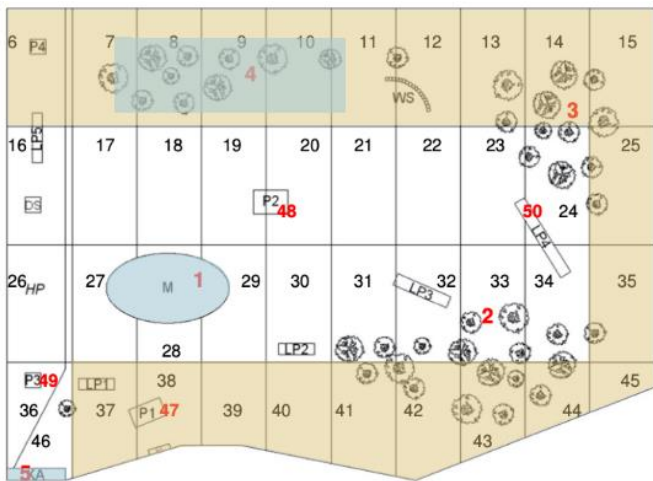
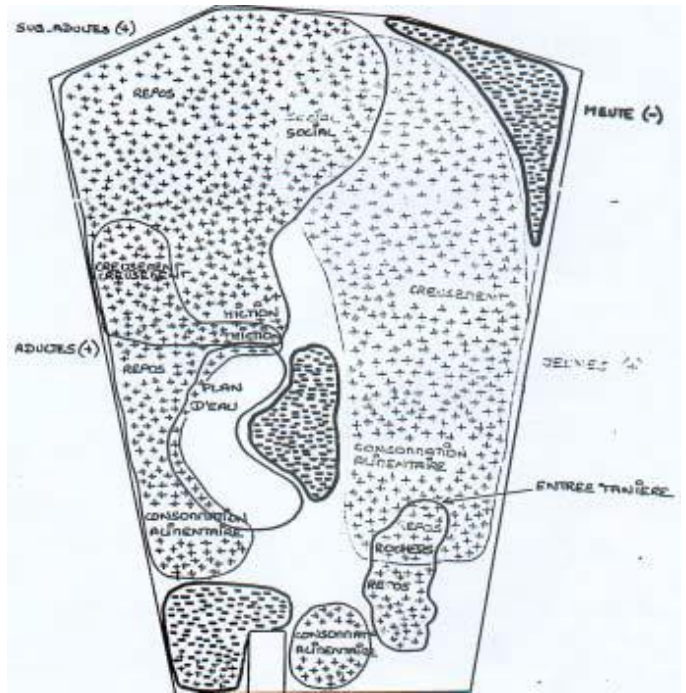
Légende	
	Zone majoritairement utilisée pour des comportements généraux
	Zone majoritairement utilisée pour le repos

L'utilisation de l'espace est différenciée selon les zones et les comportements et une différence se fait entre individus socialisés et non. Dans les deux cas les aires ouvertes sont les plus utilisées pour les comportements de repos (zones bleues, schémas b et d) (Gunning, 2008a). Cependant, pour les individus non socialisés (schéma d), cela correspond à des points hauts permettant de toujours surveiller et anticiper les activités humaines (Gunning, 2008a). Les comportements généraux de ces loups non socialisés sont également majoritairement retrouvés aux abords des clôtures (schéma c), ou les individus sont toujours alertes des mouvements humains. Pour les loups habitués à l'Homme moins d'attention est prêtée aux abords de l'enclos (schéma a) d'où les visiteurs et les soigneurs arrivent (Gunning, 2008a).

Une variation selon l'âge

Il y a une utilisation hétérogène de l'enclos par les loups en fonction des classes d'âges (adultes, sub-adultes et juvéniles) (De Gaulejac, 1997; Neault, 2003). Ainsi, les investissements comportementaux de l'espace par les adultes et les juvéniles sont radicalement différents tandis que les sub-adultes adoptent une conduite intermédiaire. Cela peut être visualisé avec le schéma ci-contre (figure 5), réalisé par Fabienne de Gaulejac à partir des observations menées sur la meute de loups de la Haute Touche (De Gaulejac, 1997). La distinction entre les jeunes, en croix plus claire, et les adultes et sub-adultes en plus foncée, est bien visible.

Figure 5 - Investissement de l'espace par les 3 âges sur la meute de la Haute Touche (De Gaulejac, 1997; Neault, 2003).



Key: Zone 1- Mound (M), Zone 2- Dense trees, Zone 3- Dense trees, Zone 4 – Kennel Area (KA), 6-46 – the enclosure divided into 10x4 zones of mostly an equal size. Zone 47 – Platform 1 (P1), Zone 48 – Platform 2 (P2), Zone 49 – Platform 3 (P3), Zone 50 – Logpile 4 (LP4).

L'activité générale des juvéniles « est la plus grande à la lisière des enclos, où ils explorent et où les comportements de chasse sont les plus observés » (Gunning, 2008a, p. 21). Cela s'observe sur la figure 6 ci-contre. De plus, les juvéniles sont plus enclins à dormir dans les tanières et les espaces notés par Nadia Gunning comme "Ressource" (comprenant tanières, plateformes...) (Gunning, 2008a). Cette différence n'a cependant pas été mesurée ou détectée pour les autres espèces. Le sexe des individus ne semble pas être un facteur influençant cette occupation différentielle de l'espace, contrairement au milieu naturel.

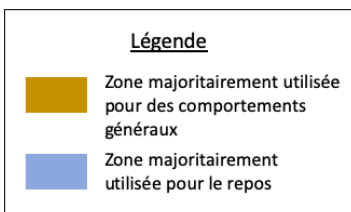


Figure 6 - Schéma de l'espace privilégié par des loups juvéniles pour le repos et les comportements généraux. Adapté de Gunning, 2008.

Certains chemins privilégiés

Même si les dholes utilisent la totalité de l'enclos avec des déplacements variés, de très rares chemins définis sont fréquemment utilisés (Milton, 2013; Malmqvist, 2013). L'un de ces chemins est parallèle à celui des visiteurs, ce qui traduirait une curiosité des animaux envers les visiteurs (Milton, 2013; Maisch, 2010). C'est également une voie menant à la mare, que les dholes utilisent assez régulièrement. Le second chemin très utilisé parcourt le long de la clôture. Derrière celle-ci l'activité humaine peut-être importante (visiteurs, personnels du zoo), et c'est également de là que la nourriture est donnée. En parcourant cette voie les dholes exploreraient leur environnement en cherchant à prédire les mouvements des soigneurs. De plus, ces chemins permettent de patrouiller le territoire et d'y collecter des informations, comportement retrouvé dans le milieu naturel. La « tendance de ne pas fréquemment suivre de chemins prédéfinis peut indiquer que les dholes ne présentent pas de comportements stéréotypés » (Milton, 2013, p. 22).

Comparaison avec un environnement naturel

Il est difficile de statuer sur la concordance de l'utilisation de l'espace entre la captivité dans un environnement réduit, sous l'observation d'Homme et le milieu naturel. Cependant, l'utilisation différentielle de l'espace et la favorisation de certaines zones, corrélé avec le fait que les carnivores en captivité passent plus de 75 % de leur temps dans moins de la moitié de leur espace clos, semble correspondre au milieu naturel, où les canidés passent plus de 50% de leur temps dans la core area (Jedrzejewski et al., 2007; Mallapur, 1999; Mech and Boitani, 2003). La favorisation de chemins privilégiés pour la surveillance du territoire se retrouve à la fois dans le milieu naturel chez les loups et en captivité chez le dhole, pointant sûrement une spécificité des canidés (Malmqvist, 2013; Milton, 2013; Wolves and Moose of Isle Royale, 2020). L'importance des points d'eau chez les dholes est contrastée dans les enclos, mais semble tout de même essentielle (Ferrer, 2004; Malmqvist, 2013; Milton, 2013). Les points hauts permettant la surveillance, notamment pour des animaux non habitués à l'Homme, semble également essentiel (Gunning, 2008a). La différenciation sexuelle observée chez les dholes et les loups dans l'utilisation de l'espace n'est pas visible en captivité, les enclos ayant peut-être un espace trop réduit pour détecter une différence. Cependant cette différence n'a pas été mesurée en période de reproduction. L'approche de l'Homme enfin est différente. Loin de les éviter, les animaux sont curieux (Hunter et al., 2014; Maisch, 2010; Palmér, 2014). Peut-être qu'ils reproduisent dans leur enclos la distinction entre le territoire et leur core area, et que les comportements dans chacune des zones sont similaires à ceux observés dans un environnement sauvage. Toutefois, plus d'observations et de comparaison seraient nécessaires pour affirmer ces théories.

Limites et observations complémentaires

La surexploitation ou sous-exploitation de l'espace peut être dépendante de facteurs internes de l'enclos, tels que la présence d'équipements comme des perchoirs ou mares par exemple, mais également de facteurs externes tels que la proximité avec les visiteurs ou soignants animaliers. Cependant, certains points mériteraient d'être approfondis. Si l'étude portée sur les loups s'est intéressée aux comportements selon certains traits des individus, ni l'étude sur les lycaons, ni les trois études réalisées sur les dholes n'ont fait de distinction d'utilisation entre les individus selon âge et sexe. Les études en général sont également à nuancer, car ont été menées à des périodes de l'année différentes pouvant également influencer sur l'utilisation de l'espace par les 3

espèces. De plus, les trois espèces sont des animaux hautement sociaux, gouvernés par une hiérarchie stricte, qui influence également l'utilisation de l'espace entre les individus. Les dynamiques de meutes peuvent être une explication plausible à la sur ou sous-utilisation d'une zone, qui peut par exemple être "réquisitionnée" par le couple dominant (Hunter et al., 2014).

2. Utilisation de l'espace, entre personnalité, comportements individuels et relations entre individus

Les dynamiques entre individus, et notamment les relations hiérarchiques, mais également la personnalité inhérente à chacun, peuvent influencer sur l'utilisation de l'espace, en captivité comme à l'état sauvage (Jedrzejewski et al., 2007). La captivité « ne restreint pas le répertoire de comportements sociaux précédemment observés dans des populations à l'état sauvage » (Tighe, 2013, p. 10). Il est cependant impossible de déterminer si la fréquence de ces comportements est semblable ou diverge entre la captivité et l'état sauvage (Tighe, 2013). Les observations suivantes indiquent dans tous les cas que les facteurs sociaux jouent un grand rôle sur l'utilisation de l'espace en captivité, confirmant qu'ils sont décisifs quand la pression de devoir chasser disparaît (Jedrzejewski et al., 2007).

Relation hiérarchiques

Les relations de meutes sont variables selon les espèces. Ainsi par exemple, deux hiérarchies différentes existent entre les mâles et les femelles chez les lycaons, les meutes de loups peuvent se séparer une fois la période de reproduction terminée, et les meutes de dholes sont presque semblables à « une société de clans, dans laquelle les individus fluctuent » (Tighe, 2013, p. 3). Dans tous les cas, ces relations ont permis à ces espèces de chasser en coopération, de se partager les tâches comme le soin aux jeunes... Des meutes trop importantes peuvent cependant être une nuisance pour ces espèces, car plus facilement détectables ou plus difficile à nourrir si le nombre de proies se fait rare. Une taille de meute optimum peut ainsi être atteinte, et des régulations se font entre les membres (Tighe, 2013).

Ces relations hiérarchiques de dominants-dominés passent également par une communication efficace. Plusieurs types de communication existent chez les canidés: une communication vocale, via des grognements ou des vocalisations, une communication olfactive, avec par exemple le marquage de territoire, et une communication visuelle, via le langage du corps de chaque individu (comme montrer les crocs chez les loups en signe de menace). Cette dernière forme de communication, moins étudiée que les deux premières, est cependant un atout indéniable pour les lycaons, car requérant un contact visuel, limitant la possibilité d'écoute par des prédateurs éventuels. Des nuances subtiles existent ainsi, entre mouvements de queue ou d'oreilles (Tighe, 2013). Par cette communication peut passer des informations sur l'espace des animaux.

Si ces comportements et expressions de dominances sont semblables entre tous les canidés, des différences existent. Ainsi, les loups captifs sont en général plus agressifs contre leur meute et suivent une hiérarchie plus stricte encore qu'à l'état sauvage. Cela serait lié au fait qu'en captivité les meutes sont "forcées", et les individus ne sont en général pas de la même famille. Leur lien n'a alors pas été construit de la même manière que dans le milieu naturel, et il n'y a pas de structure familiale pour assurer la dominance, résultant en des comportements plus violents (Gunning,

2008a). Ces différences de relations peuvent résulter en des différences dans l'occupation de l'espace de l'enclos.

Un individu dominé, antagonisé par le reste du groupe, occupera l'espace différemment des individus dominants. Ainsi par exemple, un dhole blessé observé par l'auteure au parc zoologique de la Haute Touche utilisait durant le temps de l'observation (45 min) majoritairement le contour de l'enclos, évitant ses congénères, qui dormaient en groupes près des tanières. Si cette observation ne peut constituer une affirmation, elle montre tout de même une dynamique existante. Les relations entre les individus, ainsi que la taille des meutes dans chaque enclos sont ainsi à prendre en compte dans la conception de ces derniers.

La question des animaux solitaires se pose également, notamment chez les loups. En général, ces individus sont "recrutés" ponctuellement par les meutes pour assurer un rôle, et repartent vivre de manière solitaire (Mancinelli, 2018). Ces comportements ne sont pas possibles en captivité, et ces loups devraient ainsi s'intégrer totalement à la meute, ou se tenir à l'écart, deux dynamiques différentes du partage de l'espace. De plus, les espèces territoriales tentent d'exclure les individus n'appartenant pas à son groupe de ses zones privilégiées (Jackson et al., 2017). Cela peut poser problème en captivité, si certains individus ne sont pas reconnus par les autres comme faisant partie intégrante de la meute.

Amitiés et famille

Chez les lycaons, les liens familiaux et d'amitié jouent également un rôle important dans l'utilisation de l'espace et les interactions sociales entre individus (Tighe, 2013). Ainsi, familles et amis sont plus susceptibles de dormir dans des lieux similaires, utilisant le même espace et évitant les individus avec lesquels ils ont moins de liens (Tighe, 2013). En plus de cela, les couples reproducteurs sont plus susceptibles de passer du temps ensemble et d'utiliser l'espace de la même manière qu'avec d'autres adultes (Benson and Patterson, 2015). Pour les trois espèces, des coalitions ou liens d'amitié peuvent également se former entre individus, souvent de même âge, rang ou sexe (Chen, 2019; De Villiers et al., 2003; Tighe, 2013). Une diversité de comportements se fait en groupe, comme les jeux, la chasse ou le repos, résultant en une utilisation de l'espace coordonnée entre ces individus liés. Ces comportements sont visibles à la fois dans le milieu naturel et en captivité (Chen, 2019).

Chez les dholes en captivité, les zones dans lesquelles les tanières sont présentes sont largement favorisées pour les regroupements familiaux et le repos, et ces zones comprennent en général toujours au moins deux individus. Les dholes observés favorisent dans cette étude une seconde zone pour manger en groupe, et une troisième utilisée pour se chauffer au soleil et jouer en groupe (Milton, 2013). Certaines zones plus ouvertes sont plus adaptées aux comportements sociaux des canidés (Milton, 2013).

Cette utilisation de l'espace différentielle selon les relations entre individus fait échos à des observations à l'état sauvage. Dans une étude sur 6 meutes de loups au Canada, John F. Benson et Brent Patterson montrent que « les loups dans des meutes ayant passé une grande partie de leur temps ensemble durant l'été utilisent leur habitat de la même manière, alors que deux meutes ayant passé moins de temps ensemble l'utilisent de manière différentes » (Benson & Patterson, 2014, p. 38). Cela s'observe également avec le phénomène du « kin-clustering », dans lequel le

« degré de tolérance de superposition des territoires avec ses voisins est expliqué par le degré de relation » (Jackson et al., 2017, p. 2). Plus les populations sont proches génétiquement, plus elles partagent leur espace. Cela s'observe même chez les lycaons, qui ne sont pas techniquement parlant des animaux territoriaux, étant nomades (Jackson et al., 2017).

Personnalités

Chez les loups à crinière (*Chrysocyon brachyurus*) la personnalité de chaque individu influence son comportement et son utilisation de l'espace. Dans ce cas, les personnalités sont mesurées sur une échelle « timide-audacieux ». Un individu plus timide aura plus tendance à rester dans les parties de son espace qui lui sont familières, alors qu'un individu plus audacieux ira explorer plus facilement (Coelho et al., 2012). Si ces nuances n'ont pas été mesurées dans les 3 espèces étudiées, des comportements similaires peuvent exister.

Relations avec d'autres espèces

A l'état sauvage, une grande partie de l'utilisation de l'espace est corrélée à la relation entre les canidés et d'autres espèces. Par exemple, les lycaons à l'état sauvage évitent les lions en modifiant leur core area, notamment pendant la période de reproduction (Darnell et al., 2014; Tighe, 2013). Il ne faudrait pas alors en captivité mettre l'enclos des lions à côté de celui des lycaons, qui changeraient peut-être leur utilisation de l'espace afin de les éviter.

Pour ce qui est des relations avec des proies, elles sont presque inexistantes en captivité. Si les individus peuvent chasser les éventuels lapins ou insectes entrant dans la cage (Coelho et al., 2012), ces interactions sont trop limitées pour avoir une grande influence sur l'utilisation de l'espace.

3. Les changements et leurs effets sur l'utilisation de l'espace

En plus de l'influence des relations entre individus, des événements ponctuels, habituels ou inhabituels, peuvent modifier la manière dont les canidés occupent l'espace.

Changements dans le nourrissage

Pour les dholes l'utilisation des zones était légèrement différente entre les jours de nourrissage et ceux de non nourrissage. Les animaux préfèrent ainsi les zones où la nourriture est déposée, ou les zones proches lors des jours de nourrissage (Milton, 2013 ; Ferrer, 2004). Les calendriers d'alimentation peuvent avoir un impact important sur le comportement des carnivores et les animaux peuvent être affectés par la routine d'alimentation prévisible (Gilbert-Norton et al., 2009; Palmér, 2014).

Présence de juvéniles

En plus de l'utilisation de l'espace différente pour les juvéniles, le comportement des canidés pendant la grossesse et après avoir donné naissance sont différents. Chez les dholes, les agressions sont réduites, les comportements de « saluts » sont favorisés et la femelle gestante monopolise les ressources de nourriture. L'expérience de l'individu est aussi à prendre en compte. Une distinction de sexe se fait alors, avec la femelle gestante restant dans la tanière. Comme dans le milieu naturel, une mère expérimentée ne la quittera qu'en cas d'urgence, alors qu'une mère inexpérimentée réagira à toute perturbation, aussi minime soit-elle (Maisch, 2010). Les rôles en présence de juvéniles sont modifiés. Selon le nombre d'individus dans la meute, certains font le guet autour des tanières, d'autres amènent la nourriture dans les tanières, d'autres nettoient les jeunes... Les activités se recentrent alors autour des tanières (Maisch, 2010).

Changements dus à la présence de l'Homme

Si peu d'études ont été menées sur les effets des visiteurs sur les carnivores en captivité, des effets négatifs ont été mesurés sur d'autres espèces, comme les primates (Gusset et al., 2014; Hunter et al., 2014).

Cependant, les visiteurs peuvent provoquer une curiosité chez les animaux (Milton, 2013; Maisch, 2010). Les soigneurs et personnels de zoos provoquent également des réactions chez les trois espèces, qui peuvent associer l'arrivée de personnel ou de véhicules avec l'arrivée de nourriture, par exemple. Ainsi, l'auteure a observé chez les dholes de la meute de la Haute Touche les différentes étapes du comportement des individus avant, pendant et après le nourrissage. Avant l'arrivée du personnel, les animaux sont dans un état de faim et de trépignement, et quand ils perçoivent la venue du véhicule, tous se précipitent vers la partie de l'enclos d'où le nourrissage se fait. Seule cette partie de l'espace est alors utilisée dans ce contexte. Les dholes se disputent alors légèrement la nourriture et se séparent pour se nourrir, se divisant en plusieurs espaces. Après le repas, les individus prennent une position de repos vers le centre de l'enclos, près des tanières. Seul l'individu dominé est tenu à l'écart. La présence de l'Homme est ici corrélée avec le nourrissage. Dans le cas des lycaons, la présence de visiteurs impacte significativement sur les interactions actives et passives entre les animaux (Tighe, 2013).

Dans le cas d'animaux socialisés par les Hommes, comme c'est le cas pour certains loups étudiés par Nadia Gunning (2008), les réactions occasionnées par les activités humaines sont différentes. Ces animaux peuvent être dans certains cas autorisés à explorer l'espace (en laisse) en dehors de l'enclos à montrer « des comportements de chasse limités » (Gunning, 2008a, p. 27).

Mort d'un individu

Chez les loups, la mort d'un individu provoque une augmentation de cortisol chez les animaux restants, et un stress conséquent (Molnar et al., 2015). Cela peut même mener, dans le cas de la mort d'un individu reproducteur, à la destruction totale de la meute (Tighe, 2013). L'effet de la mort naturelle d'un individu, dans les trois espèces, a peu été observé en captivité. Cependant, Emily J. Tighe, dans son étude sur les lycaons, a eu l'opportunité d'observer un tel événement. Dans l'exemple présenté, la meute de lycaons était constituée de 4 individus, et présentait une unité sociale forte. Si la disparition d'un de ces 4 individus n'a pas changé la fréquence de beaucoup de

comportements, ceux de dominance et de salut ont cependant été bien plus observés. La structure sociale de la meute étant chamboulée, les comportements et relations entre individus sont modifiés et une hiérarchie nouvelle se construit (Tighe, 2013). Les interactions de jeux et de petites disputes pour la nourriture diminuent, impliquant une utilisation moins présente des zones associées.

Changements dans la journée

Les différents patterns d'exploitation des loups sont susceptibles de varier d'une année à l'autre mais changent faiblement de manière journalière (De Gaulejac, 1997). Un pic d'activité est présent le matin et le soir (Gunning, 2008a). Entre ces pics les individus montrent un comportement de repos, synonyme d'utilisation différente de l'espace. Ainsi, le repos prend environ un tiers du temps de l'animal, qui favorise la ou les mêmes zones de repos (Gunning, 2008a, 2008b).

Les dholes sont des chasseurs diurnes et chassent habituellement tôt le matin, d'où le fait qu'ils soient plus actifs en début de matinée et au crépuscule (Selvan et al., 2013a, 2013b; Sukmasuang et al., 2020). Cela ne semble pas se retrouver en captivité. Cependant les individus favorisent une zone ensoleillée la matinée pour se reposer en groupe, et une zone proche du lieu de nourrissage l'après-midi (Milton, 2013; Malmqvist, 2013).

Changements de saisons

Chez les canidés, l'utilisation de l'espace dans le milieu naturel change en général avec les saisons et leurs contraintes. Les mois d'été sont synonymes de nombreux mouvements et transports de nourriture autour des tanières pour nourrir les petits et l'automne et l'hiver l'espace utilisé est plus important car les proies se font plus rares (Milton, 2013; Neault, 2003). Cela est lié avec l'aspect saisonnier de la reproduction (Gunning, 2008b). Quand le territoire est assez grand, ces diversités saisonnières peuvent disparaître (Mancinelli, 2018).

En captivité, ces comportements peuvent également être visibles. Pour les lycaons, plus la température baisse et le temps se fait moins favorable avec le changement de saison, moins les individus dormaient côte à côte à l'extérieur (dans une zone spécifique de l'enclos assez en retrait du public) (Tighe, 2013).

4. Enrichissement environnemental, design des enclos, et leurs effets sur les canidés

Des comportements stéréotypés

Plusieurs explications, parfois contradictoires, existent sur leurs raisons: certains affirment que cela est en réponse à l'empêchement de chasser, d'autres que les animaux sont parfois sujet à l'ennui... Au-delà de la chasse, les niveaux de stéréotypies chez les carnivores sont d'avantage corrélés à la taille de leur territoire naturel et des distances habituellement parcourues par les espèces (Clubb and Mason, 2007).

Si les comportements stéréotypés ne sont pas un indicateur parfait de stress chez les animaux, ces deux notions sont souvent corrélées (Gunning, 2008b). « Les plus grandes sources de stress pour les animaux en captivité sont les choses sur lesquelles ils n'ont pas de contrôle, et auxquelles ils ne peuvent échapper » (Morgan and Tromborg, 2007, p. 264). Un autre facteur est la prévisibilité de la captivité (Morgan & Tromborg, 2007). Ainsi, les trois raisons principales au caractère répétitif de ces comportements inhabituels sont que « certains schémas d'actions sont toujours produits de la même manière [...]; l'environnement est prévisible et ne change pas [...] et une routine se forme » (Mason, 2006, p. 331). Les choix et le contrôle sont probablement « les critères les plus importants pour améliorer le bien-être animal » (Frézard et Le Pape, 2003, p. 43). Ainsi, proposer des enrichissements se basant sur ces constatations (comme plus d'espace, plus de tanières, des changements et des nouveautés assez régulières) serait particulièrement efficace dans la diminution de ces stéréotypes (Clubb et Mason, 2007). En « identifiant les raisons possibles de la préférence pour une zone, les gérants peuvent avoir une idée de zones ayant besoins d'améliorations », pour le bénéfice de l'animal (Hunter et al., 2014, p. 108). Il est à noter que les comportements stéréotypés sont différents des déplacements des comportements que les animaux peuvent effectuer lorsqu'une action en cours est interrompue avant qu'elle ne soit terminée (Gunning, 2008a).

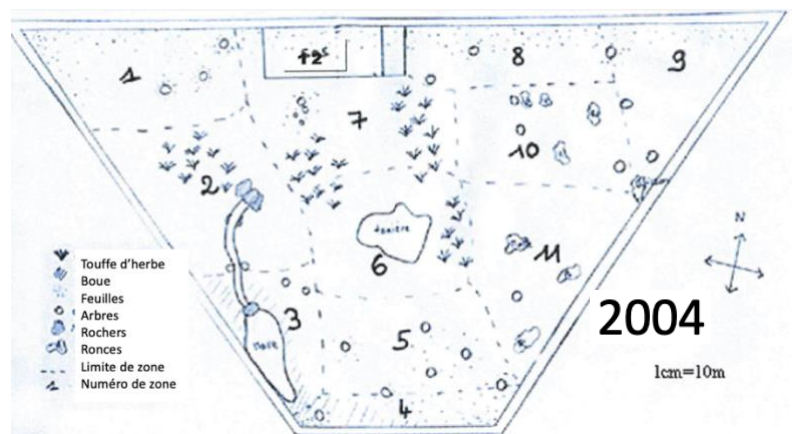
Design des enclos

« Transformer les zones sous utilisées avec des caractéristiques similaires à celles des zones sur-utilisées pourrait offrir de meilleures opportunités aux animaux » (Hunter et al., 2014, p. 98). Cependant, d'autres facteurs sont à prendre en considération. Premièrement, avoir une taille d'enclos adaptée au nombre d'individus présents. Ainsi, pour les canidés ayant un espace de vie très étendu dans le milieu naturel, il est plus judicieux de conserver le maximum d'espace dans l'enclos, et de garder les zones sous-utilisées (Hunter et al., 2014). Dans le cas des loups, plus les enclos sont grands, plus la proportion d'individus n'utilisant qu'une partie de leur enclos est faible (Gunning, 2008a). De plus, la proportion de temps alloué au repos est plus importante dans des enclos plus larges, les individus ayant plus d'opportunités de choix (Frézard et Le Pape, 2003). Dans des enclos plus larges, la spécialisation de zones pour certaines activités n'est plus visible chez le loup (Frézard et Le Pape, 2003). Cependant, augmenter l'espace n'est pas toujours la solution. Ainsi, pour contrer le problème d'agressivité supérieure des loups en captivité, il est plus judicieux de diviser les meutes selon les affinités des individus (Gunning, 2008b). Dans le cas des dholes, les enceintes de 500-1000 m² sont la taille minimale pour une petite meute contenant au moins quatre membres adultes. Pour plus de 15 membres, 2000 m² ou plus sont idéals (Maisch, 2010).

Ensuite, la qualité et la structure de cet espace fournit sont importantes. Si l'importance de la pente a été évoquée précédemment, un milieu le plus naturel possible, avec des éléments variés adaptés au milieu naturel de l'espèce (arbres, buissons, rochers, sable, mares...) est préférable, même si des éléments artificiels peuvent les compléter (Laidlaw, 2000). Pour les dholes, qui cachent la nourriture ou la régurgitent dans des trous, un sol meuble ou du sable est favorable (Maisch, 2010).

En plus de cela, l'environnement doit pouvoir fournir de l'ombre, un endroit loin du regard des visiteurs, une protection des éléments (avec par exemple des tanières correctement vidangées (Gunning, 2008b)), et un espace permettant l'accomplissement de comportements naturels et de relations sociales, notamment pour les canidés. Par exemple, plusieurs tanières sont nécessaires pour les dholes, qui transfèrent les juvéniles de l'une à l'autre en plus de les utiliser pour le repos et la protection. Des points hauts (troncs d'arbres, rochers), permettant le guet, doivent également être fournis, ainsi que des mares adaptées (Maisch, 2010).

Dans le cas d'animaux potentiellement dangereux, l'enclos devrait contenir un second enclos d'isolement, avec une entrée à double porte (Laidlaw 2000). D'autres éléments peuvent permettre d'isoler les soigneurs des animaux si nécessaire, comme l'utilisation de fladry chez les loups (une ligne de corde ponctuée de morceaux de tissu coloré, faisant office de barrière) (Musiani and Visalberghi, 2001).



Une modification d'enclos a été réalisée durant l'étude de Natacha Ferrer sur la meute de dholes de la Haute Touche (cf. figure 7). La mare a notamment été modifiée et une seconde tanière a été ajoutée. Cela a résulté en une modification des comportements dans les zones concernées (Ferrer, 2004). La mare est bien plus utilisée, la seconde tanière est favorisée pour les comportements de jeux et le repos. La gamme de comportements selon les zones a généralement augmenté, prouvant d'un aménagement efficace (Ferrer, 2004).

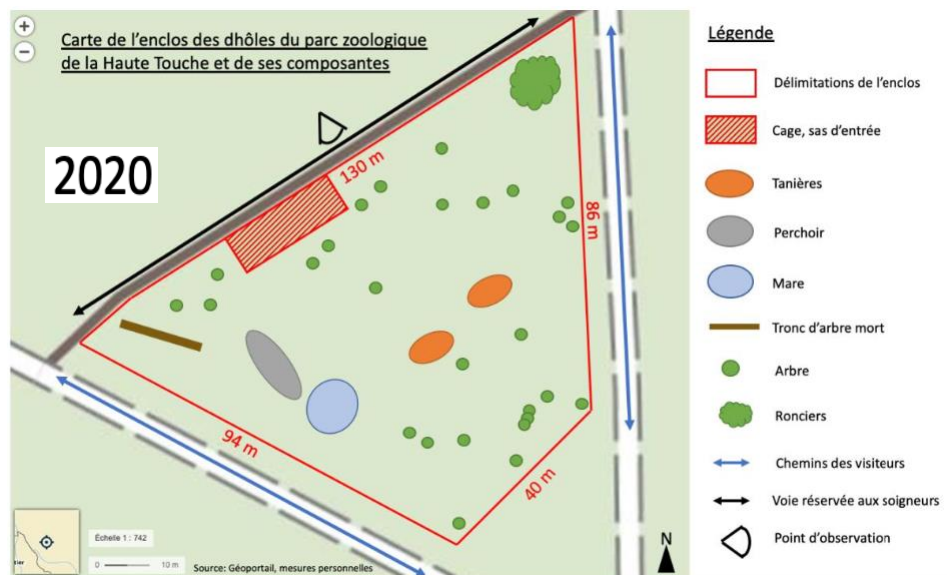


Figure 7 - Schéma des changements apportés à l'enclos des dholes entre 2004 et 2020 (Ferrer, 2004; mesures personnelles).

Enrichissement environnemental, exemples et résultats

Une des réponses les plus populaires à l'apparition de comportements stéréotypés est la mise en place d'enrichissements environnementaux dans les enclos. Il s'agit d'une « technique qui cherche à améliorer la qualité du soin apporté aux animaux, en pourvoyant les stimuli nécessaires pour un bien être psychologique et physiologique optimal » (Leonard, 2008, p. 2). Ces enrichissements peuvent-être très divers: jeux, aménagements dans l'enclos, changement des lieux de nourrissage, simulations de chasse, dépôt de carcasses, odeurs, sons, lumières... En général, et plus particulièrement pour des futures réintroductions dans le milieu naturel, certains enrichissements favorisant l'orientation, la locomotion, le repos, la chasse, et les interactions intra et interspécifiques seront valorisés (Coelho et al., 2012). Au Wolf Park, aux États-Unis, les loups sont placés régulièrement dans un large enclos avec des bisons et peuvent ainsi avoir des comportements naturels de chasse (Gunning, 2008b).

Plusieurs études ont été menées sur le résultat d'enrichissement sur des canidés. Chez le loup à collier premièrement les enrichissement proposés (faux nids avec des œufs, poulet grillé dans du papier, du fèces d'individu inconnu...) modifient différemment les comportements de chaque individu. Si ces comportements, parfois agonistiques (comme en présence d'un modèle empaillé d'un individu inconnu de la même espèce, ou de prédateurs) ne sont pas toujours liés à une utilisation de l'espace, un des loups avait notamment augmenté sa fréquence de tours de l'enclos (Coelho et al., 2012).

Dans son étude sur les lycaons, Emily J. Tighe a également détecté que les enrichissements fournis (une piste odorante, une bouée enfouie et un bac à sable avec plusieurs objets cachés) impactent les relations entre ces individus. Certains types de comportement, comme ceux de dominance et de salut, d'autant plus fort après le décès d'un des individus, décroissent significativement après les enrichissements (qui servent peut-être de distraction). De plus, la fréquence des individus à faire les cents pas diminue fortement après ces enrichissements (Tighe, 2013). La dissimulation de nourriture augmente de plus le comportement de recherches, et donc une exploration de l'espace disponible (Price, 2010).

Il est cependant difficile de tirer des conclusions directes de l'influence des enrichissements sur l'utilisation de l'espace en captivité. S'ils ont une influence sur les comportements des canidés, ces résultats sont à nuancer car spécifiques à chaque cas. D'autres paramètres, comme la météo ou le temps, peuvent influencer sur les réponses des animaux. L'emplacement de certains enrichissements peut tout de même favoriser l'exploration d'une partie auparavant peu occupée de l'enclos. La modification de ces enrichissements et de leurs emplacements peut apporter une variété dans l'enclos, et se rapprocher du milieu naturel. Il convient alors d'adapter ces constatations générales aux cas particuliers de chaque meute, selon les utilisations de l'espace, comportements et relations préalablement existants.

5. Limites, applications et recherches complémentaires nécessaires

Les différentes observations relevées dans cet état de l'art ont tout de même plusieurs limites. Premièrement, les trois espèces observées, si proches phylogénétiquement, ont tout de même leurs particularités. Des comportements et utilisations de l'espace observées chez une espèce peuvent ne pas être applicables à une autre. Ensuite, si une méthodologie peut être applicable à plusieurs cas, ces derniers sont cependant spécifiques. Le nombre d'individus, la taille et la composition de l'enclos, le nombre de visiteurs, le mode de nourrissage, les éventuels enrichissements utilisés, sont tout autant de facteurs divergents.

Les résultats observés ici peuvent toutefois avoir plusieurs applications, dans la recherche mais également dans des situations pratiques. Les refuges et zoos par exemple, peuvent prendre en compte ces observations dans la mise en place des enclos, dans l'allocation des ressources, dans le nombre d'animaux détenus (par exemple en favorisant des meutes plus petites chez les loups, en favorisant les familles). En tendant vers un espace le plus proche du milieu naturel possible, les enclos favorisent un comportement semblable au milieu naturel, et les individus sont plus susceptibles d'être réintroduits, ou de se reproduire avec succès (Gunning, 2008a). Le domaine de la biologie de la conservation peut ainsi bénéficier de ces résultats, qui peuvent également permettre d'enrichir la connaissance générale des espèces et de favoriser leur protection, et leur acceptation par les populations locales parfois hostiles (Jenks et al., 2014; Srivathsa et al., 2014).

Des recherches complémentaires sont tout de même nécessaires, au-delà des différences de méthodologies. Ainsi, la taille des meutes, la distribution des sexes, le nourrissage, la fréquence des visiteurs, les liens entre individus sont encore relativement mystérieux (Tighe, 2013).

CONCLUSION

Ainsi, le contexte de la captivité, avec notamment des enclos à espaces très réduits par rapport au milieu naturel, induit certaines spécificités dans l'utilisation de leur environnement par les dholes, les loups gris et les lycaons. Les questions posées dans l'introduction trouvent alors, du moins partiellement, leurs réponses.

Quand différents éléments spécifiques de l'environnement (tanières, mares, points hauts...) sont disponibles en enclos, l'utilisation fonctionnelle de l'espace est-elle observée pareillement que dans le milieu naturel ?

Une occupation différentielle de l'espace en captivité est observée, avec certaines zones de l'enclos plus ou moins utilisées pour des activités particulières (les tanières et leur alentours étant favorisés pour le repos et la sociabilité, les points d'eau pour les jeux, les points hauts pour l'observation...) (Ferrer, 2004; Gunning, 2008a; Hunter et al., 2014; Malmqvist, 2013; Milton, 2013). Cela correspond aux comportements observés dans le milieu naturel (Maisch, 2010; Wolves and Moose of Isle Royale, 2020). Les canidés semblent conserver en captivité les comportements de patrouille dans le territoire, favorisant certains chemins (Milton, 2013; Wolves and Moose of Isle Royale, 2020). Les juvéniles utilisent leur espace différemment des adultes (étant plus susceptibles de favoriser les bordures), exprimant de la curiosité (De Gaulejac, 1997; Gunning, 2008a). Des différences sont tout de même remarquables. Ainsi, la distinction sexuelle dans l'utilisation de l'espace (en dehors des périodes de reproduction) n'est pas visible dans les études mentionnées, peut-être empêchée par la taille des enclos ou la composition des meutes (Benson and Patterson, 2015; Gunning, 2008b; Milton, 2013; Sukmasuang et al., 2020). Les réactions face à l'Homme sont également divergentes, montrant de la curiosité ou de l'impatience (dans le cadre du nourrissage) et non de la crainte (Kaartinen, 2005; Karamanlidis et al., 2017; Mancinelli, 2018). Leurs comportements et réactions se sont adaptés au milieu captif (Merrill, 2000; Sukmasuang et al., 2020).

N'ayant pas de problème d'accès aux proies, est ce que l'utilisation de l'espace relève de facteurs sociaux ?

Si toute l'utilisation de l'espace par les canidés en captivité n'est pas imputable aux facteurs sociaux, la hiérarchie, les liens familiaux et amicaux ont un impact certain. Ainsi, les individus dominés favorisent les contours et évitent les dominants, comme dans le milieu naturel (Jackson et al., 2017; Mancinelli, 2018; observations personnelles). Les individus liés ont une utilisation de l'espace similaire, se déplaçant souvent en groupe, dormant ou jouant ensemble (Benson and Patterson, 2015; Chen, 2019; De Villiers et al., 2003; Jackson et al., 2017; Milton, 2013; Tighe, 2013). Un changement dans ces relations peut impacter fortement et/ou ponctuellement l'utilisation de l'espace, dans le milieu naturel comme en captivité (Molnar et al., 2015; Tighe, 2013).

Les changements de comportements entre les saisons, les moments de la journée, la présence ou non de juvéniles sont-ils toujours observables ?

Comme dans le milieu naturel, la présence de nouveau-nés modifie l'utilisation de l'espace. La mère et les petits restent dans la tanière et les comportements de la meute se modifient, favorisant les transports de nourriture ou le guet par rapport à d'autres activités (Maisch, 2010).

Le pic d'activité en matinée et en soirée est visible en captivité chez le loup, mais n'a pas été relevé chez de manière significative chez les dholes. Ils suivent cependant la course du soleil (Gunning, 2008a; Malmqvist, 2013; Milton, 2013). L'influence des saisons est également visible chez le lycaon (Tighe, 2013).

Les canidés étant sujets à des comportements stéréotypés, comment les enclos peuvent-ils être améliorés ?

Un grand enclos, un milieu le plus naturel possible pouvant permettre un comportement spécifique, fournissant ombre, discrétion et refuge, avec des points d'eau et des points hauts sont favorables (Gunning, 2008b, 2008b; Hunter et al., 2014; Laidlaw, 2000; Maisch, 2010). Des enrichissements environnementaux peuvent aussi être utilisés afin de proposer aux individus de la nouveauté et des stimuli proches du milieu naturel (Coelho et al., 2012; Gunning, 2008b; Leonard, 2008; Price, 2010; Tighe, 2013).

Il est également à noter que ces observations comprennent toujours des limites, et que si comparables, chaque espèce et chaque meute possèdent leurs particularités.

BIBLIOGRAPHIE

- Benson, J.F., Patterson, B.R., 2015. Spatial overlap, proximity, and habitat use of individual wolves within the same packs: Cohesion of Wolf Packs. *Wildl. Soc. Bull.* 39, 31–40. <https://doi.org/10.1002/wsb.506>
- Chen, J., 2019. Social Behavior and Structure in Wild and Captive Groups of the African Wild Dog, *Lycaon pictus* (Temminck, 1820) (Carnivora: Canidae). *LEB* 6, 123–149. [https://doi.org/10.9784/LEB6\(4\)Chen.01](https://doi.org/10.9784/LEB6(4)Chen.01)
- Clubb, R., Mason, G.J., 2007. Natural behavioural biology as a risk factor in carnivore welfare: How analysing species differences could help zoos improve enclosures. *Applied Animal Behaviour Science* 102, 303–328. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.033>
- Coelho, C.M., Schetini de Azevedo, C., Young, R.J., 2012. Behavioral responses of maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*, Canidae) to different categories of environmental enrichment stimuli and their implications for successful reintroduction: Responses of Maned Wolves to Environmental Enrichment. *Zoo Biol.* 31, 453–469. <https://doi.org/10.1002/zoo.20410>
- Daniels, T., Bekoff, M., 1989. Population and social biology of free ranging dogs, *Canis familiaris*. *J Mamm* 754–62.
- Darnell, A.M., Graf, J.A., Somers, M.J., Slotow, R., Szykman Gunther, M., 2014. Space Use of African Wild Dogs in Relation to Other Large Carnivores. *PLoS ONE* 9, e98846. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098846>
- De Gaulejac, F., 1997. Effet du contexte sur la réaction comportementale à la nouveauté chez l'animal : d'un système cognitif à un autre. (Ph.D). Paul Sabatier, Toulouse.
- De Villiers, M.S., Richardson, P.R.K., van Jaarsveld, A.S., 2003. Patterns of coalition formation and spatial association in a social carnivore, the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Journal of Zoology* 260, 377–389. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003832>
- Durbin, L.S., Venkataraman, A., Hedges, S., Duckworth, W., 2004. *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) 11.
- Ferrer, N., 2004. Etude spatiale chez le dhole (*Cuon alpinus*) à l'espace animalier de la Haute Touche (Obterre, 36). Université de Rennes.
- Frézard, A., Le Pape, G., 2003. Contribution to the welfare of captive wolves (*Canis lupus lupus*): A behavioral comparison of six wolf packs. *ZooBiology* 22, 33–44. <https://doi.org/10.1002/zoo.10070>
- Gilbert-Norton, L.B., Leaver, L.A., Shivik, J.A., 2009. The effect of randomly altering the time and location of feeding on the behaviour of captive coyotes (*Canis latrans*). *Applied Animal Behaviour Science* 120, 179–185.
- Gunning, N., 2008a. Welfare and conservation in captive canids: Analysis of enclosure use and general activity in socialised and unsocialised wolves (*Canis lupus*).
- Gunning, N., 2008b. Welfare in captive carnivores: what can studies tell us about captive wolf management?
- Gusset, M., Fa, J.E., Sutherland, W.J., 2014. A horizon scan for species conservation by zoos and aquariums: Horizon Scanning for Zoos and Aquariums. *Zoo Biology* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/zoo.21153>
- Hunter, S.C., Gusset, M., Miller, L.J., Somers, M.J., 2014. Space Use as an Indicator of Enclosure Appropriateness in African Wild Dogs (*Lycaon pictus*). *Journal of Applied Animal Welfare Science* 17, 98–110. <https://doi.org/10.1080/10888705.2014.884401>
- Integrated Taxonomic Information System, 2020a. *Lycaon pictus*. URL <https://www.itis.gov/> (accessed 1.16.21).
- Integrated Taxonomic Information System, 2020b. *Canis lupus*. URL <https://www.itis.gov/> (accessed 1.16.21).
- IUCN, 2018. *Canis lupus*: Boitani, L., Phillips, M. & Jhala, Y.: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T3746A163508960. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T3746A163508960.en>

- IUCN, 2012. *Lycaon pictus*: Woodroffe, R. & Sillero-Zubiri, C.: The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T12436A166502262. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T12436A166502262.en>
- Jackson, C.R., Groom, R.J., Jordan, N.R., McNutt, J.W., 2017. The effect of relatedness and pack size on territory overlap in African wild dogs. *Mov Ecol* 5, 10. <https://doi.org/10.1186/s40462-017-0099-8>
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., Kowalczyk, R., 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30, 66–76. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x>
- Jenkins, E., Silva-Opps, M., Opps, S.B., Perrin, M.R., 2015. Home Range and Habitat Selection of a Reintroduced African Wild Dog (*Lycaon pictus*) Pack in a Small South African Game Reserve. *African Journal of Wildlife Research* 45, 233–246. <https://doi.org/10.3957/056.045.0233>
- Jenks, K.E., Songsasen, N., Kanchanasaka, B., Leimgruber, P., Fuller, T.K., 2014. Local People's Attitudes and Perceptions of Dholes (*Cuon Alpinus*) around Protected Areas in Southeastern Thailand. *Tropical Conservation Science* 7, 765–780. <https://doi.org/10.1177/194008291400700413>
- Johnsingh, A.J.T., 1982. Reproductive and social behaviour of the Dhole, (*Cuon alpinus*) (Canidae). *Journal of Zoology* 198, 443–463. <https://doi.org/10.1111/jzo.1982.198.4.443>
- Kaartinen, S., 2005. Finnish wolves avoid roads and settlements. *Annales Zoologici Fennici* 42, 11.
- Kamler, J.F., Johnson, A., Vongkhamheng, C., Bousa, A., 2012. The diet, prey selection, and activity of dholes (*Cuon alpinus*) in northern Laos. *J Mammal* 93, 627–633. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-241.1>
- Karamanlidis, A.A., de Gabriel Hernando, M., Georgiadis, L., Kusak, J., 2017. Activity, movement, home range and habitat use of an adult gray wolf in a Mediterranean landscape of northern Greece. *Mammalia* 81. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0091>
- Kittle, A.M., Anderson, M., Avgar, T., Baker, J.A., Brown, G.S., Hagens, J., Iwachewski, E., Moffatt, S., Mosser, A., Patterson, B.R., Reid, D.E.B., Rodgers, A.R., Shuter, J., Street, G.M., Thompson, I.D., Vander Vennen, L.M., Fryxell, J.M., 2015. Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. *J Anim Ecol* 84, 1177–1186. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12366>
- Laidlaw, R., 2000. GRAY WOLF: a comparison of husbandry and housing practices 43.
- Leonard, D.A., 2008. An evaluation of environmental enrichment for two highly social and endangered canid species (PhD Thesis). Saint Louis University.
- Leyhausen, P., 1971. Dominance and Territoriality as Complemented in Mammalian Social Structure, in: *Behavior and Environment: The Use of Space by Animals and Men*. pp. 22–33.
- Maisch, H., 2010. The influence of husbandry and pack management on Dhole *Cuon alpinus* reproduction: REVIEW: DHOLE: INFLUENCE OF HUSBANDRY AND PACK MANAGEMENT ON REPRODUCTION. *International Zoo Yearbook* 44, 149–164. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.2009.00090.x>
- Maisch, H., Vellinga, N.R., Boersma, H., 2017. Best Practice Guideline Dhole (*C. Alpinus*) (1.Edition). Canid and Hyaenid Taxon Advisory Group.
- Mallapur, A., 1999. Environmental influences on Space Utilisation and the Activity Budget of Captive Leopards (*Panthera pardus fusca*) in Five Zoos in Southern India (Master). Wildlife Institute of India, Dehradun.
- Malmqvist, A.-M., 2013. Use of space within their enclosure in captive Dholes (*Cuon alpinus*) (Master Thesis). Linköpings universitet.
- Mancinelli, S., 2018. Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in central Apennines, Italy. *Canadian Journal of Zoology*.
- Masenga, E.H., Lyamuya, R.D., Eblate Mjinga, E., Fyumagwa, R.D., Røskoft, E., 2017. Communal knowledge and perceptions of African wild dog (*Lycaon pictus*) reintroduction in the western part of Serengeti National Park, Tanzania. *Int. J. Biodivers. Conserv.* 9, 122–129. <https://doi.org/10.5897/IJBC2017.1082>
- Mason, G., 2006. Stereotypic behaviour in captive animals: fundamentals and implications for welfare and beyond., in: Mason, G., Rushen, J. (Eds.), *Stereotypic Animal Behaviour: Fundamentals and Applications to Welfare*. CABI, Wallingford, pp. 325–356. <https://doi.org/10.1079/9780851990040.0325>

- Mason, G., Latham, N., 2004. Can't stop, won't stop: is stereotypy a reliable animal welfare indicator? *Animal Welfare* 13.
- Mason, G.J., 2010. Species differences in responses to captivity: stress, welfare and the comparative method. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 713–721. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.011>
- Mech, D.L., Boitani, L., 2003. Wolves BEHAVIOR, ECOLOGY, AND CONSERVATION.
- Merrill, S.B., 2000. Details of Extensive Movements by Minnesota Wolves (*Canis lupus*). *The American Midland Naturalist* 144, 428–433. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2000\)144\[0428:DOEMBM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2000)144[0428:DOEMBM]2.0.CO;2)
- Milton, I., 2013. Enclosure utilization and space preference in captive dholes (*Cuon alpinus*) 26.
- Morgan, K.N., Tromborg, C.T., 2007. Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science* 102, 262–302. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.032>
- Musiani, M., Visalberghi, E., 2001. Effectiveness of Fladry on Wolves in Captivity. *Wildlife Society Bulletin* 29, 91–98.
- Namgyal, C., Thinley, P., 2017. Distribution and Habitat Use of the Endangered Dhole *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) (Mammalia: Canidae) in Jigme Dorji National Park, Western Bhutan. *Journal of Threatened Taxa* 9.
- Neault, L., 2003. Entre Chien et Loup (Ph.D). Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Office Français de la Biodiversité, 2021. Le Loup. URL <https://www.loupfrance.fr/le-loup/> (accessed 1.16.21).
- Palmér, T.R., 2014. Utilization of space by dholes (*Cuon alpinus*) in captivity and its implications for animal welfare 22.
- Pretorius, M.E., Seoraj-Pillai, N., Pillay, N., 2019. Landscape correlates of space use in the critically endangered African wild dog *Lycaon pictus*. *PLoS ONE* 14, e0212621. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212621>
- Price, L.J., 2010. A preliminary study of the effects of environmental enrichment on the behaviour of captive African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Bioscience Horizons* 3, 13
- Schlägel, U.E., Merrill, E.H., Lewis, M.A., 2017. Territory surveillance and prey management: Wolves keep track of space and time. *Ecol Evol* 7, 8388–8405. <https://doi.org/10.1002/ece3.3176>
- Schultz, J.T., 2017. Spatial and Behavioral Patterns of Captive Coyotes (Master). Utah State University, Utah.
- Selvan, K.M., Gokulakannan, N., Sridharan, N., 2013a. Food habits of dhole *Cuon alpinus* in Kalakad-Mundanthurai tiger Reserve in Tamil Nadu, India. *Asian J. of Cons. Biol.* 69–72.
- Selvan, K.M., Veeraswami, G.G., Hussain, S.A., 2013b. Dietary preference of the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*). *Mammalian Biology* 78, 486–489.
- Srivathsa, A., Karanth, K.K., Jathanna, D., Kumar, N.S., Karanth, K.U., 2014. On a Dhole Trail: Examining Ecological and Anthropogenic Correlates of Dhole Habitat Occupancy in the Western Ghats of India. *PLoS ONE* 9, e98803. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098803>
- Sukmasuang, R., Suksavate, W., Songsasen, N., Khiowsree, N., Charaspet, K., Pla-Ard, M., Chanachai, Y., Thomas, W., Srinopawan, K., 2020. Home range, movement and habitat selection of dholes (*Cuon alpinus*) in Khao Yai National Park, Thailand 12.
- Tighe, E.J., 2013. The effects of captivity on display-based communication and social interaction in the captive African wild dog (*Lycaon pictus*). University of Canterbury.
- Vaysse, A., 2011. Identification of genetic signatures of selection in dog (Ph.D). Université de Rennes 1.
- Venkataraman, A.B., 1995. The foraging ecology of dhole (*Cuon alpinus*) in Mudumalai Sanctuary, southern India. *Journal of Zoology* 237, 543–561. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb05014.x>
- Western Wildlife Outreach, 2021. Wolf Ecology and Behavior. Western Wildlife Outreach. URL <http://westernwildlife.org/gray-wolf-outreach-project/biology-behavior-4/> (accessed 1.16.21).
- Wolves and Moose of Isle Royale, 2020. All About Wolves. URL <https://isleroyalewolf.org/overview/overview/wolves.html> (accessed 1.16.21).

ANNEXES

Annexe 1 : Comportements relevés par Natacha Ferrer dans son étude sur les dholes du parc zoologique de la Haute Touche. Selon Ferrer, 2004.

Catégorie	Comportements
Repos	Couché
	Dors
Observation	Observation
	Assis
	Perché
Interactions sociales	Relations positives (accueil, toilette...)
	Comportements de jeu (jeux, poursuite, combat, invitation au jeu...)
	Comportements agonistiques (domination, pourchasse, soumission...)
	Vocalisations
	Appel
Prises alimentaires	Mange
	Bois
	Flairage
Déplacements	Marche
	Court
	Aller-retours
	Bond

Annexe 2 : Description des zones de l'enclos au San Diego Zoo. Selon Hunter et al., 2014

Enclosure Areas at San Diego Zoo

<i>Area</i>	<i>Description</i>	<i>Size (m²)</i>	<i>% of Exhibit</i>
A1	Whole south side of exhibit, including patio feeder: all cement/dirt down to bottom wall	151.8	12.1
A2	Top tier from rock/cement to waterfall/pool: dirt and grass	190.6	15.2
A3	Second tier, same line down as A2: dirt and grass patches	130.4	10.4
A4	Third tier down: more dirt than grass	151.8	12.1
A5	Bottom tier, same lines as A2, A3, and A4: more grass than dirt	104.1	8.5
A6	Below waterfall, behind termite mound to back wall: 1.5 m ² × 1 m pool, dirt, and tall grass	195.7	15.6
A7	Termite mound to bottom wall: dirt and tall grass	146.8	11.7
A8	Whole north side of exhibit from downed logs to wall: quite sloped with tall grass	183.1	14.6

Annexe 3 : Description des zones de l'enclos au Bronx Zoo. Selon Hunter et al., 2014

Enclosure Areas at Bronx Zoo

<i>Area</i>	<i>Code</i>	<i>Description</i>	<i>Size (m²)</i>	<i>% of Exhibit</i>
Female Hill	FH	Small, flat hill near holding covered with dirt and grass	96.4	14.8
Mud Flats	MF	Long, narrow, wet, low-lying area at front of exhibit	25.6	3.9
Center Right	CR	Fairly flat with grass and one large tree, dead fall	58.2	8.9
Pool	PL	Wide and shallow	18.5	2.8
Center Front	CF	Flat with grass and dirt, large branches, and dead fall	38.6	5.9
Sand Pit	SP	Small sandy area with large fabricated dead fall (den)	28.6	4.4
Mulch Pile	MP	Long, narrow, dry mulch at front of exhibit	29.3	4.5
Grass Flats	GF	Large, flat to slightly sloping grass-only area	202.2	31.1
Lower Ridge	LR	Fairly steep area with grass and many tall trees	99.5	15.3
Upper Ridge	UR	Narrow, flat area with grass, dirt, and trees along fence line	53.4	8.2

Directeur de recherche :

Francis Isselin

Mila Bétemps

PFE/DAE5

UIT/Option ADAGE

2020-2021

Exploitation de l'espace par des canidés en captivité: approche comparative entre le dhole (*Cuon alpinus*), le lycaon (*Lycaon pictus*) et le loup gris (*Canis lupus*)

Résumé : Les dholes (*Cuon alpinus*), lycaons (*Lycaon pictus*) et loups gris (*Canis lupus*) sont trois espèces de canidés sociaux vivant en meute et possédant un large domaine vital. Présents en captivité dans un but de conservation, ils se voient contraints dans un enclos réduit loin de la taille de leur milieu naturel. Des changements dans l'utilisation de l'espace et les comportements sont alors prévisibles. Cet état de l'art présente les constatations de la littérature scientifique actuelle sur l'exploitation de l'espace en captivité de ces trois espèces, et la compare à celle observée dans le milieu naturel. Une utilisation différentielle de l'espace est détectée, avec certaines zones de l'enclos plus ou moins utilisées pour des activités particulières. Des divergences selon l'âge, les moments de la journée et la présence de l'Homme sont visibles. Sans le besoin de chasser, les relations sociales entre individus prennent une place importante dans l'utilisation de l'espace dans l'enclos. Enfin, si les canidés peuvent présenter des comportements stéréotypés, la planification de l'enclos et des enrichissements sont possibles afin d'améliorer leur bien-être, assurant le meilleur espace possible. Les conclusions tirées peuvent servir de recommandations et de piste de développement pour de nouvelles recherches dans les domaines de l'éthologie et de la biologie de la conservation.

Mots Clés : Canidés, Captivité, Utilisation de l'espace, Dhole, *Cuon alpinus*, Loups, *Canis lupus*, *Lycaon pictus*