

Marquage olfactif chez les loups solitaires et les couples nouvellement formés

Anim. Behav., 1979, 27, 750–760

SCENT-MARKING IN LONE WOLVES AND NEWLY FORMED PAIRS

By RUSSELL J. ROTHMAN & L. DAVID MECH*

Department of Ecology and Behavioral Biology, University of Minnesota, Minneapolis, MN 55455 and Patuxent Wildlife Research Center, U.S. Fish and Wildlife Service, Laurel, MD 20811

Résumé

Le marquage olfactif a été étudié chez des loups (*Canis lupus*) le long de 133 km de pistes dans le nord du Minnesota pendant les hivers 1975 à 1976 et 1976 à 1977 et chez deux meutes captives et quatre paires captives pendant différentes périodes. Les loups solitaires, qui ne possèdent ni partenaire ni territoire, ont rarement marqué par l'urination des pattes levées et ont déféqué et uriné moins le long des routes et des sentiers, là où les couples territoriaux et les meutes marquaient généralement. Les couples nouvellement formés sont ceux qui marquent le plus, puis leur taux diminue jusqu'à atteindre celui des meutes établies. En général, les loups qui marquent olfactivement se reproduisent également, alors que les loups qui ne marquent pas ne se reproduisent généralement pas. Le marquage olfactif est apparemment important pour le succès de la parade nuptiale chez les nouveaux couples et pour la synchronisation de la reproduction chez les couples établis, tout en remplissant une fonction territoriale.

INTRODUCTION

Les fonctions socio-écologiques du marquage olfactif des canidés ont fait l'objet de nombreuses spéculations (Kleiman 1966 ; Anisko 1976 et revues). Les loups sexuellement immatures et subordonnés des deux sexes urinent généralement en **s'accroupissant (SQU)**, mais les animaux dominants de la meute urinent généralement en **levant les pattes (RLU)** (Peters & Mech 1975). L'urination pattes levées remplit clairement les critères de Kleiman (1966) pour le marquage olfactif et semble être fortement liée à la possession d'un territoire (Peters & Mech 1975).

Pour comprendre le contexte du marquage olfactif, nous fournissons le résumé suivant de la biologie sociale des loups dans la zone d'étude. Les meutes de loups habitent des territoires exclusifs et relativement stables de 125 à 310 km² chacun (Mech 1973, 1974). Les meutes comprennent un mâle et une femelle adultes dominants, la paire alpha, qui dirigent généralement les activités de la meute (Mech 1970). Les autres membres sont des subordonnés, généralement la progéniture du couple alpha, dont certains peuvent se disperser de la meute et devenir des loups solitaires (Mech 1972, 1973). En général, les loups solitaires se déplacent à la périphérie des territoires (Mech 1972, 1973) et couvrent parfois des zones allant jusqu'à plusieurs milliers de km² par an ou se dispersent jusqu'à 224 km (Mech, non publié). S'ils sont pris dans le territoire d'une meute, les loups solitaires sont parfois poursuivis et tués (Mech 1970, 1977 ; Van Ballenberghe & Erickson 1973). Les loups solitaires doivent établir un lien de couple et un territoire pour se reproduire.

On pourrait donc prédire que les loups solitaires, qui sont **nomades** et sans territoire (Mech & Frenzel 1971 ; Mech 1973), ne marqueraient pas leur odeur, bien que cette question n'ait pas été étudiée. On sait qu'un nouveau couple, formé de loups solitaires de sexe opposé, a fait du marquage olfactif à un taux particulièrement élevé (Peters & Mech, non publié). Néanmoins, il n'a pas encore été déterminé si tous les couples de ce type marquent de manière aussi intensive.

Outre la miction, la défécation et les griffures peuvent également servir de marquage olfactif chez les loups (Peters & Mech 1975). Les excréments sont souvent laissés à des endroits visibles tels que les rochers et les jonctions de voies ferrées. Le grattage, c'est-à-dire les mouvements alternatifs des membres raidis, se produit souvent après une défécation ou une RLU. Il n'a pas été rapporté qu'il suivait une RLU et il est effectué principalement par des mâles de haut rang (Peters & Mech 1975 ; cette étude). On ne sait pas si les loups solitaires utilisent la défécation et le grattage pour marquer.

Ainsi, plusieurs questions sans réponse concernant le marquage de l'ascendance émergent. Les loups solitaires des deux sexes font-ils du marquage olfactif ? Si oui, à quel âge et dans quelles conditions ? Si ce n'est pas le cas, quand le marquage olfactif commence-t-il et qu'est-ce qui l'induit ? Quelle est la relation entre le marquage olfactif et la localisation et la sécurisation d'un partenaire et d'un territoire ? Les couples nouvellement formés marquent-ils beaucoup ? Si oui, pourquoi ? Cette étude tente de répondre à ces questions et à d'autres questions connexes.

METHODES UTILISEES

Les aspects pratiques de cette étude ont été menés dans une zone de 2500 km² de la Superior National Forest, au nord-est du Minnesota, à 92° de longitude ouest et 49° de latitude nord. La topographie est relativement plate, avec des crêtes peu élevées. Les lacs représentent plus de 15% de la zone. Les chutes de neige annuelles atteignent en moyenne 145 cm et la saison de croissance est d'environ 100 jours ; les températures annuelles varient de -46 à 36°C (Ohmann & Ream 1971). La région se trouve à l'extrême sud du biome des conifères du nord (taïga) de l'Amérique du Nord (Odum 1971). Des chemins forestiers sillonnent la région.

Les recherches sur le terrain ont été menées au cours des hivers 1975 à 1976 et 1976 à 1977 et étaient basées sur le suivi au sol (en raquettes, en skis et en véhicules) de 11 loups isolés identifiés ou de membres de couples nouvellement formés ainsi que de leurs compagnons (Tableau I). Les animaux suivis avaient été marqués par radio dans le cadre d'une étude continue de la socio-écologie des loups (Mech sous presse et réf. dans ce document) et ont été localisés depuis les airs chaque jour, si le temps le permettait.

Les postures d'urine ont été déterminées à partir de la position des marques d'urine dans la neige. Les pas ont été comptés à l'aide d'un compteur manuel et les données suivantes ont été enregistrées : type et âge de la marque, localisation, nombre de loups, direction de déplacement, type de piste, démarche, investigations, cibles RLU, distance entre les marques, présence d'animaux tués et informations météorologiques. Des photographies ont été prises et des échantillons de marques ont été congelés pour être analysés en laboratoire. Nous avons

estimé la quantité d'urine dans chaque marque après avoir pratiqué l'estimation inexacte du volume de liquide dans les marques faites par des seringues remplies de colorant jaune. Les RLU ont été définies comme des marques d'urine trouvées uniquement sur des objets verticaux, et les SQU comme de l'urine sur la surface de la neige. Comme certains RLU peuvent également laisser de l'urine sur la surface, comme cela a été observé dans les meutes en captivité, certaines marques enregistrées comme SQU sur le terrain peuvent en fait être des RLU. Chez les loups en captivité, les RLU et les SQU ont été distingués par l'observation de la position réelle de la patte.

Lors du suivi des paires de loups, il était impossible de déterminer quel membre avait fait quelle marque. Le SQU et la défécation étaient probablement effectués de manière égale par les mâles et les femelles du couple, comme cela a été vérifié par des observations sur des loups en captivité. Par conséquent, toutes les comparaisons entre les couples solitaires et les couples nouvellement formés ont été basées sur le SQU et les excréments par individu. Cependant, les observations d'animaux en captivité ont indiqué que la production de RLU et de griffures était probablement le fait des mâles, et ces taux ont donc été calculés par paire, ce qui est conforme aux rapports sur les taux de marquage dans les meutes de loups (Peters & Mech 1975).

Les loups captifs de l'U.S. Fish and Wildlife Service près de Minneapolis ont également été étudiés durant l'été et l'automne 1976 et l'hiver 1976-1977. Des données ont été collectées sur les taux de marquage olfactif et le comportement reproductif de quatre paires de loups (pas nécessairement liées), une meute de sept adultes (« North Pack ») et une meute de six loups adultes et en cours de maturation (« South Pack ») (Seal et al. sous presse) pour compléter les études sur le terrain et aider à leur interprétation.

Les données de localisation des loups solitaires suivies par radio de 1974 à 1977 ont été analysées pour comprendre les schémas de mouvement précédant immédiatement un accouplement avec un loup du sexe opposé.

Toutes les comparaisons discutées ci-dessous sans référence à la signification statistique ne sont pas significativement différentes mais sont présentées pour leur valeur suggestive.

RESULTATS

Des données ont été recueillies sur quatre loups solitaires femelles et deux mâles ainsi que sur cinq couples nouvellement formés sur 133 km de parcours (Tableau I). Comme indiqué dans le tableau, deux des animaux ont été étudiés à la fois comme animaux solitaires et comme membres de couples nouvellement formés.

La plus jeune louve que nous ayons étudiée et qui a effectué des RLU était la femelle appariée 5139, qui était âgée d'environ 1,6 an lorsque nous avons enregistré ses RLU. De plus, un mâle solitaire âgé d'un an a été vu lors d'une autre étude (William Berg, communication personnelle). En revanche, deux mâles solitaires au moins aussi âgés, et une femelle solitaire dont l'âge est estimé entre 6 et 10 ans, n'ont pas fait de RLU.

Tableau 1. Résumé des histoires individuelles des loups radiomarqués suivis au cours de l'étude

Wolf	Sex	Age at beginning of study (yrs)	Social status
Loners			
353	F	1·6-3·6	Lone wolf, paired in late fall 1976 and set up territory
5131	F	6-10	Lone wolf
5429	F	1·6-3·6	Strayed from pack at times, but never permanently dispersed
5139	F	1·6	Member of newly-formed pair, Nov. 1975 to Nov. 1976, when mate was no longer seen with her
5190	M	1·6	Same as 5429
5421	M	1·6-3·6	Lone wolf
Pairs			
5430+1	F	1·6-3·6	Lone wolf, paired in Jan. 1976 and set up territory
5401	M	1·6-3·6	
5071	F	3·6-5·6	
5132	M	4-6	
5176	F	2·6	Although a littermate of 5139, 5176 was not studied until Jan. 1977, one year after 5139 was studied
353+1			See above
5139+1			See above

En 72,2 km de suivi de loups solitaires, nous n'avons pas observé de griffures et seulement une série de RLU (Tableau II). Le 4 janvier 1976, la femelle solitaire 353 a fait quatre sorties en 7,4 km après avoir probablement été poursuivie par une meute résidente. Les quatre sorties ont eu lieu dans les bois alors qu'au moins la moitié de son parcours se faisait le long de routes ou de sentiers.

Tableau II. Comparaison des données obtenues par le suivi au sol des loups solitaires et des couples nouvellement formés, 1975 à 1977

	Roads and trails				Woods				Waterways			
	Dist. (km) tracked	Marks			Dist. (km) tracked	Marks			Dist. (km) tracked	Marks		
		Type*	No.	Per km		Type	No.	Per km		Type	No.	Per km
Lone wolves	33·4	RLU	0	0·0	35·3	RLU	4	0·1	3·5	RLU	0	0·0
		SQU	4	0·1		SQU	9	0·3		SQU	2	0·6
		SCT	1	0·0		SCT	6	0·2		SCT	4	1·1
Newly formed pairs	36·0	RLU	107	3·0	24·8	RLU	37	1·5	0·9	RLU	0	0·0
		SQU	17	0·2		SQU	15	0·3		SQU	1	0·5
		SCT	10	0·1		SCT	3	0·1		SCT	0	0·0
		SCR	4	0·1		SCR	1	0·0		SCR	0	0·0

*RLU = Urination de la jambe surélevée ; SQU = Urine au sol ; SCT = Crottes ; SCR = Grattage ; Les taux de RLU et de grattage sont calculés par paire ; les taux de SQU et de crottes sont calculés par individu.

Aucune différence significative d'âge ou de sexe dans la production de SQU et d'excréments n'a été détectée chez les solitaires. Bien que les marques de congénères étrangers stimulent le marquage dans les meutes (Peters & Mech 1975), aucun solitaire n'a marqué en découvrant des marques d'étranger ($n = 14$). De plus, aucune marque de solitaire n'a été trouvée sur les sites de prédation ($n = 14$), des endroits typiquement marqués par des paires territoriales ($\bar{X} = 4$ RLU's et 1 SQU par carcasse, $n = 5$).

Les loups solitaires ont déposé plus d'excréments et de SQU par kilomètre dans les bois ou sur les cours d'eau que le long des routes et des sentiers (Tableau II, Wilcoxon signed rank test, $n = 6$, $P \leq 0,05$).

Initiation du marquage et formation des paires

Si les loups solitaires dispersés sont tous des reproducteurs potentiels, chacun d'entre eux devrait être capable d'effectuer un marquage, ce qu'ont fait tous les loups en couple que nous avons étudiés. Les paires nouvellement formées ont fait des RLU et des grattages le long des routes et des sentiers à un taux moyen de 3,0 RLU par km et dans les bois à 1,5 RLU par km (Tableau II). **Le taux de RLU a atteint son maximum immédiatement avant la reproduction, et a augmenté à nouveau après la reproduction** (Fig. 1), et le taux de RLU et la période pendant laquelle un couple avait été ensemble étaient inversement liés ($r^2 = 0,98$; $P \leq 0,01$; Fig. 2).

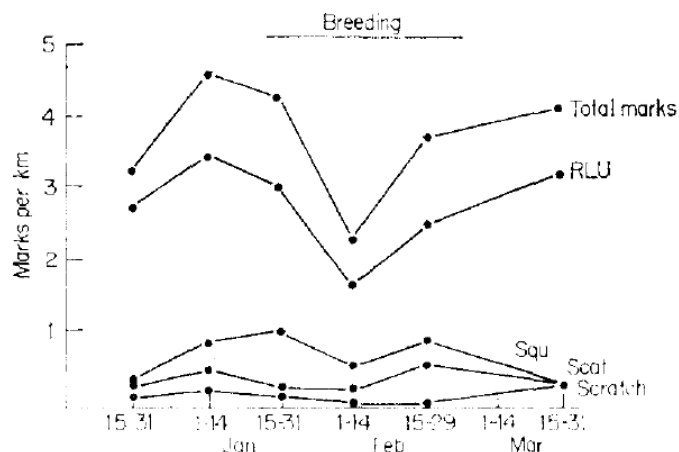


Fig. 1. Fréquence moyenne de quatre types de marques olfactives en fonction de la période de l'année chez les couples nouvellement formés en 1975-1976. Aucune donnée n'est disponible pour la période du 1^{er} au 14 mars. Saison de reproduction déterminée par Mech & Knick (1978)

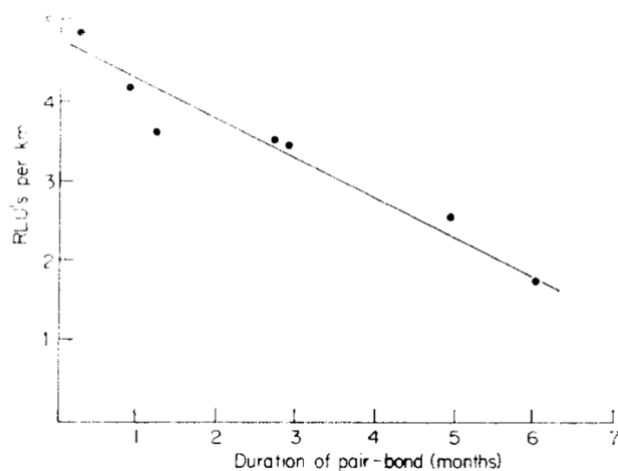


Fig. 2. Relation entre le taux de RLU le long des routes et des sentiers et la durée du lien entre les paires nouvellement formées ($r^2 = 0,98$, $P \leq 0,01$). Comprend des données non publiées de R. Peters

Des taux élevés de RLU se sont produits peu de temps après le premier contact entre les solitaires. Dans un cas, la femelle seule 353 a commencé à le faire au plus tard cinq jours après le premier contact. La femelle 5430 a commencé à faire du RLU au maximum deux semaines après avoir rencontré un autre loup.

De plus, la persistance du marquage dépend apparemment du fait que les membres du couple restent ensemble. Cinq couples ont été temporairement séparés pour un total de 3,6 km sur des routes et des sentiers et dans des forêts de façon égale pour tous les couples combinés.

Ils n'ont fait qu'un SQU et aucun RLU, soit un taux de 0,1 SQU et 0,1 RLU. 1 SQU et 0,0 RLU par animal et par km. Dans près de 50% de ces observations, les membres du couple ont fait des RLU juste avant la séparation ou après la réunion.

La femelle 5139, qui s'est accouplée pendant l'hiver 1975 à 1976, a apparemment produit et perdu des petits au printemps et s'est séparée de son partenaire au début du mois de novembre 1976. Elle est restée seule pendant les hivers 1976 et 1977. Le long de 4,7 km de pistes à la fin décembre 1976, elle n'a produit que deux SQU et deux crottes (0,4 crottes, 0,4 SQU et 0,0 RLU par km) alors qu'elle et son compagnon avaient fait 3,4 RLU par km un an plus tôt.

Dans un autre cas, la femelle 353 a voyagé avec un autre loup en janvier 1976 pendant plusieurs jours dans une péninsule peu utilisée entre deux territoires de meute. Ce couple s'est ensuite aventuré dans un territoire occupé voisin et s'est séparé, et 353 n'a pas marqué à nouveau sur 7,5 km de suivi au cours des trois mois suivants. L'hiver suivant, lorsqu'elle a été observée avec un mâle, les deux marquaient.

Dans un exemple plus frappant, le mâle alpha n° 1 de notre meute captive du Sud, qui comprenait un petit, a cessé d'uriner dans les quatre jours qui ont suivi la mort accidentelle de sa compagne, la femelle alpha n° 3, en 1977 (J. M. Packard, communication personnelle). Il n'a apparemment pas uriné pendant le mois suivant, même si l'une des femelles l'a courtisé, ainsi que le mâle d'un an, et a copulé avec l'un d'eux. Auparavant, toutes les mictions observées du n° 1 avaient été des RLU.

Les paires nouvellement formées urinaient plus par km le long des routes et des sentiers (84%) que dans les bois (16%, rang signé de Wilcoxon, $n = 6$, $P \leq 0,05$) et les meutes montraient la même tendance (Peters & Mech 1975). Quatre des cinq griffures qu'ils ont faites étaient associées à un RLU ou à une crotte (Tableau III). Toutes les griffures observées dans la meute captive étaient associées à des RLU (40%, $n = 6$) ou à des crottes (60%, $n = 9$).

Tableau III. Associations entre les marques dans les paires nouvellement formées*

Type of mark†	RLU	SQU	SCT	SCR
RLU	22	—	—	—
SQU	6	1	—	—
SCT	2	2	—	—
SCR	3	1	1	—

*Les marques isolées n'ont pas été prises en compte. Les marques situées à moins de 5 m des autres ont été considérées comme associées, et celles situées à moins de 20 m des animaux tués ont été exclues. †RLU = Urination de la patte surélevée ; SQU = Urine au sol ; SCT = Crottes ; SCR = Grattage

La distribution des SQU et des crottes par les nouveaux couples ne diffère pas significativement de celle attendue entre les bois et les pistes. Cependant, les nouveaux couples ont fait significativement plus de SQU par km le long des routes et des sentiers que les solitaires (Tableau II ; $t = 2,00$, $df = 6$, $P \leq 0,09$). Les solitaires ont déposé significativement plus d'excréments dans les bois que les couples (Tableau IV ; $t = 2,29$, $df = 6$, $P \leq 0,07$).

Tableau IV. Localisation des excréments des loups solitaires et des couples nouvellement formés

Location	Number of scats (%)		% distance tracked in each location	
	Loners	Newly-formed pairs	Loners	Newly-formed pairs
Kills (within 25 m)	3 (16%)	1 (5%)	—	—
Roads and trails	5 (28%)	13 (65%)	46%	58%
Woods	9 (50%)	6 (30%)	49%	40%
Waterways	1 (6%)	0 (0%)	5%	2%
Total	18 (100%)	20 (100%)	100%	100%

Double marquage par des paires nouvellement formées

Le « double marquage » est le phénomène par lequel deux marques, RLU et/ou SQU, sont faites soit en juxtaposition, soit en chevauchement (planche X, Fig. 3). Peters & Mech (1975) ont observé plusieurs combinaisons RLU-SQU et les ont attribuées à une SQU par une femelle et à une RLU par un mâle, comme nous l'avons fait également.

Cependant, nous avons également trouvé des RLU mâles et femelles à moins de 10 cm l'un de l'autre du 18 décembre au 16 mars, et il est possible qu'elles se soient produites au-delà de ces dates, mais elles n'ont pas été observées lorsque la couverture neigeuse était absente. **Le taux d'utilisation de RLU double a diminué à mesure que la durée du lien de paire augmentait** ($r^2 = 0,96$, $P \leq 0,01$; Fig. 4). Le double marquage n'ayant pas été rapporté pour les loups en liberté, aucune donnée de double marquage n'est disponible pour les meutes à des fins de comparaison.

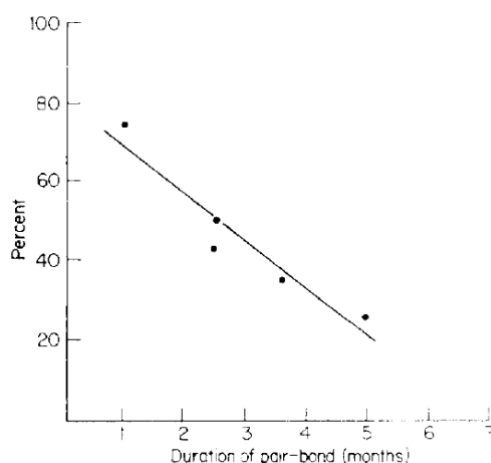


Fig. 4. Relation entre le pourcentage du total des RLU impliquées dans les doubles marquages et la durée de la liaison dans les paires nouvellement formées ($r^2 = 0,96$, $P \leq 0,01$). Inclut des données non publiées de R. Peters

Nous avons également observé un double marquage dans les meutes en captivité. Le marquage multiple était fréquent : un sexe marquait, puis l'autre reniflait et effectuait un RLU sur ou près de la première marque, et toute la séquence était répétée plusieurs fois. La femelle alpha n°3 du South Pack a initié 96% des doubles marquages simples ($n = 23$) observés de la mi-août à la fin octobre 1976. Quelques-unes des séquences les plus longues ont été initiées par le mâle alpha n° 1.

Saignement præstrus

Les louves de notre zone d'étude se reproduisent généralement entre le 28 janvier et le 4 mars (Mech & Nick 1978), et les saignements vaginaux peuvent se produire jusqu'à 45 jours avant l'œstrus (Young 1944). Nous avons trouvé du sang dans les RLU et les SQU de nos animaux d'étude sauvages du 4 janvier et au moins jusqu'au 24 février (Tableau V). **Du sang est apparu dans 26% des urines des quatre paires nouvellement formées du 9 janvier au 24 février.** Sur l'ensemble des marques produites, beaucoup ont dû être faites par des mâles, de sorte que la fréquence des saignements præstrus dans les marques de femelles seules aurait été beaucoup plus élevée que 26%. Peu de données ont été collectées pour les femelles solitaires durant cette période.

Tableau V. Périodes de saignements præstrus apparents chez les loups sauvages, tels que détectés dans les marques urinaires, 1976

Wolf No.	Minimum periods* of vaginal bleeding	
	Visible in mark	Detected by urinalysis‡
Female 353†	—	4–24 Jan. 1976
Pair 5139	12–21 Feb.	9 Jan. to 21 Feb.
Pair 5071	13–24 Feb.	20 Jan. to 13 Feb.

*Des échantillons insuffisants ont été obtenus en dehors de ces périodes, de sorte que les dates ne représentent pas nécessairement l'ensemble de la période pendant laquelle les marques olfactives contiennent du sang.

†A vécu par intermittence avec un mâle pendant cette période

‡L'urine dans la neige a été recueillie et analysée à l'aide de bandes réactives Labstix (Ames Co., Elkhart, Ind. 46514 ; la mention du nom de la marque n'implique pas l'approbation du gouvernement Américain)

Investigations par les solitaires et les couples

Tous les membres de la meute inspectent les marques olfactives, mais dans la meute sud en captivité, le couple alpha a effectué 69% des investigations de tous les excréments, RLU et SQU (Tableau VI), y compris leurs propres marques doubles, RLU simples et SQU (Tableau VII).

Tableau VI. Résumé des données de marquage et d'investigation de la meute sud en captivité, entre août et octobre 1976, pendant 20 heures d'observation

Wolf	Number				
	RLU*	SQU	SCT	SCR	INV
Alpha male No. 1	46	2	13	15	57
Alpha female No. 3	0	45	20	0	53
Pups (4)	0	36	26	4	78

*RLU = Urination patte surélevée ; SQU = Urine au sol ; SCT = crottes ; SCR = Grattage ; INV = Investigations

En notant les endroits où de la neige a été mouillée ou creusée le long de la piste d'un loup, nous avons trouvé que les loups solitaires et les nouveaux couples ont fait en moyenne 3 à 4 recherches par km le long des routes et des pistes (Tableaux VIII et IX). Chez les loups solitaires, dont les pistes sont les plus faciles à interpréter, les recherches ont permis de découvrir un minimum de 0,9 marque odorante par km.

Tableau VII. Résumé des données de double marquage et d'investigation des paires alpha de la "meute sud" entre août et octobre 1976 pendant 20 heures d'observation*

Total double marks	Alpha male No. 1					Alpha female No. 3				
	No. RLU's involved in		No. investigations of			No. SQU's involved in		No. investigations of		
	Double marks	Single RLU's	Double marks	Single RLU's	Single SQU's	Double marks	Single SQU's	Double Marks	Single RLU's	Single SQU's
23	29	17	21	9	35	26	19	19	7	9

*RLU's par le Male No. 1 et SQU's par la femelle No. 3

Tableau VIII. Investigations olfactives par des loups isolés

Wolf	Dist. (km) tracked	Trail junctions		No. of investigations elsewhere	Investigations per km	No. marks found
		No. passed	No. investigated			
5131	3.6	9	0	9	2.5	5
5190*	1.6	2	0	0	0	0
5429*	0.2	1	0	1	5.0	0
353	5.8	26	10	28	4.8	6
5421	4.6	14	4	29	6.3	3
Total	15.8	52	14	67	3.7	14

*Pas de véritables loups solitaires. Voir Tableau I

Tableau IX. Investigations olfactives par des couples de loups nouvellement formés

Wolf	Dist. (km) tracked	Trail junctions			Investigations per km	
		No. passed	No. investigated (with or without RLU's*)	No. marked with RLU	Rate excluding marking	Total rate (RLU and investigations)
5430	5.1	8	7	7	4.8	9.2
353 (1976)	0.8	7	5	4	2.6	5.7
5139	5.6	15	9	7	3.5	5.1
5071 & 5401	19.7	25	20	18	1.7	3.5
Total	31.2	55	41	36	3.2 (\bar{X})	5.9 (\bar{X})

*RLU = Urination patte surélevée

Caractéristiques des RLU

Les cibles des UCL étaient principalement des objets verticaux bien visibles tels que la végétation ou les bancs de neige. Les RLU avaient significativement moins d'urine et significativement moins de variabilité dans le volume estimé ($\bar{x} = 2,80 \text{ cm}^3 \pm 1,09 \text{ SD}$, $n = 29$) que les SQU ($\bar{x} = 6,19 \text{ cm}^3 \pm 3,59 \text{ SD}$, $n = 8$). Six RLU que nous avons visités chaque semaine pendant l'hiver 1975-1976 étaient encore visibles et odorants après six semaines.

Les loups mâles et femelles peuvent faire des RLU à n'importe quel moment de l'année, bien que la fréquence des RLU augmente pendant la parade nuptiale et de nouveau après la saison de reproduction (Peters & Mech 1975 et Fig. 1). Dans nos meutes captives, les mâles alpha pratiquaient plus souvent le RLU en dehors de la saison de reproduction que les femelles alpha. Les femelles captives pendant cette période ont parfois fait des RLU, mais en général elles ont fait des SQU ou ont uriné avec une jambe fléchie, ce qui semble être un RLU de faible intensité. La femelle alpha captive n° 3 n'a pas été observée en RLU de la mi-août à la mi-novembre. Le 15 novembre 1976, elle a uriné à la fois avec une jambe fléchie et une jambe levée, et toutes les urinations ultérieures observées jusqu'à sa mort en février 1977 impliquaient un certain degré de soulèvement de la jambe (J. M. Packard, communication personnelle).

Trois observations de loups sauvages montrent que les femelles alpha peuvent au moins uriner avec une jambe fléchie, sinon avec une jambe levée, en dehors de la saison de reproduction : (1) la louve 2455 le 7 juin (S. H. Fritts, communication personnelle), (2) la compagne du mâle 376 de moins de 6 semaines le 12 juillet (S. H. Fritts, communication personnelle), et (3) la louve 2407 le 6 août (Mech, non publié).

DISCUSSION

La présente étude apporte un éclairage considérable sur le rôle du **marquage olfactif** dans la transition entre le nomadisme des loups solitaires et l'établissement d'un territoire de meute.

Les loups solitaires s'efforcent de rester discrets pendant leurs déplacements. Ils répondent significativement moins aux hurlements enregistrés que les meutes (Harrington & Mech sous presse), et ils ne marquent pas ordinairement leur odeur (Tableau II). Cependant, les loups solitaires ont un taux d'investigation élevé qui leur permet de localiser des marques olfactives (Tableau VIII).

Les taux d'investigation des loups solitaires (Tableau VIII) se comparent favorablement aux taux de marquage des meutes et des couples (Tableau II, et Peters & Mech 1975), il est donc raisonnable de supposer que les loups solitaires détectent la plupart des signes d'une meute résidente le long de sa route. Bien que le marquage olfactif ne crée probablement pas une barrière infranchissable, il réduit sans doute la probabilité pour un loup solitaire de rencontrer une meute résidente.

Il est facile de comprendre comment la « lecture » des marques olfactives peut diriger les loups solitaires vers des zones inoccupées où la probabilité de trouver un partenaire et d'établir un territoire serait plus grande. Un loup solitaire observé à partir d'un avion « s'est précipité et a montré des signes d'anxiété » après avoir examiné les marques olfactives d'une meute résidente (Jordan et al. 1967). Une autre femelle, 5430, encore solitaire, a montré une réaction plus dramatique. Au début de l'hiver 1975-1976, elle se déplaçait le long d'une rivière gelée, alors qu'à environ 40 m de là, une meute résidente dormait dans les bois. La louve 5430 s'arrêta, leva la tête comme pour renifler l'air, puis s'enfuit brusquement. Apparemment, elle avait détecté l'odeur ou les marques de la meute. Le lendemain, elle a été localisée à 22 km au sud-ouest, où, en l'espace de quatre semaines, elle a trouvé un compagnon et un territoire.

Cependant, dans une population saturée, il n'est pas toujours facile pour un solitaire de trouver un partenaire et un territoire vacant. La louve 2473, par exemple, est restée seule du 20 octobre 1972, date à laquelle elle a été radiomarkuée, jusqu'au 10 novembre 1973 environ, date à laquelle elle a commencé à utiliser une zone qui est devenue son territoire. Le 20 décembre 1973, la première fois que 2473 a été vue après s'être installée dans la nouvelle zone, elle avait un compagnon. Apparemment, plusieurs zones vacantes sont vérifiées périodiquement, probablement celles qui n'ont pas été marquées récemment par des meutes résidentes, jusqu'à ce qu'un partenaire potentiel soit trouvé dans l'une d'entre elles.

Une fois que deux individus se rencontrent, la réussite du couple n'est pas nécessairement assurée. Chez la plupart des carnivores qui se lient par paires, une longue parade nuptiale a lieu, impliquant probablement des indices comportementaux subtils et d'autres signaux (Ewer 1973). En outre, les préférences individuelles sont bien connues chez les autres canidés (LeBoeuf 1967 ; Beach 1970 ; Beach & Merari 1970).

En raison de l'étroite corrélation entre le RLU et les premiers stades de l'appariement et parce que les loups solitaires ne font généralement pas de RLU, le RLU peut être lié de façon critique à la parade nuptiale et à l'appariement. Le couplage n'a pas été défini chez les loups, mais nous considérons qu'il consiste en une interaction comportementale entre le mâle et la femelle résultant en une attraction sexuelle mutuelle et un attachement qui dure au moins tout au long de la période de gestation et de l'élevage des petits qui en sont issus.

Pendant la parade nuptiale, la stimulation sociale, en particulier les comportements liés à la domination, est intensifiée (Ginsburg 1965). **Nos couples nouvellement formés ont marqué à leur taux le plus élevé pendant leurs premières semaines de vie commune** (Fig. 2). Chez les chiens de chasse du Cap (*Lycan pictus*), le marquage est observé 90 minutes après la première rencontre (Frame & Frame 1976). L'augmentation du taux de marquage pendant la saison de reproduction a été clairement établie chez les cerfs (*Odocoileus hemionus*) (Miiller-Schwarze 1972), les mangoustes (*Helogale parvula*) (Rasa 1973), et divers canidés (Kleiman 1966 ; van Lawick-Goodall 1971 ; Golani & Mendelssohn 1971 ; Beach 1974 ; Bekoff & Diamond 1976).

Les observations ci-dessus, ainsi que les nombreux rapports sur le contrôle des androgènes et des œstrogènes sur le marquage olfactif chez les gerbilles et les chiens (Yahr & Triessen 1975 et réf. dans ce document ; Beach 1974), suggèrent fortement que les changements hormonaux dus à la stimulation sociale de la parade nuptiale sont responsables de l'apparition et de la fréquence du marquage olfactif.

L'absence de levage de pattes par les loups solitaires et par les subordonnés d'une meute ainsi que les différences saisonnières dans la fréquence de levage de pattes par les femelles alpha pourraient être attribuées à des différences dans les niveaux d'hormones, mais les preuves manquent. Le levage de pattes par les femelles avant et pendant la saison des amours a également été documenté chez les chacals (*Canis aureus*) (Golani & Mendelssohn 1971) et les coyotes (*Canis latrans*) (Bekoff & Diamond 1976). Plusieurs études portant sur une variété de mammifères établissent cependant un lien entre les hormones sexuelles et les gonadotrophines et la régulation du statut social et du comportement sexuel, y compris le marquage olfactif (Lincoln et al. 1972 pour les cerfs rouges ; Rosenblatt & Aronson 1958 pour les chats ; Rose et al. 1971 pour les primates ; Clegg et al. 1969 pour les moutons ; Yahr & Thiessen 1972 pour les rongeurs). Il est donc raisonnable de postuler que des différences dans les niveaux de certaines hormones existent entre les loups de statut social différent et que ces différences aident à réguler le marquage olfactif.

Cependant, des facteurs autres que les indices impliqués dans la formation des paires peuvent déclencher le marquage olfactif et la décharge olfactive, probablement en stimulant la production de l'hormone stéroïde appropriée ou des gonadotrophines hypophysaires : changement de rang social (Zimen 1975), présence de prédateurs ou de perturbations

inhabituelles (Mykytowycz 1970), rencontres agonistiques (Schaller 1972 ; Roche 1973 ; Kleiman 1974), et peur ou excitation soudaine (Ewer 1973). Ainsi, la stimulation surrénalienne due à une excitation soudaine peut expliquer notre seule observation d'un loup seul urinant avec une posture RLU quatre fois au cours du même incident (Résultats).

On ne sait pas si les marques RLU et SQU diffèrent chimiquement. Cependant, les différences endocriniennes associées aux différents statuts sociaux peuvent se manifester par la présence, l'absence ou la quantité de divers métabolites dans l'urine. Les mammifères peuvent détecter des différences individuelles dans les marques olfactives (Kalmus 1955 ; Bowers & Alexander 1967 ; Gorman 1976) et peuvent détecter la condition de reproduction et le sexe du marqueur (Beach & Gilmore 1949 ; Brownlee et al. 1969 ; Dunbar 1977). En outre, un composé présent dans les marques théurines des renards roux (*Vulpes vulpes*) mâles, mais non femelles, a été récemment identifié (Jorgenson et al. 1978).

La double marque et sa signification

Pour maximiser le succès de la reproduction, un couple qui se courtise doit être synchronisé à la fois sur le plan physiologique et sur le plan comportemental afin d'assurer une fécondation réussie. Hediger (1965) a souligné l'importance de la synchronisation chez le hamster européen (*Cricetus frumentarius*), dont l'un des partenaires peut tuer l'autre s'il n'est pas synchronisé sexuellement pendant l'accouplement.

Nous proposons que la synchronisation comportementale et physiologique des couples de loups soit réalisée par le stimulus visuel et olfactif de la double marque. Le double marquage a également été appelé « simultané » ou « alterné » chez d'autres canidés, mais nous préférons le terme « double marquage » parce qu'il décrit le résultat du comportement plutôt que la séquence, qui est très variable chez les canidés. Bien que Schenkel (1947) ait proposé plusieurs fonctions similaires de marquage par paire chez les loups, sa référence aux « cérémonies de l'urine » a négligé toute mention du double marquage par les individus en train de faire la cour.

Le double marquage a été décrit comme faisant partie de la parade nuptiale chez d'autres canidés, mais sans référence à une fonction possible chez les chiens (Fox & Bekoff 1975 ; Bekoff, sous presse), les chacals dorés (Golani & Mendelsohn 1971 ; Golani & Keller 1975), les coyotes (Bueler 1973 ; Bekoff & Diamond 1976), les chiens de chasse du Cap (van Lawick-Goodall 1971 ; Frame & Frame 1976), les chiens viverrins (*Nyctereutes procyonoides*), et les renards à oreilles de chauve-souris (*Otocyon megalotis*) (Kleiman 1968). Chez les chiens sauvages et les chacals dorés, le double marquage se produit presque immédiatement après la première rencontre des membres du couple (Golani & Keller 1975 ; Frame & Frame 1976).

Quatre caractéristiques du double marquage nous convainquent de son importance dans la formation des couples et le succès de la parade nuptiale : (1) il est apparemment absent chez les couples qui ne s'accouplent pas par la suite, (2) il est associé à des taux élevés d'investigation mutuelle, (3) sa fréquence est maximale immédiatement après l'accouplement, et diminue ensuite jusqu'à un niveau bas, et (4) il est pratiqué presque exclusivement par le couple reproducteur de haut rang.

Les loups de haut rang sont les reproducteurs de la meute. Ainsi, si le double marquage implique un échange d'informations nécessaire à la parade nuptiale et à l'accouplement, ce comportement et ces informations ne sont pas importants chez les subordonnés et on ne s'attend pas à ce qu'ils fassent un double marquage. De plus, seul un couple potentiellement reproducteur, libre des contraintes sociales et des inhibitions qui affectent les subordonnés, serait capable de produire un double RLU. L. H. & G. W. Frame (communication personnelle) ont observé un cas de double marquage par un couple subordonné de chiens de chasse du Cap. La femelle dominante est arrivée peu après la marque et a marqué d'urine la double marque, après quoi le couple subordonné n'a plus jamais été vu en train de faire un double marquage.

Le changement apparent du degré et de la fréquence du soulèvement des pattes chez les loups femelles à l'approche de la saison des amours et de la reproduction (voir « Caractéristiques du RLU ») peut être facilité par certains effets synergiques du double marquage.

La signification de la relation inverse entre la fréquence des doubles RLU et la durée du lien de couple (Fig. 4) n'est pas claire. Cependant, chez certains oiseaux, la durée de la parade nuptiale et la fréquence de présentation entre les membres de paires précédemment établies sont plus faibles que pour les nouvelles paires (Coulson 1966 ; Erickson & Morris 1972). Ces études suggèrent une diminution de l'intensité de la parade nuptiale en fonction de la familiarité. La rareté de ces informations chez les mammifères souligne la nécessité d'études supplémentaires sur le rôle de l'expérience sur la durée de la parade nuptiale et le succès de l'accouplement.

Les préférences sexuelles pour l'urine du sexe opposé, la préférence pour l'urine des femelles en période d'œstrus par rapport à celles qui ne le sont pas, et un changement de comportement après avoir reniflé de l'urine ont tous été documentés chez les canidés (Beach & Gilmore 1949 ; Doty & Dunbar 1974 ; Gier 1975 ; Anisko 1976).

Chez les loups, tous les membres de la meute enquêtent sur les marques d'ascension, mais la plupart des enquêtes sont menées par le couple alpha qui les a produites (Tableaux VI, VII). De plus, les loups solitaires des deux sexes, ainsi que les couples nouvellement formés, passent probablement beaucoup de temps au cours de leurs déplacements à enquêter sur les marques de cent ans, car leur taux d'investigation est élevé (Tableaux VIII, IX).

Dans les meutes, les loups subordonnés ont au moins autant l'occasion que le couple alpha d'inspecter les marques du couple lorsque le groupe se déplace ensemble. 90% des doubles marques des couples alpha en captivité ont été examinées par d'autres membres de la meute peu de temps après avoir été produites. Étant donné que ni les solitaires ni les subordonnés de la meute n'effectuent de RLU et qu'aucun d'entre eux ne possède de partenaire, une sorte d'intimidation sociale ou de suppression de la reproduction pourrait être médiée par des signaux olfactifs. Le fait que les signaux olfactifs de l'urine puissent exercer une telle influence sur la reproduction des mammifères a été bien documenté (Whitten 1956 ; Parkes & Bruce 1961 ; Bronson 1974 ; Lombardi & Vandenberg 1977).

Les propriétés attractives de l'urine des membres du sexe opposé font qu'il est probable que les membres d'un couple reproducteur recherchent les marques de l'autre, comme l'indiquent nos études sur les loups en captivité (Tableau VII). Il ne fait aucun doute que ces investigations olfactives contribuent à la synchronisation indispensable des cycles reproductifs du couple reproducteur. Ceci expliquerait l'intérêt intensif que les membres du couple manifestent pour leurs propres marques (Tableau VIII), qui seraient nécessaires pour déterminer si le partenaire les a marquées. Des tentatives d'isolement d'une phéromone d'amorçage dans l'urine des canidés sont actuellement en cours (W. Whitten, communication personnelle).

Une autre fonction du double marquage pourrait être d'indiquer aux solitaires s'il existe ou non un couple accouplé sur un territoire. L'auteur junior a observé un cas dans lequel une femelle alpha d'une meute dépourvue d'autres femelles adultes a été tuée. Le mâle alpha a continué à se reproduire et la place du loup mort a finalement été occupée par une femelle solitaire. Cette dernière a peut-être détecté l'absence de marques doubles fraîches et a donc déterminé qu'aucune autre femelle n'était présente dans la meute. Au lieu de fuir la proximité de la meute, comme le ferait habituellement un loup solitaire, cette solitaire a voyagé parallèlement à la meute jusqu'à ce qu'elle soit finalement acceptée comme la femelle alpha.

Les résultats de cette étude, combinés à ceux de Peters & Mech (1975), indiquent que le système de marquage urinaire chez les loups a une double fonction : (1) la synchronisation de la reproduction et (2) la publicité du territoire et l'application de la loi.

La nécessité d'un système de signalisation complexe et sans ambiguïté est évidente chez les espèces dont les individus changent de condition sociale, passant de la vie solitaire à la vie en groupe (Kleiman 1967 ; Kruuk 1975). Comme le marquage par l'urine apparaît pour la première fois chez les couples nouvellement formés au cours d'une période de transition sociale, il semble qu'il puisse être considéré comme un tel signal.