


Influences individuelles, collectives et environnementales sur le comportement d'entraide chez un carnivore social

ethology

international journal of behavioural biology



Ethology **122** (2016) 1–10 © 2016 Blackwell Verlag GmbH **Ethology**

RESEARCH PAPER

Individual, Group, and Environmental Influences on Helping Behavior in a Social Carnivore

David E. Ausband*¹, Michael S. Mitchell†, Sarah B. Bassing*, Andrea Morehouse§, Douglas W. Smith¶, Daniel Stahler¶ & Jennifer Struthers**

* Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT, USA
 † US Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT, USA
 § Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada
 ¶ Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY, USA
 ** Idaho Department of Fish and Game, Coeur d' Alene, ID, USA

Résumé

La variation de la composition du groupe et de l'environnement peut affecter le **comportement d'aide** chez les éleveurs coopératifs. La compréhension de la façon dont la taille du groupe, les caractéristiques des individus au sein des groupes, l'abondance de la nourriture et le risque de prédation influencent simultanément le **comportement d'aide** demeure limitée. Nous avons évalué le **comportement de protection** des petits chez les loups gris (*Canis lupus*) afin de déterminer comment les différences entre les individus, les groupes et l'environnement affectent le comportement d'aide. Nous avons utilisé les données de 92 loups équipés de colliers GPS en Amérique du Nord (2001-2012) pour estimer les taux individuels de protection des petits. **Les individus des groupes ayant un faible ratio aide/petit passent plus de temps à garder les petits que ceux des groupes ayant plus d'aides, ce qui indique un allègement de la charge.** Les femelles aidantes gardaient davantage les petits que les mâles aidants, mais cette relation s'affaiblit au fur et à mesure que les petits grandissent. Des analyses de sous-ensembles comprenant des données sur l'âge des aides et la densité des loups et des proies ont montré que ces facteurs n'influençaient pas de manière significative les taux de garde des petits. Nous montrons que les caractéristiques des individus et des groupes ont une forte influence sur le comportement de protection des petits chez les loups gris, mais que les facteurs environnementaux tels que l'abondance de nourriture et le risque de prédation par les congénères n'ont pas d'influence.

INTRODUCTION

La reproduction coopérative se réfère à la prise en charge de jeunes apparentés ou non apparentés par des individus non reproducteurs au sein d'un groupe (Solomon & French 1997). Chez les animaux qui se reproduisent en coopération, des études de manipulation et d'observation ont montré que la présence **d'auxiliaires** est essentielle à l'adaptation des reproducteurs et à la persistance du groupe (Mumme 1997 ; Solomon & French 1997 ; Courchamp et al. 2000, 2002 ; Courchamp & Macdonald 2001). La variation de la composition du groupe et de l'environnement peut affecter le comportement d'aide (Russell 2004 ; Clutton-Brock 2006), mais on comprend mal comment la taille du groupe, les traits individuels, l'abondance de nourriture et le risque de prédation peuvent simultanément influencer la décision d'un individu d'aider.

Chez les carnivores à **reproduction coopérative**, la recherche de nourriture doit souvent être effectuée à de grandes distances de jeunes relativement immobiles. Chez ces espèces, la capacité à garder adéquatement les jeunes pendant que les autres membres du groupe cherchent de la nourriture peut être importante pour le succès de la reproduction (Moehlman 1979 ; Pusey & Packer 1987 ; Courchamp & Macdonald 2001). Par exemple, lorsque la taille du groupe est tombée en dessous de cinq animaux chez les chiens sauvages africains (*Lycaon pictus*), les groupes se sont reproduits avec moins de succès que les groupes plus importants, en partie à cause de la prédation accrue sur les jeunes non gardés (Courchamp & Macdonald 2001 ; Courchamp et al. 2002). La taille du groupe peut affecter le temps qu'un individu consacre à la garde des jeunes (Courchamp & Macdonald 2001 ; Ruprecht et al. 2012). La répartition de la charge de travail liée à l'élevage des jeunes entre les membres d'un groupe (c'est-à-dire **l'allègement de la charge** ; Crick 1992) a des effets positifs qui ont été documentés pour un large éventail de taxons, notamment les oiseaux (Crick 1992), les mangoustes (Clutton-Brock et al. 2001) et les singes (Sanchez et al. 1999 ; Bales et al. 2001). L'allègement de la charge peut entraîner une augmentation de la survie et de la croissance des jeunes et une amélioration de la condition et de la survie des femelles reproductrices (Sanchez et al. 1999 ; Bales et al. 2001 ; Russell et al. 2003 ; Sparkman et al. 2011).

Bien que la taille du groupe puisse affecter le comportement d'aide, les traits individuels et la variation environnementale peuvent également avoir une influence. **Chez certains primates, les femelles non reproductrices aident davantage que les mâles non reproducteurs et peuvent apprendre à s'occuper des jeunes, ce qui leur donne un avantage lorsqu'elles commencent leur propre reproduction** (Tardif et al. 1984). De plus, les loups femelles non reproductrices héritent fréquemment de positions de reproduction dans leur groupe natal (Vonholdt et al. 2008) et la théorie de l'augmentation du groupe prédit qu'elles aideront davantage dans de telles situations (Kokko et al. 2001). L'âge des aides peut également influencer le comportement car les aides plus âgés aident souvent plus les jeunes que les plus jeunes (Lawton & Guindon 1981 ; Tardif 1997). **Il se peut que les aides plus âgés acquièrent de l'expérience en se préparant à la dispersion et à des opportunités de reproduction ultérieures**. La perception du risque de prédation sur les jeunes peut affecter la prise de décision en matière de reproduction (Martin 2011) et des comportements tels que la garde des jeunes (Courchamp & Macdonald 2001). Enfin, la théorie de la sélection de la parenté (Hamilton 1964) prédit que la parenté génétique aura une influence positive sur le comportement d'aide. Cela est vrai pour de nombreuses espèces, mais peut varier en fonction des ressources et des conditions (par exemple, les territoires, l'abondance de nourriture et la condition individuelle) (Clutton-Brock 2006 ; Cornwallis et al. 2010).

Les loups gris (*Canis lupus*) laissent souvent les adultes sur les sites de tanières et de rendez-vous pour garder les jeunes relativement fragiles au printemps pendant que les autres loups adultes du groupe s'alimentent ou se reposent (Packard 2003). Le **comportement de garde** des petits est crucial pour l'augmentation de la taille et de la stabilité du groupe chez d'autres espèces ayant des stratégies d'histoire de vie similaires à celles des loups (Moehlman 1979 ; Courchamp & Macdonald 2001). Les grizzlis (*Ursus arctos*) et les autres loups s'attaquent aux jeunes loups (Hayes & Baer 1992 ; Smith et al. 2010), et les loups sont connus pour chasser de manière agressive les grizzlis et les autres loups des sites d'élevage des petits (Murie 1944 ; Peterson et al. 1984 ; Hayes & Mossop 1987 ; Mech et al. 1998 ; Smith & Ferguson 2005 ; Smith et al. 2013). **De tous les membres du groupe, c'est la femelle reproductrice qui passe le plus de temps à garder les jeunes, mais ce temps diminue nettement après le sevrage lorsque la garde par des loups non reproducteurs (c'est-à-dire des loups auxiliaires) augmente** (Ruprecht et al. 2012). Les loups d'un même groupe varient

considérablement dans le temps qu'ils consacrent à la garde des jeunes (Thurston 2002 ; Ruprecht et al. 2012), mais les études précédentes étaient naturellement limitées par la taille de l'échantillon et la capacité à mesurer de nombreuses covariables d'intérêt. Par conséquent, nous comprenons mal comment les variations individuelles, de groupe et environnementales interagissent pour affecter le comportement d'aide.

Nous avons étudié le **comportement de garde** afin de mieux comprendre les différences entre les facteurs individuels, collectifs et environnementaux et leur influence sur le comportement d'aide chez les loups gris. Plus précisément, nous avons émis l'hypothèse que (1) les individus dans les groupes avec relativement plus d'aides que de jeunes passent moins de temps à garder les louveteaux, (2) les aides femelles passent plus de temps à garder les louveteaux que les aides mâles, (3) les aides plus âgées aident plus que les aides plus jeunes, et (4) le comportement d'aide dépend de la disponibilité de la nourriture et la garde des louveteaux diminue lorsque la nourriture devient plus rare.

ZONES D'ETUDE

Nos quatre zones d'étude étaient situées dans l'Idaho, le Montana, le parc national de Yellowstone (YNP), le Wyoming et l'Alberta, au Canada.

...

METHODES

Il n'était pas possible d'enregistrer les données à l'aveugle car notre étude impliquait des animaux focaux sur le terrain. Les loups gris ont été capturés par les agences de gestion dans le cadre des efforts de surveillance et de recherche et par le personnel de l'Université du Montana (protocole d'utilisation des animaux 008-09MMMCWRU et protocole de soins aux animaux de l'Université d'Alberta no. 565712) de 2001 à 2012. Les loups capturés ont été équipés de colliers GPS (Global Positioning System) de 2001 à 2012 (Alberta 2008-2009 ; Idaho 2007-2012 ; Montana 2008-2010 ; YNP 2001-2012). Les colliers GPS (Lotek, Newmarket, Ontario, Canada ; Telonics, Mesa, Arizona, États-Unis) étaient programmés pour acquérir quotidiennement trois à huit positions à intervalles réguliers. Plusieurs colliers en Alberta et au YNP ont été déployés dans le cadre d'études sur la prédation et ont permis d'acquérir 48 ou 24 emplacements par jour, espacés de 0,5 à 1,0 heure. Le sexe et l'âge des loups ont été déterminés par l'usure des dents au moment de la capture ; le statut reproducteur a été déterminé au moment de la capture ou après un suivi ultérieur (US Fish and Wildlife Service [USFWS] 2002-2013). Nous n'avons utilisé que l'âge des auxiliaires pour les analyses de cette étude, et ils étaient généralement âgés en tant que louveteaux (0-1 an), sub-adultes (1-3 ans) ou adultes (≥ 3 ans) au moment de la capture. Nous avons ajouté une année à l'âge de l'animal s'il a été marqué pendant plusieurs années. Comme il peut être difficile de déterminer l'âge à partir de l'usure des dents >3 ans, nous avons considéré tous ces animaux comme une seule classe d'âge, >3 ans.

Nous avons localisé les emplacements des loups du 15 avril au 1^{er} septembre pour chaque année. Comme les **taux de garde** entre les classes d'âge changent considérablement avant et après le sevrage (Ruprecht et al. 2012), nous avons séparé les emplacements en saisons de pré-sevrage (15 avril-1 juin) et de post-sevrage (2 juin-1 septembre) (Kreeger 2003). Les loups élèvent leurs petits dans des tanières avant le sevrage ; une fois que les petits sont sevrés mais trop petits pour voyager avec les adultes, les meutes déplacent les petits vers des sites de rendez-vous (Joslin 1967) où les

petits restent pendant que les adultes partent chasser et reviennent avec de la nourriture (Mech & Boitani 2003). Nous avons supposé que des distances supérieures à 500 m des sites d'élevage des petits rendraient inefficaces la détection et l'alerte des petits aux prédateurs. De plus, les petits sont mobiles autour des sites de mise-bas et de rendez-vous, et il est probable que les adultes étaient près des petits lorsqu'ils se trouvaient à moins de 500 m d'un site d'élevage. Bien que cela soit subjectif, nous avons supposé qu'un loup individuel était en mesure de garder les petits si son emplacement se trouvait dans un rayon de 500 m de la tanière ou du site de rendez-vous du groupe (Ruprecht et al. 2012). Nous avons estimé la proportion de temps passé à garder les petits pour chaque individu chaque année comme le rapport entre les emplacements <500 m de la tanière ou du site de rendez-vous et le nombre total d'emplacements, avant et après le sevrage. En raison de l'échelle spatiale grossière de nos analyses (c'est-à-dire, si un emplacement se trouve dans ou en dehors d'une zone tampon de 500 m), nous avons supposé que l'erreur de localisation et la variation due aux marques de colliers et aux horaires de localisation avaient des effets minimes sur nos estimations. Lorsque l'emplacement des tanières et des sites de rendez-vous n'était pas connu à partir des enquêtes au sol et du travail de surveillance (64% $n = 312$), nous avons défini un groupe d'emplacements GPS comme un site d'élevage de petits lorsque >10 emplacements se trouvaient à moins de 500 m les uns des autres pendant >6 j. Les groupes d'emplacements peuvent également indiquer des sites de prédation pour les loups, mais 85% des carcasses dans le YNP ont été abandonnées après 3 j et aucun n'a été retrouvé actif après 5 j (Metz et al. 2011). Les loups munis de colliers GPS ont généralement passé beaucoup plus de temps groupés sur un site que notre définition minimale, avec une moyenne de 33,2 jours sur les sites d'élevage des petits (SE = 2,3 ; Ausband et al. 2016). En utilisant cette définition d'un site d'élevage des petits, nous avons constaté que 87% ($n = 15$) des groupes définis comme des sites de rendez-vous à partir des données des colliers GPS de 2011 se trouvaient à moins de 150 m d'un habitat de site de rendez-vous très approprié en Idaho (Ausband et al. 2010). Deux sites inclus dans nos analyses qui ne se trouvaient pas dans un habitat très approprié ont fait l'objet d'une étude au sol en 2012 et semblaient avoir été occupés l'année précédente, comme en témoignent l'abondance de crottes de vieux petits et d'adultes, de jouets à mâcher pour les petits, de sites de couchage et d'aires de jeu et de sentiers dévégétalisés pour les petits.

Le nombre **d'auxiliaires** et de petits dans chaque groupe a été obtenu par des vols radio-téléométriques ou des enquêtes au sol menées en été (US Fish and Wildlife Service [USFWS] 2002-2013). Certains dénombrements de groupes dans l'Idaho ont été dérivés d'un échantillonnage génétique non invasif des excréments sur les sites de rendez-vous (Ausband et al. 2010 ; Stenglein et al. 2011 ; Stansbury et al. 2014). Les excréments de moins de 2,5 cm étaient considérés comme des petits et ceux de plus de 2,5 cm comme des adultes (Stenglein et al. 2011 ; Stansbury et al. 2014). Nous avons soustrait deux (pour représenter le couple reproducteur) du nombre d'adultes dans chaque groupe pour estimer le nombre d'auxiliaires présents. Il est plausible que des individus soient morts au cours de la saison d'élevage des petits et que nos comptages **d'auxiliaires** soient biaisés à la hausse. La chasse et le piégeage ne chevauchaient pas la saison d'élevage des petits dans nos zones d'étude et la dispersion se produit généralement plus tard en automne ou au début de l'hiver (Jimenez et al. In Review) ; nous supposons donc que nos comptages **d'auxiliaires** étaient exacts.

Dans l'aire de répartition nord du YNP, cependant, les comptages de loups se rapprochent d'un recensement (D. Smith, YNP, données non publiées) ; nous avons donc utilisé la densité estimée des loups (loups/1000 km²) comme mesure du risque de prédation pour le YNP. Nous avons

estimé la densité des proies (wapitis/km²) chaque année pour 10 groupes focaux dans le nord du YNP en utilisant les comptages aériens de wapitis de l'hiver précédent (Northern Yellowstone Cooperative Wildlife Working Group 2012).

Nous avons transformé les proportions en arcs-en-ciel pour nous assurer que nous répondions aux hypothèses de régression et de données normalement distribuées. Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM) avec la proportion du temps passé à garder les petits comme variable dépendante. Nous avons inclus des covariables explicatives telles que le rapport entre les auxiliaires (c'est-à-dire les adultes non reproducteurs) et les petits dans le groupe, ainsi que le statut de reproduction et le sexe de chaque loup comme facteur (quatre niveaux, femelle reproductrice, mâle reproducteur, femelle non reproductrice, mâle non reproducteur), les mâles non reproducteurs étant la catégorie de référence pour tester les différences entre les mâles et les femelles. Nous avons effectué les analyses en utilisant le package lme4 du programme R (version 3.2.2).

Nous ne disposons pas des covariables de densité de proies, de densité de loups et d'âge des auxiliaires pour chaque individu muni d'un collier. Plutôt que d'imputer ces valeurs, nous avons effectué deux analyses GLMM supplémentaires sur les individus pour lesquels ces covariables étaient disponibles. Ces modèles incluaient la densité des proies et des loups (zone nord du YNP) et l'âge des auxiliaires (Montana, certaines parties de l'Idaho, YNP). La catégorie de référence pour le statut de reproduction et le sexe a été définie comme étant les femelles reproductrices dans les modèles de proies et de densité de loups et les femelles non reproductrices dans le modèle d'âge des auxiliaires. Nous avons inclus des effets aléatoires pour les individus (18 individus ont été inclus >1 an), les groupes, la zone d'étude et l'année dans tous les modèles (aucun effet aléatoire de la zone d'étude n'a été inclus dans le modèle de densité des proies et des loups car les données provenaient d'une seule zone, le YNP). L'abondance de la nourriture pouvant affecter la taille des groupes, nous avons testé la corrélation en utilisant l'estimateur du moment du produit de Pearson entre la densité des wapitis et le nombre d'adultes dans les groupes en utilisant le package Rcmdr du programme R.

RESULTATS

Nous avons collecté les données de localisation de 92 loups munis de colliers GPS provenant de 34 meutes, pour un total de 123 loups-sommets (Tableau 1). Les femelles non reproductrices ont gardé les petits significativement plus que les mâles non reproducteurs avant le sevrage des petits, mais pas après le sevrage (Fig. 1, Tableau 2). Le rapport entre les auxiliaires et les petits n'a pas influencé les taux de garde avant le sevrage des petits, mais a fortement influencé les taux de garde après le sevrage des petits (Tableau 2).

Tableau 1 : Nombre de loups munis de colliers GPS utilisés pour estimer les taux de gardiennage des petits en Alberta (Canada), en Idaho (Montana) et dans le parc national de Yellowstone (Wyoming), États-Unis, 2001-2012

Study area	No. breeding females	No. breeding males	No. non-breeding females	No. non-breeding males	No. wolf groups
Alberta	2	0	1	0	2
Idaho	10	9	26	11	12
Montana	4	3	4	1	8
Yellowstone	5	3	11	7	12
Total ^a	21	15	42	19	34

^an > 92 loups car cinq loups ont changé de statut reproducteur au cours de l'étude

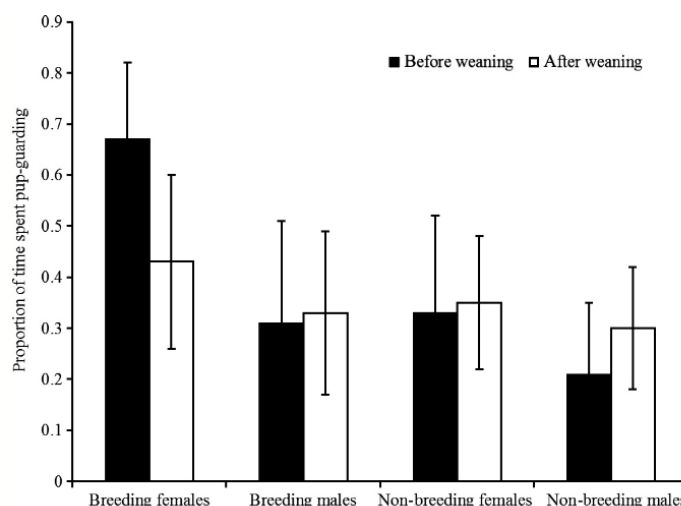


Figure 1 : Taux de protection des louveteaux avant et après le sevrage en Alberta (Canada), en Idaho (Montana) et dans le parc national de Yellowstone (Wyoming), États-Unis, 2001-2012. Les barres d'erreur représentent l'IC à 95%

Tableau 2 : Coefficients des covariables et tailles d'échantillon des modèles mixtes linéaires généralisés prédisant les taux de protection des louveteaux en fonction de l'état de reproduction, du sexe et du ratio auxiliaire/petit. Les modèles prédisent les taux de protection des petits, avant et après le sevrage en Alberta (Canada), en Idaho, au Montana et dans le parc national de Yellowstone (Wyoming), de 2001 à 2012

	Intercept	Breeding status and sex ^a	Helper:pup ratio	n
Pre-weaning	0.22	BF: 0.58 (p < 0.0001) BM: 0.12 (p = 0.04) NBF: 0.14 (p = 0.007) NBM: 0	0.0008 (p = 0.97)	80
Post-weaning	0.38	BF: 0.17 (p = 0.0003) BM: 0.02 (p = 0.68) NBF: 0.06 (p = 0.12) NBM: 0	-0.05 (p = 0.003)	84

^aBF, breeding females; BM, breeding males; NBF, non-breeding females; NBM, non-breeding males.

Dans nos analyses de sous-ensembles, la densité des proies variait fortement (0,35-14,9 wapitis/km²) mais n'influçait pas le temps passé à garder les petits (Tableau 3). La densité de loups n'a pas prédit la garde des petits, avant ou après le sevrage dans le Yellowstone (Tableau 3). Le nombre d'adultes dans chaque groupe n'était pas corrélé avec l'abondance des proies ($T = 0,001$, $p = 0,99$, corrélation = 0,001). L'âge des auxiliaires ($n = 47$ loups-états) n'a pas prédit les taux de gardiennage avant ou après le sevrage des petits (Tableau 4).

Tableau 3 : Coefficients des covariables des modèles linéaires mixtes généralisés prédisant les taux de garde des louveteaux en fonction du statut de reproduction et du sexe, du ratio auxiliaires/petit, et de la densité des proies et des loups environnants. Les modèles prédisent les taux de gardiennage des petits, avant et après le sevrage dans le parc national de Yellowstone, Wyoming, 2001-2012. Les analyses ont été basées sur 27 loups du Tableau 2, pour lesquels des estimations de la densité des proies et des loups étaient disponibles pour chaque loup

	Intercept	Breeding status and sex ^a	Helper:pup ratio	Prey density	Wolf density
Pre-weaning	0.58	BM: -0.23 (p = 0.02) NBF: -0.30 (p < 0.0001) NBM: -0.38 (p < 0.0001) BF: 0	-0.04 (p = 0.23)	-0.008 (p = 0.45)	0.16 (p = 0.65)
Post-weaning	0.77	BM: -0.17 (p = 0.08) NBF: -0.10 (p = 0.11) NBM: -0.12 (p = 0.08) BF: 0	-0.02 (p = 0.48)	-0.01 (p = 0.25)	-0.11 (p = 0.76)

^aBM, breeding males; NBF, non-breeding females; NBM, non-breeding males; BF, breeding females.

Tableau 4 : Coefficients des covariables des modèles linéaires mixtes généralisés prédisant les taux de garde des louveteaux en fonction du sexe, de l'âge et du rapport aux petits des assistants. Les modèles prédisent les taux de protection des petits, avant et après le sevrage dans l'Idaho, le Montana et le parc national de Yellowstone (Wyoming), de 2001 à 2012, et sont basés sur 44 loups du Tableau 2, pour lesquels des estimations de l'âge de l'assistant étaient disponibles pour chaque loup. Les données du Montana n'étaient pas disponibles pour l'analyse avant sevrage

	Intercept	Breeding status and sex ^a	Helper:pup ratio	Helper age
Pre-weaning	0.48	M: -0.17 (p = 0.0009) F: 0	-0.09 (p = 0.02)	Age=1: 0 Age=2: 0.0008 (p = 0.99) Age=3: -0.18 (p = 0.29) Age>3: 0.06 (p = 0.38)
Post-weaning	0.42	M: -0.05 (p = 0.18) F: 0	-0.06 (p = 0.03)	Age=1: 0 Age=2: -0.03 (p = 0.51) Age=3: 0.12 (p = 0.34) Age>3: -0.04 (p = 0.41)

^aM, non-breeding males; F, non-breeding females.

DISCUSSION

Le **comportement d'aide** chez les loups peut prendre plusieurs formes : garde, approvisionnement, et développement social des petits. Nous montrons que les caractéristiques des individus et des groupes ont une forte influence sur le comportement de garde des petits chez les loups gris, mais nous n'avons détecté aucun effet de facteurs environnementaux tels que l'abondance de nourriture et le risque de prédation par les congénères. Notre travail ne confirme que partiellement les conclusions d'études antérieures sur le comportement d'aide chez les espèces à reproduction coopérative. Comme d'autres études (Crick 1992 ; Clutton-Brock et al. 2001 ; Ruprecht et al. 2012), nous avons observé un **allègement de la charge**, les individus des grands groupes passant moins de temps à garder les jeunes que leurs homologues des petits groupes. De plus, **notre hypothèse** selon laquelle les taux de garde des petits diminueraient lorsque la nourriture devient moins abondante n'a pas été confirmée. Nos résultats ne confirment pas d'autres conclusions d'études antérieures, notamment que l'âge de l'auxiliaire et la densité des loups ont une forte influence sur le comportement d'aide (Tardif et al. 1984 ; Tardif 1997 ; Clutton-Brock 2006). L'expérience ou la capacité d'un auxiliaire peut être moins importante que le maintien d'une grande taille de groupe chez des espèces très territoriales comme les loups qui se reproduisent une fois par an. Un groupe d'auxiliaires expérimentés peut ne pas être aussi important pour la santé de l'éleveur que le maintien d'un nombre adéquat d'auxiliaires pour réduire la charge de travail.

La protection des jeunes contre la prédation peut être un comportement important qui améliore le succès de la reproduction chez les carnivores vivant en groupe (Moehlman 1979 ; Courchamp et al. 2002). Même si les loups sont connus pour tuer leurs congénères, même les plus jeunes (Smith et al. 2015), nous avons constaté que la densité de loups ne permettait pas de prédire le taux de garde des petits. La prédation des petits par les grizzlis et les loups, bien que peu fréquente, peut conduire à la perte de portées entières (Hayes & Baer 1992 ; Smith et al. 2010) ; ainsi, investir du temps dans la garde indépendamment de la densité des prédateurs pourrait être avantageux. Le nombre médian d'adultes disponibles pour garder les petits était généralement élevé ($\bar{x} = 7$) dans notre étude ; ainsi, les groupes ont pu avoir une protection adéquate des jeunes indépendamment de la présence ou de l'abondance des prédateurs. De plus, les loups étant territoriaux, ils peuvent diminuer les chances que les loups voisins rencontrent leurs petits en ne plaçant pas les sites d'élevage près des limites de leurs territoires (Ciucci & Mech 1992). Les comportements territoriaux tels que le marquage olfactif et les hurlements peuvent également réduire les rencontres agressives entre les loups et les jeunes d'un groupe. Enfin, la taille relativement petite de notre échantillon (n

= 27) peut avoir affecté notre capacité à mesurer l'effet de la densité des congénères sur les taux de gardiennage.

Notre **hypothèse** selon laquelle les individus des groupes comptant relativement plus d'auxiliaires que de jeunes passent moins de temps à garder les petits a été confirmée, mais seulement après le sevrage des petits. Avant le sevrage des petits, ceux-ci se trouvaient dans des tanières relativement défendables et les femelles reproductrices étaient fréquemment présentes (Fig. 1). De plus, il est apparu que les femelles non reproductrices et les mâles reproducteurs étaient également présents environ 1/3 du temps avant le sevrage des petits (Fig. 1). Après le sevrage, les femelles reproductrices étaient moins souvent présentes, les petits étaient plus mobiles et les groupes n'occupaient plus les tanières. Les petits peuvent être plus vulnérables à la prédation lorsque les groupes de loups occupent des sites de rendez-vous en surface après le sevrage ; ainsi, le comportement d'aide sous forme de protection des petits peut être plus important pendant cette période. Comme Ruprecht et al. (2012), nous avons constaté que les individus des groupes avec moins d'aides par petit passaient plus de temps à garder les petits que ceux des groupes avec plus d'aides. Les individus dans les petits groupes, ou ceux avec un faible ratio aide/petit, augmentent leur temps passé à garder les jeunes, probablement au prix de l'obtention de nourriture pour eux-mêmes et pour les petits. Nos résultats suggèrent que **l'allègement de la charge** se produit au sein des groupes de loups. **Les effets d'un tel allègement de la charge sur la reproduction chez les loups ne sont pas connus, mais cela pourrait expliquer en partie pourquoi les louveteaux ont un taux de survie plus élevé et pourquoi les femelles reproductrices ont une meilleure condition physique dans les grands groupes que dans les petits** (Sparkman et al. 2011 ; Stahler et al. 2013). Nos comptages d'individus dans les groupes peuvent être légèrement conservateurs, en particulier pour les groupes plus importants où tous les individus peuvent ne pas être détectés visuellement ou génétiquement pendant l'échantillonnage. En conséquence, l'effet de la taille du groupe sur le comportement d'aide peut être plus marqué que ce que nous avons observé. Bien qu'il soit toujours négatif, nous avons observé un effet plus faible du ratio aide/petit sur les taux de gardiennage dans notre modèle de sous-ensemble prédateur/proie (YNP seulement) et nous pensons que cela pourrait être dû à la taille réduite de l'échantillon et à son effet sur la significativité statistique.

Notre hypothèse selon laquelle les auxiliaires femelles acquièrent de l'expérience dans l'élevage des petits et passent donc plus de temps à surveiller que les aides mâles était fortement soutenue ($p = 0,007$) avant le sevrage des petits, mais seulement faiblement soutenue après le sevrage ($p = 0,12$). D'autres études ont montré que les mâles non reproducteurs montent moins souvent la garde pendant le sevrage (Ballard et al. 1991) et nos résultats confirment cette hypothèse car les mâles non reproducteurs montent moins la garde que les femelles non reproductrices et que les mâles et les femelles reproducteurs. Après le sevrage des petits, cependant, les mâles non reproducteurs semblaient aider davantage et ne différaient significativement des femelles reproductrices que pour le temps passé à garder les petits (Tableau 2, Fig. 1). La théorie de l'augmentation du groupe (c'est-à-dire que les auxiliaires augmentent la productivité du groupe et donc leur propre *fitness*) prédit que le sexe le plus philopatricien aidera le plus (Kokko et al. 2001) et les loups femelles sont légèrement philopatrics dans les Montagnes Rocheuses Américaines (Jimenez et al. *In Review*). La philopatrie féminine, bien que présente, n'est peut-être pas assez marquée chez les loups que nous avons étudiés pour que l'on puisse s'attendre à de fortes différences dans le comportement d'aide entre les sexes. Alternativement, l'équivalence relative de l'aide entre les mâles et les femelles après le sevrage peut être due au fait que l'aide des mâles est plus importante que ce à quoi on

pourrait s'attendre (par exemple, Tardif et al. 1984) en raison de la coercition sociale ou de la menace d'expulsion du groupe s'ils n'aident pas (Clutton-Brock 2006).

Notre hypothèse selon laquelle les auxiliaires plus âgés aident davantage que les auxiliaires plus jeunes n'a pas été confirmée ; nous n'avons trouvé aucune preuve que l'âge des auxiliaires affecte les taux de gardiennage. Pour les animaux qui cherchent des proies éparses difficiles à capturer, acquérir de l'expérience dans la localisation et la sécurisation de la nourriture peut être plus important pour le succès des futures tentatives de reproduction que d'apprendre à protéger les jeunes, ce qui peut être un comportement relativement plus facile à apprendre. Il est également possible que les aides plus âgés ne protègent pas plus les jeunes que les aides plus jeunes car leur expérience est nécessaire pour la chasse. Si c'était le cas, cependant, les animaux plus jeunes devraient être trouvés sur les sites d'élevage des petits plus fréquemment que les aides plus âgés. Nous n'avons pas trouvé cela vrai. Harrington et al. (1983) ont émis l'hypothèse que les loups non reproducteurs n'aident peut-être pas lorsqu'ils se rendent sur les sites d'élevage des petits, mais qu'en se trouvant à proximité d'un endroit central utilisé par les membres du groupe en quête de nourriture, ils obtiennent de la nourriture et des informations sur les animaux tués, en particulier lorsque les densités de proies sont faibles.

Notre hypothèse selon laquelle le comportement d'aide dépend de la disponibilité de la nourriture et que la garde des petits diminue lorsque la nourriture devient rare n'a pas été confirmée. Nous avons constaté que la densité des proies n'avait pas une forte influence sur le temps passé par un individu à garder ses petits. Harrington et al. (1983) ont émis l'hypothèse que l'un des avantages du comportement d'aide est l'augmentation de l'acquisition de nourriture ; ainsi, les aides peuvent passer plus de temps près des sites d'élevage des petits lorsque la nourriture est rare. Moehlman (1979), cependant, n'a trouvé aucune preuve que le comportement d'aide dépende de la disponibilité de la nourriture chez les chacals à dos noir (*C. mesomelas*). De même, Potvin et al. (2004) n'ont trouvé aucune relation entre le temps passé dans les tanières et les sites de rendez-vous et la densité des proies chez les loups du Midwest Américain. Notre modèle de sous-ensemble prédateur/proie avait une taille d'échantillon plus petite que notre modèle complet (Tableau 2) et pourrait avoir affecté notre capacité à mesurer un effet de la disponibilité de la nourriture sur les taux de garde.

Nous avons constaté que les individus des groupes ayant moins d'auxiliaires passaient plus de temps à garder les petits, ce qui a probablement entraîné une réduction des taux d'approvisionnement. Ce résultat suggère que les petits groupes peuvent faire des **compromis** entre le temps passé à garder les petits et le temps passé à la recherche de nourriture (Courchamp et al. 2002). De tels **compromis** peuvent s'avérer coûteux lorsque les individus des petits groupes sont obligés de chercher de la nourriture et de garder moins de jeunes, ce qui expose la progéniture à un plus grand risque de prédation (Harrington et al. 1983). En outre, le temps passé à monter la garde au détriment de la recherche de nourriture peut affecter les taux de croissance des auxiliaires et des jeunes, ce qui peut entraîner une diminution de la capacité de survie des auxiliaires et des reproducteurs. La mortalité des femelles reproductrices pendant la période d'élevage des petits, même après le sevrage des petits, expose également les petits à un risque accru de prédation, à moins que les autres individus du groupe ne compensent en augmentant leur taux de protection.