

Fréquentation des homesites en fonction du sexe, du statut reproducteur et du nombre d'auxiliaires dans les meutes de loups gris



Journal of Mammalogy, 93(4):1001–1005, 2012

Homesite attendance based on sex, breeding status, and number of helpers in gray wolf packs

JOEL S. RUPRECHT,* DAVID E. AUSBAND, MICHAEL S. MITCHELL, EDWARD O. GARTON, AND PETER ZAGER

Department of Fish and Wildlife Resources, University of Idaho, P.O. Box 441136, Moscow, ID 83844, USA (JSR, EOG)
Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, 205 Natural Sciences Building, Missoula, MT 59812, USA (DEA)

United States Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, 205 Natural Sciences Building, Missoula, MT 59812, USA (MSM)

Idaho Department of Fish and Game, 3316 16th Street, Lewiston, ID 83501, USA (PZ)

* Correspondent: joelruprecht@yahoo.com

Résumé

Nous avons étudié les taux de fréquentation des **homesites** par les loups gris (*Canis lupus*) en utilisant les localisations par système de positionnement global de 17 loups (équipés de GPS) provenant de 7 meutes de l'Idaho. Les loups non reproducteurs fréquentent davantage les homesites une fois les petits sevrés et nous supposons que ce comportement est bénéfique pour l'élevage ultérieur des petits. **Le statut reproducteur et le sexe du loup étaient les facteurs prédictifs les plus forts de la fréquentation du site avant le sevrage, mais le facteur prédictif dominant après le sevrage était le nombre d'assistants dans la meute.** Nous avons estimé que chaque aide supplémentaire dans une meute diminuait le taux de présence d'un individu de 7,5%. Étant donné que les aides peuvent soit assister soit fournir les petits, **nos résultats suggèrent que les petites meutes investissent dans la protection des petits au détriment de la présence d'adultes supplémentaires en quête de nourriture.**

INTRODUCTION

Les loups gris (*Canis lupus*) sont des reproducteurs coopératifs qui se déplacent sur de vastes territoires (Fuller et al. 2003) ; les mouvements de la meute sont cependant limités pendant la saison d'élevage des petits, car les adultes s'occupent des petits relativement immobiles et les protègent dans des **homesites** (c'est-à-dire des **tanières** pendant la période de pré-sevrage et des **sites de rendez-vous** après le sevrage). Le pourcentage de temps passé sur les homesites peut varier considérablement entre les membres de la meute (Potvin et al. 2004 ; Thurston 2002). Des études ont montré que les femelles reproductrices ont les taux de présence les plus élevés dans les tanières mais que la présence sur les sites de rendez-vous diminue nettement lorsque les petits sont sevrés et que la femelle retourne à la recherche de nourriture (Ballard et al. 1991 ; Harrington et Mech 1982). Le rôle des loups non reproducteurs en ce qui concerne la fréquentation des sites de rendez-vous est plus variable et mal compris (Ballard et al. 1991). Des études antérieures, bien que limitées par la petite taille des échantillons, ont suggéré que la fréquentation des sites par les loups non reproducteurs augmente une fois que les petits sont sevrés (Ballard et al. 1991 ; Harrington et Mech

1982 ; Thurston 2002) parce que les loups non reproducteurs commencent à fournir de la nourriture aux petits et à les protéger des intrus. Thurston (2002) a constaté que les femelles non reproductrices fréquentaient davantage le foyer que les mâles non reproducteurs. On manque d'informations sur la fréquentation du foyer, en particulier sur les sites de rendez-vous pendant l'été, car les études précédentes se sont terminées vers la mi-juillet (Potvin et al. 2004 ; Thurston 2002) ou étaient basées sur l'observation de seulement 1 ou 2 animaux (Harrington et Mech 1982).

Les taux de présence sont également influencés par la taille et la composition de la meute (Ballard et al. 1991). La présence d'un nombre adéquat **d'auxiliaires- helpers-** (c'est-à-dire de loups non reproducteurs âgés de >12 mois) peut permettre une augmentation de la fréquentation des foyers, comme cela a été démontré pour les Lycaons (*Lycan pictus*-Courchamp et al. 2002). **Par ailleurs, l'augmentation de la taille de la meute peut entraîner une augmentation de la demande alimentaire pour tous les individus de la meute et la fréquentation peut être plus faible dans les grandes meutes car les individus doivent chercher de la nourriture plus fréquemment.** Il est concevable que si le nombre d'auxiliaires au sein d'une meute est faible, les taux de présence par individu sur le homesite soient plus faible car les auxiliaires doivent chasser pour assurer l'alimentation des petits.

Nous avons utilisé les emplacements des loups gris équipés de colliers GPS de plusieurs meutes du centre et du nord de l'Idaho pour calculer les taux de présence des loups munis de colliers sur l'ensemble de la saison d'élevage des petits. Nous avons évalué l'influence du sexe, du statut reproducteur, de l'appartenance à une meute et du nombre d'aides dans chaque meute sur les taux de présence des individus munis d'un collier. Nous avons émis l'hypothèse que les femelles reproductrices passeraient moins de temps au foyer une fois les petits sevrés et que les loups non reproducteurs augmenteraient par conséquent leur présence après le sevrage. Nous avons également supposé qu'après le sevrage, le statut reproducteur, le sexe et l'appartenance à une meute n'affecteraient pas de manière significative les taux de présence des loups individuels, **et que le nombre d'aides dans la meute serait le principal facteur prédictif de la présence.** Nous avons émis l'hypothèse que le nombre d'aides influencerait les taux de présence individuels de deux manières : le nombre d'aides serait positivement corrélé avec les taux de présence parce que les aides au-delà de ceux requis pour l'approvisionnement seraient disponibles pour la présence au homesite, ou alternativement, le nombre d'aides serait négativement corrélé avec les taux de présence parce que les besoins alimentaires des grandes meutes nécessitent un effort de chasse accru par individu, réduisant le nombre d'aides disponibles pour la présence au homesite.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les loups ont été capturés et équipés de radiocartes GPS (Lotek Inc., Newmarket, Ontario, Canada, ou Telonics Inc., Mesa, Arizona) dans le cadre d'une recherche collaborative sur les loups entre la tribu Nez Perce, le département de la chasse et de la pêche de l'Idaho et l'université du Montana (United States Fish and Wildlife Service et al. 2008, 2009). Toutes les captures ont été réalisées en 2007-2009 à l'aide de pièges à pattes rembourrés en été ou par fléchettes depuis des hélicoptères en janvier. Le sexe et le statut reproducteur ont été déterminés soit à partir d'un suivi radiotéléométrique à très haute fréquence de la meute, soit à partir d'observations faites pendant la capture et la manipulation. Des testicules gonflés, la taille du corps, le poids et l'âge dérivés de l'état des dents (Gipson et al. 2000) nous ont permis de déterminer quels mâles étaient reproducteurs, et l'âge et le comportement ont fourni des indications sur le statut reproducteur des femelles, ce qui a été confirmé par la suite pendant la saison de mise bas grâce à un suivi téléométrique à très haute

fréquence depuis un avion ou le sol. Les colliers GPS étaient programmés avec des intervalles fixes de 6h (n = 4) ou de 7,5 h (n = 13). La manipulation des animaux a suivi les directives de l'American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2011) ainsi qu'un protocole de soins et d'utilisation des animaux approuvé par l'Université du Montana.

Nous avons cartographié l'emplacement des loups gris dans le centre et le centre-nord de l'Idaho pendant la saison d'élevage des petits (15 avril-15 septembre) et nous avons classé chaque loup muni d'un collier selon son sexe et son statut de reproduction pour l'analyse (c'est-à-dire mâle reproducteur, femelle reproductrice, mâle non reproducteur ou femelle non reproductrice ; Tableau 1). Bien que toutes les données sur la fréquentation des homesites aient été recueillies à distance par des émetteurs GPS, leurs emplacements et la taille des meutes et des portées ont été déterminés sur le terrain. Nous avons identifié les homesites (tanières et sites de rendez-vous) en surveillant les loups munis d'un collier à l'aide de la télémétrie à très haute fréquence, à la fois depuis le sol et depuis un avion. Nous avons considéré une zone comme un site de résidence si nous avons observé des petits ou entendu leurs hurlements et observé leurs signes (traces ou excréments) sur le site. Bien que les meutes de loups puissent utiliser plusieurs sites de rendez-vous chaque année, nous n'avons trouvé qu'un seul site de rendez-vous pour la période examinée pour chaque meute. Nous avons déterminé la taille des meutes et des portées à partir des enquêtes menées sur les sites de rendez-vous (Ausband et al. 2010 ; United States Fish and Wildlife Service et al. 2008, 2009) et des observations visuelles réalisées lors du suivi télémétrique à très haute fréquence des meutes étudiées depuis des avions (United States Fish and Wildlife Service et al. 2008, 2009). Nous avons défini les loups **auxiliaires** comme les membres non reproducteurs de la meute (>12 mois).

TABLEAU 1. - Données de fréquentation des loups gris (n = 17) dans les tanières et les sites de rendez-vous (RS) de 7 meutes de l'Idaho (2007-2009). GPS = système de positionnement global ; NA = non disponible

Breeding status–sex	Pack name	No. helpers in pack	Period of observation	Total no. GPS locations	% locations at den ^a	% locations at RS ^a	% locations at homesites ^b
Breeding female	Packer John	4	15 April–6 August 2008	371	89.6	45.4	65.0
Breeding female	Archie Mountain	5	15 April–15 September 2009	404	80.8	6.7	21.0
Breeding female	Wapiti	6	1 May–15 September 2009	415	86.4	21.3	34.0
Breeding male	Wapiti	6	1 May–15 September 2009	386	33.8	10.7	14.8
Breeding male ^c	Archie Mountain	7	15 April–16 June 2008	187	7.0	NA	7.0
Nonbreeding female	Archie Mountain	7	15 April–15 September 2008	409	24.9	5.3	15.9
Nonbreeding female	Archie Mountain	5	15 April–15 September 2009	214	17.2	5.1	8.4
Nonbreeding female	Timberline	5	15 April–15 September 2009	280	22.5	11.3	16.8
Nonbreeding female	Timberline	5	15 April–15 September 2009	385	30.2	12.0	20.0
Nonbreeding female	Timberline	5	15 April–15 September 2009	398	27.2	10.7	17.8
Nonbreeding female	Timberline	5	15 April–15 September 2008	344	NA	38.1	38.1
Nonbreeding female	Moyer Basin	10	15 April–3 May 2008	64	14.1	NA	14.1
Nonbreeding female	Marble Mountain	4	4 June–28 July 2008	134	22.2	37.5	31.3
Nonbreeding male	Jureano Mountain	6	3 July–15 September 2007	225	NA	4.4	4.4
Nonbreeding male	Archie Mountain	7	15 April–15 September 2008	376	18.6	5.6	12.5
Nonbreeding male	Timberline	5	15 April–15 September 2008	424	NA	12.0	12.0
Nonbreeding male	Archie Mountain	5	15 April–15 September 2009	198	0.0	6.6	5.6

^a Within 500 m.

^b Den and RS combined, within 500 m.

^c Probable breeding male.

Nous avons utilisé ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, Californie) pour déterminer le pourcentage d'emplacements GPS pendant la saison d'élevage des petits qui se trouvaient dans un rayon de 500 m du site connu pendant la période où l'on estime qu'il a été utilisé. Nous avons choisi d'utiliser une zone tampon de 500 m car, selon Frame et al. (2004), les déplacements à plus de cette distance du site d'origine sont considérés comme des épisodes de recherche de nourriture. Nous avons supposé que chaque meute a commencé à utiliser une tanière le 15 avril et s'est ensuite déplacée vers un site de rendez-vous. Nous avons estimé la date d'abandon de la tanière natale en analysant la dernière date à laquelle une localisation GPS se trouvait à moins de 500 m de la tanière et la 1^{ère}

date à laquelle une localisation est apparue à cette distance du site de rendez-vous. Nous avons considéré la période pendant laquelle les loups étaient sur le site de la tanière comme la période de pré-sevrage et nous avons considéré le temps passé sur les sites de rendez-vous comme la période de post-sevrage. Afin de déterminer l'évolution de la fréquentation tout au long de la saison d'élevage des petits, nous avons regroupé les données pour chaque classe de statut d'élevage et de sexe en périodes de 2 semaines du 15 avril au 15 septembre. Nous avons considéré que des intervalles de 2 semaines étaient suffisamment courts pour détecter les subtilités des changements de fréquentation tout en maintenant une taille d'échantillon adéquate dans chaque intervalle. Nous avons ensuite calculé le temps pendant lequel chaque classe de sexe et de statut de reproduction était présente sur son site d'origine au cours de chaque période de deux semaines. Lorsque les femelles reproductrices se trouvent dans des tanières souterraines, la réception satellite peut être perdue et les données de localisation peuvent manquer pour cette période (Nielson et al. 2009). Cela s'est produit pour 2 femelles reproductrices de notre échantillon pendant la période typique de parturition des loups en Idaho. Afin de fournir une meilleure estimation des taux de présence de ces 2 femelles reproductrices dans nos analyses, lorsque nous avons rencontré des points de repère manquants continus pendant la période de parturition, nous avons supposé que les femelles reproductrices étaient dans des tanières et nous avons traité les points de repère manquants comme des lieux de résidence dans nos analyses. Ignorer ces lacunes dans les données pendant la période critique de mise bas aurait considérablement réduit la validité de nos analyses.

Les hypothèses nulles comparant l'égalité des proportions de fixes parmi les classes de loups de statut reproducteur-sexe ont été évaluées avec un test de chi carré de Pearson utilisant SYSTAT 12 (SYSTAT Software, Inc., Chicago, Illinois). Nous avons utilisé la régression multiple (De Veaux et al. 2004) pour modéliser les taux de présence individuels en fonction du statut de reproduction-sexe, de l'appartenance à la meute et du nombre d'aides au sein de la meute de chaque individu pendant les périodes de pré et post-sevrage. Nous avons inclus une variable fictive (c'est-à-dire 1-7) pour représenter l'appartenance à une meute et tester si nous pouvions faire des comparaisons valides entre les individus qui appartenaient à différentes meutes.

RÉSULTATS

Nous avons analysé un total de 5 214 localisations GPS de 17 loups de 7 meutes comprenant 1 932 jours-loups (Tableau 1). Les taux de présence différaient selon le sexe et le statut de reproduction ($\chi^2_3 = 356,57$, $P < 0,001$). Sur l'ensemble de la saison d'élevage des petits, les femelles reproductrices présentaient les taux de présence les plus élevés (39,2% ; Tableau 2), mais la présence a diminué de 86,7% pendant la période de pré-sevrage à 21,6% après le sevrage (Tableau 2), avec une baisse marquée de ~20% coïncidant avec le moment où les petits venaient d'être sevrés. Les loups reproducteurs ont affiché les taux de présence les plus élevés dans la période suivant immédiatement la mise-bas, alors que la présence des loups non reproducteurs a atteint un pic légèrement plus tard en été (Fig. 1). Les 4 classes de reproduction et de sexe ont montré un déclin général dans la fréquentation des homesites tout au long de la saison d'élevage des jeunes et la diminution était plus marquée pour les femelles reproductrices, mais elles avaient toujours les taux de fréquentation les plus élevés de tous les individus (Fig. 1). Début septembre, aucun loup n'a été localisé à moins de 500 m du site de rendez-vous de sa meute. Notre modèle de pré-sevrage expliquait près de 80% de la variation des taux de présence entre les individus ($R^2 = 0,77$; R^2 ajusté = 0,70 ; $y = 23,1(\text{statut de reproduction-sexe}) - 3,1(\text{nombre d'aides}) + 1,1(\text{appartenance à la meute})$). Avant le sevrage, le statut reproducteur-sexe du loup était le prédicteur dominant de la

fréquentation ($P < 0,001$) et ni l'appartenance à la meute ($P = 0,63$) ni le nombre d'aides dans la meute ($P = 0,31$) ne contribuaient de manière appréciable au modèle. Après le sevrage, notre modèle expliquait près de 50% de la variation des taux de fréquentation entre les loups individuels ($R^2 = 0,47$; R^2 ajusté = 0,32 ; $y = 2,9$ (statut de reproduction-sexe) -7,5(nombre d'aides) + 1,1(appartenance à la meute)). Pendant la période de post-sevrage, le nombre d'aides dans la meute était de loin le prédicteur le plus fort de la fréquentation ($P = 0,05$), tandis que l'appartenance à la meute ($P = 0,39$) et le statut d'élevage-sexe ($P = 0,35$) contribuaient peu au modèle. Une fois les petits sevrés, chaque aide supplémentaire diminuait le taux de présence d'un individu de 7,5%, étant donné que le statut de reproduction-sexe et l'appartenance à la meute restaient fixes.

TABLEAU 2. - Fréquentation des homesites (%) en fonction du sexe et du statut de reproduction des loups gris ($n = 17$) dans 7 meutes de l'Idaho (2007-2009)

	Breeding females	Breeding males	Nonbreeding females	Nonbreeding males
Den attendance	86.7	14.1	24.5	16.0
Rendezvous site attendance	21.6	10.7	18.1	8.3
Overall homesite attendance	39.2	12.2	20.6	9.7

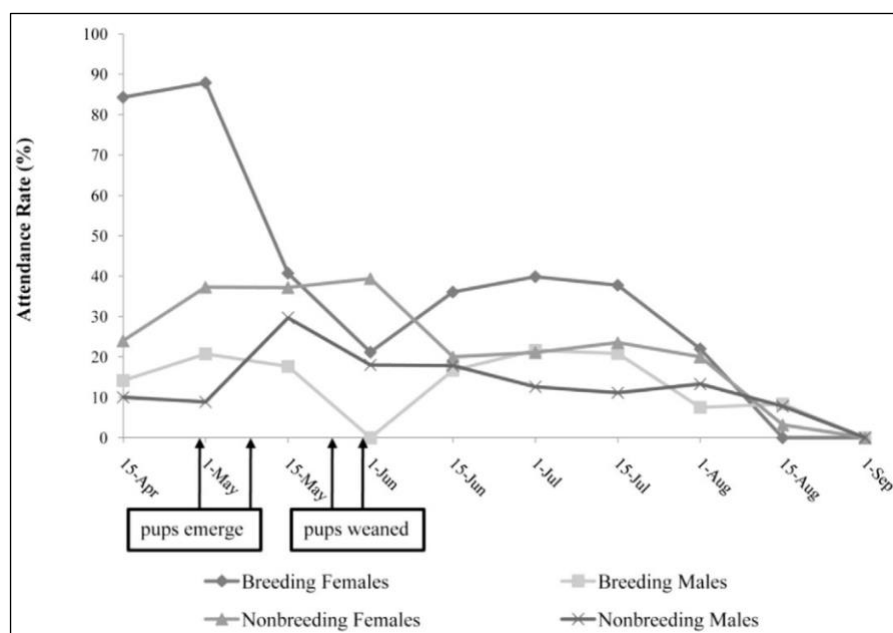


FIG. 1 - Taux de présence (%) de chaque classe de reproduction et de sexe sur les homesites à des intervalles de 2 semaines pendant la saison d'élevage des petits pour 17 loups de 7 meutes de l'Idaho, 2007-2009. Les intervalles de dates indiqués par les flèches sur l'axe des abscisses représentent le moment de l'émergence des petits de la tanière et du sevrage des petits dans notre zone d'étude

DISCUSSION

Les loups sont des carnivores sociaux qui ont un comportement coopératif en matière de reproduction ; nous montrons que les individus d'une meute varient considérablement dans leur taux de présence sur les homesites tout au long de la saison d'élevage des petits. Nous avons trouvé une forte confirmation de l'hypothèse selon laquelle les femelles reproductrices fréquentent les homesites plus souvent que les autres membres de la meute, mais qu'elles affichent une forte baisse de fréquentation lorsque la meute passe de l'utilisation des tanières (pré-sevrage) aux sites de rendez-vous ultérieurs (post-sevrage). Bien que les femelles reproductrices fréquentent les homesites plus souvent que les autres individus, la baisse de fréquentation après le sevrage suggère qu'une fois les petits sevrés, la femelle reproductrice peut contribuer davantage à l'acquisition de nourriture pour la meute, comme cela a été constaté pour d'autres canidés à reproduction

coopérative (Courchamp et al. 2002). L'approvisionnement des petits et finalement leur survie peuvent être améliorés si les femelles reproductrices, qui ont un taux de réussite à la chasse plus élevé que les loups non reproducteurs (Mech et Boitani 2003), jouent un rôle plus actif pour la chasse après le sevrage. Le coût de la reproduction et de l'allaitement est élevé pour les femelles reproductrices et elles ont montré une baisse marquée de leur présence coïncidant avec la période de sevrage des petits dans notre région (~21 mai-1^{er} juin ; Fig. 1). Les femelles reproductrices peuvent être plus actives dans la recherche de nourriture pendant cette période pour reconstituer les réserves perdues pendant la période de reproduction ou simplement pour être loin des jeunes énergiques.

Les taux de présence des mâles et des femelles reproducteurs étaient généralement les plus élevés pendant la période de 2 semaines suivant immédiatement la mise bas, mais la présence des loups non reproducteurs (mâles et femelles) n'a atteint son maximum que 2 à 4 semaines plus tard. **Ceci suggère qu'une fois les petits sortis de la tanière, les loups non reproducteurs ont assumé un rôle plus actif dans l'éducation des petits.** Il est possible que les loups non reproducteurs apprennent à s'occuper des petits, ce qui leur offre un avantage en termes de fitness au cas où ils se reproduiraient, comme cela a été démontré chez d'autres mammifères à reproduction coopérative (Solomon et French 1997). Si les loups non reproducteurs sont apparentés aux petits dont ils s'occupent, ils bénéficieront également d'un avantage indirect si les soins qu'ils prodiguent augmentent le taux de survie des petits. **Cependant, tous les loups non reproducteurs, en particulier les femelles non reproductrices, ne fréquentent pas régulièrement les homesites.** Nous avons trouvé des variations marquées dans les taux de présence chez les loups femelles non reproducteurs après le sevrage (5-38% ; Tableau 1), **ce qui suggère que certaines aides prennent en charge la garde des petits alors que d'autres ne le font pas.** Ces différences peuvent être fonction de l'âge, comme cela a été constaté pour les ouistitis communs (*Callithrix jacchus*), ou du lien de parenté entre les non-reproducteurs et les jeunes, comme cela a été constaté chez les tamarins-lions dorés (*Leontopithecus rosalia*-Tardif 1997).

La présence au foyer peut être considérée comme un investissement de la meute qui implique des compromis entre la protection des petits au foyer et le fait de quitter le foyer pour chasser de la nourriture. Pendant la période de pré-sevrage, le nombre d'auxiliaires a eu peu d'influence sur les taux de présence. Une fois les petits sevrés, ce modèle a changé ; le nombre d'aides est devenu un facteur prédictif important des taux de présence et les membres de la meute autres que les reproducteurs ont commencé à jouer un rôle plus actif dans l'éducation des petits. Notre **hypothèse alternative** concernant les effets du nombre d'aides sur la fréquentation du foyer après le sevrage a été confirmée : **les individus vivant dans des meutes avec plus d'aides fréquentaient moins le homesite.** Deux explications sont possibles : le fait d'avoir des membres supplémentaires dans la meute crée une demande alimentaire plus importante et cette contrainte oblige les loups à chercher plus souvent de la nourriture et à moins fréquenter le foyer ; et les meutes de loups peuvent avoir besoin de peu d'adultes pour garder les petits à un moment donné, par conséquent, les taux de fréquentation individuel dans une grande meute seront nécessairement faibles car la charge de travail est partagée entre de nombreux individus. **Étant donné que les auxiliaires peuvent soit assister soit fournir les petits, nos résultats suggèrent que les petites meutes investissent dans la protection des petits au détriment de la présence d'adultes supplémentaires en quête de nourriture.** Ce compromis entre le ravitaillement et la protection des petits a été observé dans des meutes de Lycaons se reproduisant en coopération (Courchamp et al. 2002).

Notre meilleur modèle de prédiction des taux de présence individuels après le sevrage laissait environ 50% de la variation des données inexpliquée, ce qui indique que d'autres facteurs influencent également les taux de présence. Harrington et al. (1983) ont émis l'hypothèse que la disponibilité de la nourriture pouvait influencer le taux de présence des loups au homesite, car lorsque les proies sont rares, les auxiliaires peuvent ne pas vouloir ou ne pas pouvoir rester au foyer pour se protéger et passer leur temps à chercher de la nourriture. De plus, Griffin et West (2003) ont montré que chez de nombreuses espèces à reproduction coopérative, les individus s'occupent moins des jeunes s'ils sont plus éloignés ou non apparentés. Enfin, les individus plus âgés et non reproducteurs des callitrichidés participaient davantage à l'élevage des petits que les jeunes non reproducteurs (Gardif 1997). Bien que les données nécessaires n'étaient pas disponibles, nous aurions pu expliquer davantage de variations dans la fréquentation des homesites si nous avions inclus des données sur la disponibilité des proies, la parenté des individus et des estimations plus précises de l'âge des individus au sein de chaque meute.