



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : [http://oatao.univ-toulouse.fr/
Eprints ID : 5964](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints ID : 5964)

To cite this version :

Thibert, Hélène. *Contribution à l'étude du glouton (Gulo gulo, Linné 1758)*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2012, 116 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

ANNEE 2012 THESE : 2012 – TOU 3 – 4030

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DU GLOUTON (*Gulo gulo*, Linné 1758)

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement en 2012
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

Hélène THIBERT

Née le 30 Janvier 1987 à Dijon (Côte d'Or)

Directeur de thèse : M. le Professeur Jacques DUCOS DE LAHITTE

JURY

PRESIDENT :

M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Jacques DUCOS DE LAHITTE

Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

M. Jean Yves JOUGLAR

Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : M. A. MILON

Directeurs honoraires : M. G. VAN HAVERBEKE.
M. P. DESNOYERS

Professeurs honoraires :

M. L. FALIU	M. J. CHANTAL	M. BODIN ROZAT DE MENDRES NEGRE
M. C. LABIE	M. JF. GUELFY	M. DORCHIES
M. C. PAVAU	M. ECKHOUTTE	
M. F. LESCURE	M. D.GRIESS	
M. A. RICO	M. CABANIE	
M. A. CAZIEUX	M. DARRE	
Mme V. BURGAT	M. HENROTEAUX	

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. AUTEFAGE André, *Pathologie chirurgicale*
M. BRAUN Jean-Pierre, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. CORPET Denis, *Science de l'Aliment et Technologies dans les Industries agro-alimentaires*
M. ENJALBERT Francis, *Alimentation*
M. EUZEBY Jean, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. FRANC Michel, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. MARTINEAU Guy, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. PETIT Claude, *Pharmacie et Toxicologie*
M. REGNIER Alain, *Physiopathologie oculaire*
M. SAUTET Jean, *Anatomie*
M. TOUTAIN Pierre-Louis, *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 1^{re} CLASSE

M. BERTHELOT Xavier, *Pathologie de la Reproduction*
Mme CLAUW Martine, *Pharmacie-Toxicologie*
M. CONCORDET Didier, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. DELVERDIER Maxence, *Anatomie Pathologique*
M. SCHELCHER François, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 2^e CLASSE

Mme BENARD Geneviève, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. BOUSQUET-MELOU Alain, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, *Pathologie de la Reproduction*
M. DUCOS Alain, *Zootechne*
M. DUCOS DE LAHITTE Jacques, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. FOUCRAS Gilles, *Pathologie des ruminants*
Mme GAYRARD-TROY Véronique, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. GUERRE Philippe, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme HAGEN-PICARD Nicole, *Pathologie de la Reproduction*
M. JACQUIET Philippe, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. LEFEBVRE Hervé, *Physiologie et Thérapeutique*
M. LIGNEREUX Yves, *Anatomie*

- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*
- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
- M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants.*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
- M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
- M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
- Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
- M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
- M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
- Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
- Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
- Mme **TROEGELER-MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie (disponibilité à cpt du 01/09/10)*
- M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

- M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*
- M. **DASTE Thomas**, *Urgences-soins intensifs*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
- M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
- Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
- Mlle **PASTOR Mélanie**, *Médecine Interne*
- M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales*
- Mlle **TREVENNEC Karen**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*

M **VERSET Michaël**, *Chirurgie des animaux de compagnie*

Remerciements

A Monsieur le Professeur Gérard CAMPISTRON

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

Physiologie – Hématologie

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse.
Hommage respectueux.

A Monsieur le Professeur Jacques DUCOS DE LAHITTE

Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Parasitologie et maladies parasitaires

Qui a accepté d'encadrer la réalisation de ce travail.
Qu'il trouve ici l'expression de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A Monsieur le Docteur Jean-Yves JOUGLAR

Maître de Conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Pathologie médicale du bétail et des Animaux de basse-cour

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.
Qu'il trouve ici l'expression de toute notre gratitude.

A mes parents, qui ont toujours été présents et m'ont indéfectiblement soutenue. Pour leur amour, leur simplicité, leurs yeux grands ouverts sur le monde et la nature, merci. Pour m'avoir laissé passer mes journées au poney ou à patauger dans la boue avec la Toutoune, un grand merci. Je vous aime fort.

A Anna, pour ta maturité et ta présence, pour le modèle de ténacité et d'indépendance que tu es pour moi, pour avoir pris part à nos combats et engueulades entre sœurs. Je te souhaite le meilleur dans la voie que tu choisiras.

A Laurette, Geneviève et Simone, parce que je reste votre petite-fille, même aujourd'hui. Merci pour vos paroles réconfortantes, pour les dimanches après-midi autour d'une tarte ou d'une glace.

Aux amis vétos, pour tous ces moments partagés, en amphi, en TD, en clinique, mais aussi en boom, à Toulouse ou dans les Pyrénées. Pour tous ces instants magiques et cinq années qui sont passées si vite. A très bientôt, au fond d'un pré, dans une étable, un bloc ou juste à une table, pour prendre un café et refaire le monde, encore. Bon vent et merci pour tout.

A tous ceux avec qui j'ai eu la chance de partager un chemin de rando ou un panorama montagnard.

A la feuille d'érable, merci de m'avoir accueillie et de m'avoir laissé tomber en amour de ton grand pays...

A Nacre, Joli-Day, Ouate, Chopin, Foxy, Triton, Toutoune, Moumoute, et les autres, confidents et patients cobayes, responsables de mes passions et de mon chemin vers la médecine vétérinaire...

Au Dr Vo et à la Clinique Vétérinaire de Saint-Usage, pour m'avoir permis de faire mes premiers pas dans ce domaine.

Table des matières

Table des illustrations.....	19
Introduction	21
1ère partie : Généralités sur le glouton	23
I. Systématique et taxonomie	23
I.1 Place du glouton dans la 10 ^{ème} édition du <i>Systema naturae</i> , Carl Von Linné, 1758.....	23
I.2 Place du glouton dans la classification phylogénétique actuelle.....	24
I.3 Sous-espèces de gloutons.....	26
I.4 Noms vernaculaires du glouton.....	26
II. Description morphologique	27
II.1 Implications morphologiques et embryonnaires de la place du taxon <i>Gulo gulo</i> dans la classification phylogénétique actuelle.....	27
II.1.1 Le glouton, un mammifère	27
II.1.2 Le glouton, un grand carnivore	30
II.1.2.1 Ordre <i>Carnivora</i>	30
II.1.2.2 Caractères dérivés propres aux carnivores	30
II.1.3 Le glouton, un mustélidé	32
II.2 Allure générale.....	33
III. Biologie et comportement.....	34
III.1 Régime alimentaire	34
III.2 Reproduction	35
III.2.1 Cycle sexuel et saisonnalité	36
III.2.2 Maturité sexuelle	36
III.2.2.1 Maturité sexuelle chez la femelle	37

III.2.2.2	Maturité sexuelle chez le mâle	37
III.2.3	Appareil génital	38
III.2.3.1	Appareil génital femelle	38
III.2.3.2	Appareil génital mâle	38
III.2.4	De la fécondation à la parturition	40
III.2.4.1	Comportement sexuel et accouplement	40
III.2.4.2	Ovo-implantation différée	40
III.2.4.3	Gestation et développement embryonnaire	42
III.2.5	Parturition et élevage des petits	42
III.3	Comportement	43
III.3.1	Un animal solitaire ?	43
III.3.2	Un animal joueur et curieux	44
III.3.3	Périodes d'activité	45
III.3.4	Agilité et capacités	45
III.3.5	Chasse et recherche de nourriture	45
III.3.6	Stockage de la nourriture	46
III.3.7	Communication	47
III.3.7.1	Marquage	47
III.3.7.2	Autres types de communication	49
III.3.8	Agressivité : mythe ou réalité ?	49
IV.	Écologie	49
IV.1	Distribution géographique	49
IV.1.1	Continent Américain	50
IV.1.1.1	Canada	51
IV.1.1.2	États-Unis	51
IV.1.2	Europe et Eurasie	52
IV.1.2.1	Norvège	52
IV.1.2.2	Suède	52
IV.1.2.3	Finlande	52
IV.1.2.4	Russie	53
IV.1.2.5	Chine	53

IV.2 Habitat et tanières	53
IV.2.1 Habitat	53
IV.2.2 Tanières	56
IV.2.2.1 Tanières utilisées pour la reproduction	56
IV.2.2.1.1 Types de tanières de reproduction.....	56
IV.2.2.1.2 Période d'occupation des tanières de reproduction.....	56
IV.2.2.1.3 Localisation et exposition des tanières de reproduction	57
IV.2.2.1.4 Organisation des tanières de reproduction	58
IV.2.2.1.5 Choix du lieu de construction.....	58
IV.3 Territoire et densité de population	59
IV.3.1 Taille des territoires	59
IV.3.2 Chevauchement des territoires	61
IV.3.3 Défense du territoire	61
IV.3.4 Mouvements et dispersion.....	62
IV.3.5 Densité de population.....	64

2ème partie : Conservation et recherches

I. Statut du glouton	65
I.1 Statut du glouton selon l'UICN	65
I.2 Statut du glouton selon le COSEPAC.....	67
I.3 Statut du glouton selon l' <i>European Mammal Assessment</i>	69
I.4 Tableau récapitulatif des statuts	69
II. Evolution des populations.....	69
II.1 Influence de l'activité humaine sur les populations de glouton	70
II.1.1 Chasse, piégeage et braconnage.....	70
II.1.2 Influence indirecte sur l'habitat	71
II.1.3 Mesures de protection	71

II.2 Causes naturelles de mortalité.....	71
II.2.1 Prédation.....	71
II.2.2 Famine	71
II.3 Réchauffement climatique.....	72
II.4 Disparités géographiques et évolution des populations.....	73
II.4.1 Situation en Amérique du Nord.....	73
II.4.1.1 Situation au Canada	73
II.4.1.2 Situation en Alaska	74
II.4.1.3 Situation dans le reste des États-Unis.....	74
II.4.2 Situation en Fenno-Scandinavie.....	75
II.4.3 Situation en Russie et en Asie	75
III. Fondations et organismes engagés dans l'étude et la protection du glouton ..	76
III.1 Les organismes gouvernementaux	77
III.1.1 États-Unis.....	77
III.1.1.1 Service des Forêts	77
III.1.1.2 Départements de la pêche et du gibier.....	77
III.1.1.3 Parcs Nationaux.....	78
III.1.2 Canada.....	79
III.1.2.1 Agences fédérales, territoriales, provinciales et locales	79
III.1.2.2 Parcs Nationaux.....	79
III.1.3 Eurasie	80
III.1.3.1 Suède	80
III.1.3.2 Norvège	80
III.1.3.3 Finlande	81
III.2 Quelques organismes non gouvernementaux.....	82
III.2.1 <i>The Wolverine Foundation</i>	82
III.2.2 <i>The Wildlife Conservation Society</i>	82
III.2.3 <i>Northern Rockies Conservation Cooperative</i>	83
III.2.4 <i>Wild Things Unlimited</i>	84
III.3 Les organisations universitaires	85

IV. Projets de recherche en cours.....	85
V. Perspectives actuelles de conservation.....	88
V.1 Mesures réglementaires internationales de protection et de conservation	88
V.1.1 Convention de Berne.....	88
V.1.2 Convention sur la diversité biologique	89
V.1.3 Directive Habitats 92/43/CEE du Conseil de l'Europe.....	89
V.1.4 Convention concernant la protection du patrimoine mondial culturel et naturel de l'UNESCO	90
V.2 Plans de conservation et de gestion	91
V.2.1 Amérique du Nord	91
V.2.2 Europe	91
V.2.3 Exemple du plan d'action de conservation du glouton en Europe	92
VI. Le glouton en captivité	93
3^{ème} partie : Le glouton et l'Homme	95
I. Chasse et piégeage	95
I.1 Causes de chasse et de piégeage	95
I.2 Réglementation.....	95
I.3 Cas particulier des éleveurs samis.....	96
II. Le commerce de la fourrure du glouton.....	98
II.1 Caractéristiques de la fourrure du glouton	98
II.2 Commerce et réglementation	98
III. Le glouton et la culture	99
III.1 Mythologie	99
III.2 Littérature	100

III.2.1 Le glouton dans les récits	100
III.2.2 Le glouton dans la littérature pour enfants	101
III.2.2.1 Nitou l'Indien	101
III.2.2.2 Yakari.....	102
III.2.3 Le personnage de Wolverine	102
III.3. Le glouton comme mascotte	103
Conclusion	105
Références bibliographiques	107

Table des illustrations

Tableaux

Tableau 1. Place du glouton dans la classification phylogénétique actuelle	24
Tableau 2. Sous-espèces de gloutoné en fonction de leur localisation géographique	25
Tableau 3. Taille moyenne du territoire de gloutons selon différentes études	59
Tableau 4. Exemples de densités territoriales obtenues selon différentes études	63
Tableau 5. Tableau récapitulatif des statuts du glouton.....	68
Tableau 6. Projets de recherche en cours	85
Tableau 7. Réglementation de la chasse et du piégeage du glouton	95

Figures

Figure 1. Allure générale du glouton. Dessin de Jan Sovak, 1989	33
Figure 2. Enveloppe de distribution géographique du glouton sur la planète, d'après [17].....	49
Figure 3. Catégories d'espèces sur la liste rouge de l'UICN, modifié d'après UICN 2011 [17].....	65

Introduction

« *Picture a weasel – and most of us can do that, for we have met that little demon of destruction, that small atom of insensate courage, that symbol of slaughter, sleeplessness, and tireless, incredible activity – picture that scrap of demoniac fury, multiply that mite some fifty times, and you have the likeness of a Wolverine.* »

Ernest Thompson Seton *Lives of Game Animals* 1925 [1]

Parmi les grands carnivores qui peuplent les régions froides, notamment les forêts boréales d'Amérique du Nord et d'Eurasie, tels que le lynx (*Lynx lynx*), l'ours brun (*Ursus arctos*) ou le loup (*Canis lupus*) ; le glouton (*Gulo gulo*) est l'un des moins connus du grand public. Également appelé carcajou, il est surtout connu pour sa férocité, trait de caractère qui a alimenté le folklore et les mythes qui l'ont fait connaître. C'est ainsi que Bernard Clavel (1923-2010), écrivain contemporain, tira partie de l'agressivité mythique du glouton afin de romancer une partie de trappe dans le Grand Nord canadien (*Le Glouton*, Bernard Clavel, 1995) [2].

En raison de cette méconnaissance et de la férocité qu'on lui attribue, le glouton n'a pas joui du crédit du public comme certains autres grands carnivores tel que le lynx (*Lynx lynx*). Les efforts de recherche et de conservation menés à son sujet sont pourtant nécessaires en raison des menaces qui pèsent sur la viabilité de l'espèce à long terme dans certaines zones géographiques. En effet, la fragmentation de son habitat suite à l'étendue de l'habitat et des loisirs humains ainsi que son faible taux de reproduction font craindre un déclin de certaines populations. C'est pourquoi les efforts de conservation et de compréhension de l'écologie de cet animal sont d'autant plus importants à ce jour. Toutefois, nous verrons que cela n'est pas chose facile étant donné la taille des populations actuelles, leur très faible densité et les conditions d'observations rendues délicates par la nature craintive du glouton.

Cette étude se propose de rassembler les données bibliographiques au sujet du glouton et les actualités de recherche le concernant afin de proposer un recueil synthétique des connaissances actuelles. Dans un premier temps l'étude se portera sur des généralités concernant l'espèce puis dans un second temps sur les actions d'étude et de conservation actuellement engagées. Il finira par explorer les relations entre le glouton et l'espèce humaine, dans la nature et la littérature.

1ère partie : Généralités sur le glouton

I. Systématique et taxonomie

I.1 Place du glouton dans la 10^{ème} édition du *Systema naturae*, Carl Von Linné, 1758

Encore utilisée aujourd'hui par les naturalistes et les systématiciens, cette classification hiérarchique fait appel à une nomenclature binomiale et est basée sur le fixisme de chaque espèce (critères de ressemblance typologique fixés par Dieu) [3]. Chaque animal se voit ainsi qualifié d'un nom de genre associé à un nom d'espèce, suivi du nom de la personne qui l'a décrit et la date à laquelle il l'a fait. Les classifications de Linné (douze éditions du *Systema naturae* sont parues entre 1735 et 1768) sont le début de l'universalisation des noms donnés aux êtres vivants, permettant la diffusion des connaissances en évitant l'usage complexe de noms vernaculaires.

A l'époque, le glouton était déjà décrit par le naturaliste suédois, son taxon étant actuellement toujours valable selon l'ITIS (*Integrated Taxonomic Information System*, association fournissant une base de données informatique taxinomique des espèces biologiques) [4]. Sa place dans *Systema naturae* (10^{ème} édition, publiée en 1758, édition la plus souvent prise comme référence et ayant pour principale nouveauté de transférer les baleines des poissons aux mammifères) est la suivante : le glouton appartient au règne *Animalia*, et à la classe *Mammalia* qui comprend les animaux dont les petits têtent leur mère grâce à des canaux lactifères, dont la plupart sont quadrupèdes et habitent la surface de la Terre ou les océans [3].

Linné divise les mammifères en huit ordres selon le nombre, la situation et la structure de leurs dents, le glouton appartenant à celui des *Ferae* qui se nourrissent de carcasses et de proies et comprend aujourd'hui le morse (*Odobenus rosmarus*), l'ours brun (*Ursus arctos*) ou encore le pangolin géant (*Manis gigantea*) [5].

Le glouton appartient au genre *Mustela* qui ne contient alors qu'une espèce nommée *Gulo gulo* signifiant littéralement glouton, gourmand en latin [6]. L'espèce qu'il décrit correspond au glouton présent à cette époque en Suède ; or Linné avait décrit d'autres animaux du même type ; présents à la même période ; en Amérique du Nord (Baie d'Hudson) et les avait initialement classés dans le genre *Ursus* regroupant les ours et ainsi nommés *Ursus lucsus* [7]. Aujourd'hui, les naturalistes et les scientifiques qui s'attachent à la classification des espèces et sous-espèces de glouton reconnaissent l'animal décrit par Linné sous le nom d'*Ursus lucsus* comme appartenant au genre *Gulo*, seul et unique genre rendant aujourd'hui compte de toutes les espèces et sous-espèces de glouton.

Dans son *Systema naturae*, Linné nomma donc le glouton occupant la Laponie suédoise par la nomenclature *Mustela gulo*, en 1758. Or, le nom scientifique admis à ce jour est *Gulo gulo*, que l'on attribue à Linné en 1758 ; ceci n'est donc pas tout à fait exact et est le fruit de l'évolution des classifications et du bon instinct qu'avait eu Linné à l'époque, car si sa classification s'est beaucoup complexifié et étoffée au cours des années, le taxon du glouton a conservé la même place (paragraphe I.2).

I.2 Place du glouton dans la classification phylogénétique actuelle

L'évolution de la pensée scientifique ; avec l'apparition du transformisme puis de l'évolutionnisme (dès la fin du XVIIIème siècle avec Lamarck mais surtout grâce à Darwin au XIXème siècle [8]) et des connaissances ; notamment en génétique, en paléontologie et en biologie moléculaire ; permet aujourd'hui de placer le glouton au sein d'une classification plus précise et étoffée que l'on nomme systématique phylogénétique. Cette façon de classer les êtres vivants se développe depuis une quarantaine d'années sous le nom de cladisme. Cette classification regroupe dans des clades les taxons qui partagent des caractères communs. Ces caractères sont d'ordre morpho-anatomiques, chromosomiques et moléculaires (séquences protéiques, séquences nucléiques d'Acide DésoxyriboNucléique et d'Acide RiboNucléique) [8].

A ce jour, bien que l'on puisse trouver de légères inconstances entre les classifications phylogénétiques (en permanente évolution); sujettes à débat entre les naturalistes et systématiciens ; on peut attribuer au glouton la place suivante selon la classification ITIS [4] (Tabl.1) :

Tabl. 1 : Place du glouton dans la classification phylogénétique actuelle selon ITIS

Catégorie	Nom latin	Nom français
Règne	<i>Animalia</i>	Animal
Division	<i>Chordata</i>	Chordés
Sous-division	<i>Vertebrata</i>	Vertébrés
Classe	<i>Mammalia</i>	Mammifères
Sous-classe	<i>Theria</i>	Thériens
Infra-classe	<i>Eutheria</i>	Placentaires
Ordre	<i>Carnivora</i>	Carnivores
Sous-ordre	<i>Caniformia</i>	Caniformes
Famille	<i>Mustelidae</i>	Mustélidés
Sous-famille	<i>Mustelinae</i>	Mustélinés
Genre	<i>Gulo</i>	Glouton
Espèce	<i>Gulo gulo</i>	Glouton

Ainsi, « *Gulo gulo*, Linné, 1758 » est la dénomination scientifique communément admise pour se référer au glouton qui peuple l'Eurasie et l'Amérique du Nord.

Afin de considérer l'histoire évolutive complète du glouton et sa place dans une classification phylogénétique la plus exhaustive possible, voici la liste successive des différents clades empruntés par le glouton selon son développement embryonnaire, sa morphologie et ses caractères moléculaires [5] : Eucaryote, Uniconte, Opisthoconte, Choano-organisme, Métazoaire (Règne animal), Eumétazoaire, Bilatérien, Deutérostomien, Pharyngotrème, Chordé, Myomérozoaire, Crâniote, Vertébré, Gnathostome, Ostéichthyen, Sarcopterygien, Rhipidistien, Tétrapode, Amniote, Mammifère, Thérien, Euthérien, Epithérien, Boréoeuthérien, Laurasiathérien, Scrotifère, Fereongulé, Ferae, Carnivore, Caniforme, Mustelidé, Musteliné, Gulo, *Gulo gulo*.

I.3 Sous-espèces de glouton

L'existence de deux espèces distinctes au sein du genre *Gulo* a fait débat pendant plusieurs décennies, mais il est aujourd'hui accepté qu'il n'existe qu'une seule espèce vivante au sein du genre *Gulo*, l'espèce *Gulo gulo* comportant plusieurs sous-espèces en fonction de leur distribution géographique [7]. En effet, le débat se portait sur l'unicité d'espèce entre les gloutons du nouveau monde (Amérique du Nord) et ceux du vieux continent (Eurasie). Deux sous-espèces majeures ont alors été décrites pour mettre fin à la discussion : *Gulo gulo gulo*, décrite sur le vieux continent (Laponie, Altaï Sibérien) et *Gulo gulo luscus*, décrite en Amérique du Nord [4].

Au total, on distingue 6 sous-espèces de glouton, résumées dans le tableau 2 ci-dessous :

Tabl. 2 : Sous-espèces de gloutons en fonction de leur localisation géographique

Sous-espèce de <i>Gulo gulo</i>	Distribution géographique	Attributeur et année d'attribution
albus	Kamchatka, Péninsule russe)	Kerr, 1792
gulo	Vieux continent	Linné, 1758
katschemakensis	Péninsule de Kenai, Alaska, États-Unis	Matschie, 1918
luscus	Amérique du Nord	Linné, 1758
luteus	Californie	Elliot, 1904
vancouverensis	Ile de Vancouver, Canada	Goldman, 1935

I.4 Noms vernaculaires du glouton

Notamment parce qu'il a été le sujet de nombreuses croyances, mythes et récits populaires de régions aussi diverses culturellement et linguistiquement que l'Alaska et la Scandinavie, on trouve plusieurs noms vernaculaires au glouton, quelque fois à l'intérieur d'une même langue.

C'est ainsi qu'en français on le distingue sous le nom de « glouton » (France) ou de « carcajou » (Québec). Il est appelé « *wolverine, skunk–bear, glutton, indian devil, devil beast, demon of the North ...* » en anglais et *vielfrass* en allemand (en référence à sa férocité et son appétit). En chipeewa, langue d'un des plus grands peuple autochtone d'Amérique du Nord, on le nomme « *nag-gwy-gway* ». En chinois, le glouton se nomme « *diao-xiong* » ou « *lang-huan* », en néerlandais « *veelvraat* » et en russe « *pocomaxa* » [7].

II. Description morphologique

II.1 Implications morphologiques et embryonnaires de la place du taxon *Gulo gulo* dans la classification phylogénétique actuelle

II.1.1 Le glouton, un mammifère

L'apparition nette d'un groupe ressemblant aux mammifères que l'on connaît actuellement date de Linné et de sa 10^{ème} édition du *Systema naturae*. En effet, bien qu'Aristote parlait déjà d'animaux vivipares allaitant leurs petits, des critères tel que la quadrupédie et l'existence d'animaux volants (comme les chauves-souris) ou aquatiques (cétacés) présentant ces caractéristiques limitait l'étendue de ce groupe.

L'étude phylogénique du cœur entamée par Goodrich ainsi que les apports de la paléontologie ont permis de mettre en évidence deux branches évolutives avant l'apparition des mammifères : la branche des Sauropsidés menant aux reptiles modernes et aux oiseaux et la branche des Théropsidés menant progressivement à l'apparition des mammifères actuels. Ce nœud phylogénétique serait apparu au minimum au milieu du Jurassique (Bathonien, autour de -165 millions d'années) avec comme ancêtre commun le *Phascolotherium bucklandi*, retrouvé en Angleterre [9].

Si l'on se place du point de vue des systématiciens actuels, il est difficile de définir les caractéristiques des animaux que l'on retrouve dans cette classe puisque le terme « mammifères » doit s'interpréter en tant que nœud évolutif où se rejoignent

les clades inférieurs plutôt qu'en tant que « regroupement » d'animaux aux particularités communes. Toutefois, il existe des caractères typologiques communs, ceux-là même qui avaient permis à Linné de regrouper différents individus, dont le glouton, dans ce clade. On peut ainsi énoncer succinctement et de façon non exhaustive qu'il s'agit d'animaux endothermes, recouverts d'un pelage, possédant des oreilles développées (notamment grâce à trois os situés dans l'oreille moyenne), des glandes mammaires servant à nourrir leurs petits en période post-natale, un diaphragme, un cœur à quatre cavités agissant comme une pompe et alimentant deux circuits parallèles, des érythrocytes énucléés et une mandibule constituée d'un seul os et s'articulant au niveau de l'os temporal [10].

Alors que la division de la classe des mammifères se fit au départ (Cuvier, début du XVIIIème siècle) selon la morphologie des organes du toucher et de la manducation, la division actuelle des différents ordres de mammifères s'articule autour de critères moléculaires et de critères morphologiques concernant la fonction de reproduction et l'appareil squelettique [11].

Ainsi le glouton est un thérien, au même titre que le kangourou roux (*Macropus rufus*) [5] :

- présence d'une fosse supraspinale sur la scapula
- blastocyte unilaminaire
- molaires supérieures tribosphéniques
- glandes mammaires munies d'un téton
- cochlée en forme de spirale munie d'au moins un tour
- œuf microlécithe
- disparition des os préfrontal et postfrontal

Le glouton est un euthérien [5] :

- absence d'os épipubiens et de cloaque
- vagin médian permanent
- uretères passant latéralement aux dérivés des canaux de Müller
- vie intra-utérine prolongée par un dispositif anatomique et hormonal

- foramen optique largement séparé de la fissure sphéno-orbitaire
- présence d'un corps calleux connectant les deux hémisphères cérébraux

Le glouton est un épithérien, au même titre que le lièvre brun (*Lepus capensis*) [5] :

- pas de contact entre le péroné et le fémur
- disparition complète des divisions longitudinales sur le vagin médian

Le glouton est un boréoeuthérien, au même titre que le babouin de Guinée (*Papio papio*) en raison de la parenté génétique de séquences moléculaires (19 gènes nucléaires et de 3 gènes mitochondriaux) [5].

Le glouton est un laurasiathérien au même titre que le hérisson commun (*Erinaceus europaeus*), également pour des raisons moléculaires [5].

Le glouton est un scrotifère, au même titre que le zèbre de montagne (*Equus zebra*), également pour des raisons moléculaires [5].

Le glouton est un fereongulé, au même titre que le pangolin géant (*Manis gigantea*) [5] :

- placentation épithéliochoriale (évoluant secondairement vers une placentation endothéliochoriale chez les carnivores)
- parenté génétique de séquences moléculaires

Le glouton est un *ferae*, au même titre que le morse (*Odobenus rosmarus*) [5]

- présence d'un *Osseum tentorium* (lame osseuse séparant le cervelet de l'encéphale)
- parenté génétique de séquences moléculaires

II.1.2 Le glouton, un grand carnivore

II.1.2.1 Ordre *Carnivora*

Il y a une vingtaine d'années [11], les carnivores constituaient un super-ordre que l'on pouvait diviser en trois clades inférieurs (ordres) : les créodontes (dont les représentants actuels ne sont que des fossiles), les fissipèdes et les pinnipèdes. Cette classification a depuis été revue, des études moléculaires ayant montré que certains animaux classés parmi les pinnipèdes dériveraient des ursidés, alors classés dans les fissipèdes [12].

A l'heure actuelle, la classification des carnivores, comme tous les systèmes phylogénétiques en cours d'investigation, n'est pas encore arrêtée, le sera-t-elle d'ailleurs un jour au vue de l'avancée des connaissances et des techniques scientifiques ? Des efforts sont actuellement déployés pour établir les relations de parenté qui existent entre les 271 espèces de carnivore en vie aujourd'hui [13]. Aujourd'hui, une des classifications admise pour diviser les carnivores est la suivante [4] : on peut les diviser en deux sous-ordres, le sous-ordre *Caniformia* (également nommé super-famille *Arctoidea* ou *Canoidea*) regroupant les carnivores ayant l'allure des canidés et dont fait partie le glouton et le sous-ordre *Feliformia* (également nommé super-famille *Aeluroidea* ou *Feloidea*) regroupant les carnivores ayant l'allure des félidés. Le clade *Caniformia* regroupe 9 familles : *Ailuridae*, *Canidae*, *Mephitidae*, *Mustelidae* (famille à laquelle appartient le glouton), *Odobenidae*, *Otariidae*, *Phocidae*, *Procyonidae* et *Ursidae*. Le clade *Feliformia* regroupe 6 familles : *Eupleridae*, *Felidae*, *Herpestidae*, *Hyarnidae*, *Nandiniidae*, *Viverridae*.

II.1.2.2 Caractères dérivés propres aux carnivores

Les carnivores forment, avec les ongulés, deux clades remarquables parmi les mammifères terrestres. En effet, les carnivores disposent d'adaptations morphologiques étonnantes, notamment en ce qui concerne leur dentition ainsi que d'organes sensoriels perfectionnés. Il s'agit d'animaux carnassiers pour la plupart ;

toutefois il est important de noter que tous les membres de l'ordre des carnivores n'ont pas un régime carnivore pour autant ; en effet certains sont omnivores et d'autres mêmes végétariens exclusifs (grand panda, *Ailuropoda melanoleuca*). On comprend l'intention des systématiciens lorsqu'ils ont été amenés à nommer ce clade, puisqu'ils se sont basés sur la présence de dents capables de déchirer la viande et qu'ils classaient alors dans ce clade des animaux dont la grande majorité avait un régime carnivore [14].

Le caractère dérivé commun à tous les carnivores est la présence de dents carnassières coupantes [5]. La dernière prémolaire supérieure (Pm4) et la première molaire inférieure (M1) sont transformées en carnassières coupantes pouvant déchirer la viande. Ceci explique le régime carné (proies ou charognes) de nombreux carnivores. Les incisives sont petites et pointues. Les canines sont puissantes, recourbées, pointues avec une section ronde à ovale. Les carnassières sont beaucoup plus développées chez les félidés dont le régime est exclusivement constitué de viande, que chez d'autres carnivores omnivores [14].

Les arcades zygomatiques débordent de la boîte crânienne, ce qui permet l'insertion de puissants muscles masticateurs, nécessaires à la découpe et à la mastication de la viande et des os. Le glouton, tout comme la hyène rayée (*Hyaena hyaena*) est ainsi capable de broyer les os des charognes qu'il dévore. L'articulation temporo-mandibulaire permet uniquement des mouvements verticaux d'ouverture et de fermeture verticaux (pas de mouvements latéraux). Les carnivores disposent d'un cerveau dont les hémisphères sont bien développés. L'orbite n'est pas complètement fermée dans sa région postérieure [14].

Les carnivores ont des tailles et des formes variées (13 centimètres de long sans la queue pour la belette naine jusqu'à 6 mètres 50 pour certains éléphants de mer) mais dans la plupart des cas il s'agit d'animaux de taille moyenne ou grande. Il est d'ailleurs courant d'employer le terme de « grands carnivores », notamment lorsque l'on s'intéresse à la conservation de certaines espèces. Ainsi de nombreux

grands carnivores tels que le lynx boréal (*Lynx lynx*) et l'ours brun (*Ursus arctos*) font l'objet de programmes de recherche et de conservation importants [14].

Les carnivores possèdent peu ou pas de glandes sudoripares mais de très nombreuses glandes sébacées ; dont des glandes nidoriennes situées dans la zone périnéale ; permettant l'émission de sécrétions très odorantes impliquées dans la communication intra-spécifique et extra-spécifique [14].

Les mâles possèdent un baculum (os pénien). Les mamelles se situent sur l'abdomen (sauf les ursidés qui ont également des mamelles pectorales), en nombre variable selon les espèces [14].

II.1.3 Le glouton, un mustélide

La famille des mustélidés comprend 25 genres et 67 espèces, présentes à de nombreux endroits du globe sauf aux Indes orientales, à Madagascar, sur l'île Sulawesi, sur la plupart des îles des Philippines, en Nouvelle-Guinée, en Australie, en Nouvelle-Zélande, en Antarctique et sur la plupart des îles océaniques. Les mustélidés représentent la famille de carnivores la plus importante en nombre d'espèces présentes, en Europe [15].

Simpson (1945) reconnaît cinq sous-familles [15] :

- les Méphitidés (*Mephitinae*) : il s'agit des moufettes.
- les Lutrinés (*Lutrinae*) : il s'agit des loutres.
- les Mélinés (*Melinae*) : il s'agit des blaireaux.
- les Mellivorinés (*Mellivorinae*) : il s'agit du ratel (ou zorille du cap).
- les Mustélinés (*Mustelinae*) : il s'agit des martres, des fouines, des belettes, des zibelines, ..., et du glouton. Parmi les Mustélinés, on distingue 15 genres (selon ITIS) dont les principaux sont :
 - le genre *Mustela* : il comprend les belettes, putois, hermines, visons et furets.
 - le genre *Martes* : il comprend les martres, fouines et zibelines.
 - le genre *Gulo* qui ne comprend qu'une espèce, *Gulo gulo*.

Les mustélidés ont 5 doigts à chaque membre et des griffes non rétractables en entier. Ces animaux n'ont pas de clavicule, ni de caecum. Leur sens le plus développé est l'odorat ; d'autre part, ils possèdent d'importantes glandes de marquage (glandes anales). Leur crâne est robuste et leur face est courte. Leur formule dentaire est la suivante : (I : 3/3 ; C : 1/1 ; PM : 2-4/2-4 ; M : 1/1-2)x2, soit 28 à 38 dents. Les incisives ne sont pas spécialisées. Les canines sont allongées, les prémolaires sont petites et quelquefois réduites en nombre. Les carnassières sont développées. La seconde molaire de la mâchoire inférieure est très réduite si elle est présente [15].

II.2 Allure générale

Le glouton fait partie des grands carnivores de notre planète et est le plus grand membre de la famille des mustélidés. Pourtant, il s'apparente morphologiquement plutôt à un gros blaireau ou à un petit ours qu'à une grosse belette [16], bien que sa façon de se déplacer et son comportement soient plutôt caractéristiques de cette dernière. Sa longueur (tête et corps) varie de 650 à 1050 millimètres, la longueur de sa queue de 170 à 260 millimètres. Il atteint 355 à 432 millimètres au garrot et pèse de 7 à 32 kilogrammes (les mâles pèsent en général 12 à 18 kilogrammes et les femelles de huit à dix-huit kilogrammes). Les femelles sont environ 10% plus petites que les mâles et pèsent environ 30% de moins que ces derniers. Le glouton est solide et puissant. Il est adapté aux sévères et froides conditions de vie dans lesquelles il peut évoluer, grâce à ses larges pattes, sa posture semi-plantigrade et son importante fourrure brune. Sa tête est plus large et arrondie que les autres mustélidés et le glouton dispose de petits yeux ronds et de petites oreilles rondes [14, 16, 17].

Ses pattes sont de taille moyenne et possèdent chacune cinq doigts munis de grandes griffes courbes semi-rétractables. Le crâne du glouton est robuste et porte une dentition puissante associée à une musculature lui permettant de mâcher des os ou de la viande gelée. Sa formule dentaire est (I : 3/3 ; C : 1/1 ; PM : 4/4 ; M : 1/2)x2

soit un total de 38 dents. Comme les autres mustélidés, les molaires supérieures ont subi une rotation de 90° vers l'intérieur [14, 16, 17].

Son pelage est constitué d'une couche de sous-poil et d'une couche de poils de couverture. En hiver, son pelage est épais et brun foncé. Une bande de fourrure marron clair s'étend de chaque côté du corps depuis les épaules jusqu'à la croupe en se rejoignant au niveau de la queue. Chaque individu présente un modèle de coloration unique en ce qui concerne la répartition des zones de pelages claires notamment au niveau des flancs, de la gorge, de la poitrine et des pattes ; ce qui permet de les différencier. Les gloutons muent au printemps à l'automne [14, 16, 17].



Fig. 1 Allure générale du glouton. Dessin de Jan Sovak, 1989

III. Biologie et comportement

III.1 Régime alimentaire

Le régime alimentaire des gloutons est quasiment exclusivement composé de viande de mammifère (principalement des ongulés, des rongeurs et des lagomorphes) [17]. Le glouton est qualifié de charognard facultatif, en effet même s'il préfère obtenir sa nourriture à partir des charognes disponibles, il lui arrive de s'attaquer à des proies vivantes [17]. Son régime varie en fonction de la saison et de

son habitat et est en relation avec la disponibilité des proies et la présence éventuelle de grands carnivores, notamment de loups [17, 18]. En effet, plus la présence de loups autour du territoire d'un glouton est importante, plus le glouton aurait tendance à se nourrir des restes de carcasses d'ongulés tués par les loups [17]. En revanche, si peu de grands carnivores sont présents, le glouton est plus dépendant des proies qu'il doit chasser lui-même [17]. Le glouton est capable de s'attaquer avec succès à des grands ongulés vivants, même si il lui est plus facile de les consommer à partir de leur carcasse [17, 18, 19]. Des végétaux ont été retrouvés lors de l'analyse des régimes alimentaires mais l'hypothèse est qu'ils seraient involontairement consommés en même temps que les carcasses [17]. Toutefois, d'autres auteurs estiment cette consommation volontaire et s'appuient sur le fait que certains composés aromatiques végétaux ont été retrouvés en grande quantité dans l'urine de gloutons [17].

Les ongulés semblent être la proie prédominante quel que soit la saison parmi la population de gloutons de Colombie Britannique [17, 18] et d'Idaho [17, 19]. En Alaska, les écureuils terrestres (de type spermophile) constituent la majorité du régime alimentaire en fin d'hiver et au printemps [17]. Au Yukon, le lièvre d'Amérique est l'espèce majoritaire dans son régime [17]. Le glouton pourrait ne pas survivre en l'absence de grands ongulés, et serait même dépendant de la présence de rongeurs [17, 18]. Dans les tanières de reproduction situées au Canada, la marmotte des Montagnes Rocheuses est une proie répandue [17, 18]. En Norvège et en Suède, l'abondance de rongeurs est positivement corrélée avec le succès reproducteur des gloutons.

III.2 Reproduction

Comme chez les autres mammifères, le glouton a une reproduction sexuée, l'œuf issu de la fécondation se développant dans l'utérus de la femelle par l'intermédiaire du placenta. Une fois le petit né, il est nourri par le lait de sa mère jusqu'au moment du sevrage [14].

L'originalité du glouton et de nombreux autres mustélidés se situe dans l'ovo-implantation différée des blastocystes issus de la fécondation, en effet il existe une diapause embryonnaire saisonnière pendant laquelle l'embryon ne s'implante pas dans l'utérus de la femelle (paragraphe III.2.4.2). Suite à cette implantation retardée, la gestation dure entre 30 et 40 jours [7].

III.2.1 Cycle sexuel et saisonnalité

Le cycle sexuel de la femelle est de type mono-oestrien saisonnier, avec l'ovulation provoquée par l'accouplement. La rencontre entre le mâle et la femelle se produit habituellement entre avril et octobre, avec une forte préférence pour le milieu de l'été. L'implantation de l'embryon (paragraphe III.2.4.2) se fait entre novembre et mars, ce qui aboutit à une mise bas entre la fin de l'hiver (mars) et le printemps. L'augmentation de poids et la présence de sperme dans l'épididyme des testicules est maximale à la fin du mois de mai et au mois de juin, ce qui correspond aux périodes où l'accouplement est le plus fréquent. Durant la fin de l'automne et l'hiver, on ne retrouve pas de sperme dans l'épididyme des gloutons mâles, ce qui indique leur inactivité sexuelle durant cette période [7, 20, 21, 22].

III.2.2 Maturité sexuelle

Les études s'intéressant à la maturité sexuelle des gloutons sont fortement dépendantes de la façon dont est déterminé l'âge des sujets récoltés. Or, l'estimation de l'âge des gloutons est difficile, différentes techniques sont employées et il n'est pas tout le temps possible de déterminer l'âge des sujets au mois près. Ainsi de nombreuses études classent les animaux en groupe d'âge, selon s'il s'agit des jeunes de l'année ou d'adultes matures sexuellement. L'âge des gloutons peut être estimé en fonction du nombre de couches de cément dentaire, en fonction du poids de l'*ossa bacula* (baculum, ou os pénien), en fonction de l'ossification des sutures des os du crâne, en fonction de l'ossification de l'épiphyse et de la diaphyse du radius et de l'ulna ou en fonction de la morphologie des organes reproducteurs. Cette dernière méthode permet une estimation semi-quantitative de l'âge du glouton

mais a pour avantage de déterminer si l'animal est mature sexuellement. Afin de déterminer la maturité sexuelle du glouton il a donc fallu combiner plusieurs de ces méthodes [21].

III.2.2.1 Maturité sexuelle chez la femelle

La maturité sexuelle est atteinte chez la femelle lorsqu'une activité ovarienne est engagée, et que des follicules sont prêts à être ovulés. Des études se sont consacrées à la recherche de preuves d'une première portée le premier et le deuxième été suivant la naissance des animaux. Ces preuves pouvaient être la présence de cicatrices sur l'utérus, la consistance modifiée de l'utérus (augmentation de taille et flaccidité) ou la présence d'un corps jaune, bien que celui-ci régresse rapidement après la mise-bas et est donc une preuve intéressante mais non systématique [21].

Selon ces critères, les femelles gloutons sont matures sexuellement autour de 15 mois et produisent leur première portée à 2 ans. Il semblerait toutefois qu'une partie des gloutons femelles seulement se reproduisent dès la première année de maturité sexuelle [21].

III.2.2.2 Maturité sexuelle chez le mâle

Chez le mâle, la maturité sexuelle est attestée par une spermatogénèse active détectée lors de l'examen des testicules, notamment par la présence de sperme dans l'épididyme. De même que pour les femelles, même si la maturité sexuelle semble acquise à partir de 15 mois, seulement certains mâles sont actifs sexuellement à la saison de reproduction de leur deuxième année. De plus, il faut attendre l'âge de 26 à 27 mois pour mettre en évidence la production de sperme chez certains individus [7].

III.2.3 Appareil génital

III.2.3.1 Appareil génital femelle

L'appareil génital femelle est constitué de deux glandes génitales (les ovaires) et de voies génitales différenciées en segments ayant chacun une fonction déterminée (trompes de Fallope, utérus, vagin).

Les ovaires sont situés à l'intérieur d'une bourse ovarienne, cette dernière est ouverte par un ostium permettant l'ovulation. Les ovaires des femelles adultes sont lisses en automne et en fin d'hiver pendant la période de repos sexuel correspondant à la diapause embryonnaire. Ils contiennent cependant des corps lutéaux inactifs de un 1,65 millimètre à 2 millimètres de diamètre, ceux-ci ne faisant pas saillie à l'extérieur de l'ovaire. Les plus gros ovaires sont retrouvés chez les femelles en gestation active (embryon implanté) avec des corps lutéaux dont la taille se situe autour de 3,5 centimètres de diamètre. Chez les femelles immatures, on ne retrouve ni corps lutéal ni follicule mûr [21].

L'utérus est de type bicornué, avec un corps utérin étroit. Chez les femelles adultes les cornes utérines mesurent environ 90 millimètres de long et 5 millimètres de diamètre (à l'automne ou en début d'hiver). Chez les femelles immatures, les cornes mesurent environ 60 millimètres de long et 3 millimètres de diamètre [21].

L'urètre s'abouche dans le vestibule, un seul orifice fait donc office de sortie pour le conduit urinaire et le conduit génital : l'orifice uro-génital. Le clitoris est assez bien développé et ne contient pas d'os clitoridien [21].

III.2.3.2 Appareil génital mâle

Comme chez les autres mammifères, l'appareil génital mâle du glouton se compose de deux glandes génitales ; les testicules ; de voies excrétrices, de glandes accessoires et d'un organe copulateur, le pénis. Toutefois, l'appareil génital mâle du

glouton et des autres carnivores est caractérisé par la réduction des glandes accessoires [23, 24, 25].

Les testicules font saillie à l'extérieur de l'abdomen (testicules exorchides) à l'intérieur du scrotum. Ils sont encore dans l'abdomen au moment de la naissance mais descendent en position extra-abdominale rapidement et définitivement après celle-ci. Le scrotum est recouvert de poils. Les voies excrétrices sont constituées par les canalicules efférents conduisant à l'épididyme puis au conduit déférent donnant le conduit éjaculateur qui se jette dans l'urètre. Le muscle urétral entoure complètement l'urètre dans sa partie pelvienne et le muscle bulbo-spongieux est limité au bulbe du pénis. Les glandes accessoires sont annexées à l'urètre ; il s'agit de la prostate et des ampoules déférentielles. La prostate coiffe l'urètre près du col de la vessie. Le glouton ne possède pas de glandes de Cowper (glandes bulbo-urétrales) ni de vésicule séminale (absente chez les carnivores). La prostate est donc l'unique glande annexe du tractus génital du glouton avec les ampoules déférentielles qui sont des renflements glandulaires des canaux déférents [20, 23].

Le pénis est situé en région sous-pubienne et dirigé ventralement, il contient un os pénien est de type vasculaire ce qui correspond à un coït assez lent et prolongé. Le gland du pénis est pointu. L'os pénien mesure entre 8 et 9 centimètres chez les adultes. Il est presque rectiligne, l'extrémité distale se recourbe dorsalement de 15 à 20 degrés, sur un tiers de sa longueur. La section est ovale à ronde avec une extrémité basale plus large. L'extrémité distale est prolongée et divisée en forme de Y. Le poids moyen se situe à 2,4 grammes. Chez les immatures, l'os pénien est moins massif et moins lourd ; il se développera et atteindra sa taille adulte après l'acquisition de la maturité sexuelle [20].

III.2.4 De la fécondation à la parturition

III.2.4.1 Comportement sexuel et accouplement

Les gloutons sont des animaux solitaires, on ne retrouve les mâles et les femelles ensemble que pendant la période de reproduction. Le système social semble être polygame. Toutefois, les mâles apparaissent n'avoir que deux partenaires différentes maximum par saison, et trois au maximum durant leur vie [7, 26]. Le mâle s'accouple en général avec les femelles dont le territoire croise le sien. En effet on ne trouve généralement pas de territoire commun entre deux animaux du même sexe, alors que le territoire des mâles chevauche souvent le territoire de plusieurs femelles. Souvent, les femelles s'accouplent avec le même mâle d'une année sur l'autre si les territoires n'ont pas changé. La multi-paternité au sein d'une portée est rare mais a déjà été observée. Durant la saison d'accouplement, les mâles sont proches des femelles mais ce sont ces dernières qui prennent l'initiative des déplacements.

Lors de l'accouplement, les mâles chevauchent les femelles, leurs pattes avant s'agrippant de chaque côté de la femelle. Si la femelle tente de bouger, le mâle se saisit souvent de la peau de son cou. La durée de l'accouplement est assez variable : Wright a décrit des périodes allant de 12 à 56 minutes. Après l'accouplement, les partenaires se roulent vigoureusement. Ils se séparent après quelques jours de vie commune [20].

III.2.4.2 Ovo-Implantation différée

L'ovo-implantation différée, également appelée diapause saisonnière, est une adaptation chrono-biologique du rythme de vie du glouton en permettant la mise bas au cours des saisons où la nourriture est abondante et où les conditions environnementales sont favorables au développement du petit (portée précédente sevrée, temps doux...). De plus, la gestation a un coût énergétique élevé pour la femelle et il est dans son intérêt de disposer de ressources alimentaires en quantité

et qualité suffisantes lui permettant d'assurer la croissance du fœtus puis de son petit grâce à la lactation [27, 28].

L'œuf fécondé entre donc en dormance à partir du stade blastocyste (entre 200 et 400 cellules chez le glouton et d'autres mustélidés). Comme chez les autres carnivores, lors du passage de l'oviducte à l'utérus, les blastocystes s'entourent d'une couche supplémentaire de glycoprotéines ; et contrairement à d'autres mammifères le blastocyste des carnivores conserve sa zone pellucide lors de la dormance. Le blastocyste arrête alors de se diviser (l'arrêt du cycle cellulaire se fait en phase G₀, G₁ ou G₂) et le nombre de cellules reste constant tout au long de la diapause. Le blastocyste peut voir sa taille augmenter légèrement, cela est dû à l'expansion des cellules le constituant. Les cellules n'entrent pas en apoptose car elles conservent un métabolisme basal caractérisé par une production de protéines et d'ARN (Acide RiboNucléique) ainsi qu'une consommation d'oxygène, toutefois leur activité métabolique est fortement diminuée en comparaison d'un blastocyste ayant repris son activité mitotique. Pendant la diapause, on peut noter la diminution de taille du corps jaune ovarien consécutif à la fécondation, ainsi que la diminution de production de progestérone de façon consécutive. La période de dormance varie selon les espèces et à l'intérieur même de certaines familles ; chez le glouton elle dure 6 mois [28, 29].

La sortie de dormance fait intervenir de nombreux facteurs endogènes et exogènes dont les mécanismes n'ont pas tous été élucidés et varient énormément selon les espèces animales et le caractère facultatif (comme chez les rongeurs) ou obligatoire de cette diapause saisonnière (comme c'est le cas pour le glouton). De façon générale, chez les mammifères, cette dormance est régulée par des facteurs produits par la mère et est influencée par des facteurs environnementaux. Ainsi, pour le glouton, le maintien du blastocyste dans un état de dormance serait dû à une absence de production utérine de facteurs mitotiques, cette production étant subordonnée à l'activation du tissu endométrial par la progestérone lutéale. En effet, l'augmentation de la durée du jour et de l'ensoleillement entraîne une baisse de production de mélatonine par la glande pinéale, ce qui entraîne une augmentation de

la sécrétion de prolactine par la glande pituitaire. La prolactine ayant un effet lutéotrope, elle entraîne la reprise de croissance du corps jaune qui produit à son tour de la progestérone. D'autre part, l'implantation du blastocyste nécessite également la production ovarienne de substances non stéroïdiennes (comme la glucose-6-phosphate isomérase) [28, 29].

III.2.4.3 Gestation et développement embryonnaire

La sortie de dormance et l'implantation du blastocyste seraient possibles dès le mois de novembre, mais elles semblent être plus fréquentes au mois de janvier, étant donné que les naissances sont les plus fréquentes à la fin du mois de février [21].

La durée de gestation se situe entre 30 et 40 jours et n'est actuellement pas connue précisément. Les essais de reproduction en captivité ont tous échoué sauf deux, il est donc difficile de connaître avec exactitude cette donnée [30].

La placentation est zonaire, endothéliochoriale, déciduée. On note également la présence d'une annexe embryonnaire importante et spécifique des mustélidés : la poche chorale, identifiée comme l'homologue de la bordure verte des canidés [25].

III.2.5 Parturition et élevage des petits

La femelle glouton met bas dans la tanière natale qu'elle a construit (paragraphe IV.2.2.1). La période de parturition commence en janvier et s'étend jusqu'à mars voire mi-avril pour les cas extrêmes, avec une concentration des mises bas entre février et mi-mars. Les petits naissent munis d'un fin pelage frisé de couleur blanche et les yeux fermés, sans dent. Ils pèsent en moyenne 84 grammes et mesurent environ 120 millimètres de la tête à la croupe. Ils restent aux côtés de leur mère jusqu'au sevrage qui a lieu entre 9 à 10 semaines, pendant lesquelles les femelles peuvent changer plusieurs fois de tanière, pour des raisons encore incomplètement déterminées à ce jour (paragraphe IV.2.2.1). A la fin du mois de mai,

les petits suivent les déplacements de leur mère en dehors de la tanière. Les petits atteignent leur taille adulte au début de l'automne (mois de septembre). Soit ils partent pour s'installer sur leur propre territoire, soit ils restent avec leur mère et leurs frères et sœurs -voire leur père- jusqu'à leur maturité sexuelle (15 mois pour les mâles et 2 ans pour les femelles) où ils rejoindront leur propre territoire et s'accoupleront à leur tour vers l'âge de deux ans. Toutefois, les femelles mettent rarement bas la première année et le taux de reproduction est relativement faible de façon générale [17].

III.3 Comportement

Le comportement reproducteur du glouton a été traité dans le paragraphe III.2.4.1.

III.3.1 Un animal solitaire ?

La plupart des études décrivent les gloutons comme étant solitaires, sauf pendant les périodes d'accouplement. De plus, si une femelle n'est pas réceptive et qu'un mâle s'approche de trop près, elle présente une réaction de défense lui indiquant de s'éloigner [7]. Le modèle qui semble le plus approprié au glouton serait celui de la territorialité intrasexuelle [19], où les individus femelles défendent leur territoire contre les autres individus femelles et les individus mâles défendent le leur contre les autres mâles ; le territoire de deux individus de sexe distinct pouvant se chevaucher. Malgré cette apparente solitude, Copeland nous rappelle qu'il ne faut pas conclure à un comportement solitaire par contradiction avec un comportement social qui n'aurait pas été observé et documenté [19]. En effet, les gloutons sont des animaux relativement difficiles à observer et les projets se sont largement concentrés sur l'étude des espaces qu'ils occupent plutôt que sur l'observation des interactions sociales ; il serait donc judicieux de garder à l'esprit que le glouton n'est probablement pas un animal complètement solitaire.

Des observations de soin parental de la part du mâle - comportement grégaire - ont été faites chez des mères, envers des petits autres que dans la descendance

directe (dans ces observations, les interactions entre les femelles et leurs petits de moins de 6 mois n'ont pas été reportées). Parmi ces observations, on peut noter 21% de relations entre subadulte et leur mère, 46% de relations entre un subadulte ou un juvénile et le mâle résident et 33% de relations au sein d'une même fratrie. Les subadultes auraient tendance à entrer en relation plutôt avec la fratrie et leur mère alors que les juvéniles auraient plus tendance à entrer en relation avec le mâle résident [36].

De façon générale, on peut corrélérer positivement la durée des soins parentaux avec la difficulté des techniques de recherche de nourriture utilisées par un espèce donnée [19]. L'augmentation de l'efficacité de ces techniques a été associée avec le développement d'un comportement social et d'une vie en groupe. Ainsi, c'est ce qui aurait nourri l'évolution du comportement parental du mâle selon Copeland [19]. Même si l'association entre mâle adulte résident et immature n'est pas intentionnel, cela se révèle utile dans l'apprentissage et le développement des petits. La tolérance entre le mâle résident et le subadulte étant en expansion, cela a peut-être une signification adaptative : plutôt que d'utiliser la compétition (défense du territoire contre les autres mâles) comme moyen de perpétuer son génotype, la coopération du mâle avec la femelle dans l'éducation des petits lui permettrait d'obtenir une préférence de sa part [19]. La présence du mâle résident proche de la tanière maternelle et en association avec les petits non sevrés implique donc un comportement social et de la familiarité au sein de ce pseudo couple.

III.3.2. Un animal joueur et curieux

Les gloutons sont joueurs ; ils ont été observés à jouer seuls, à deux animaux en couple à la saison de reproduction, entre une fratrie et leur mère, entre individus qui sont familiers. Les jeux sont des apprentissages et sont importants pour la formation des couples avant l'accouplement [7]. Ce sont des animaux curieux qui aiment explorer les terrains de camping, les zones de stockage de nourriture, les chalets inoccupés ; mais ils sont très réservés, il est donc difficile de les observer [31].

III.3.3. Périodes d'activité

Les gloutons sont plutôt nocturnes mais peuvent avoir des périodes d'activité pendant le jour [7]. Ils présentent des périodes d'activité de 3 à 4 heures entrecoupées de temps de repos de même durée. Leurs activités sont moins intenses s'il pleut et plus intenses par temps sec, lors de pleine lune, lors d'aurores boréales et s'ils ont faim. Les gloutons sont actifs toute l'année et ne migrent pas [7].

III.3.4. Agilité et capacités

Les gloutons sont de bons nageurs, ils grimpent avec agilité aux arbres. Ils se dressent sur leurs postérieurs s'ils perçoivent un son ou une odeur anormale. Ils utilisent volontiers les pistes créées par les motoneiges ou les raquettes dans la poudreuse profonde pour éviter une fatigue inutile, bien que leurs pattes soient grosses et adaptées à fouler la neige profonde [7]. Les gloutons sont astucieux : un mâle a appris seul à libérer l'appât suspendu dans un piège en mâchant les cordes qui le retenait, avant d'ouvrir le couvercle du piège pour s'en échapper ... [19]. Bien que les constatations de terrain font penser que les gloutons sont avant tout dépendants de leur sens accru de l'olfaction, il n'y a aucune preuve que leur vue ou leur ouïe soient peu développées [17].

III.3.5. Chasse et recherche de nourriture

Les gloutons sont essentiellement charognards, toutefois ils sont quelques fois amenés à chasser. La recherche de nourriture est une activité qui varie selon la période de l'année [7, 32]. De façon générale, les gloutons passent beaucoup plus de temps à faire des mouvements directs qu'à faire des mouvements de chasse, c'est-à-dire qu'ils consacrent peu de temps à traquer des proies ; en revanche ils suivent souvent les traces des autres gloutons et des autres carnivores [7].

Au printemps et en été, les gloutons ont tendance à partir à la recherche d'œufs d'oiseaux dont le nid est au sol, de larves de guêpes et de baies. Les

gloutons s'élancent sur des petites proies telles que les lemmings, les campagnols ou les écureuils terrestres en adoptant la posture de chasse typique des carnivores. Il arrive que les gloutons creusent pour trouver ces écureuils si leurs terriers sont peu profonds. La nourriture est soit mangée immédiatement, soit plus tard, cachée ou apportée aux petits. Il arrive occasionnellement que les adultes chassent le caribou mais ils se font en général vite distancer par ces ruminants qui sont beaucoup plus rapides qu'eux sur un terrain sans neige [7].

Ils ont un odorat et une ouïe excellents, leur permettant de localiser des carcasses mais aussi des proies vivantes [7]. Toutefois, en hiver cela consiste surtout à rechercher de la nourriture enfouie dans la neige [19]. Grâce à son habileté dans la neige profonde, le glouton est capable de tuer plusieurs espèces de mammifères, notamment des animaux de grandes tailles comme des ongulés [7, 32]. Les gloutons chassent le gros gibier en le poursuivant si l'opportunité se présente devant eux, mais il est très rare qu'ils traquent un gibier puis l'attaquent par surprise. Des gloutons ont été observés à la poursuite d'un renne sur une distance d'un kilomètre en Suède et d'un caribou sur 8 kilomètres en Alaska. En Suède, il apparaît que les gloutons utilisent de façon répétée leurs propres pistes, entre leurs cachettes de viande et le lieu de leurs précédentes chasses [7]. Exceptionnellement, les gloutons recherchent des proies vivantes restées dans leur tanière ou des lignes de trappe. Les gloutons adultes consommeraient peu les appâts de trappe ; il s'agit le plus souvent de sub-adultes inexpérimentés ou d'animaux en faible condition physique [19]. Les femelles suitées peuvent parcourir de très longues distances à la recherche de nourriture (jusqu'à 15 kilomètres [19]).

III.3.6. Stockage de la nourriture

Les gloutons stockent une partie de leur nourriture, dans des trous creusés dans le sol, des caches dans les arbres, des puits (Suède). Dans le nord-ouest de l'Alaska, la nourriture est cachée sous des congères ou la plupart du temps enterrée sous quelques centimètres de terre. La plupart des lieux de stockage utilisés en hiver étaient probablement construits avant que le sol ne soit gelé. Les gloutons utilisent

également des lieux de stockage creusés par les renards roux ou les ours bruns. Le stockage de la nourriture semble être surtout important aux alentours des tanières de reproduction, où la nourriture peut être apportée aux petits [7].

III.3.7. Communication

III.3.7.1. Marquage

Le marquage, qu'il soit olfactif, mixte ou juste visuel, est relativement bien documenté et constitue une importante forme de communication, intra et interspécifique [7]. On peut noter cependant que les sécrétions utilisées, les modes de marquage ou encore la fréquence de marquage sont assez variés d'une étude à l'autre, d'autant plus que ces études se concentrent sur des lieux souvent éloignés.

Étant donné la faible densité des gloutons sur leur territoire et l'immensité de ceux-ci, il apparaît évident que le marquage est une forme importante de communication [19]. Le marquage aurait un rôle dans la territorialité, afin de maintenir les séparations entre les individus dans le temps et l'espace [7, 19]. Le marquage aurait également un rôle dans la navigation et l'orientation et l'intégration sociale. Les conclusions de plusieurs études sont contradictoires en ce qui concerne le marquage avec les glandes anales : certains évoquent son rôle dans la territorialité [19] alors que d'autres estiment qu'il s'agit d'un mécanisme de défense et d'alarme [19, 32] ; en effet Copeland a souvent observé des gloutons évacuer le contenu de leurs glandes anales lors de piégeage ou d'immobilisation [19]. Le marquage pourrait également être utile à la localisation de nourriture cachée [32].

Parmi les marques olfactives utilisées, on retrouve les fèces, l'urine et les sécrétions glandulaires. Comme les espèces du genre *Martes*, les gloutons possèdent des glandes anales ainsi que des glandes abdominales, ces dernières ayant un rôle discuté [7]. Ils possèderaient également des glandes sur les pattes arrière [32]. Selon Magoun, la défécation ne serait pas une forme active de

marquage odorant. D'autres marques, visuelles, sont utilisées : il s'agit des griffures et des morsures d'arbres [19].

La fréquence de marquage ne fait pas consensus dans la littérature, certains auteurs n'ont noté aucun marquage sur un territoire de 5 kilomètres, d'autres 9 marques sur 3 kilomètres [19] ou 18 marques sur un kilomètre [7]... Les gloutons ne marquent pas quand ils chassent ou creusent à la recherche d'une proie. Ils peuvent cependant dépenser beaucoup d'énergie à marquer en déviant de leur ligne de voyage [7, 32]. Plusieurs techniques de marquages ont été relevées. Quatre méthodes ont été identifiées : Grimper à un arbre et déposer du musc sur le tronc ou sur le sol au bas du tronc (cette solution en bas du tronc étant majoritaire et concerne 70% des marquages) ; gratter le sol sans déposer de musc ; ronger ou mordre une branche parfumée avec du musc ; déposer des fèces ou du musc sur le sol sans laisser d'autre marque visuelle. Les marquages urinaires seraient les plus fréquents selon Magoun et Koelher [32]. Chez les gloutons en captivité, le frottement des glandes abdominales serait la deuxième méthode de marquage la plus fréquente, tout comme chez les gloutons d'Alaska étudiés par Magoun avec le musc. L'odeur du musc serait désagréable pour l'homme selon Krott alors qu'il ne le serait pas selon Copeland [19].

En Norvège, des études se sont concentrées sur l'aversion des gloutons pour certaines odeurs, afin de lutter contre la prédation de ceux-ci contre les moutons. Cette étude révèle que les gloutons présentent une aversion pour les huiles essentielles d'arbre à thé et de menthe mais n'en présentent pas pour l'urine de loup mâle, les sécrétions de glandes anales de loup mâle, les sécrétions des glandes anales d'ours brun mâle, le diméthyltrisulphide (saveur artificielle de viande, légumes et oignons utilisée dans l'industrie alimentaire) [33].

III.3.7.2. Autres types de communication

Malheureusement, il n'existe à ce jour pas de données sur d'autres types de communication chez les gloutons, malgré bien les communications acoustiques aient déjà été étudiées chez certains carnivores [7]. La communication des gloutons avec les humains se fait pourtant à travers des signaux olfactifs et des vocalisations [17].

III.3.8. Agressivité : mythe ou réalité ?

L'agressivité envers les autres animaux et l'Homme, en dehors de la chasse et de la défense, est peu documentée. Il est difficile pour le glouton de se débarrasser de cette réputation de bête féroce qui lui colle à la peau, notamment en raison des mythes, contes et légendes qu'il alimente. Est-il le mammifère le plus féroce de la terre ou un simple carnivore qui défend son territoire et chasse à l'occasion ? Certes, des enregistrements vidéos de gloutons attaquant avec succès des prédateurs plus gros qu'eux (ours noirs, loups) alimentent leur mauvaise réputation, mais doit-on parler de diable du nord ou simplement d'un carnivore courageux et astucieux ? Toutefois, Copeland rapporte quelques éléments de ses observations de terrain [19] : les gloutons savent quasiment en permanence qu'on les observe, et sursautent et choisissent la fuite s'ils le découvrent. Les femelles ne s'attaquent pas aux chercheurs qui capturent leurs petits sauf dans un cas où la femelle s'est ruée avec agressivité sur le chercheur. Pour les autres situations, elles restent à distance en cercle autour de la zone de capture et attendent avec inquiétude qu'ils soient relâchés, pour retourner auprès d'eux promptement. Les femelles sont, de façon générale, plus agressives que les mâles par rapport aux humains [19].

IV. Écologie

IV.1 Distribution géographique

Le glouton est présent sur le globe selon une distribution circumpolaire correspondant aux zones boréales de l'hémisphère Nord, soit les régions arctiques et

subarctiques de l'Eurasie et de l'Ouest de l'Amérique du Nord [7]. On le trouve dans la taïga et les toundras forestières de haute latitude, au-dessus de 37°N en Amérique du Nord et de 50°N en Eurasie [7, 34]. Ainsi, la présence du glouton sur le globe serait corrélée à la présence d'une couverture neigeuse au printemps [17]. La figure ci-dessous (Fig. 2) présente la distribution géographique du glouton sur la planète.

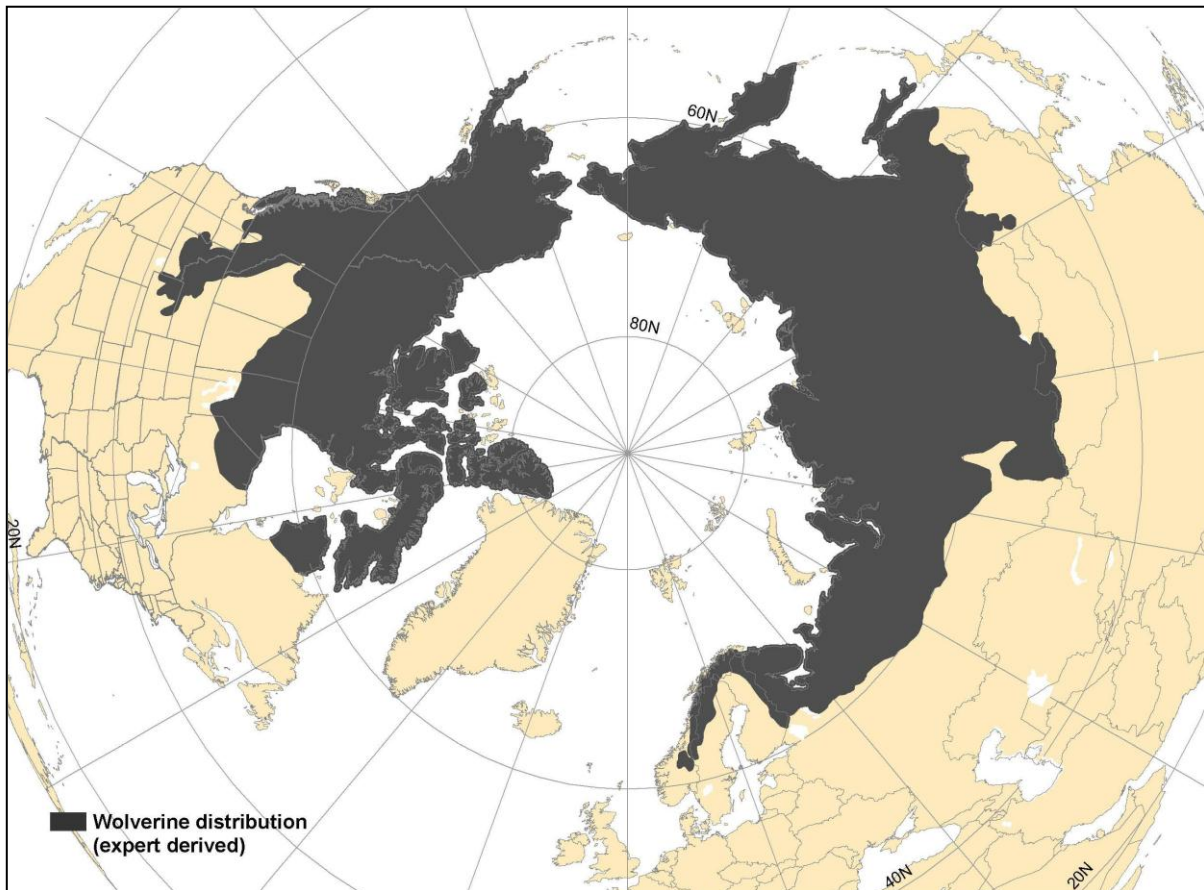


Fig. 2 Enveloppe de distribution géographique du glouton sur la planète, d'après [17]

IV.1.1 Continent Américain

Les gloutons sont présents au Canada, en Alaska et sur le tiers Nord des États-Unis ainsi qu'au sud des Montagnes Rocheuses [7].

IV.1.1.1 Canada

Depuis 1989, il existe officiellement deux populations géographiquement distinctes de glouton au Canada, constituées d'une population à l'Est du Canada (Québec et Labrador) presque éteinte et d'une population à l'Ouest. La population de l'Est dériverait de la population de l'Ouest, et se serait séparée définitivement de cette dernière dans les années 1960 [17]. Deux sous-espèces sont présentes sur le territoire canadien : la sous-espèce *Gulo gulo luscus* distribuée sur toute la largeur du pays et la sous-espèce *Gulo gulo vancouverensis*, distribuée uniquement sur l'île de Vancouver. Toutefois, il n'existe pas de preuve évidente d'une différence claire entre ces deux sous-espèces et il n'y aurait à ce jour plus de glouton sur cette île.

Aujourd'hui, le glouton est officiellement présent au Yukon, dans les Territoires du Nord-Ouest, au Nunavut, en Colombie-Britannique, en Alberta, en Saskatchewan, au Manitoba et en Ontario [31]. En 2003, la population canadienne était estimée à au moins 13000 individus [31].

Toutefois, les gloutons sont surtout présents dans le nord et l'ouest du Canada, soit en Colombie Britannique, au Yukon, dans les Territoires du Nord-Ouest, les deux derniers hébergeant les populations les plus grandes et les plus viables du Canada [7]. En Alberta, les gloutons ont été présents à une époque dans toutes les forêts de conifères mais on ne les retrouve maintenant qu'au nord du territoire et dans les Montagnes Rocheuses.

IV.1.1.2 États-Unis

Les grandes populations se trouvaient initialement en Alaska et dans les Montagnes Rocheuses du Montana. Le glouton aurait été présent dans d'autres États (Indiana, Iowa, Minnesota, Nebraska, Nevada, New Hampshire, New York, Ohio, Pennsylvanie, Dakota du Sud, Vermont, Utah, Wisconsin) en petit nombre [7]. En revanche, le glouton est toujours présent dans la totalité des terres de l'Alaska continental [35], dans l'ouest du Montana, le nord et le centre de l'Etat de

Washington, le nord et le centre de l'Idaho, le nord-ouest du Wyoming et dans l'Oregon [17].

IV.1.2 Europe et Eurasie

Historiquement, le glouton était présent au sud de la Norvège, de la Suède, de l'Estonie, de la Lituanie et au nord-est de la Pologne. Actuellement, les gloutons sont retrouvés au centre et au nord de la Norvège, de la Suède, de la Finlande et en Russie, pour une population estimée à 2000 individus [16]. Ainsi, au nord de 60 degrés de latitude, ils existent dans la même aire que les rennes sauvages et semi-domestiques (*Rangifer tarandus*) qui constituent leur principale nourriture en hiver [16].

IV.1.2.1 Norvège

La Norvège compte une population d'environ 150 individus, probablement en déclin. Les gloutons vivent dans les zones montagneuses du sud et du centre du Pays, le long de la frontière avec la Suède depuis les comtés d'Hedmark jusqu'à ceux du nord [16].

IV.1.2.2 Suède

La Suède accueillerait une population stable d'environ 265 individus, situés dans les montagnes à la frontière avec la Norvège [16].

IV.1.2.3 Finlande

La centaine de gloutons présente sur le territoire finlandais est composée de deux populations : la principale vivant dans le nord du pays où est élevé le caribou, et une autre de plus petite taille vivant à côté de la partie russe de la Karélie, dans le centre est du pays [16].

IV.1.2.4 Russie

La population russe est estimée à 1500 individus, pour la partie européenne du pays. La distribution des gloutons suit la taïga boréale avec pour limite sud la latitude 60 degrés nord, et les populations fluctuent en parallèle avec celles des ongulés. La plus grande partie de la population se trouve dans la République des Komis (plus de 800 individus) [16].

IV.1.2.5 Chine

Deux populations semblent présentes, la première à l'ouest (Région Autonome ouïgoure du Xinjiang) peu étudiée et la seconde à l'est dans les montagnes du Grand Khingan (province de l'Heilongjiang) [16].

IV.2 Habitat et tanières

IV.2.1 Habitat

Les gloutons se trouvent dans des zones naturelles non occupées par l'Homme. Ce sont des résidents solitaires de la toundra, des forêts boréales et des régions montagneuses, et ils préfèrent les zones de haute altitude. Selon Magoun et Copeland, les zones de haute altitude leur apporte une couverture neigeuse persistante nécessaire à la présence et au maintien des tanières de reproduction à la fin de l'hiver [36]. Le taux de reproduction des gloutons étant relativement faible, la disponibilité d'un habitat de haute altitude est nécessaire aux populations de gloutons. D'autres facteurs tels que la moindre activité humaine, la disponibilité en proies et en carcasses ainsi que la moindre présence de prédateurs influencent positivement la présence de gloutons. Les gloutons ne semblent pas choisir leur habitat en fonction de la végétation, mais de nombreuses études ont corrélé leur présence avec des types de végétations particuliers, ceci étant probablement dû au choix de l'altitude, correspondant à une végétation particulière [37].

Plusieurs auteurs reconnaissent une saisonnalité de l'habitat qui varie selon le sexe de l'individu [19]. Parmi les populations américaines étudiées, cela serait le cas en Colombie Britannique [38], dans l'Idaho [37], au Montana et en Alaska [36], mais pas au Yukon [39]. Ainsi, en été, les gloutons seraient présents à une altitude plus élevée qu'en hiver, en raison de la variation de nourriture disponible et d'une couverture neigeuse plus abondante pour les tanières de reproduction. La différence d'altitude est cependant peu importante entre l'été et l'hiver : elle varie de 100 mètres (Idaho) à 225 mètres en Alaska [37].

En Idaho, les gloutons se trouvent dans des forêts de pins à écorce blanche (*Pinus albicaulis*) en été et dans des forêts de douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et de cyprès (*Pinus contorta*). Pour que le glouton persiste dans les États contigus des États-Unis et notamment dans l'Idaho, Copeland [37] estime ainsi qu'il est nécessaire que des habitats soient disponibles au-dessus de 2200 mètres d'altitude.

Au Montana, les gloutons ont montré leur préférence pour les zones alpines dont la végétation se compose principalement de sapin des Rocheuses (*Abies lasiocarpa*) mais également de douglas et de cyprès. Les gloutons sont rarement retrouvés dans des prairies humides ou au contraire très sèches. Dans les zones boréales, les forêts semblent être évitées en été alors que la toundra est évitée en hiver [17].

En Colombie Britannique, dans la région de Kootenay, les gloutons occupent des zones où on retrouve des cèdres rouges (*Thuja plicata*) et des hemlocks de l'ouest (*Tsuga heterophylla*), situées entre 400 et 1500 mètres d'altitude ; des zones de végétation subalpine occupées par des épicéas d'Engelmann (*Picea engelmannii*) et la toundra alpine. Les tanières natales sont surtout retrouvées dans les zones subalpines où on retrouve des débris de bois ou de rocher [38]. En hiver les mâles sont plutôt retrouvés à des altitudes plus basses, ce qui serait expliqué par la présence de carcasses d'ongulés apportées par les avalanches ainsi que la présence d'orignaux et de chèvres stressés ; alors que les femelles sont plutôt retrouvées dans les zones subalpines où elles trouvent de quoi réaliser des tanières

destinées à la reproduction. En été, les mâles sont plutôt retrouvés dans les zones subalpines et les femelles à plus haute altitude dans la toundra [38].

Au Yukon, une étude menée dans le sud-ouest de la province a permis de mettre en évidence l'occupation de trois types de zones : les zones alpines où la végétation est dominée par des saules, des plantes de la famille des *Ericaceae*, des dryades, des arbustes et des lichens ; les zones subalpines en terrain montagneux où prédominent les bouleaux glanduleux (*Betula glandulosa*) et les saules ; et une zone boréale où prédominent les épicéas (*Picea glauca*, *Picea mariana*) et les peupliers (*Populus trichocarpa*) et d'autres espèces de sous-bois. Durant l'hiver, les femelles utilisent surtout les habitats de conifères subalpins où elles disposent de carcasses d'ongulés. Il n'y aurait cependant pas de variation saisonnière significative en termes d'habitat [39].

En Alaska, Whitman a observé que les gloutons montaient en altitude en été (d'avril à octobre) mais qu'il n'y avait pas de différence entre les deux sexes concernant ce mouvement [40]. Durant l'été, à haute altitude, on retrouve de nombreux spermophiles (*Spermophilus parryi*) et petits mammifères ainsi que des oiseaux terrestres qui font leur nid au sol, ce qui constitue la majorité du régime printanier des gloutons. L'hibernation et la migration des proies incitent les gloutons à redescendre à plus basse altitude pour trouver des carcasses d'orignaux (*Alces alces*) et de caribous (*Rangifer tarandus*) dues à des attaques de loup gris (*Canis lupus*) ou morts de faim.

Il existe peu de données spécifiques quant à l'habitat des gloutons en Europe et en Asie.

IV.2.2 Tanières

IV.2.2.1 Tanières utilisées pour la reproduction

Les femelles mettent bas et élèvent leurs petits dans des tanières, afin de les mettre à l'abri des mauvaises conditions climatiques et des prédateurs. Les mâles ne sont pas admis dans les tanières même si certains auteurs les ont déjà vus rôder aux alentours, attirés par la curiosité ou lors du début de la saison de reproduction. Compte tenu de la difficulté d'observation de la vie extérieure de ces animaux et du peu de glouton conservé en captivité, on comprend aisément qu'il existe peu de données sur le déroulement de la mise-bas [7, 17, 21].

IV.2.2.1.1 Types de tanières de reproduction

Magoun et Copeland (études réalisées en Idaho et en Alaska, États-Unis) distinguent deux types de tanières, selon si elles sont utilisées pour la mise-bas ou si elles sont utilisées lors de l'élevage des jeunes jusqu'au sevrage et au départ du nid. Ainsi, ils distinguent les tanières de naissance (où a lieu la mise-bas) et les tanières de maternité (élevage des jeunes jusqu'au sevrage et au départ de la tanière maternelle) [36].

IV.2.2.1.2 Période d'occupation des tanières de reproduction

Les résultats des études entreprises pour déterminer les périodes d'occupation respectives de ces deux types de tanières sont très hétérogènes, certaines tanières de maternité étant occupées moins longtemps que des tanières de naissance. D'autre part, certaines femelles peuvent occuper jusqu'à trois tanières de maternité par an, or, ayant une seule portée par an, il semblerait qu'elles changent de tanières plusieurs fois au cours de l'élevage d'une même portée. De plus, les études réalisées sur plusieurs années consécutives montrent que certaines femelles

reviennent au même endroit d'une année sur l'autre. De façon générale, on retrouve les tanières de reproduction occupées du mois de février au mois de mai [36].

IV.2.2.1.3 Localisation et exposition des tanières de reproduction

Les tanières des gloutons sont constituées de longs réseaux complexes de tunnels creusés dans la neige ; ainsi on les retrouve dans des ravins et des systèmes de drainages où la neige s'accumule, auprès de rochers, auprès d'éboulis ou d'arbres tombés ou abattus recouverts de neige (notamment épicéas, bouleaux et pins) ainsi que dans des tourbières rocheuses de la taïga. Une tanière a été retrouvée dans un épicéa creux (Laponie) et une autre dans une tanière de castor abandonnée (Alaska) [7, 21, 36].

Les tanières sont principalement situées dans des paysages alpins, subalpins, dans des taïgas ou des toundras, les études de terrain s'intéressant à des zones situées entre 200 mètres et 1500 mètres d'altitude en Scandinavie (où les tanières étaient orientées surtout au sud ou au sud-ouest) et entre 300 et 3279 mètres en Amérique du Nord [7, 21, 36].

On retrouve plus rarement les tanières des gloutons dans des forêts denses bien que les gloutons y aient été largement observés. En effet, certaines femelles trouvent l'essentiel de leur nourriture dans ces forêts mais la transportent jusqu'à leur tanière située à plus haute altitude, sur des distances pouvant atteindre une vingtaine de kilomètres. Certains auteurs émettent l'idée qu'il s'agirait d'un biais de recherche. En effet, un nombre plus important de recherches ont été menées dans des espaces ouverts comme la taïga. Des études doivent donc être entreprises pour rechercher la présence de tanières dans ce type d'habitat [7, 21, 36].

IV.2.2.1.4 Organisation des tanières de reproduction

Les tanières sont constituées d'un long réseau complexe de tunnels creusés dans la neige, plus ou moins associés à des arbres tombés et des rochers. Les plans obtenus diffèrent d'une tanière à l'autre et s'adaptent à la morphologie du terrain sur laquelle elles se situent, mais conservent une organisation relativement constante [36].

Certains auteurs distinguent l'organisation des tanières de naissance de celle des tanières de maternité : les premières comportent le plus souvent une seule entrée, mais il est possible d'en dénombrer jusqu'à trois. L'entrée donne sur un hall d'une trentaine de centimètres de largeur, à partir duquel rayonnent en moyenne 5 tunnels dont la partie proximale descend sur le premier mètre puis s'étend à l'horizontale sur une distance variant entre 15 et plus de 50 mètres. Ces tunnels sont larges d'environ 30 à 40 centimètres, sauf au niveau d'un élargissement constituant une chambre où ils atteignent 40 à 90 centimètres. Ils changent de direction s'ils rencontrent des arbustes ou des rochers sur leur chemin. Les tunnels ne sont jamais au niveau du sol. La plupart du temps, le sol des chambres ne contient aucun matériau, on peut toutefois retrouver des branches d'arbustes dans de rares cas. Les tanières de maternité observées dans l'Idaho semblent présenter quelques différences : elles peuvent être constituées de plusieurs petites tanières interconnectées avec des entrées séparées de 5 à 40 mètres ou suivre l'organisation d'une unique tanière comportant un réseau complexe de tunnels. Les tanières de maternité et de naissance sont séparées de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres [19, 36].

IV.2.2.1.5 Choix du lieu de construction

Le point critique concerne la couverture neigeuse. En effet, le lieu de construction de la tanière doit présenter au minimum un mètre de neige (réparti en un manteau neigeux uniforme ou dans des congères) persistant du mois de février au mois de mai. En général, les tanières sont creusées dans des couches de neige

plus épaisse (entre 1 et 5 mètres de profondeur), mais toujours au-dessus du sol. Plus la tanière est profonde, plus elle présente d'avantages pour la thermorégulation des petits [36].

Le second point concerne la protection des petits contre les prédateurs, notamment des loups gris (*Canis lupus*) et des aigles dorés (*Aquila chrysaetos*). Une tanière est d'autant plus sûre qu'elle est creusée profondément, sous un rocher, et que les tunnels sont longs. D'autre part, les tanières construites en dehors des zones de résidence des prédateurs sont plus sûres. Ainsi, pour éviter ces zones, les femelles se retirent dans des régions montagneuses présentant une couverture neigeuse dure et profonde, persistante ou dans de larges tourbières [36].

Enfin, le dernier point concerne la proximité d'un site permettant l'élevage des jeunes. En effet, pour l'apprentissage de la chasse, les petites proies (petits oiseaux, petits rongeurs ou mammifères) sont les bienvenues. De plus, les opportunités de chasse en été étant diminuées, il est nécessaire pour les femelles de conserver leur nourriture, et les zones à haute latitude et haute altitude offrent plus d'options [36].

IV.3 Territoire et densité de population

Les gloutons étant des charognards, ils ont un mode de vie solitaire, de grands territoires et des déplacements saisonniers importants. Les adultes ne défendent peu leur territoire qui peuvent d'ailleurs se superposer d'un individu à l'autre. La taille du territoire varie selon le sexe, et la présence de petits. La taille et le choix du territoire sont déterminés par différents facteurs, mais la densité de présence des gloutons est toujours très faible [7].

IV.3.1 Taille des territoires

Les territoires des mâles sont en moyenne plus grands que les femelles, dans toutes les localisations étudiées. Selon les études et localisations, les moyennes varient beaucoup et sont regroupées dans le tableau 3 ci-après.

Tabl. 3 Taille moyenne du territoire de gloutons selon différentes études

Localisation	Mâles	Femelles	Femelles en lactation de mars à août	Femelles sans petit de mars à août	Etude
nord-ouest de l'Alaska	666 km ²	103 km ²	70 km ²	97 km ²	Magoun, 1985 [7]
centre et sud de l'Alaska	535 km ²	105 km ²	Non évalué	Non évalué	Whitman, 1986 [7]
Montana	422 km ²	338 km ² jusqu'à 963 km ²	Non évalué	Non évalué	Hornocker et al, 1983 [7]
Yukon	209-269 km ²	76-269 km ²	Non évalué	Non évalué	Banci, 1990 [39]
Idaho	1106 km ² (été) 1589 (été, adultes) 728 (été, subadultes)	359 km ² (été) 256 km ² (hiver) 384 (moyenne annuelle)	Environ 42 % plus petit	Non évalué	Copeland, 1996 [19]

La différence de taille entre les territoires des mâles et des femelles est concordante avec leur système polygame où un mâle se reproduit avec plusieurs femelles [26]. La disponibilité de la nourriture est un facteur déterminant concernant la taille du territoire mais également les mouvements des gloutons [7]. Ainsi, la taille du territoire est présumée inversement proportionnelle à la disponibilité des ressources, suivant l'hypothèse que le territoire des femelles soit déterminé par la disponibilité en nourriture et que la distribution des mâles soit liée à la distribution des femelles [17]. Toutefois certains auteurs suggèrent de ne pas négliger l'importance de l'habitat (notamment de la possibilité de tanières) et de la topographie dans la détermination de la taille du territoire [17]. Magoun a suggéré que les femelles avec des petits dans le nord-ouest de l'Alaska ont de plus petits territoires que les femelles non accompagnées car elles doivent être attentives à la tanière où les petits sont élevés [40]

IV.3.2 Chevauchement des territoires

Le territoire des mâles adultes résidants peut chevaucher le territoire de jeunes mâles qui ne se sont pas encore dispersés [7]. Les territoires se chevauchent entre individus de sexe différent, mais le chevauchement du territoire entre individus du même sexe est beaucoup variable [19]. En général, les gloutons affichent une territorialité intra sexuelle avec des chevauchements de territoire limités entre individus du même sexe [17]. En effet, Persson a expliqué la possibilité de ce chevauchement en étudiant les parentés entre les individus et en observant une tolérance entre les individus du même sexe sur un territoire commun [17]. L'hypothèse de Hornocker est qu'il s'agit d'une instabilité du comportement due à la présence de lignes de trappe [17]. Pour Magoun, les territoires de la plupart des femelles résidentes étaient non chevauchants avec le territoire des autres femelles, avec une séparation spatiale plus proéminente durant les mois d'été [19]. Toutefois, un manque de connaissances sur les relations familiales des gloutons se fait sentir pour établir des modèles de relations spatiales avec précisions. Le territoire des subadultes au contraire des adultes résidents peut chevaucher celui de leur mère, du mâle résident ou d'autres adultes voisins et de leur frères et sœurs [19].

IV.3.3 Défense du territoire

Les gloutons gardent leur territoire séparés dans le temps et l'espace en marquant les limites avec de l'urine, des odeurs et des excréments [17]. De plus, les agressions directes jouent probablement un rôle dans le maintien de territoires exclusifs. En effet, les femelles adultes et les juvéniles sont parfois tués par d'autres gloutons. D'autre part, les mâles adultes ont souvent des cicatrices fraîches et une mortalité due aux congénères a été reportée durant la saison de reproduction, ce qui suggère que les mâles deviennent intolérants et agressifs envers les intrus durant cette période. Par conséquent, étant donné que les conflits impliqueraient en premier lieu les individus du même sexe, cela suggère que les mâles et les femelles utilisent l'agression pour défendre leur territoire [17]

Une étude réalisée en Suède dans une zone où les gloutons sont présents en grande densité a montré que les femelles restaient fidèles à leur territoire d'une année sur l'autre. Aronsson a montré que les nouvelles femelles remplaçaient rapidement les femelles résidentes décédées [17]. De plus, la plupart de ces femelles remplaçantes étaient proches de la femelle décédée au niveau relationnel. Aronsson a donc suggéré que l'organisation spatiale des gloutons femelles au sein d'une population de haute densité est caractérisée par une stabilité à long terme étant donné que les territoires vacants sont utilisés par les nouvelles femelles plutôt qu'absorbés par les voisines [17].

IV.3.4 Mouvements et dispersion

Les mâles sont plus mobiles que les femelles mais les individus des deux sexes parcourent de longues distances. Des déplacements quotidiens de plus de 30 kilomètres ont été enregistrés en Europe [7]. Entre deux localisations successives (espacées de plusieurs jours) il peut arriver que des individus aient parcouru plus de 300 kilomètres à vol d'oiseau ; toutefois selon Magoun, ces mouvements importants pourraient être attribués à des déplacements de dispersion [7]. Gardner observa ainsi un mâle de 2 ans parcourir la distance record de 378 kilomètres entre le lieu de sa capture et le moment où il a été relocalisé grâce à un collier émetteur, en Alaska [19].

Durant le printemps et l'été, les mâles augmentent la taille de leur territoire et de leurs mouvements en raison de l'activité de reproduction [40]. Au Montana les gloutons se déplacent sur de plus grandes distances en été qu'en hiver. En revanche, en Idaho aucune variation saisonnière dans les déplacements ne s'est montrée significative parmi les mâles adultes. Toutefois Copeland a noté que les plus grands déplacements des mâles adultes étaient de février à juin, soit pendant la période de reproduction [19]. Il est difficile d'établir un modèle de déplacement, mais Copeland a mis en évidence que les déplacements des gloutons comprenaient une série de déplacements sur de courtes distances, entrecoupés de mouvements de courte durée sur de longues distances. Les individus restaient dans une zone

pendant une courte période de temps, probablement pour patrouiller les sites de recherche de nourriture, revisitant ces sites plusieurs fois en raison de la forte probabilité d'y retrouver de la nourriture. Il s'agit des lignes de trappe, des camps de chasse, des allotements de bétail leur apportant un stock de carcasses durant l'hiver, de nids de rongeurs, de lieux de vêlages. [19].

Le départ des subadultes de leur territoire natal est dû à la pression sociale et à la nécessité du partage des ressources. Il existerait un mécanisme social entraînant le départ du subadulte soutenu par des preuves d'agression entre congénères et des enregistrements de déplacements sur de longues distances parmi les jeunes [19]. L'âge de dispersion semble similaire pour les mâles et les femelles. L'âge moyen enregistré dans le nord de la Scandinavie par Vangen est de 13 mois avec les femelles se dispersant entre 7 et 26 mois et les mâles entre 7 et 18 mois [17]. Toutefois, Copeland enregistra deux dispersions de mâle à l'âge de 2 ans [19].

Les mâles se dispersent plus que les femelles ; ainsi c'est le cas de 100% des mâles en Scandinavie contre seulement 69% des femelles. Vangen a suggéré que la dispersion des femelles était due à la compétition pour les ressources alimentaires alors que celle des mâles était due à la compétition pour la rencontre amoureuse [17]. La fréquence de dispersion des femelles semble dépendante de la disponibilité en territoires vacants. Avant de se disperser, on observe des mouvements d'exploration [17].

Les gloutons se dispersent sur de longues distances : Copeland enregistra 2 mâles se dispersant à 168 et 199 kilomètres de leur tanière initiale [19], Gardner relocalisa un mâle à 378 kilomètres du lieu où un collier émetteur lui fut installé [17]. Flagstad utilisa les distances entre les descendants d'une femelle et celle-ci (en étudiant l'Acide DésoxyriboNucléique issu d'excréments) pour estimer indirectement les distances de dispersion ; il mis en évidence à cette occasion que les distances de dispersion étaient plus grandes pour les mâles (une moyenne de 164 kilomètres) que pour les femelles (une moyenne de 78 kilomètres) [17].

IV.3.5 Densité de population

Les méthodes utilisées pour calculer la densité territoriale du glouton varient selon les auteurs [17].

Tabl. 4 Exemples de densités territoriales obtenues selon différentes études

Étude	Méthode	Densité
Quick, 1953, nord de la Colombie Britannique [17]	Traces et observations directes	1/207 km ²
Hornocker, 1981, nord-ouest du Montana [17]	Nombre de gloutons présents sur une aire d'étude de 1300 km ²	1/65km ²
Chitman et Ballard, 1983, centre et sud de l'Alaska	Décompte des tanières	1/209 km
Banci, 1987, Yukon [17]	Données de capture	1/177 km ²
Magoun 1985, Alaska arctique [17]	Calcul utilisant la taille territoire et une estimation de la productivité	1/48 km ² à 1/139 km ²

2ème partie : Conservation et recherches

I. Statut du glouton

Les statuts de conservation conférés à une espèce varient selon les organisations qui les définissent. En effet, plusieurs organisations déterminent, en collaboration avec des comités scientifiques, le statut de conservation à donner à une espèce. Il s'agit d'un statut informatif qui a pour but d'être le plus objectif possible et basé sur les dernières publications scientifiques disponibles dans le but d'aider les gouvernements nationaux et les instances locales à mettre en place des mesures de protection de ces espèces, afin de protéger la biodiversité. Les différents pays peuvent ensuite adhérer à des conventions qui impliquent des devoirs de protection et de régulation envers ces espèces.

Le statut de conservation le plus reconnu au niveau global est le statut déterminé par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Toutefois, en fonction des disparités de population d'une espèce donnée en des zones géographiques différentes, il faut également prendre en compte les statuts déterminés par des organisations nationales, ou régionales. Pour le glouton, il faut ainsi prendre en compte le statut déterminé par le COSEPAC (Comité sur la Situation des Espèces en Péril au Canada) pour le Canada et celui déterminé au niveau européen à l'aide des méthodes et critères de l'UICN. Le reflet de ces différences géographiques permet aux autorités d'adapter les mesures de protection à chaque niveau.

I. 1 Statut du glouton selon l'UICN

L'UICN est un réseau de professionnels agissant dans le domaine de la protection de la nature (plantes et animaux), de l'environnement et du développement durable qui supporte la recherche et des projets de terrain dans ce cadre. Il permet aussi de rassembler les personnes et organisations travaillant au

niveau international et rassemble les données scientifiques utiles dans ce but. L'UICN rassemble plus d'un millier d'organisations (environ 800 organisations non gouvernementales et 200 organisations gouvernementales) et plus de 11000 scientifiques volontaires dans plus de 160 pays. Ses partenaires et pourvoyeurs de fonds sont les organisations, les fondations, les membres et associations ainsi que certaines entreprises privées. L'UICN a été créée en France en 1948 et siège actuellement à Gland, en Suisse. Elle bénéficie du statut d'observateur officiel à l'assemblée générale des Nations Unies [41].

Un de ses domaines prioritaires d'action est la biodiversité, l'UICN constitue d'ailleurs le plus grand réseau de professionnels agissant dans la recherche et la préservation de cette dernière. Ainsi, elle a travaillé à déterminer les statuts de conservation de nombreuses espèces afin de mettre en évidence les taxons menacés de disparition et d'y consacrer le travail de ses membres. Elle souhaite ainsi apporter au monde entier l'information scientifique la plus objective sur les espèces menacées. C'est dans ce but qu'a été créée la liste rouge des espèces menacées. Selon des critères et une méthodologie précis, les différentes espèces sont classées dans une des catégories de la liste, allant de « préoccupation mineure » à « espèce éteinte ». Les données sont régulièrement mises à jour. Les catégories d'espèces menacées, sont dans un ordre de menace croissante, les espèces qualifiées de « vulnérable », « en danger », « en danger critique d'extinction » (Fig.4). La classification d'une espèce dans une catégorie donnée s'effectue après analyse des données concernant la taille de la population et son taux de diminution ainsi que sa distribution géographique [41].

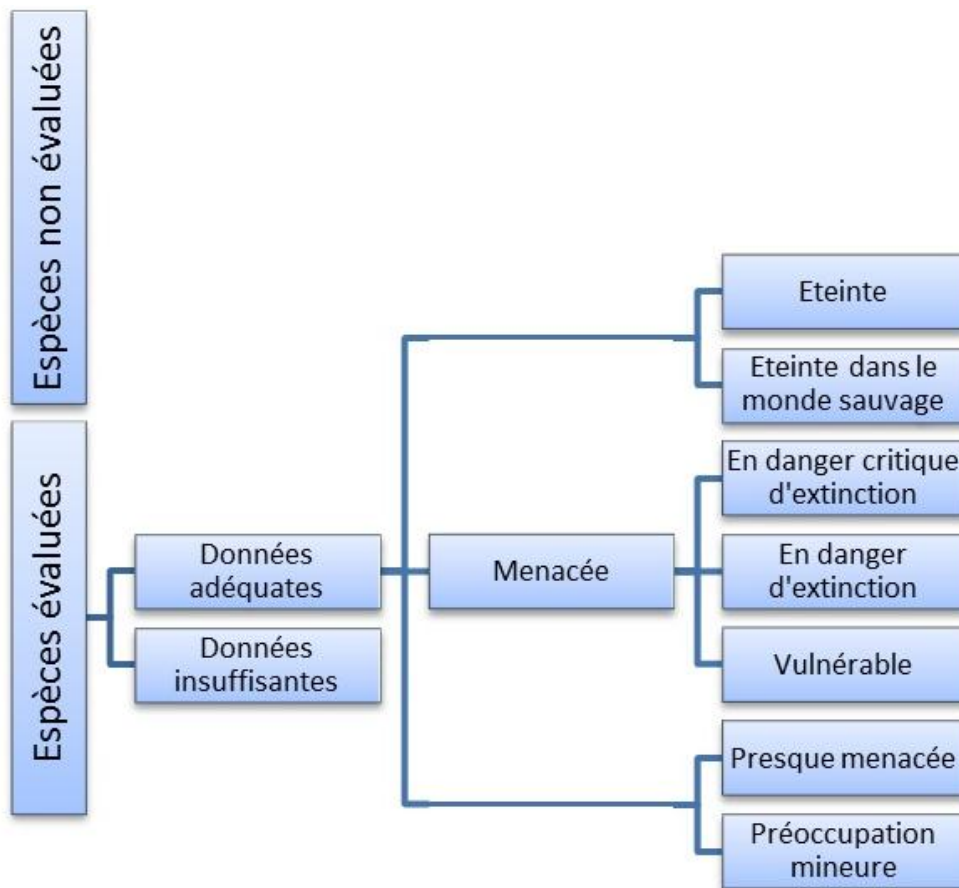


Fig. 3 Catégories d'espèces sur la liste rouge de l'UICN, modifié d'après UICN 2011 [41]

Le glouton appartient depuis 2009 aux espèces de préoccupation mineure, mais cela n'a pas toujours été le cas. En effet, de 1988 à 1996 il a été classé comme espèce vulnérable puis en 2008 reclassé dans les espèces presque menacées. Aujourd'hui, malgré une tendance de la population mondiale au déclin, le glouton est une espèce de préoccupation mineure en raison de sa distribution étendue et de l'existence de larges populations, notamment en Amérique du Nord [41].

Les espèces de préoccupation mineure sont les espèces dont les données adéquates ont été analysées et ne permettent la mise en évidence d'aucun critère de classification dans les autres catégories de menace [41].

I.2 Statut du glouton selon le COSEPAC

Le Comité sur la Situation des Espèces en Péril au Canada (COSEPAC, ou COSEWIC en anglais pour *Committee on the status of endangeres wildlife in canada*) a été créé en 1977 dans le but de disposer d'une classification unique, officielle, scientifique et nationale des espèces sauvages en péril. Ce comité d'experts se réunit chaque année pour mettre à jour les statuts des espèces et intégrer de nouvelles espèces à leur liste, à partir de rapport complets étayés des dernières recherches scientifiques. Les membres de ce comité sont des experts en biologie de la conservation, en écologie, en taxinomie, en gestion des espèces sauvages, en évaluation des stocks, en biologie des populations, en connaissances autochtones ou communautaires et dans des domaines afférents. Ces experts viennent de chacune des provinces et territoires, ils appartiennent à des ministères ou à des organismes fédéraux, ou sont des scientifiques non gouvernementaux. Les procédures d'évaluation et les catégories de risque sont en perpétuelle évolution, tout comme l'attribution d'un statut à une espèce donnée. Depuis 2003, le Gouvernement canadien doit consulter le COSEPAC avant d'établir la liste légale des espèces sauvages en péril [42].

Les différents statuts que peut prendre une espèce, selon le COSEPAC, sont, dans un ordre de menace croissant : espèce préoccupante, espèce menacée, espèce en voie de disparition. Certaines espèces peuvent être qualifiées de disparue, de disparue du pays, de non en péril ; et peuvent ne pas avoir de statut en raison d'un manque de données. Afin de déterminer ces statuts, le COSEPAC étudie les rapports d'experts qui lui sont transmis, et se base sur les données quantitatives qui s'y trouvent (ex : nombre d'individus mature en déclin, aire de répartition restreinte, ...) [42].

Depuis 1989 le COSEPAC distingue deux populations de glouton au Canada : la population de l'Est (Québec et Terre Neuve) et la population de l'Ouest (autres provinces et territoires que sont le Yukon, le Nunavut, la Colombie Britannique, l'Alberta, la Saskatchewan, le Manitoba et l'Ontario). La population de l'Est est une

espèce menacée, et la population de l'Ouest est une espèce préoccupante. Une espèce préoccupante est une espèce sauvage particulièrement sensible aux activités humaines ou aux événements naturels, mais qui n'est toutefois pas en péril ou menacée [42].

1.3 Statut du glouton selon *l'European Mammal Assessment*

Ce statut est déterminé au niveau européen, en respectant les méthodes et les critères donnés par l'UICN, et en travaillant en collaboration avec les équipes de l'UICN. Le glouton est considéré comme non endémique en Europe, parmi les espèces vulnérables. Les critères lui permettant cette classification diffèrent selon si on se place du point de vue de l'Europe en terme géographique ou du point de vue de l'Europe administrative à vingt-cinq pays.

1.4 Tableau récapitulatif des statuts

Tabl. 5 Tableau récapitulatif des statuts du glouton selon les classifications

Institution déterminant le statut	Échelle	Statut
UICN	Gobale, internationale	Préoccupation mineure
<i>European Mammal Assessment</i>	Europe / Europe des 25	Vulnérable
COSEPAC	Canada	Est : en voie de disparition Ouest : préoccupante

II. Évolution des populations

De façon globale, le nombre de gloutons et leur aire de répartition a tendance à diminuer au cours du temps, si l'on se réfère aux lieux où ont été retrouvés des fossiles et aux études entreprises depuis quelques décennies pour dénombrer ces animaux, justifiant en partie certains statuts de conservation. Toutefois, il existe de grandes disparités géographiques et l'évolution des populations de gloutons est influencée par de nombreux facteurs. Une chose est sûre, l'Homme en est le plus important en termes d'impact, que ce soit à travers des activités directes (piégeage,

braconnage) ou indirectes (activités humaines influant sur l'habitat du glouton). Il faut également garder à l'esprit que l'Homme a entrepris des mesures de conservation (paragraphe V) qui tentent de protéger les populations.

Le glouton a un faible taux de reproduction, et la densité de ses populations est faible ; d'autre part un tiers à un quart des subadultes vont mourir au cours de leur dispersion (famine, agression par des congénères ou piégeage) ; c'est pourquoi il est important de connaître les facteurs qui influencent la taille et la dispersion des populations, en d'autres termes ce qui augmente ou diminue le nombre de gloutons sur la planète.

II.1 Influence de l'activité humaine sur les populations de glouton

II.1.1 Chasse, piégeage et braconnage

Le piégeage est un des facteurs les plus importants, si ce n'est le plus important, de diminution des populations de gloutons. Selon les réglementations régionales, le piégeage et la chasse au glouton peuvent être autorisés, limités ou interdit, ce qui n'empêche alors pas le braconnage. Le glouton est recherché pour sa fourrure (troisième partie, paragraphe II).

Au Montana, selon Hornocker et Hash, le piégeage des gloutons représente plus de 50% des causes de mortalité, et en fait ainsi la première cause [17]. Il est donc nécessaire, dans chaque région donnée, de mesurer la viabilité de la chasse et du piégeage du glouton pour que cela ne menace pas l'avenir de la population en place. Certaines études utilisent des modèles mathématiques pour prévoir l'évolution d'une population, en tenant compte de la mortalité naturelle, des mouvements des animaux et du taux de fécondité, afin d'en déduire s'il est possible de chasser le glouton sans engendrer d'extinction de la population. Plusieurs études ont alors démontré que la collecte de glouton peut être viable dans des conditions très particulières, et à des échelles locales seulement [43].

II.1.2 Influence indirecte sur l'habitat

Les gloutons s'établissent sur d'immenses territoires, et recherchent des habitats isolés particuliers, même si diverses zones peuvent leur convenir. Ils fuient ainsi les zones occupées par les hommes. Ainsi, l'extension de l'habitat humain et des activités humaines dans des zones initialement habitées par les gloutons vont de pair avec une diminution de la disponibilité en ressource d'habitation pour ces derniers [17].

II.1.3 Mesures de protection

Malgré le tableau négatif décrit précédemment, l'homme n'a pas qu'une influence négative sur l'état des populations de gloutons. En effet, depuis plusieurs années, des mesures de conservation et de protection ont été mises en place dans le but de stabiliser ou d'augmenter les populations de glouton. Ces actions sont décrites dans le paragraphe V de la deuxième partie.

II.2 Causes naturelles de mortalité

II.2.1 Prédation

Les gloutons ont peu de prédateurs naturels, il s'agit surtout de loups et d'autres grands carnivores tels que les cougars. Des ours et des aigles seraient responsables d'attaques envers les petits [17]. On doit également noter des cas d'agression intra-spécifique. En effet, Magoun a observé que les mâles adultes peuvent attaquer d'autres mâles (notamment des jeunes, provoquant ainsi la dispersion) [17].

II.2.2 Famine

La famine est vraisemblablement une cause de mortalité importante pour les jeunes et les gloutons très âgés. En effet, bien que les ressources alimentaires soient

présentes en quantité suffisante, les jeunes gloutons et les individus très âgés auraient du mal à chasser et à trouver cette nourriture, ils se contenteraient alors d'appâts destinés aux lignes de trappe, ce qui n'est pas suffisant pour leur survie [17].

II.3 Réchauffement climatique

Les observations et études des tanières de reproduction ont conduit les chercheurs à émettre l'hypothèse que la présence de gloutons était corrélée à la disponibilité au printemps d'un manteau de neige assez épais pour pouvoir construire des tanières de reproduction. En effet, le succès de la persistance des populations de gloutons est lié à la persistance de leur reproduction [32]. Or, celle-ci, dont le taux de réussite est déjà relativement faible, est elle-même logiquement dépendante de la disponibilité en lieux propices à la construction de tanières de reproduction. Ces tanières sont construites dans un manteau de neige persistant jusqu'à l'abandon des tanières par les petits sevrés, soit jusqu'à fin avril à mai. En effet, cela a pour avantage de favoriser la survie des jeunes en procurant une protection thermique et une protection des prédateurs [44, 45]. Récemment, Copeland a démontré à l'échelle du globe que les tanières de reproduction étaient situées dans des zones où la couverture neigeuse s'étendait jusqu'au 15 mai, en mettant en relation des cartes météorologiques obtenues grâce à des satellites et des relevés de présence de tanières de reproduction [46].

Or, le manteau neigeux persistant à cette période va vraisemblablement se réduire de plus en plus en raison du réchauffement climatique [46], ce qui pourrait représenter une menace pour le glouton, en diminuant son aire de répartition possible. Ainsi, l'étude de Copeland a mis en évidence que les quelques zones où les limites actuelles de distribution (connues notamment grâce à des relevés télémétriques) n'étaient pas concordantes avec une couverture neigeuse persistante incluaient des régions où les gloutons ont disparu récemment, ou sont sur le point de disparaître, comme au sud de la Suède, de la Norvège et de la Finlande pour l'Europe, au Québec, en Californie et au Colorado pour l'Amérique

du Nord ; ou dans des régions où l'historique du glouton est peu connue, comme dans la chaîne de l'Himalaya en Asie.

Dans cette même étude, Copeland a essayé de corréler la limite sud de présence des gloutons avec une limite maximale de température atteinte en été, en émettant l'hypothèse que la présence du glouton est également liée au maintien de températures estivales en dessous d'une certaine limite. Avec son équipe, ils ont mis en évidence une nette corrélation entre la présence des gloutons et les zones température les plus basses en été, dans les différents territoires étudiés. Toutefois, il est difficile de déterminer si cette préférence des gloutons pour les zones froides est directement et uniquement liée à la température ou non, compte-tenu de nombreux autres facteurs écologiques et environnementaux [46].

II.4. Disparités géographiques et évolution des populations

II.4.1 Situation en Amérique du Nord

II.4.1.1 Situation au Canada

Les gloutons ont déserté les grandes prairies et l'est du Canada, territoires maintenant bien trop peuplés par l'Homme pour laisser un territoire sauvage aux gloutons. La population canadienne de gloutons est actuellement stable (avec les variations normales d'une population à long terme) sauf à des niveaux locaux dans le sud de l'Alberta et en Colombie Britannique où le nombre de caribous est en déclin et les habitats fragmentés. En effet, dans les zones qu'ils occupent actuellement, l'industrie forestière, le développement hydroélectrique, la recherche et le développement de couloirs de transports de minerais, de gaz et de pétrole ont diminué et fragmenté l'habitat disponible. On retrouve environ 6% du territoire des gloutons au sein de parcs nationaux et de zones protégées [47]. De même, les activités humaines de loisirs (ski, motoneige, dépôt de skieur en hélicoptère, construction de nouvelles routes pour le ski hors-piste...) dérangent les habitats. Ainsi, une association négative entre la présence de gloutons et les routes et zones où il existait ce genre d'activité a été mise en évidence [17].

Les populations de gloutons ont bénéficié de l'arrêt de l'empoisonnement des loups, et des nouveaux programmes de gestion du piégeage et de la chasse. D'ailleurs, le glouton a recolonisé le nord-ouest de l'Ontario et du Manitoba, grâce à une augmentation du nombre de caribous dans ces zones [47].

II.4.1.2 Situation en Alaska

En Alaska, les gloutons occupent encore la quasi-totalité de l'État et sont classés parmi les gibiers à fourrure et le gros gibier [35].

II.4.1.3 Situation dans le reste des États-Unis

Contrairement à l'Alaska, le reste des États-Unis a vu sa population de gloutons diminuer dramatiquement en nombre et en aire de distribution depuis le début du XIX^{ème} siècle. En effet, les gloutons ont disparu de Californie, de l'Utah, du Colorado et des États des grands lacs [17, 48]. Le glouton aurait été présent dans d'autres États (Indiana, Iowa, Minnesota, Nebraska, Nevada, New Hampshire, New York, Ohio, Pennsylvanie, Dakota du Sud, Vermont, Utah, Wisconsin) en petit nombre [7].

Le facteur principal expliquant la diminution de la taille et de la distribution de la population de glouton est leur capture au sud de la zone de distribution [17]. La gestion, voir la limitation de la capture du glouton est donc un point crucial sur lequel repose la persistance des populations déjà affaiblies ou isolées, notamment dans les montagnes [17, 49]. En effet, dans ces zones, les populations de gloutons sont déjà fragilisées par la faible densité de la population et la fragmentation de l'habitat disponible. Actuellement, les gloutons peuvent être capturés en Alaska et dans le Montana. Dans les autres États, le peu de donnée sur les populations de gloutons entraîne comme seule mesure de gestion l'interdiction de la capture par les autorités.

Un autre facteur important est constitué par les activités humaines dérangeant et fragmentant l'habitat, comme au Canada : il s'agit de l'extraction des

ressources (récolte de bois, de minerais..) mais également de l'extension des activités de loisirs comme les nouvelles pratiques de ski [17].

Selon Magoun et Copeland, le point critique concerne la préservation des tanières de naissance des dérangements humains. Cela serait une explication au fait qu'on retrouve plus de gloutons dans des zones protégées où les activités humaines de loisir n'ont pas lieu [36].

II.4.2 Situation en Fenno-Scandinavie

Durant le XXème siècle, la population scandinave de glouton a vu sa distribution géographique et sa taille diminuer fortement [17]. Récemment, cette population s'est ravivée mais s'accompagne de problèmes de cohabitation avec les troupeaux de rennes semi-domestiques et de moutons en Norvège et en Suède, ce qui implique un tribut financier important pour les éleveurs [17]. La population de gloutons scandinave est toujours menacée selon les statuts nationaux mais les pertes que subissent les éleveurs ne pouvant être totalement compensées financièrement, le braconnage et l'abattage légal des gloutons sont de mises et représentent des menaces pour la population scandinave. En Norvège notamment, les licences de chasses sont largement distribuées afin de diminuer les pertes des éleveurs [17]. D'autre part, la progression des infrastructures entraînant une perturbation directe du cadre de vie des gloutons, ceux-ci évitent les territoires occupés par les hommes et voient leur habitat diminuer. D'autre part, le fait qu'ils soient devenus dépendants des troupeaux de rennes semi-domestiques pour se nourrir montre que les gloutons sont vulnérables à cette perte indirecte d'habitat, et donc de ressources naturelles [17].

II.4.3 Situation en Russie et en Asie

La diminution de la taille de la population russe est due à l'accumulation de facteurs ayant pour origine une crise économique et sociale. En effet, à la fin du XXème siècle, les Russes doivent faire face à des difficultés économiques et sociales, et se tournent vers le braconnage des ongulés pour se nourrir. De plus, ces dernières décennies ont été difficiles pour l'élevage de renne domestique, la

population de rennes a donc diminué, ce qui a eu un impact négatif sur la population de gloutons [17]. Ceci explique surtout la diminution du nombre de gloutons dans la partie européenne de la Russie et dans l'ouest de la Sibérie ; cette situation a malheureusement très peu de chance de s'améliorer spontanément [17].

Actuellement, la majorité des gloutons russes vivent à l'est du Continent, où la densité humaine est faible, la densité de rennes sauvages est importante et où ils peuvent trouver des conditions d'habitat favorables ; ceci les mettant à l'abri du déclin pour le moment [17].

Il existe à l'heure actuelle peu de données sur les gloutons vivant en Mongolie, où il n'existe aucune mesure de protection. Cependant, le glouton y est peu chassé car sa fourrure n'est pas bien valorisée.

Zhang a noté une diminution de la taille de la population chinoise qui compterait aujourd'hui moins de 200 individus [50]. Selon lui, la diminution de territoire disponible en raison de l'extension des activités humaines, la diminution des ressources alimentaires (notamment en raison des captures illégales et trop importantes d'ongulés, ainsi que la diminution des populations de loups et ainsi des proies laissées par ces derniers) ainsi que le braconnage en sont les responsables.

III. Fondations et organismes engagés dans l'étude et la protection du glouton

Ce paragraphe a pour objectif de recenser et de présenter brièvement quelques organismes impliqués dans l'étude et la conservation du glouton, qu'il s'agisse d'une diffusion d'informations, d'un appui financier, matériel ou scientifique. La plupart des organismes mentionnés ci-dessous sont situés en Amérique du Nord et agissent conjointement dans le cadre de partenariats et de projets communs.

III.1 Les organismes gouvernementaux

III.1.1 États-Unis

III.1.1.1 Service des Forêts

Le Service des Forêts des États-Unis est une agence dépendant du Département de l'Agriculture, qui gère les forêts nationales et d'autres ressources naturelles associées. Par l'intermédiaire de la conservation et du management des ressources forestières, il a un impact direct sur la disponibilité de zones propices à l'habitat du glouton. De plus, le service des forêts dispose de 7 stations de recherche directement impliqués dans des projets de recherche sur l'écologie et l'habitat du glouton. Le service des forêts est financé au niveau fédéral par un budget autorisé par le Congrès américain [51].

Deux de ces stations sont particulièrement impliquées dans la recherche sur le glouton, il s'agit de la *Rocky mountain research station* (qui conduit un projet de recherche pour établir l'impact des activités hivernales de loisir sur l'écologie du glouton) et de la *Pacific northwest research station* [51].

Les fonds de ces stations de recherche proviennent de crédits fédéraux en majorité, et de clients qui commandent des informations scientifiques, telle que *Environmental Protection Agency, Ecotrust, University of Alaska*. Une partie du budget (environ 15%) est allouée) à la gestion des stations et aux recherches, et une partie est distribuée à des partenaires éducatifs (*Colorado State University, National Park service,...*) [51].

III.1.1.2 Départements de la pêche et du gibier

Les départements de la pêche et du gibier sont des organismes agissant au niveau de chaque état pour la préservation de la faune sauvage en particulier. Une

partie de leur financement provient de *United States Fish and Wildlife Service*, une agence fédérale dépendant du Département de l'Intérieur [52].

Ils jouent un rôle important dans le financement de programmes de recherche, la mise à disposition de moyens techniques et humains, et dans la régulation de la faune sauvage. Le glouton étant dans certains d'États américains un gibier recherché pour sa fourrure, le département de la pêche et du gibier se charge de limiter les prises en établissant des quotas et des saisons d'ouverture et en délivrant des permis de chasse et de trappe. Ce sont également eux qui sont responsables des recherches concernant la viabilité du piégeage du glouton. Enfin, ils conduisent des programmes de recherche et de conservation de l'habitat et des zones protégées, ce qui contribue à la conservation du glouton [52].

III.1.1.3 Parcs Nationaux

Les Parcs Nationaux ont été créés en 1872 (le premier parc créé fut celui du Yellowstone) par décision du Congrès. Ils dépendent du secrétariat d'État à l'Intérieur (*United States Department of Interior*) et sont gérés par le Service des Parcs Nationaux (*National Park Service*) qui s'occupe également des monuments nationaux et des sites historiques.

Le service des Parcs Nationaux est impliqué dans la recherche et la conservation du glouton, par sa participation financière à des programmes de recherches et son implication dans la préservation de zones naturelles protégées (par exemple la gestion du Parc National du Yellowstone) nécessaire à prodiguer un habitat naturel au glouton [53].

Les fonds alimentant le service des Parcs Nationaux proviennent du Congrès, de donations, de concessions, de droits d'auteur pour des photographies et des films et des recettes de l'utilisation des parcs par le public (entrées dans les parcs, visites guidées, parking, frais de camping ...). Ces fonds sont alors redistribués aux différents parcs, qui à leur tour l'investissent dans l'entretien du parc et dans des projets de conservation et de recherche [53].

III.1.2 Canada

III.1.2.1 Agences fédérales, territoriales, provinciales et locales

Le Gouvernement canadien partage les compétences en ce qui concerne la faune sauvage entre les échelons fédéraux (Agence fédérale *Environnement Canada*, dont le Service Canadien de la faune), provinciaux et territoriaux (notamment dans les provinces de la Colombie Britannique, de l'Alberta ainsi qu'au Yukon pour le glouton) et enfin locaux. En Alberta, il existe une agence non gouvernementale qui dispose de pouvoirs administratifs délégués par le Gouvernement de l'Alberta, il s'agit de l'*Alberta Conservation Association*.

La conservation s'effectue principalement au niveau provincial ou territorial voire local et consiste notamment à l'encadrement du prélèvement des gloutons (chasse et trappe), par des quotas, la délivrance de permis (taxes), la limitation de la saison de prélèvement etc... Ces agences travaillent en collaboration avec d'autres agences environnementales pour entretenir des zones protégées et maintenir un habitat propice à la faune sauvage, ce qui est une aide majeure à la conservation du glouton.

III.1.2.2 Parcs Nationaux

Les Parcs Nationaux du Canada sont dirigés et financés par l'agence fédérale *Parks Canada* et ont la mission de protéger et de représenter les différentes régions naturelles du Canada ; les trois axes de travail sont la protection des ressources, l'expérience du visiteur et l'appréciation et la compréhension du public [54].

De nombreuses démarches sont mises en place afin de conserver ces zones, qui sont autant d'habitat disponible pour le glouton notamment à proximité des limites sud de sa distribution [54].

De plus, plusieurs projets de recherche sont réalisés au sein de ces parcs et cofinancés par *Parks Canada*. Ainsi, on peut citer un projet de détection et de surveillance de l'activité des gloutons qui a été mise en place en 2004 et pendant plusieurs saisons au sein du *Yoho National Park* et du *Banff National Park*. De plus, le public est incité à rapporter les éventuelles traces de glouton qu'il peut rencontrer, sans les suivre jusqu'à leur tanière [54].

III.1.3 Eurasie

III.1.3.1 Suède

La *Swedish Environmental Protection Agency* est une agence gouvernementale impliquée dans la conservation et les recherches sur le glouton de plusieurs manières. Elle protège l'habitat du glouton en s'impliquant dans la conservation et la protection de zones naturelles. Elle est responsable de la gestion de la faune sauvage en Suède, et est responsable du contrôle des prélèvements de chasse et de trappe du glouton. Elle a mis en place des plans de conservation spécifique du glouton, car la protection des grands carnivores est une de ses priorités. Elle conduit des études de population afin d'établir une gestion durable du glouton et de prévoir notamment les autorisations de prélèvement. De plus, elle protège le glouton de la prédation humaine illégale en dédommageant financièrement les attaques supposées de glouton aux troupeaux de rennes domestiques [55].

III.1.3.2 Norvège

Deux organismes principaux sont engagés dans le futur du glouton. Il s'agit de la NINA (*Norwegian Institute for Nature Research*) et du NDNM (*Norwegian Directorate for Nature Management*). La NINA n'est pas à proprement parler une institution gouvernementale, mais son principal client et pourvoyeur de missions est le *Research Council of Norway*, le Ministère de l'Environnement norvégien et l'Union Européenne. Il s'agit d'une agence de pointe de recherche en écologie appliquée.

Elle fournit les informations nécessaires à l'application de conventions, à la prise de décisions et de règlements de la part des autorités, dans le domaine de l'écologie, mais agit aussi comme consultant pour l'industrie. Elle publie beaucoup et participe à une douzaine de projets européens. On peut compter parmi les thèmes de recherche : l'utilisation de l'espace et la gestion de la nature, l'utilisation durable et la capture du gibier et des ressources maritimes, des études de la faune sauvage, des évaluations des espèces concernées par la liste rouge. Concernant le glouton, elle a financé un important projet : *The Wolverine Norwegian Project* [56, 57].

Le NDNM est une agence gouvernementale dépendant du Ministère de l'Environnement et constitue une branche exécutive et un corps de conseil de ce dernier. Elle travaille à la protection de l'environnement à un niveau national et international. C'est notamment elle qui contrôle et limite la chasse et le piégeage du glouton.

III.1.3.3 Finlande

Le FGFR (*Finnish Game and Fisheries Research*) est une institution dépendant du Ministère de l'Agriculture et des Industries Forestières (*Ministry of Agriculture and Forestry*) ayant pour but de produire une information de haute qualité scientifique à propos des ressources marines, du gibier et du renne domestique pour un usage durable des ressources naturelles afin de maintenir la biodiversité à travers la recherche et l'aquaculture. L'unité gibier surveille notamment la population et le taux de croissance de la population de gloutons. Le FGFR cherche à identifier les habitats nécessaires aux différents gibiers et l'effet de l'agriculture et de l'industrie forestière sur la population de gibier [58].

III.2 Quelques organismes non gouvernementaux

III.2.1 *The Wolverine Foundation* [17]

The Wolverine Foundation a été fondée en 1996 pour encourager l'intérêt pour l'étude du glouton et de son rôle écologique au sein de la communauté sauvage. C'est une fondation internationale à but non lucratif composée et dirigée par un petit comité d'experts scientifiques dont le travail s'intéresse à l'histoire, l'écologie et la conservation du glouton.

Les actions menées sont réalisées grâce aux efforts des chercheurs impliqués, avec l'aide de donations publiques et privées. Le but de cette organisation est d'offrir un réservoir d'information au public et aux scientifiques. En effet, les informations dont dispose le public sont surtout liées à l'image féroce du glouton dans la culture, et sur les informations sensationnelles le concernant, ce qui ne donne pas une bonne représentation de ce qu'est réellement le glouton. En ce qui concerne les professionnels, il s'agit surtout d'offrir un réservoir d'information et une source de recherche de financement. Leur second objectif est de promouvoir la prise de conscience et ainsi le financement de la recherche au bénéfice cette fascinante créature. En effet, la recherche et les actions de protection de la faune sauvage sont dirigées par des contraintes économiques. Ainsi, on s'intéresse en premier lieu à des espèces qui sont réduites à un point proche de l'extinction, ou à des espèces dont on peut tirer un profit économique. Pendant de nombreuses années, le glouton a été piégé et chassé pour le sport et sa fourrure, et ne semblait pas être une espèce menacée, d'où le peu d'études qui ont été conduites à son sujet.

III.2.2 *The Wildlife Conservation Society*

The Wildlife Conservation Society (WCS), littéralement Société de Conservation de la Vie sauvage, est une organisation ancienne qui a été fondée en 1895 avec pour mission de sauver la faune sauvage et les territoires sauvages du globe. Sa première mission, accomplie au début des années 1900, fut de réintégrer

le bison américain dans les plaines de l'Ouest américain. Aujourd'hui, la WCS gère plus de 500 projets de conservation dans plus de 60 pays, elle a une mission d'éducation à travers la gestion de 5 zoos et aquariums New-Yorkais. Elle gère plus de 200 scientifiques et personnels et plus de 200 millions d'hectares de zones protégées [59, 60].

Ses sources de financement sont multiples : elle bénéficie de financements provenant d'agences fédérales et nationales, d'organisations internationales (Organisation des Nations Unies ...), de la ville de New York, d'autres agences gouvernementales nationales, de dons privés (particuliers ou entreprises), et d'investissements personnels, le tout à hauteur de 200 millions de dollars annuels. Elle les redistribue à 40% dans ses programmes, à 37% pour cent dans ses zoos et aquariums etc...De plus, elle agit pour la protection de zones dans lesquelles évolue le glouton (notamment dans le Parc du Yellowstone) [17].

III.2.3 *Northern Rockies Conservation Cooperative*

La NRCC (*Northern Rockies Conservation Cooperative*, soit si l'on traduit littéralement, la Coopérative de Conservation du nord des Montagnes Rocheuses) est une organisation non gouvernementale, à but non lucratif, dédiée à la conservation des espèces, des écosystèmes et des communautés humaines. En supportant financièrement des projets de recherche en partenariat avec d'autres organisations, gouvernementales et non gouvernementales, elle entretient un réseau de communication entre chercheurs et décideurs, sur des questions scientifiques ou politiques de conservation. Créée en 1987, la NRCC finançait à l'origine des projets de recherche localisés au nord des Montagnes Rocheuses mais a depuis étendu ses actions à l'Australie et la Mongolie notamment, tout en conservant les thèmes qui lui tiennent à cœur [61].

Les fonds détenus par la NRCC sont d'origine privée (dons de particuliers, bourses de fondations privées...) et publique (Parcs nationaux, etc...) lorsque la NRCC est à l'origine d'un projet de recherche particulier. Ayant peu de frais

généraux, la NRCC redistribue l'argent récolté au maximum. Cette organisation est donc une source primaire de financement et de direction de projet de recherche, et agit également comme partenaire dans des projets de recherches financés par plusieurs organisations. La NRCC n'a pas de chercheurs à proprement parler mais s'associe à une trentaine de chercheurs travaillant pour d'autres organisations (gouvernementales ou non, universitaires ...) lorsqu'elle lance ou finance un projet [61].

Concernant le glouton, la NRCC est partenaire du Service des forêts des États-Unis (*United States Forest Service*) et des Parcs Nationaux (*National Park Service, Yellowstone Park Foundation*) dans deux projets de recherche s'établissant dans le Parc National des Glaciers et le Parc du Yellowstone, s'intéressant à des thèmes tels que la distribution, les lieux de résidence, les caractéristiques de reproduction, la sélection de l'habitat, les habitudes alimentaires, les connections entre les populations, le taux de survie, le taux de natalité, le taux de dispersion et l'éducation du public [61].

Le public est invité à signaler à la NRCC toute trace de glouton repérée dans le Parc du Yellowstone, qu'ils s'agissent d'empreintes ou de visualisation de l'animale.

III.2.4 *Wild things unlimited*

Wild things unlimited est une organisation à but non lucratif fondée en 1997 par deux biologistes estimant que les agences gouvernementales n'étaient pas suffisamment impliquées dans la conservation des espèces et de l'héritage naturel sauvage, et qu'il était nécessaire que des organisations privées soient créées afin de pallier ce problème et de conserver notre héritage naturel [62].

Wild things unlimited a donc pour objectif d'augmenter l'efficacité de la gestion de la faune sauvage et de l'habitat des Montagnes Rocheuses à travers deux campagnes : une campagne d'information du public (supports informatifs,

participation à des recherches sur les terrains ...) et la conduction de recherches proprement dites [62].

Ces recherches s'effectuent dans l'écosystème du Yellowstone (Montana, Wyoming, Idaho) et font partie du *Rare carnivore surveys project*. Plusieurs grands carnivores sont concernés en plus du glouton : il s'agit du cougar, de la martre et du lynx. Ce projet est d'une durée de 10 ans, et aucun autre projet individuel de recherche sur le glouton dans l'écosystème du Yellowstone n'avait été entrepris jusque-là [62].

Les fonds proviennent de fondations privées, de dons de particuliers, et de la participation de particuliers à des programmes d'éducation ou de recherche payant (stages, etc...). Ils viennent également en grande partie de l'USFS (United States Forest Service) à travers la *Gallatin National Forest* [62].

III.3 Les organisations universitaires

Une partie des recherches effectuées sur le glouton est réalisée dans le cadre de programmes universitaires de type Master ou Doctorat, et dans les départements travaillant sur la faune sauvage, mais également dans les départements travaillant sur l'agriculture, notamment en Suède où le glouton impose un lourd tribut à l'élevage de rennes. Il est impossible de lister ici de façon exhaustive les institutions engagées dans des études et des projets sur le glouton, mais en voici quelques-unes : *University of Montana, Montana State University, Idaho State University, University of Idaho, Simon Fraser University, Swedish University of Agricultural science, Grimsö Wildlife Research Station ...*

IV. Projets de recherche en cours

La liste des projets mentionnés ci-dessous ne se veut pas exhaustive, mais essaye de rassembler les principaux projets et domaines d'études actuellement

explorés, et ceux récemment terminés. Les projets cités sont ceux décrits en cours par *The Wolverine Foundation* [17].

Tabl. 6 Projets de recherche en cours

Projet	Date	Zone	Objectifs	Conducteur principal du projet
<i>Biomedical Protocol for Free-ranging Brown Bears, Gray Wolves, Wolverines and Lynx</i> [17, 63]	1984	Scandinavie	Établir des protocoles pour la capture, l'immobilisation chimique, l'anesthésie, la pose de colliers émetteurs sur plusieurs espèces dont le glouton	<i>The Norwegian Directorate for Nature Management</i>
<i>Central Idaho Wolverine Winter Recreation Research Project</i> [64]	2008	Idaho, États-Unis	Établir l'impact du développement des activités hivernales de loisirs (motoneige, ski hors-piste ...) sur l'écologie du glouton (démographie et utilisation de l'habitat, notamment terriers de reproduction)	<i>USDA Forest Service (Rocky Mountains Research Station in Missoula, Montana)</i> <i>Round River Conservation Studies</i>
<i>Greater Yellowstone Wolverine Program</i> [65, 66, 67]	1998	Zone de Madison (sud-ouest du Montana et est de l'Idaho), zone des Tetons (nord-ouest du Wyoming), États-Unis	Documenter des paramètres démographiques (taux de reproduction, habitat, taille des territoires, dispersion, taux de survie, causes de mortalité, utilisation de l'habitat, mouvements, relations génétiques) pour déterminer si et comment les populations peuvent être affectées par les activités humaines de loisirs (ski, moto-neige piégeage) Identifier les couloirs de dispersion et les liens entre les différentes montagnes dans le but d'établir des stratégies de gestion dans la zone du Grand Yellowstone	<i>Hornocker Wildlife Research Institute,</i> <i>Wildlife Conservation Society, The Global carnivore program,</i> <i>Northern Rockies Carnivore and Conservation initiative</i>
<i>The Swedish Wolverine project</i> [68]	Inconnue	Parc National de Sarek, Laponie suédoise	Obtenir des informations sur l'écologie du glouton, pour faciliter la gestion et la conservation du glouton notamment dans des zones d'élevage du renne où il peut	<i>Swedish University of Agricultural Sciences (Grimso Wildlife Research Station)</i>

			<p>représenter un prédateur :</p> <ul style="list-style-type: none"> • Habitat et démographie, variations de densité spatiale des populations • Dynamique des populations <p>• Interactions entre le lynx et le glouton et leur prédation sur les rennes domestiques</p> <ul style="list-style-type: none"> • Écologie spatiale et sociale <p>• Étude des tanières de reproduction des femelles afin de développer des méthodes d'études des populations</p>	
<p><i>Wolverine distribution and ecology in the North Cascades Ecosystem</i> [69]</p>	2005	<p><i>North Cascades Ecosystem</i> (nord-ouest de l'Etat de Washington, États-Unis), et collaboration avec la Colombie Britannique (Canada)</p>	<p>Écologie et distribution du glouton : territoires, utilisation de l'habitat</p>	<p><i>United States Forest Service (Pacific Northwest Research Station)</i> <i>Washington Department of Fish and Game</i> <i>Wildlife British Columbia Ministry of Environment</i></p>
<p><i>Wolverine monitoring for the Juneau Access Improvement Project</i> [70, 71]</p>	2006-2007	<p>Berners Bay, nord de Juneau, Alaska, États-Unis</p>	<p>Écologie au sein de Berner's Bay où le Gouvernement de l'Alaska prévoit de construire une autoroute qui va traverser le territoire du glouton : habitat, dispersion, territoire, estimation des populations, habitudes alimentaires</p>	<p><i>Alaska Department of Fish and Game</i> <i>Division of Wildlife Conservation, Douglas regional Office</i></p>
<p><i>Wolverine Survey: Wallowa-Whitman National Forest, northeastern Oregon</i> [72, 73]</p>	2011	<p><i>Wallowa-Whitman National Forest of northeastern Oregon, États-Unis</i></p>	<p>Déterminer s'il existe une population de glouton résidante ainsi qu'un habitat naturel disponible</p>	<p>The Wolverine Foundation Wildlife Research and Management (WRAM) Wildlife Conservation Society (WCS) National Park Service (NPS)</p>

V. Perspectives actuelles de conservation

V.1 Mesures réglementaires internationales de protection et de conservation

L'objectif de cette partie est de passer en revue les différents accords réglementaires internationaux qui protègent le glouton.

Il convient tout d'abord de préciser que le glouton ne fait pas partie des animaux inscrits sur la liste de la Convention sur le Commerce International des Espèces de flore et de faune sauvages menacées d'extinction (convention CITES, aussi appelée Convention de Washington); par conséquent, le commerce international des gloutons n'est ni surveillé, ni limité par cette convention [31].

V.1.1 Convention de Berne

La Convention de Bern, également nommée *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*, a été signée en 1979 par plus de 40 pays (dont les pays de l'Union Européenne comme la Suède, la Norvège et la Finlande). Le but de cette convention est de préserver les espèces animales sauvages et leurs habitats au niveau européen (et dans certains États Africains). Elle engage les pays à instaurer des politiques de conservation des habitats naturels, de la flore et de la faune sauvage, en les intégrant aux politiques d'aménagement et de développement de l'environnement et en diffusant des informations sur la nécessité de conserver ces espèces et leurs habitats. [16, 74, 75]

Le glouton est listé à l'annexe II « Espèces de faune strictement protégées » ce qui interdit sa capture, sa perturbation, sa possession et son commerce. Dans certains cas exceptionnels, ceux-ci peuvent être autorisés : en cas de prévention de dommages causés au bétail, aux cultures ou aux propriétés, en raison de questions de sécurité ou de santé publique, et en cas d'utilisation à des fins scientifiques d'études, de re-localisation ou de re-peuplement [16].

V.1.2 Convention sur la diversité biologique

Cette convention a été signée par plus de 160 pays en juin 1992 lors de la Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement (Sommet de la Terre de Rio). Ses objectifs principaux sont la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable des composantes de la diversité biologique et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'utilisation des ressources génétiques [76].

Cela implique de la part des pays signataires la préservation des écosystèmes, des habitats naturels et des populations sauvages de faune et de flore. Ainsi, les pays doivent faire l'effort d'identifier des zones à protéger, de protéger les écosystèmes et l'habitat naturel des populations viables, de restaurer les écosystèmes et les populations menacés, de promouvoir la recherche, la protection et la diffusion d'information sur la diversité biologique, d'inclure des mesures de protection de la diversité génétique dans les politiques de développement [16].

Le glouton n'est pas mentionné spécifiquement dans cette Convention, mais les populations viables présentant une faible densité et la fragmentation de son habitat étant une menace pour la viabilité de l'espèce, il est directement concerné par les objectifs de cette Convention [16]. Le Canada, la Suède, la Finlande, la Norvège, la Russie, la Mongolie l'ont signée, ce qui n'est pas le cas des États-Unis alors que la majorité des populations de gloutons est située sur son territoire.

V.1.3 Directive Habitats 92/43/CEE du Conseil de l'Europe

La Directive Habitats a émané du Conseil de l'Europe en mai 1992, et concerne la conservation des habitats naturels et de la faune et la flore sauvages. Son objectif est de contribuer au maintien de la biodiversité dans les États membres de l'Union Européenne. Elle met notamment en place le réseau *Natura 2000*, réseau écologique le plus grand du monde constitué de zones spécifiques de conservation [77]

Les États membres de L'Union Européenne (comme le sont la Suède, la Norvège et la Finlande) doivent encourager la gestion des éléments du paysage qu'ils considèrent essentiels à la migration, à la distribution et à l'échange génétique des espèces sauvages ; instaurer des systèmes de protection particulièrement stricts pour certaines espèces animales et végétales menacées (annexe IV de la directive) et d'étudier l'opportunité de réintroduire ces espèces sur leur territoire; interdire l'utilisation de moyens non sélectifs de prélèvement, de capture et de mise à mort pour certaines espèces végétales et animales (annexe V de la Directive Habitats) [77].

Le glouton est listé à l'annexe II (espèce animale d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation), en tant qu' espèce prioritaire [78].

V.1.4 Convention concernant la protection du patrimoine mondial culturel et naturel de l'UNESCO

La Conférence générale de l'Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture a adopté une convention concernant la protection du patrimoine culturel et naturel en novembre 1972. Le but de cette convention est de recenser les biens culturels et/ou naturels d'importance à l'échelle de l'humanité et d'y engager des mesures de conservation et de restauration [79].

Les États-Unis, La Norvège, la Suède, la Finlande, la Fédération de Russie ont ratifié la Convention (respectivement en 1973, 1977, 1985 et 1987), le Canada et la Mongolie ont accepté le texte de la convention (respectivement en 1976 et 1990) [80].

Le glouton est résidant de certains lieux listés parmi les biens du patrimoine mondial naturel de l'UNESCO, comme le Parc des Montagnes Rocheuses canadiennes, le Parc international de la paix Waterton-Glacier au Canada ; le Parc National du Yellowstone, le Parc National de Yosemite aux États-Unis, les Forêts

vierges de Komi, le lac Baïkal et le plateau de Putorana dans la Fédération de Russie [80].

V.2 Plans de conservation et de gestion

V.2.1 Amérique du Nord

En 2007, Ruggiero essaye de résumer les nouvelles informations écologiques sur les gloutons obtenues en Amérique du Nord provenant des conclusions de la recherche actuelle et en déduit les implications sur la gestion du glouton qui se basait autrefois sur des informations empiriques et des spéculations [81].

Ainsi, depuis plus de deux siècles, la distribution géographique du glouton a considérablement diminué. Certaines populations sont petites et isolées. La couverture neigeuse persistante durant la nidification au printemps est vitale pour la reproduction. La faible densité des populations, la fragmentation de l'habitat au sud de sa zone de distribution, la haute sensibilité à une mortalité des adultes implique que la capture du glouton dans les forêts boréales du sud aurait un effet négatif sur les métapopulations. D'autre part, le prélèvement de ressources (notamment l'exploitation forestière en altitude) et les loisirs hivernaux dans l'arrière-pays (ski hors-piste, motoneiges et leurs routes d'accès) sont des perturbations humaines qu'il faut limiter et étudier [81].

V.2.2 Europe

Une partie des conclusions nord-américaines sont également présentes en Fenno-Scandinavie : les populations de petite taille, la diminution de la taille de l'habitat disponible, sa fragmentation et son isolement, l'augmentation de l'accès humain à l'habitat des gloutons sont des problèmes majeurs [16]. Malgré un taux de renouvellement positif (mais faible), d'autres menaces sont présentes, en effet, contrairement à l'Amérique du Nord, il n'y pas de zone sauvage assez grande permettre au glouton de coexister avec les activités humaines, et notamment

l'élevage des herbivores. Cela pose deux problèmes : les herbivores broutent de façon intensive les prairies nécessaires aux herbivores sauvages qui appartiennent au régime alimentaire du glouton et les éleveurs sollicitent des permis pour tuer le glouton, menace pour certains troupeaux (notamment de rennes semi-domestiques). On assiste ainsi à une augmentation de la mortalité des adultes par la chasse (légale ou non) et le piégeage des gloutons, ce qui est renforcé par l'attitude négative d'une partie du public scandinave, alimentée par le folklore nordique qui considère le glouton comme un « démon du nord » [16].

V.2.3 Exemple du plan d'action de conservation du glouton en Europe

Les grandes lignes de ce plan sont présentées ci-après mais il est important de noter que ce rapport a bientôt 12 ans, et que depuis cette date les recherches ont permis de mettre à jour de nouvelles données écologiques, non prises en compte lors de la rédaction de ce plan.

Le plan d'action présenté est celui mis en place par le Conseil de l'Europe en relation avec sa ratification de la Convention de Berne. Les pays concernés sont ceux qui forment la Fenno-Scandinavie (Norvège, Suède, Finlande). Ce plan décrit les différentes actions à prendre au niveau européen et national afin de remplir l'objectif principal qui est de maintenir des populations viables coexistant avec les humains. Il fait partie d'une série de plans d'action prévue pour les cinq espèces regroupées au sein de la LCIE (*Large Carnivore Initiative for Europe*, [82]) qui réunit des experts bénévoles agissant pour aider la conservation des grands carnivores en Europe, considérés depuis 2010 comme un groupe officiel de spécialiste à la Commission de Survie des Espèces (*Species Survival Commission*) de l'Union Mondiale pour la Conservation (*World Conservation Union* UICN, [82]). Ce plan constitue une base de décisions pour les différentes unités de gestion (au niveau national, trans-national etc...). Comme certaines populations sont situées à cheval sur plusieurs frontières, les actions doivent être prises à l'échelle des populations, grâce à une coopération entre les États frontaliers concernés [16].

Les actions peuvent être réparties selon les thèmes suivants [16] :

- Protection de l'espèce : détermination du statut selon les critères UICN, création de groupes et plans de gestion du glouton au niveau national, renforcement des lois et sanctions concernant la capture et le braconnage du glouton.
- Rétablissement des populations menacées : maintien de la survie des petites populations avec des mesures de protection strictes et en assurant la possibilité de contact avec d'autres populations.
- Protection de l'habitat : classification des zones de résidence du glouton en fonction de leur importance, identification et maintien des zones de liaison entre les populations fragmentées, évaluation de l'impact des infrastructures sur ces différentes zones, contrôle voire interdiction des activités humaines en fonction des zones.
- Conflits avec les humains : augmentation des programmes de compensation à la prédation des troupeaux en fonction des mesures de protection adoptées par les éleveurs, autorisation de chasse dans certaines zones où elle constitue un outil de gestion des populations de gloutons viables.
- Implication du public : amélioration de l'implication du public par la création de comités consultatifs publics participant aux décisions de gestion.
- Éducation et information : lancement de campagnes d'information.
- Recherche : surveillance des actions de recherche et concentration des études sur la dynamique des populations, la dispersion, les relations entre le glouton et ses proies, l'utilisation de l'habitat, le comportement du glouton en fonction des activités humaines potentiellement perturbatrices, l'opinion publique envers le glouton.

VI. Le glouton en captivité

A l'heure actuelle, un peu plus d'une centaine de gloutons est maintenue en captivité dans le monde [83]. L'*International Species Information System* (ISIS), littéralement le Système International d'Information sur les Espèces, est un système d'inventaire informatique créé aux États-Unis (au Zoo du Minnesota) en 1973 pour recueillir des informations sur les animaux sauvages maintenus en captivité [83].

Selon l'ISIS, il y aurait actuellement un peu plus d'une centaine de gloutons maintenus en captivité, en Amérique du Nord (principalement aux USA, mais également au Québec et dans le Manitoba, au Canada), en Europe (Norvège, République Tchèque, Allemagne, Ukraine, Finlande, Angleterre, France, Écosse, Pays-Bas, Pologne, Autriche, Hongrie, Lettonie), en Russie et à Singapour.

Chaque institution (réserve, zoo, ...) n'héberge en général qu'un ou deux individus, exception faite du parc zoologique de Moscou (12 individus) et du parc zoologique de Novosibirsk (6 individus) en Russie, ainsi que du Zoo d'Ahtari (6 individus) situé en Finlande. En France, on peut observer des gloutons à la réserve zoologique de Calviac (Dordogne), où sont maintenus en captivité 2 mâles et 1 femelle [83, 84].

D'après la base de données ISIS, seules 8 naissances ont été rapportées dans les douze derniers mois (consultation au mois de décembre 2011), dont 3 au sein de la *Stockholm Skansen Foundation* [85].

3^{ème} partie : Le glouton et l'Homme

I. Chasse et piégeage

I.1 Causes de chasse et de piégeage

Le glouton n'est ni chassé ni piégé pour sa viande, qui a une odeur très forte comme celles des autres mustélidés. Le glouton a d'abord été capturé pour sa fourrure, et donc principalement piégé afin de conserver l'intégralité de la peau de l'animal. Aujourd'hui il est toujours en majorité piégé pour l'obtention de sa fourrure, mais la chasse (avec l'utilisation d'une arme à feu) du glouton est possible, autorisée et régulée en Amérique du Nord, autorisée exceptionnellement en Fennoscandinavie dans le cadre de la protection des troupeaux de rennes domestiques (voir paragraphe I.3). D'autre part, il est très difficile de les traquer, car ce sont des animaux très discrets, rapides et peureux, il est donc nécessaire de s'armer de patience avant de pouvoir chasser un glouton avec une arme à feu, c'est pourquoi le piégeage du glouton est beaucoup plus développé.

I.2 Réglementation

La capture du glouton, est, selon les pays et les politiques de conservation ; autorisée avec des limitations, interdite sauf exception ou autorisée et non régulée. Le tableau ci-dessous résume les différentes possibilités de capture à travers ces zones de répartitions [41].

Tabl. 7 Réglementation de la chasse et du du piégeage du glouton

Pays	Chasse et piégeage	Autorisation	Zones autorisées	Quotas	Saison
États-Unis	Autorisés et régulés	Permis	Montana et Alaska [17]	Montana saison 2011-2012 : 5 [86]	Début décembre à mi-février dans le Montana [86] De novembre à mars en Alaska [87]
Canada	Autorisés et régulés	Permis			
Fenno-Scandinavie	Interdits sauf exception	Autorisation exceptionnelle des autorités en cas de dommages important aux troupeaux			
Russie	Autorisés, non régulés				
Mongolie	Autorisés, non régulés				
Chine	Pas de données				

I.3 Cas particulier des éleveurs samis

Les éleveurs samis, autochtones d'origine nomade (certains Samis continuent de vivre sous la tente l'été et dans des huttes en tourbe l'hiver), vivent au nord de la Fenno-Scandinavie. Le pays sami s'étend depuis la zone arctique de la Scandinavie

jusque sur la péninsule de Kola en Russie. A l'heure actuelle, environ 10% des Samis, soit 7000 personnes, vivent de l'élevage de rennes, au moins en partie. Les rennes ; que l'on peut qualifier de semi-domestiques car l'élevage y reste très peu interventionniste et se déroule au rythme naturel de ces derniers ; parcourent les territoires des gloutons et subissent de nombreuses attaques de la part de ceux-ci [88].

Le braconnage du glouton s'est donc fortement développé au sein des communautés samis, car les pertes occasionnées par cette prédation étaient importantes, et le glouton était protégé (depuis 1969) malgré le fait que des autorisations exceptionnelles d'abattage pouvaient être demandés aux autorités, dans certains cas (32 abattages légaux depuis 1969) [88]. L'État suédois reversait aux Samis des compensations financières afin de soutenir les valeurs traditionnels d'élevage et les petits revenus de ce peuple, lorsqu'un glouton attaquait leurs rennes [41]. Jusqu'en 1995 (où le nombre de rennes tués par des gloutons en Suède peut s'approcher à 3600 têtes, soit la moitié de toutes les attaques de rennes par prédation), les compensations étaient versées individuellement à chaque attaque, sous réserve d'avoir la preuve de cette attaque et de fournir le cadavre, ce qui n'était pas forcément évident vu le mode d'élevage (itinérant sur de vastes territoires) des Samis. Le braconnage n'avait pas été enrayé, car les bénéfices apportés par ce dernier étaient beaucoup plus importants que les risques encourus lors du braconnage [41]. Depuis 1999, un nouveau système de compensation a été mis en place, et est basé sur une estimation des pertes occasionnées par les prédateurs, directes et indirectes (lors d'une attaque de glouton, le troupeau se retrouve dispersé ce qui peut entraîner des pertes supplémentaires pour les éleveurs) [41]. Le montant annuel total des compensations pour les dommages de prédateurs peut être évalué à 33 millions de couronnes suédoises. Ce nouveau système présente encore des lacunes, car les compensations sont attribués au Gouvernement sami qui est libre de les distribuer aux éleveurs ou de les utiliser autrement pour la communauté, les éleveurs restent donc dépendants du braconnage pour s'assurer des revenus corrects [41]. De nouveaux systèmes privilégiant le nombre de gloutons vivants sur les territoires samis (et donc la conservation des gloutons par les populations samis) et entraînant des compensations financières en ce sens sont à l'étude.

Des systèmes de compensation financière existent également en Finlande, en Norvège, mais pas en Russie où la récolte du glouton n'est pas réglementée [17].

II. Le commerce de la fourrure du glouton

II.1 Caractéristiques de la fourrure du glouton

La fourrure du glouton est constituée d'un sous-poil dense, qui apporte l'isolation et les qualités hydrophobes au pelage, et un poil de garde qui a une fonction de protection notamment contre l'abrasion [91]. En particulier, le sous-poil du glouton a des qualités hydrophobes très marquées, ce qui rend sa fourrure remarquable et de grande valeur. En effet, la fourrure du glouton ne se couvre pas de glace en cas d'intempéries et la gelée blanche qui s'y déposerait peut facilement être éliminée par brossage [89, 90]. Ainsi, elle est principalement utilisée pour doubler des parkas (d'autant plus que son poil s'emmêle très peu en comparaison des autres types de fourrures), ou comme collerette autour de la capuche, ainsi que pour la fabrication de mitaines et de mocassins. Toutefois, quelques gloutons sont utilisés pour la fabrication de tapis et comme objets de décoration une fois empaillés. Les motifs de couleurs particuliers sont très recherchés pour la confection de tapis et de plaids. La fourrure du glouton est peu utilisée pour la confection de manteaux car les poils sont en général trop longs et le cuir trop lourd. Toutefois, pour les autres usages, un gage de qualité de fourrure est un sous poil épais et des poils de couverture longs. La fourrure de glouton est relativement rare, et possède d'excellentes qualités hydrophobes, ce qui en fait un produit plutôt cher [89].

II.2 Commerce et réglementation

Les statistiques du Gouvernement canadien provenant des recensements obligatoires de la vente de fourrures fait état, pour la saison de trappe 2009 (de juillet 2009 à juin 2010) de 577 fourrures vendues après prélèvement au Canada, dont 1 en Ontario, 39 au Manitoba, 11 en Saskatchewan, 51 en Alberta, 168 en Colombie-Britannique, 137 au Yukon, 103 dans les Territoires du Nord-Ouest et 30 au Nunavut,

pour un total de 129 018 dollars [92]. Pour la même saison, le total des ventes de fourrures d'animaux sauvages piégés au Canada atteint environ 15 millions de dollars canadiens [92].

Les gouvernements provinciaux et territoriaux régulent le piégeage du glouton en imposant des saisons de trappe, des restrictions de zones, des restrictions sur les pièges utilisés et leurs conditions d'utilisation. Les trappeurs sont soumis à des formations obligatoires, doivent acquitter des permis de trappe, visiter leurs lignes tous les jours, identifier leurs pièges et déclarer leurs prises [91].

III. Le glouton et la culture

III.1 Mythologie

Les mythes amérindiens servent de base à des coutumes sociales et culturelles mettant en relation les tribus et le monde du surnaturel, du sacré, et leur permettant d'interpréter la place de chacun. Les animaux ont une place majeure dans la littérature amérindienne [93]. Chaque tribu ayant ses propres mythes, il est difficile de donner de façon exhaustive la place qu'occupe le glouton dans chacun d'entre eux. Pour certaines tribus, le glouton peut être signe de chance alors que pour de nombreuses autres, il s'agit plutôt d'un personnage humoristique, un bout-en-train, prétentieux, gourmand et maladroit [94]. Le glouton fait également partie des animaux moins nobles qui perturbent le monde mis en place par les animaux plus nobles, tels que les aigles et les oiseaux. Il prend ainsi souvent le rôle du « joueur de tour » qui introduit des bouleversements et des changements dans le monde en perpétuelle transformation. Ainsi, pour les Montagnais-Innu de La Romaine, le glouton est un personnage maléfique qui détruit les lignes de trappe et sème le désordre dans la tribu. De façon général, le glouton est en majorité perçu comme un personnage à caractère péjoratif [93].

III.2 Littérature

III.2.1 Le glouton dans les récits

Le glouton a été utilisé dans plusieurs récits narrant des aventures dans les forêts boréales ou les paysages nordiques, et est quelques fois l'objet principal du récit. Malheureusement, encore une fois, ses défauts sont plus souvent mis en exergue que ses qualités ...

Le Carcajou de Bernard Clavel

Bernard Clavel est un écrivain français né en 1923 dans le Jura, en Franche-Comté. Il n'a pas poursuivi d'études, a exercé plusieurs métiers, a beaucoup voyagé et a écrit de nombreux romans pour enfants et adultes, dont quelques-uns ont pour décor le Grand Nord, suite à l'inspiration que ses années passées au Québec et dans le Jura lui ont apporté. Pacifiste convaincu, il s'est toujours opposé à toute forme de violence, notamment contre la nature. Il est décédé en 2010 en Suisse [2].

Dans *Le Carcajou*, paru originalement aux Editions Robert-Laffont en 1995, roman destiné aux adultes et aux adolescents, actuellement parmi les classiques contemporains, Bernard Clavel narre la partie de trappe de deux couples d'amérindiens vieillissants, dans le décor froid et grandiose du Grand Nord Canadien. Le glouton est alors décrit comme un animal qui va réduire à néant leur quête de nourriture et de vie simple dans ce monde exigeant, en pillant leurs lignes de trappes et en détruisant ou en souillant ce que les hommes rapportent de trappe ou de la pêche. L'auteur décrit également la perte des valeurs simples et des relations avec la nature que les amérindiens entretenaient de façon ancestrale en raison de la préférence des jeunes pour la vie moderne. Le glouton symbolise alors l'arrivée des hommes blancs « civilisés » qui apportent aux tribus le confort moderne mais les privent également de la nature simple dans laquelle ils évoluaient de façon équilibrée jusqu'à présent. En effet, les hommes blancs exploitant la forêt et étendant leur territoire d'habitation, le territoire du glouton est réduit et ce dernier se retrouve

mêlé au territoire de trappe des indiens, la cohabitation de l'animal vorace et des tribus est rendue difficile voire impossible [2].

Dans cet exemple, le glouton est encore perçu péjorativement, et sa voracité et son caractère voleur mis en relief... Ce roman est toutefois très proche des problématiques actuelles concernant la conservation du glouton puisque c'est la diminution de l'habitat de celui-ci en raison des nouvelles activités humaines qui pose des problèmes de cohabitation ; Bernard Clavel avait donc été visionnaire sur la situation de cohabitation entre l'Homme et le glouton qu'on retrouve par exemple aujourd'hui en Scandinavie, avant que la télémétrie et les équipes scientifiques ne prouvent statistiquement ce phénomène [2].

III.2.2 Le glouton dans la littérature pour enfant

Les deux exemples ci-après présentent l'utilisation du glouton comme personnage de littérature enfantine, et ne sont pas exhaustifs. En effet le glouton est souvent utilisé comme personnage de la littérature enfantine lors de récits se basant sur des mythes amérindiens ou mettant en scène les animaux sauvages des forêts d'Amérique du Nord.

De façon générale, le glouton a là encore le plus souvent un rôle négatif, et est catalogué dans les créatures féroces qu'il faut éviter ou dont il faut se débarrasser.

III.2.2.1 Nitou l'Indien

Nitou l'Indien est le personnage principal d'une série de roman destinés aux débutants en lecture, écrite par Marc Cantin, à partir de 6 ans, publiée aux éditions Flammarion-Père Castor. Elle est constituée à ce jour de 13 tomes mettant en scène Nitou, un amérindien, au cours de ses aventures avec ses amis dans la nature.

Le douzième tome, *La malédiction du carcajou* (2011, ISBN 2081247380) est centré sur le glouton, décrit ici comme un terrible animal rôdant autour du camp, que Nitou devra chasser avec l'aide de ses amis.

III.2.2.2 Yakari

Yakari est le personnage principal d'une série d'albums de bandes dessinées écrites par Job et illustrée par Derib, publiée aux Editions Le Lombard dès 1973. A ce jour 36 albums sont parus. Ils narrent les aventures de Yakari, un sioux qui parle et comprend la langue des animaux. Aux côtés de ses amis Arc-en-ciel et Graine-de-Bison, de son totem Grand Aigle, de son mustang Petit Tonnerre, il vit des aventures avec les animaux de la forêt dont il résout les conflits pacifiquement.

Le glouton apparaît plusieurs fois au cours des aventures de Yakari et fait l'objet d'un tome entier : le vingt-sixième tome, *La vengeance du carcajou* (2000, ISBN 2-8036-1508-8) où il s'entête à vouloir planer dans les airs malgré son poids bien trop élevé [95].

Yakari a été adapté à deux reprises à la télévision par une série de dessins animés en 1983 et en 2005.

III.2.3 Le personnage de Wolverine

Wolverine est un personnage de fiction imaginé par Len Wein et Herbe Trimps Sénior, un super héros de bandes dessinées de la compagnie Marvel. Il apparaît pour la première fois en 1974 comme personnage secondaire dans la bande dessinée *The incredible Hulk*.

Wolverine appartient à un groupe de mutants, les X-men, son squelette est recouvert d'un métal indestructible (l'adamantium) et possède des griffes rétractables, qui sont situées sur les faces dorsales de ses mains. Ancien agent secret du Gouvernement canadien, Wolverine est misanthrope, solitaire et a un caractère revêche. Les auteurs l'auraient nommé ainsi car ils trouvaient chez lui les

qualités et défauts alors décrits chez le glouton : animal solitaire, agile et féroce, d'une force supérieure à la moyenne, courageux ...En dehors de sa force et de ses aptitudes au combat, Wolverine possède un don d'auto-régénération, ce qui lui permet de cicatriser de ses blessures avec une rapidité incroyable [96].

Différentes adaptations cinématographiques de l'histoire et des aventures de Wolverine ont été portées à l'écran dans la saga des X-men, avec dans le rôle du mutant l'acteur Hugh Jackman, dès 2000. Un épisode de la saga s'est concentré sur Wolverine (*X-men origins : Wolverine*, 2009) et la suite de celui-ci est actuellement en production.

III.3 Le glouton comme mascotte

De nombreuses équipes sportives utilisent l'image féroce et combattive du glouton, la plus connue étant celle de l'Université du Michigan. On appelle d'ailleurs l'Etat du Michigan « *The Wolverine State* », cela malgré qu'il n'y a à l'heure actuelle pas de glouton résident dans cet état. Cette dénomination aurait été attribuée au Michigan par les habitants de l'Ohio qui les trouvaient vicieux et féroces... [97].

Conclusion

Bien qu'il ne se veuille en aucun cas exhaustif, ce travail avait pour objectif de réunir les connaissances actuelles autour du glouton, afin de mettre en évidence les enjeux actuels de la conservation de cette espèce. Ainsi, bien que certaines populations d'Amérique du Nord soient viables et puissent supporter des captures, il est important de mettre en œuvre des plans de surveillance et de gestion de l'espèce partout où elle est présente afin de prévenir le déclin de certaines populations. Des efforts de recherche doivent encore être menés pour préciser l'écologie et la biologie du glouton, notamment en ce qui concerne la disponibilité de son habitat et l'impact des activités humaines sur ce dernier.

Le glouton, comme d'autres mustélidés, souffre de l'image très péjorative qui est renvoyée par la culture populaire, au contraire de l'élégance qui peut être avancée pour d'autres grands carnivores tels que le lynx. La communication publique à ce sujet est donc également un point à développer afin de conserver notre biodiversité. En effet, les grands carnivores sont les maillons supérieurs de la chaîne alimentaire de certaines zones géographiques et sont nécessaire à l'équilibre biologique de nombreuses niches écologiques.

AGRÈMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, **Jacques DUCOS de LAHITTE**, Enseignant-chercheur, de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **Hélène THIBERT** intitulée « *Contribution à l'étude du glouton (Gulo gulo, Linné 1758).* » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 7 Mai 2012
Professeur **Jacques DUCOS de LAHITTE**
Enseignant chercheur
de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
Le Directeur de l'École Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur **Alain MILON**



Vu :
Le Président du jury :
Professeur **Gérard CAMPISTRON**



Professeur **G. CAMPISTRON**
SERVICE PHYSIOLOGIE NÉMATROLOGIE
FACULTÉ DE MÉDECINE
35, Chemin de Maréchaliers
31062 TOULOUSE CEDEX 4
Tél. : 05.62.25.68.20
Fax : 05.62.25.98.13

Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur **Gilles FOURTANIER**



Conformément à l'Arrêté du 20 avril 2007, article 6, la soutenance de la thèse ne peut être autorisée qu'après validation de l'année d'approfondissement.

Références bibliographiques

[1] *The Ernest Thompson Institute*. Disponible sur <http://www.etsetoninstitute.org> (consulté le 24/03/2012).

[2] CLAVEL B (1995). *Le Carcajou*. Editions Larousse 2011. 137 pages. ISBN 978-2-03-585910-5.

[3] LINNE C.V (1758). *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10ème édition.

[4] *Integreted Taxonomic Information system*. *Gulo gulo*. Disponible sur http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=180551 (consulté le 01/08/2011).

[5] LECOINTRE G et LE GUYADER H (2001). Classification phylogénétique du vivant. 3ème édition BELIN. Pages 453 à 456.

[6] GAFFIOT F (1934). *Dictionnaire latin-français* [en ligne]. Disponible sur <http://www.lexilogos.com/latin/gaffiot.php> (consulté le 01/07/2011).

[7] PASITSCHNIAK ARTSA M et LARIVIERE S (1995). *Gulo gulo*. *Mammalian species*, 499, 1-10.

[8] VERON G (2002). *Organisation et classification du monde animal*. 3ème édition DUNOD.

[9] ROWE T et GAUTHIER J (1992). Ancestry, Paleontology, and Definition of the Name Mammalia. *Systematic Biology*, 41:3 page 372 à 378.

- [10] THIES M.L (date inconnue). *Mammalian species*. Disponible sur http://www.shsu.edu/~bio_mlt/mammals.html (consulté le 01/08/2011).
- [11] GRASSE P.P (1984). *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Mammifères Les ordres: anatomie éthologie, systématique Tome XVII*. Editions Masson. 2300 pages.
- [12] WAGGONER B, COLLINS A.G et SMITH D (1994). University of California Museum of Paleontology, portail éducatif. *Carnivora : Systematics*. Disponible sur <http://www.ucmp.berkeley.edu/mammal/carnivora/carnivorasy.html> (consulté le 01/07/2011)
- [13] BININDA-EDMONDS O.R.P, GITTLEMAN J.L et PURVIS A (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant *Carnivora (Mammalia)*. *Biological Reviews*, 74, page 143 à 175.
- [14] NOWAK R.M (1999). *Walker's Mammals of the World, volume 1*. 6ème Edition The Johns Hopkins University Press. 2015 pages.
- [15] BARRAQUAND C (2010). Atlas radiographique et ostéologique de la martre (*Martes martes*) et de la fouine (*Martes foina*). Thèse de doctorat vétérinaire, Toulouse 3, 161 pages.
- [16] ARILD L, LINDEN M. et KOJOLA I. (2000). *Action Plan for the conservation of Wolverines (Gulo gulo) in Europe*. Council of Europe Publishing.
- [17] The Wolverine Foundation. Ressources documentaires. Disponible sur <http://wolverinefoundation.org/resources/> (Consulté entre avril 2011 et mars 2012).
- [18] LOFROTH E.C, KREBS J.A, HARROWER W.L et LEWIS D. (2007). Food habits of wolverine *Gulo gulo* in montane ecosystems of British Columbia, Canada. *Wildlife biology*, 13:2, pages 31 à 37.

- [19] COPELAND J. (1996). Biology of the wolverine in central Idaho. Master thesis. University of Idaho, 138 pages.
- [20] WRIGHT P.L et RAUSCH R.A. (1955). Reproduction in the Wolverine, *Gulo gulo*. *Journal of Mammalogy*, 36, pages 346 à 355.
- [21] RAUSCH R.A et PEARSON A.M (1972). Notes on the Wolverine in Alaska and the Yukon Territory. *The Journal of Wildlife Management*, 36:2, pages 249 à 268.
- [22] BANCI V. et HARESTAD. A (1988). Reproduction and natality of wolverine (*Gulo gulo*) in Yukon. *Annales Zoologici Fennici*, 25, pages 265 à 270.
- [23] BARONE R. (1990). *Anatomie comparée des mammifères domestiques*, Tome 4 splanchnologie. Editions Vigot. 951 pages.
- [24] GRASSE P.P (1984). *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Mamelles, appareil génital, gamétogénèse, fécondation, gestation, tome XVI*. Editions Masson, 1027 pages.
- [25] CABRIT F. (1984). Mustélinés et viverrinés de France. Thèse de doctorat vétérinaire, Toulouse 3, 115 pages.
- [26] ERICSSON G., KINDBERG J. et BOSTEDT G. (2007). Willingness to pay (WTF) for wolverine *Gulo gulo* conservation. *Wildlife Biology*, 13:2, pages 2 à 12.
- [27] GAYRARD V. (2007). Physiologie de la reproduction des mammifères. Polycopié d'enseignement à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, pages 154 à 155.
- [28] LOPEZ F.L, DESMARAIS J.A et MURPHY B.D (2004). Embryonic diapause and its regulation. *Reproduction*, 128, pages 669 à 678.

- [29] DANIEL J.C.Jr (1970). Embryos of Mammals. *Bioscience*, 20 :7, pages 411 à 415.
- [30] MEAD R.A, RECTOR M., STRAYPAN G., NEIRINCKX S., JONES M. et DONCARLOS M.N (1991). Reproductive biology of captive wolverines. *Journal of Mammalogy*, 72:4, pages 807 à 814.
- [31] SLOUGH B.G (2003). Evaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le carcajou (*Gulo gulo*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa, 51 pages.
- [32] RUGGIERO L.F., AUBRY K.B, BUSKIRK S.W., LYON L.J et ZIELINSKI W.G. (1994). The Scientific Basis for Conserving Forest Carnivores: American Marten, Fisher, Lynx and Wolverine in the Western United States. *USDA Forest Service General Technical Report RM-254*. 184 pages.
- [33] LANDRA A et TOMMERAS BA (1997). A test of aversive agents of wolverine. *The Journal of Wildlife Management*, 61:2, pages 510 à 516.
- [34] COPELAND et WHITEMAN (2003), Wolverine. *Wild mammals of North America*, pages 672 à 682.
- [35] GOLDEN H.N, CHRIST A.M et SALOMON E.K (2007). Spatiotemporal analysis of wolverine *Gulo gulo* harvest in Alaska. *Wildlife biology*, 13:2, pages 68 à 75.
- [36] MAGOUN A.J et COPELAND J.P (1998). Characteristics of wolverine reproductive den sites. *The Journal of Wildlife Management*, 62:4, pages 1313 à 1320.
- [37] COPELAND J.P, PEEK J.M, GROVES C.R, MELQUIST W.E, MCKEYLVEY K.S, MCDANIEL G.W, LONG C.D et HARRIS C.E (2007). Seasonal habitat associations of the wolverine in central Idaho. *The Journal of Wildlife Management*, 71:7, pages 2201 à 2212.
- [38] KREBS J.A et LEWIS D. (1999). L. M. Darling, editor. 2000. Proceedings of a Conference on the Biology and Management of Species and Habitats at Risk, Kamloops, British Columbia, 15 - 19 Février 1999. Volume Two. British Columbia Ministry of Environment, Lands and Parks, Victoria, B.C. and University College of the Cariboo, Kamloops, British Columbia, 520 pages.

- [39] BANCI V. et HARESTAD A.S. (1990). Home range and habitat use of wolverines *Gulo gulo* in Yukon, Canada. *Holarctic Ecology*, 13:3, pages 195 à 200.
- [40] WHITMAN J.S, BALLARD W.B et GARDNER C.L. (1986). Home range and habitat use by wolverines in Southcentral Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 50:3, pages 460 à 463.
- [41] The IUCN red list of threatened species. Disponible sur <http://www.iucnredlist.org> (consulté le 11/11/2011).
- [42] Committee of the status of endangered wildlife in Canada. Disponible sur <http://www.cosewic.gc.ca> (consulté le 23/12/2011).
- [43] DALERUM F., SHULTS B. et KUNKEL K. (2008). Estimating sustainable harvest in wolverine populations using logistic regression. *The Journal of Wildlife Management*, 72:5, pages 1125 à 1132.
- [44] PULLIAINEN E. (1968). Breeding biology of the wolverine (*Gulo gulo*) in Finland. *Annales Zoolologici Fennici*, 5, pages 338 à 344.
- [45] PERSSON J., WILLEBRAND T., LANDA A., ANDERSEN R. et SEGERSTROM P. (2003). The role of intraspecific predation in the survival of juvenile wolverines *Gulo gulo*. *Wildlife*, 9, pages 21 à 28.
- [46] COPELAND J.P, MCKELVEY K.S, AUBRY K.B, LANDA A, PERSSON J., INMAN R.M, KREBS J.C., LOFROTH E., GOLDEN H., SQUIRES J.R, MAGOUN.A, SCHWARTZ M.K, WILMOT J., COPELAND C.L, YATES R.E, KOJOLA I. et MAY R. (2010). The bioclimatic envelope of the wolverine (*Gulo gulo*): do climatic constraints limit its geographic distribution? *Canadian Journal of Zoology*, 88, pages 233 à 246.
- [47] SLOUGH B.G. (2007). Status of the wolverine *Gulo gulo* in Canada. *Wildlife biology*, 13:2, pages 76 à 82.
- [48] SCHWARTZ M.K., AUBRY K.B, MCKELVEY K.S., PILGRIM K.L., COPELAND J.P., SQUIRES J.R., INMAN R.M, WISELY K.L. et RUGGIERO L.F. (2007). Inferring geographic isolation of wolverines in California using historical DNA. *The Journal of Wildlife Management*, 71:7, pages 2170 à 2179.
- [49] LOFROTH E. et OTT P.K. (2007). Assessment of the sustainability of wolverine harvest in British Columbia, Canada. *The Journal of Wildlife Management*, 71:7, pages 2193 à 2200.

- [50] ZHANG M.H., LIU Q.X., PIAO R.Z et GIANG G.H. (2007). The wolverine *Gulo gulo* population and its distribution in the Great Kinghan Mountains, northeastern China. *Wildlife biology*, 13:2, pages 83 à 88.
- [51] US Forest Service. Disponible en ligne sur <http://www.fs.fed.us> (Consulté le 01/03/2012).
- [52] Alaska Department of Fish and Game, Wolverine profile. Disponible sur <http://www.adfg.alaska.gov/index.cfm?adfg=wolverine.main> (Consulté le 02/03/2012).
- [53] United States National Park Service. Disponible sur <http://www.nps.gov> (Consulté le 10/03/12).
- [54] Banff National Park of Canada, Wolverine: legendary enigma. Disponible sur <http://www.pc.gc.ca/pn-np/ab/banff/natcul/Animaux-Animals/mammifieres-mammals/carcajou-wolverine.aspx#research> (Consulté le 10/03/2010).
- [55] Swedish Environmental Protection Agency. Nature Conservation and Wildlife, The Large Predators. Disponible sur <http://www.naturvardsverket.se/en/In-English/Start/Nature-conservation-and-wildlife/The-large-predators> (Consulté le 11/03/2012).
- [56] Norwegian Directorate for Nature Management. Disponible sur <http://english.dirnat.no> (Consulté le 10/03/2012).
- [57] NORWEGIAN INSTITUTE FOR NATURE RESEARCH (2007). *Cooperation and expertise for a sustainable future*, 12 pages.
- [58] Finnish Game and Fisheries Research Institute. Disponible sur <http://www.rktl.fi/english> (Consulté le 12/03/2012).
- [59] MOSS N. (2011). *Wildlife Conservation Society Annual Report 2011*, 108 pages
- [60] Wildlife Conservation Society. Disponible sur <http://www.wcs.org>. (Consulté le 05/03/2012).
- [61] Northern Rockies Conservation Cooperative. Disponible sur <http://nrccooperative.org> (Consulté le 12/03/2012).
- [62] Wild Things Unlimited. Disponible sur <http://wildthingsultd.org> (Consulté le 06/03/2012).

- [63] ARNEMO J.N., EVANS A. et FAHLMAN A. (2011). *Biomedical Protocols for Free-ranging Brown Bears, Wolves, Wolverines and Lynx*, 14 pages.
- [64] USFS ROCKY MOUNTAIN RESEARCH STATION (2012). *Central Idaho wolverine - Winter Recreation Research Project*, United States Forest Service, 4 pages.
- [65] THE WOLVERINE FOUNDATION (1998). *Wolverine Ecology and Habitat Use in the Teton Range of Western Wyoming*, 1998 progress report.TWF.
- [66] THE WOLVERINE FOUNDATION (2000). *Wolverine Research Program*. Annual report. The Global Carnivore Program, Hornocker Wildlife Institute, Wildlife Conservation Society. 12 pages.
- [67] INMAN K.H., INMAN R.M., WIGGLESWORTH R.R., MCCUE A.J., BROCK B.L., RIECK J.D et HARROWER W (2003). *Greater Yellowstone Wolverine Study, Cumulative Progress Report*. Wildlife Conservation Society General Technical Report. 36pages.
- [68] The Swedish Wolverine Project. Disponible sur http://www.wolverineproject.se/The_swedish_wolverine_project/Welcome.html (Consulté le 10 mars 2012).
- [69] AUBRY K.B., ROHER J., RALEY C.M, LOFROTH E.C. et FITKIN S. (2011). *Wolverine Distribution and Ecology in the North Cascades Ecosystem 2011 Annual Report*, 44 pages.
- [70] LEWIS S.B., FLYNN R.W et BARTEN N.L (2007, 2008). *Wolverine Population Ecology in Berners Bay*. Alaska Department of Fish and Game, Division of Wildlife conservation, Douglas, Alaska.13 pages.
- [71] LEWIS S.B., FLYNN R.W et BARTEN N.L (2009). *Wolverine monitoring for the Juneau access improvement projects*. Alaska Department of Fish and Game. Division of Wildlife conservation. 22 pages.
- [72] THE WOLVERINE FOUNDATION (2010). *Wolverine Survey - Wallowa-Whitman National Forest, NE Oregon*. The Wolverine foundation. 6 pages.
- [73] INMAN R., PACKILA M., INMAN K., ABER B., SPENCE R. et MCCAULEY D. (2009). *Greater Yellowstone Wolverine Program, Progress Report*. Wildlife Conservation Society. 23 pages.

[74] CONSEIL DE L'EUROPE (1979). *Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (Convention de Berne)*. Disponible sur <http://conventions.coe.int/Treaty/Commun/QueVoulezVous.asp?NT=104&CM=8&DF=31/03/2012&CL=ENG> (Consulté le 10/03/2012).

[75] Conseil de l'Europe. *Convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe*. Disponible sur http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/bern/default_FR.asp (Consulté le 20/03/2012).

[76] ORGANISATION DES NATIONS UNIES (1992). *Convention sur la diversité biologique*. Disponible sur <http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-fr.pdf> (Consulté le 06/03/2012).

[77] CONSEIL DE L'EUROPE (1992). *Directive du Conseil 92/43/EEC concernant la conservation des habitats naturels et la faune et la flore sauvages*. Disponible sur <http://eur-lex.europa.eu/> (Consulté le 24/03/2012).

[78] CONSEIL DE L'EUROPE (1992). *Directive du Conseil 92/43/EEC concernant la conservation des habitats naturels et la faune et la flore sauvages. Annexe II, Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation*. Disponible sur <http://eur-lex.europa.eu/> (Consulté le 24/03/2012).

[79] Disponible sur <http://whc.unesco.org/fr/list/?search=&searchspecieslatin=Gulo+gulo> (Consulté le 24 /03/2012).

[80] UNESCO. Liste du patrimoine mondial. Disponible sur <http://whc.unesco.org/> (Consulté le 24/03/2012).

[81] RUGGIERO L.F., MCKELVEY K.S., AUBRY K.B., COPELAND J.P., PLETSCHER D.H et HORNOCKER M.G (2007). Wolverine Conservation and Management. *The Journal of Wildlife Management*, 71 :7, pages 2145 à 2146.

[82] Large Carnivore Initiative for Europe. Disponible sur <http://www.lcie.org> (Consulté le 24/03/2012).

[83] Liste des gloutons conservés en captivité dans les lieux répertoriés par ISIS. Disponible sur <https://app.isis.org/abstracts/Abs75307.asp> (Consulté le 24/03/2012).

[84] Réserve zoologique de Calviac. Disponible sur <http://www.reserve-calviac.org> (Consulté le 24/03/2012).

- [85] ASSOCIATION OF ZOOS AND AQUARIUMS Small Carnivore TAG (2010). *Mustelid (Mustelidae) Care Manual*. Editions Silver Spring, 136 pages.
- [86] Montana Fish, Wildlife and Parks. *Furbearer Trapping Guide*. Disponible sur <http://fwp.mt.gov/hunting/planahunt/huntingGuides/furbearer/default.html?harvestTabHeader> (Consulté le 31/03/2012).
- [87] The Alaska Department of Fish and Game (2011-2012). *2011-2012 Alaska Trapping Regulations*. Disponible sur <http://www.adfg.alaska.gov/static/regulations/wildliferegulations/pdfs/trapping.pdf> (Consulté le 31/03/2012).
- [88] *Le peuple Sami en Suède : Un peuple arctique aux racines ancestrales*. Disponible sur <http://www.sweden.se/fr/Accueil/Travailler-vivre/Faits/Le-peuple-Sami-en-Suede--Un-peuple-arctique-aux-racines-ancestrales> (Consulté le 24/03/2012).
- [89] *Wolverine*. Disponible sur <http://www.montanatrappers.org/furbearers/wolverine.htm> (Consulté le 27/03/2012).
- [90] QUICK H.F. (1952). Some characteristics of wolverine fur. *Journal of Mammalogy*, 33:4, pages 492 à 493.
- [91] NORTHEAST FURBEARER RESSOURCES TECHNICAL COMMITTEE (2001). *Trapping and furbearer management in North American Wildlife Conservation*, 41 pages.
- [92] STATISTIQUE CANADA (2010). *Statistiques de fourrure*. Disponible sur <http://www.statcan.gc.ca/> (Consulté le 25/03/2012).
- [93] DIONNE H., BEAUCAGE P. (1991). *L'œil Américain, regards sur l'animal. Les animaux dans les mythes*. Editions Marie-José des Rivières, Musée de la Civilisation. Pages 31 à 52.
- [94] SAVARD R. (1971). *Carcajou et le sens du monde*. Edition en ligne disponible sur http://classiques.uqac.ca/contemporains/savard_remi/carcajou/carcajou_intro.html#Anchor-35882 (Consulté le 25/03/2012).
- [95] A propos des bandes dessinées *Yakari*. Disponible sur <http://www.bandgee.com/yakari/BD-bande-dessinee> (Consulté le 24/03/2012).
- [96] Marvel : The official site. Disponible sur <http://marvel.com/universe/Wolverine> (Consulté le 24/03/2012).

[97] Absolute Michigan. *Why are we called The Wolverine State*. Disponible sur <http://www.absolutemichigan.com/dig/michigan/why-we-are-called-the-wolverine-state> (Consulté le 24/03/2012).

Toulouse, 2012

NOM : THIBERT

PRENOM : HELENE

TITRE : Contribution à l'étude du glouton (*Gulo gulo*, Linné 1758)

RESUME : Le glouton est un animal méconnu du grand public, qui supporte une réputation de férocité, d'agressivité et de voracité plus importante que n'importe quel autre prédateur, malgré sa petite taille. Perçu comme le « démon du Nord », ce petit carnivore est le plus grand représentant de la famille des mustélidés. On le retrouve en Amérique du Nord et au Nord de l'Eurasie, au sein de climats rigoureux où il fait actuellement l'objet d'études et de plans de conservation. Ce travail propose de résumer les caractéristiques biologiques et écologiques du glouton, les projets de recherche en cours et les stratégies de conservation actuellement déployées ; et enfin d'explorer brièvement ses relations avec l'espèce humaine.

MOTS-CLES : glouton, carcajou, *Gulo gulo*, gibier à fourrure, biologie, écologie, conservation

TITLE : Contribution to the study of the wolverine (*Gulo gulo*, Linné 1758)

ABSTRACT : The wolverine is an animal not well known by the general public, who carry on a reputation of ferocity, voracity and aggressiveness more intense than any other predator, even he is small sized. Known as "The North Devil", this small carnivore is the bigger representative of the family of the mustelids. He can be found in North America and in the north of Eurasia, inside severe climates where he is the subject of several research programs and conservation plans. This work aims to resume biology and ecology of the wolverine, current research projects and conservation strategies currently displayed; and finally to explore briefly his relationships with humans.

KEY WORDS : glutton, wolverine, skunk bear, *Gulo gulo*, furbearer, biology, ecology, conservation