

Taille de la meute et survie des louveteaux : leur relation dans diverses conditions écologiques

Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions

Fred H. Harrington¹, L. David Mech^{2*}, and Steven H. Fritts³

¹ Department of Psychology, Mount Saint Vincent University, Halifax, Nova Scotia B3M 2J6, Canada

² US Fish and Wildlife Service, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland 20708, USA

³ US Fish and Wildlife Service, North Central Experiment Station, University of Minnesota, 1861 E. Hwy. 169, Grand Rapids, Minnesota 55744, USA

Behav Ecol Sociobiol (1983) 13:19–26

Résumé

La relation entre la taille de la meute et deux paramètres du succès de la reproduction (**taille** de la portée à 7-8 mois et **poids** des petits à 5-6 mois) a été déterminée pour deux populations de loups (*Canis lupus*) dans le nord du Minnesota. Le poids des petits n'était pas corrélé à la taille de la meute pour les deux populations. La taille de la portée, cependant, était corrélée à la taille de la meute, mais la direction de la relation variait entre les deux populations étudiées.

Dans la forêt nationale supérieure, où les proies étaient rares et où la population de loups diminuait à partir de fortes densités, la taille de la portée et la taille de la meute étaient inversement liées. **Les paires ont produit plus de petits survivants que les grandes meutes avec un ou plusieurs auxiliaires potentiels.** Dans la forêt domaniale de Beltrami Island, où les proies étaient relativement abondantes et où la population de loups augmentait, la taille de la meute et la taille de la portée étaient positivement corrélées. Les résultats suggèrent que des facteurs écologiques, tels que la disponibilité des proies, ont affecté la capacité ou la volonté des différents membres de la meute de fournir de la nourriture ou d'autres soins aux petits.

L'absence de corrélation entre le nombre **d'auxiliaires** et le nombre de petits dans les populations de canidés ayant des densités de proies faibles et en déclin peut s'expliquer par une densité de proies hétérogène entraînant une variation annuelle drastique de la production de portées. Aucune étude à ce jour n'a mesuré le bénéfice réel que les petits tirent de l'aide des **auxiliaires**, ainsi que les coûts et les bénéfices qui en découlent. Les relations discutées ici ne pourront être considérées comme valables qu'après la réalisation de telles recherches.

INTRODUCTION

« **L'aide** » a été signalée chez un nombre croissant d'oiseaux et de mammifères. Il s'agit du phénomène par lequel des descendants plus âgés, potentiellement reproducteurs (« **auxiliaires** »), aident à nourrir et/ou à protéger leurs frères et sœurs plus jeunes. Parce que les auxiliaires diffèrent la reproduction, mais favorisent le succès de la reproduction des parents, l'altruisme a été postulé, la sélection des parents étant la voie évolutive probable (Skutch 1961 ; Fry 1972 ; Brown 1974 ; Ricklefs 1975). D'autres explications avancent que les auxiliaires peuvent bénéficier plus directement d'une amélioration de leur condition physique personnelle, alors que leurs effets sur la condition physique des parents peuvent être insignifiants, voire négatifs (Zahavi 1974). Ainsi, la voie évolutive vers l'aide peut impliquer une interaction complexe entre la sélection individuelle et la sélection de la parenté (Brown 1978 ; Emlen 1978).

Les **auxiliaires** sont présents chez un certain nombre de canidés, notamment les chacals à dos noir et les chacals dorés (*Canis mesomelas*, *C. aureus*), les coyotes (*C. latrans*), les loups (*C. lupus*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), le renard arctique (*Alopex lagopus*), le dhole (*Cuon alpinus*) et le lycaon (*Lycaon pictus*) (Murie 1944 ; Ryden 1975 ; Camenzind 1978 ; Macdonald 1979, 1980 ; Moehlman 1979, 1981, 1983 ; Montgomerie 1981 ; Bekoff et Wells 1980, sous presse ; Johnsingh 1980 ; Hersteinssen et Macdonald 1982 ; Malcolm et Marten 1982).

Cependant, seules quelques espèces ont fait l'objet d'une évaluation quantitative des effets des **auxiliaires** sur les petits ou sur les parents (Brown et al. 1978). Moehlman (1979, 1983) a montré qu'un plus grand nombre d'auxiliaires était associé à un taux de survie des petits significativement plus élevé jusqu'à l'âge de 14 semaines chez les chacals à dos noir et les chacals dorés. Pour les deux espèces, les proies semblent être abondantes et relativement faciles à acquérir pour les parents et les auxiliaires. Malcolm and Marten (1982) a trouvé que la corrélation entre le nombre d'adultes dans une meute et la survie des petits chez les chiens sauvages Africains était positive, mais que la corrélation n'était pas significative à moins que les échecs totaux de reproduction ne soient éliminés de l'analyse. L'effet des jeunes d'un an sur la survie des petits semble dépendre de la disponibilité de la nourriture, étant associé à une augmentation de la survie des petits dans de bonnes conditions alimentaires mais à une diminution de la survie des petits en cas de pénurie de nourriture (Malcolm et Marten 1982). Pendant toute la durée de l'étude, la population de chiens sauvages était en déclin (Frame et al. 1979). Ces études suggèrent que les effets de l'aide et/ou la probabilité de son expression, dépendent des conditions environnementales dominantes qui influencent la disponibilité de la nourriture (Macdonald et Moehlman 1982).

L'**entraide** existe aussi bien dans les meutes de loups sauvages (Murie 1944) que dans les meutes de loups captifs (Fentress et Ryon 1982). Une meute de loups est une famille généralement issue d'un seul couple (Mech 1970). Les jeunes restent généralement avec leur meute pendant au moins 10 mois et parfois jusqu'à 4 ans sans se reproduire (données non publiées). En général, ils s'associent étroitement avec les autres membres de la meute et passent souvent plus de temps avec les petits qu'avec les parents, parfois en les nourrissant et/ou en les protégeant (Murie 1944 ; Haber 1977 ; Harrington et Mech 1982). En captivité, les soins aux petits par des loups non parents sont courants, bien que des différences individuelles importantes puissent exister (Fentress et Ryon 1982). Ainsi, le cas de l'aide sélectionnée par la parenté chez les loups semble solide malgré une étude récente remettant en question le rôle joué par les auxiliaires dans la survie des petits lors du déclin des proies (Harrington et Mech 1982).

L'objectif de cette étude était de déterminer la relation entre la présence d'**auxiliaires** et la survie des petits pour deux populations de loups dans le nord du Minnesota. L'une des populations était en expansion à partir d'une faible densité avec des proies abondantes. Dans cette population, les auxiliaires peuvent facilement satisfaire leurs propres besoins alimentaires et peuvent être en mesure de fournir de la nourriture aux petits avec un coût relativement faible pour eux-mêmes, augmentant ainsi la nourriture totale disponible pour la portée. Nous avons donc émis l'hypothèse que l'aide devrait être fréquente dans cette population et que les effets de la présence des **auxiliaires** devraient être positifs. Dans la seconde population, les effectifs de loups étaient en baisse suite à une diminution drastique des principales proies. Dans de telles conditions, les **auxiliaires** peuvent avoir des difficultés

à satisfaire leurs propres besoins alimentaires et par conséquent être moins capables ou désireux de fournir de la nourriture aux petits. Dans certains cas, ils peuvent intercepter de la nourriture potentiellement disponible pour les petits. Nous avons donc émis **l'hypothèse** que dans cette dernière population, l'aide devrait être moins fréquente et que les effets de la présence **d'auxiliaires** devraient être neutres ou négatifs. Si de telles relations sont trouvées, cela tendrait à soutenir l'hypothèse que l'expression de l'aide dépend de ses coûts relatifs.

Pour les deux populations, les loups ne pouvaient être observés qu'à partir d'un avion, et ce principalement entre le début du mois de décembre et la mi-avril (Mech 1974). Nous n'avons donc pas pu observer directement l'aide, mais nous avons dû la déduire de la présence **d'auxiliaires** autour des sites d'habitation d'été et avec la meute. Pour cette raison, nous utilisons le terme « **auxiliaire** » plutôt que « aide » tout au long de l'article.

AIRE D'ETUDE ET METHODE

Les zones d'étude sont situées à 250 km l'une de l'autre au sein de l'aire de répartition « primaire » des loups (Leirfallom 1970) dans le Minnesota. La population **croissante** de loups habitait la forêt d'état de Beltrami Island (BISF) dans le nord-ouest du Minnesota (Fritts et Mech 1981), et la population **décroissante** habitait la forêt nationale Superior (SNF) dans le nord-est du Minnesota (Mech 1977a, 1980). La topographie des deux régions est généralement caractérisée par un faible relief, avec des sols mal drainés entrecoupés de crêtes plus sèches supportant une forêt mixte de feuillus et de conifères. Le pourcentage de couverture forestière et les espèces constitutives sont similaires dans les deux zones, qui ont toutes deux fait l'objet d'une exploitation forestière intensive au cours des dernières décennies, bien qu'une forêt boréale vierge subsiste dans la SNF. Les deux zones connaissent des étés relativement frais et des hivers longs et froids, mais la SNF a généralement des accumulations de neige plus longues et plus profondes.

Depuis 1968, des loups ont été capturés vivants, munis de colliers radio et suivis par des avions légers dans la SNF (Mech et Frenzel 1971 ; Mech 1973 ; 1977a, b, 1980). Les densités de loups approchaient un loup/26 km² au début des années 1970 (Mech 1973), mais elles ont ensuite diminué de plus de 40% (Mech 1977a) car la principale proie des loups, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), a diminué de façon drastique à partir de 1968 (Mech et Karns 1977). Les effectifs avant le déclin ont été estimés à environ 3,5/km² (Stenlund 1955) et en 1976, à moins d'un cerf/km². (Floyd et al. 1979). Pendant la saison d'élevage des petits, les jeunes orignaux (*Alces alces*) et les castors (*Castor canadensis*) étaient des proies alternatives, mais aucun ne représentait un pourcentage élevé du régime alimentaire des loups (Van Ballenberg et al. 1975, Frenzel 1974).

Les loups ont été munis de colliers émetteurs et suivis par radio dans la BISF entre 1972 et 1977 (Fritts et Mech 1981), période pendant laquelle leur densité a **doublé** , passant de un/77 km² à un/39 km², apparemment en raison d'une réduction de la mortalité due à l'homme suite à la protection légale de la population. Les faons d'orignaux et les castors étaient également des proies estivales **alternatives**.

Pendant plusieurs semaines avant la mise bas (avril), nous avons obtenu des données sur la taille des meutes, ce qui nous a permis de déterminer le nombre approximatif d'auxiliaires. Comme il n'y a généralement qu'un seul couple d'animaux par meute (Mech 1977a), le

nombre **d'auxiliaires** est égal à la taille de la meute au printemps moins deux. En général, un seul ou quelques membres de la meute ont été radio-équipé ; nous n'avons donc pas pu déterminer de façon fiable l'âge ou la classe d'âge (jeunes d'un an ou adultes) des **auxiliaires**, en particulier pour les meutes les plus importantes.

Pendant la période cruciale de l'élevage des petits - de mai à septembre - l'émigration et la mortalité des auxiliaires étaient **minimes** (Mech 1977a ; Fritts et Mech 1981). L'immigration dans les meutes pendant cette période n'a pas été documentée et se produit rarement à d'autres moments (Fritts et Mech 1981, Mech, observation non publiée).

Nos données sur la **survie** et la condition physique des jeunes ont dû être collectées lors du piégeage à l'automne et des observations aériennes hivernales. Entre la mise bas et le début du mois de décembre, le développement des petits est rapide et pratiquement toute la mortalité naturelle des petits se produit à ce moment-là (Van Ballenberghe et Mech 1975 ; Mech 1977a). La plupart de la mortalité naturelle des petits est liée à la malnutrition (Seal et al. 1975), un facteur susceptible d'être affecté par l'aide. Après le début du mois de décembre, la plupart de la mortalité des petits était due à l'homme (Mech 1977a). Nous avons donc utilisé les premières données précises sur la taille des meutes en décembre pour estimer la survie naturelle des petits.

La taille de la meute en décembre est fonction (1) de la taille de la meute en avril, (2) de l'émigration et de la mortalité des **auxiliaires** et des reproducteurs, et (3) du recrutement des petits. Comme la plupart de l'émigration ou de la mortalité des membres de la meute plus âgés et non radio-équipés était inconnue, nous n'avons pas pu déterminer la taille exacte de la portée pour toutes les meutes. Ainsi, pour 10 des 36 meutes-années, nous avons calculé les estimations minimales et maximales de la taille de la portée de décembre. La taille maximale de la portée a été déterminée en supposant que tous les membres inconnus de la meute étaient des petits (taille maximale de la portée = taille de la meute de décembre moins le couple reproducteur moins les auxiliaires connus). La taille minimale de la portée a été calculée en supposant qu'il n'y avait pas d'émigration ou de mortalité des reproducteurs ou des auxiliaires entre avril et décembre (taille minimale de la portée = taille de la meute de décembre moins taille de la meute d'avril).

Les coefficients de corrélation de rang de Spearman (r_s) (Siegel 1956) ont été calculés en utilisant les estimations minimales et maximales du nombre **d'auxiliaires** et de la taille des portées en décembre. En raison de l'incertitude liée au calcul des quantités, les quatre coefficients de corrélation calculés pour chaque population devraient permettre de délimiter approximativement la relation réelle entre les variables.

La taille des portées dans d'autres populations (Rausch 1967 ; Pimlott et al. 1969 ; Kuyt 1972), et plus tôt dans la nôtre (Stenlund 1955) était généralement jusqu'à deux fois plus grande que nos portées de décembre, ce qui suggère que la mortalité des petits était un facteur important dans notre étude. Cependant, la population de la SNF a subi un stress alimentaire (Seal et al. 1975 ; Van Ballenberghe et Mech 1975 ; Mech 1977a, b). Des portées anormalement petites mais des taux de survie élevés ont pu s'y produire, faisant de la taille de la portée de décembre un mauvais indice des effets des **auxiliaires**. Nous avons donc complété notre mesure de la quantité par une mesure de la qualité, reflétée par le poids des petits.

Les petits ont été pesés pendant le piégeage de fin d'été et d'automne, généralement en septembre et octobre, lorsqu'ils étaient âgés de 5 à 6 mois. Leur âge a été estimé en supposant qu'ils sont nés en avril.

Les dates de mise-bas sur une longue période peuvent varier de 5 semaines dans une région donnée (Mech et Knick 1978), mais au cours d'une année donnée, la plupart des loups naissent probablement dans une période de 7 à 10 jours (Mech 1970 ; J. Ryon, communication personnelle). De plus, le poids des petits d'une même portée peut varier considérablement (Van Ballenberghe et Mech 1975). Ainsi, les différences de poids des petits, observées au cours d'une année (Tableaux 1 et 2) ne peuvent pas être expliquées uniquement par des différences dans les dates de mise bas. Nous avons comparé le poids des petits avec celui de petits du même âge, élevés en captivité (Kuyt 1972 ; Van Ballenberghe et Mech 1975) pour permettre la comparaison de petits de différents âges. Nous avons ensuite essayé de corrélérer ces poids relatifs (%) avec le nombre maximum et minimum d'auxiliaires.

La taille de la portée à la naissance pourrait influencer le poids des petits, c'est-à-dire que les petits des grandes portées pourraient être plus petits que les petits des petites portées. Nous avons donc utilisé les corrélations de rang de Spearman pour tester l'association entre la taille de la portée de décembre et le poids relatif des petits. Ces corrélations ont d'abord été tentées pour les données des meutes pour lesquelles la taille de la portée de décembre était connue avec précision.

Comme les auxiliaires peuvent bénéficier plus directement aux parents en les soulageant de leur nourriture (Brown et al. 1978), nous avons examiné la relation entre la présence d'auxiliaires et la présence d'une femelle reproductrice particulière à sa tanière. Cette femelle (loup 2407) a été équipée d'un collier radio en 1971 et a été suivie par radio jusqu'en 1978 (Mech 1977b, 1980). Une influence des auxiliaires sur le budget de recherche de nourriture de la femelle pourrait être indiquée par un changement dans la fréquentation de la tanière. Nous n'avons pas pu obtenir de données similaires de la part d'autres femelles dans l'une ou l'autre zone d'étude.

RESULTATS

Forêt nationale Superior

Des données étaient disponibles pour neuf meutes de loups (y compris des paires), pour un total de 24 meutes-années entre 1970 et 1978 (Tableau 1). Les corrélations de Spearman entre la taille de la portée et le nombre d'auxiliaires (Tableau 3) ont montré que l'augmentation du nombre d'auxiliaires était associée à des portées plus petites en décembre. Les quatre corrélations étaient négatives et deux d'entre elles étaient statistiquement significatives. Dans l'ensemble, les couples sans auxiliaires ont produit des portées survivantes ($n = 9$) qui étaient légèrement plus grandes ($\bar{x} = 3,1$ vs $2,6$; $n = 15$; Mann-Whitney $U = 76,5$, $P > 0,2$) ou significativement plus grandes ($\bar{x} = 3,1$ vs $1,9$; $n = 15$; Mann-Whitney $U = 96$, $P = 0,05$) que les couples avec différents nombres d'auxiliaires, selon les estimations de la taille maximale et minimale de la portée. Des tendances similaires étaient évidentes au sein de la même meute sur plusieurs années (Tableau 1). (La meute du lac Harris a eu la même femelle reproductrice de 1972 à 1978, suggérant que la variation de la taille de la portée survivante n'était pas systématiquement liée à l'âge de la femelle reproductrice). Ainsi, tout effet

attribuable à la présence et au nombre d'auxiliaires était une diminution du nombre de petits survivant jusqu'en décembre.

Aucune corrélation entre le nombre d'auxiliaires et le poids des petits n'était significative (Tableau 3). Globalement, les couples sans auxiliaires ont produit des petits de poids similaire à ceux des couples avec auxiliaires (Mann-Whitney $U = 183$, $n = 14, 25$, $P > 0,2$). Le poids des petits a eu tendance à varier entre les années (Kruskal-Wallis test, $0,05 < P < 0,10$), reflétant peut-être la variation annuelle de la mise bas, mais au cours d'une année donnée, les meutes avec ou sans auxiliaires ont produit des petits d'un poids relatif similaire (Tableau 1).

La **relation** entre la taille de la portée et le poids relatif des petits, déterminée pour les meutes dont la taille de la portée était connue (Tableau 1), était positive et significative ($r_s = 0,37$, $n = 29$, $P < 0,05$), indiquant que les grandes portées avaient tendance à avoir des petits plus grands. Avec le reste des données incluses, la corrélation était plus faible mais toujours significative ($r_s = 0,30$, $n = 39$, $P < 0,05$). La femelle reproductrice 2407 de la meute du lac Harris a été suivie par radio de l'automne 1971 à 1978. **Son schéma mensuel de fréquentation de la tanière n'a pas varié avec l'absence ou la présence d'auxiliaires** (Fig. 1), dont le nombre a varié de zéro à trois au cours de quatre saisons de reproduction. (En 1974 et 1978, elle n'a apparemment pas produit de petits).

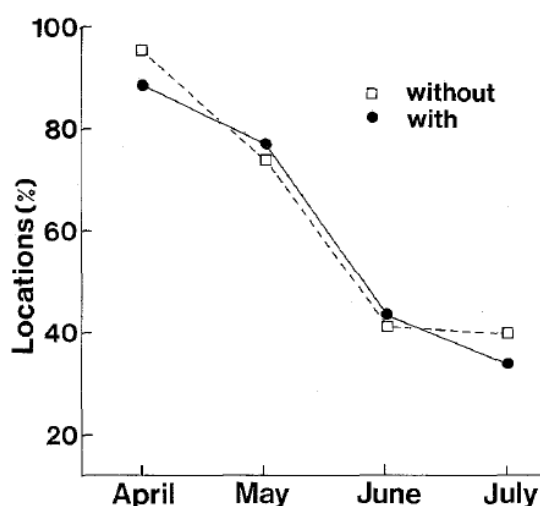


Fig. 1. Pourcentage de temps où la femelle reproductrice de la meute du lac Harris se trouvait au terrier par rapport au nombre de petits de la meute. Les petits sont nés fin avril et ont probablement été sevrés début juin. Années et mois - nombre de localisations radio pour déterminer le pourcentage de temps passé à la tanière : avec auxiliaires en 1973, 1976, 1977 - 46, 49, 32, 38 ; sans auxiliaires en 1972 et 1975 - 25, 42, 17, 20

Forêt domaniale de Beltrami Island

Des données ont été obtenues pour 3 couples et 9 meutes plus importantes (12 meutes-années) dans la BISF (Tableau 2). Les quatre corrélations entre le nombre d'auxiliaires et la taille de la portée de décembre étaient positives, et deux étaient statistiquement significatives (Tableau 2). Les tailles moyennes maximales et minimales des portées de décembre pour les couples avec auxiliaires ($\bar{x} = 4,1$ et $3,2$; $n = 9$) étaient significativement plus grandes que les tailles des portées pour les couples sans auxiliaires ($\bar{x} = 1,7$; $n = 3$; Mann-Whitney $U = 24,5$ et 24 ; $n = 3,9$; $P < 0,05$). Les corrélations entre le poids relatif des petits et le nombre d'auxiliaires étaient toutes deux positives mais non significatives (Tableau 3). Aucune

corrélation significative n'a été trouvée entre le poids relatif des petits et la taille de la portée de décembre ($r_s = 0,10$, $n = 11$, $P > 0,05$).

Tableau 1. Nombre d'auxiliaires et paramètres de réussite de la reproduction des meutes ou des couples de loups dans la Superior National Forest, Minnesota

Pack	Year	No. of auxiliaries	Surviving ^a litter size	Relative weights (%) of pups captured ^b
Harris Lake	1971	2-4	1	73
Harris Lake	1972	0	2	86, 106
Harris Lake	1973	1-2	0	-
Harris Lake	1975	0	3	-
Harris Lake	1976	2-3	2-3	110, 157
Harris Lake	1977	2-3	1-2	103, 118, 127
Perch Lake	1974	0	3	75, 89, 96
Perch Lake	1975	3	3	107
Perch Lake	1976	3-4	0	-
Perch Lake	1977	0	4	98, 103, 113, 113
Quadga Lake	1973	0	1	58, 66, 70
Quadga Lake	1974	1	3	92, 114
Quadga Lake	1975	3	1-3	76
Quadga Lake	1976	2-3	1	54
Jackpine	1970	2-3	3	59, 80, 84
Jackpine	1972	2	3	47, 62, 68, 88
Jackpine	1973	3	2	51, 59, 62, 69
Wood Lake	1976	0	7	-
Wood Lake	1977	3-6	1-5	-
Maniwaki Lake	1974	4-7	3-6	84, 97, 103
Argo Lake	1976	0	3	-
Argo Lake	1977	1-2	4	-
L. Gabbro Lake	1978	0	3	75
Dent Lake	1975	0	2	-

^a At least to December (7 months of age)

^b Relative weight

$$= \frac{\text{weight of pup at capture}}{\text{weight of same-age captive-reared pups}} \times 100.$$

Includes pups captured in fall which perished prior to December

Comparaisons entre les zones d'étude

Les estimations minimales et maximales de la taille des portées de décembre ont été comparées entre les zones d'étude, mais aucune des 4 comparaisons ne différait de manière significative (test *U* de Mann-Whitney). Les tailles moyennes des portées dans les deux zones ne semblent pas différer pour les paires (3,1 *vs* 1,7) ou pour les meutes avec 1-2 auxiliaires (2,3-3,0 et 1,8-2,7 *vs* 3,0 et 2,3-3,0). La différence la plus importante dans la taille moyenne des portées concerne les meutes de 3 auxiliaires ou plus. Dans la SNF, la taille moyenne des portées est de 1,4-2,6 et 1,3-3,0 pour les meutes de 3 et 4 auxiliaires, alors que les chiffres correspondants pour la BISF sont de 3,7-5,7 et 4,0.

Le poids relatif des petits n'a pas varié de manière significative entre les zones d'étude, que ce soit en fonction du nombre d'auxiliaires ou de la taille de la portée de décembre (cf. Tableaux 1 et 2).

Tableau 2. Nombre d'auxiliaires et paramètres de réussite de la reproduction des meutes ou des couples de loups dans la forêt domaniale de Beltrami Island, Minnesota

Pack	Year	No. of auxiliaries	Surviving* litter size	Relative weight (%) of pups captured ^b
Bankton	1975	0	2	105
Bankton	1976	2	3	–
Clear River	1973	2	4–5	120
Clear River	1974	3–4	4–5	86, 98, 122
Clear River	1975	2–4	0–1	–
Faunce	1973	1	3	71, 85
Faunce	1975	0	1	–
Faunce	1976	0	2	–
Pect's	1975	4	5	80, 98, 98, 114
Rapid River	1975	3	3–6	–
Vacuum	1975	3	4–6	–
Vacuum	1976	4	3	–

^a At least to December (7 months of age)

^b Relative weight

$$= \frac{\text{weight of pup at capture}}{\text{weight of same-age captive-reared pups}} \times 100.$$

Includes pups captured in fall which perished prior to December

Tableau 3. Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre le nombre d'auxiliaires et (a) la taille des portées de décembre et (b) le poids relatif des petits pour les meutes de loups dans deux régions du nord du Minnesota

		Number of auxiliaries	
		Minimum	Maximum
<i>Superior National Forest</i>			
(a) December			
Litter Size (<i>n</i> =24)	Minimum	–0.38 *	–0.45 *
	Maximum	–0.01 (ns)	–0.07 (ns)
(b) Pup			
Relative Weight (<i>n</i> =39)		–0.15 (ns)	–0.03 (ns)
<i>Beltrami Island State Forest</i>			
(a) December			
Litter Size (<i>n</i> =12)	Minimum	+0.69 *	+0.42 (ns)
	Maximum	+0.68 *	+0.45 (ns)
(b) Pup			
Relative Weight (<i>n</i> =11)		+0.06 (ns)	+0.15 (ns)

* *P* < 0.05

DISCUSSION

Les résultats confirment nos hypothèses initiales. Lorsque la disponibilité des proies était élevée et que la population de loups augmentait, la **corrélation** entre la taille de la meute en avril et la taille de la portée en décembre était **positive**. Lorsque les proies étaient rares et que la population de loups était en déclin, la **corrélation** entre la taille initiale de la meute et la taille ultérieure de la portée était absente ou négative. Les **corrélations** entre la taille de la meute et le poids des petits étaient faibles, mais suivaient le même schéma attendu. Si la taille de la meute d'avril reflétait le nombre d'aides disponibles pendant l'été, la disponibilité des proies peut avoir influencé soit l'efficacité globale, soit l'expression individuelle, des comportements d'aide.

Tableau 4. Relations entre la taille de la meute, la survie des petits et la disponibilité des proies chez les canidés

Species	Correlation between pack size and surviving litter size ^a			Relative prey size	Relative prey density	Difficulty of prey capture ^b
	r_s	(n)	P			
<i>Canis mesomelas</i> ^c	+0.61	(18)	<0.01	Small (medium)	Moderate to high	1, (2, 3)
<i>Canis aureus</i> ^c	+0.49	(13)	<0.05	Small	High	1, (2, 3)
<i>Canis latrans</i> ^d	+0.37	(7)	ns	Small	High	1
<i>Canis lupus</i> SNF	-0.01 to -0.45	(24)	ns <0.05	Medium to large	Low	2, (3)
BISF	+0.42 to +0.69	(12)	ns <0.05	Medium to large	Moderate	2, (3)
<i>Lycaon pictus</i> ^e	+0.40	(17)	ns	Medium to large	Moderate to high	2, 3

^a Ages at which pup survival was determined: *C. mesomelas*, *C. aureus* at 14 weeks; *C. lupus* at 7–8 months; *L. pictus* at 12 months, *C. latrans* at 5–6 months

^b Difficulty of prey capture: 1 single animal is effective, experience of less importance; 2 single animal can be effective with adequate experience; 3 single animal relatively ineffective, with group hunting a usual requisite for success. Parentheses indicate options that are relatively uncommon during the pup-rearing season

^c From Mochlman (1979, 1983) and Macdonald and Mochlman (1982)

^d From Bekoff and Wells (in press)

^e From Malcolm and Marten (1982)

Si la diminution de la disponibilité des proies diminue la capacité d'un individu à nourrir les petits, mais pas sa volonté, nous devrions nous attendre à une corrélation positive continue entre le nombre d'auxiliaires et la quantité de nourriture fournie, malgré une réduction globale de la nourriture fournie à la portée. D'autre part, si les taux individuels de ravitaillement diminuent de façon différentielle avec le déclin des proies, si certains individus cessent de ravitailler et que d'autres commencent à chaparder la nourriture destinée ou disponible pour les petits, alors nous nous attendons à ce qu'une relation de plus en plus négative entre le nombre d'auxiliaires et la taille de la portée se développe au fur et à mesure que la disponibilité des proies décline. C'est ce que nous avons constaté, ce qui suggère que le degré d'expression de l'aide varie selon les individus et qu'il est lié à la disponibilité de la nourriture, comme on l'a constaté ailleurs chez les lycaons (Malcolm et Marten 1982).

Des études antérieures ont prouvé que des loups adultes et des loups d'un an non reproducteurs pouvaient entraver la survie des petits. Les auxiliaires sont parfois nourris à la tanière par d'autres individus ou ils peuvent piller des caches près de la tanière (Murie 1944 ; Haber 1977), interceptant ainsi de la nourriture potentiellement disponible pour les petits. Dans les tanières de deux meutes de SNF, les schémas de fréquentation de la tanière suggèrent que les auxiliaires ne s'alimentent pas activement (Harrington et Mech 1982). De plus, ces schémas ne soutiennent pas l'hypothèse selon laquelle les auxiliaires protègent les petits. D'autres études ont montré que les auxiliaires sont plus réticents à affronter les dangers de la tanière que les parents (Murie 1944 ; Haber 1977 ; Harrington et Mech 1979). Il est plus probable que les auxiliaires de SNF exploitent la zone de la tanière comme centre d'échange de nourriture, ou parce que les informations sur les zones de recherche de nourriture y sont facilement accessibles (Harrington et Mech 1982).

Chez les loups en captivité, des différences individuelles similaires dans l'approvisionnement en nourriture et la protection des petits ont été rapportées (Fentress et Ryon 1982 ; Zimen 1975, 1982). Par exemple, les jeunes d'un an nourrissent les petits et sont nourris par les adultes, alors que les adultes nourrissent les petits mais sont rarement ou jamais nourris par d'autres (Fentress et Ryon 1982). Si ces classes d'âge avaient des effets différents sur la survie des petits, en particulier dans la SNF, ces effets varieraient en fonction de la composition de

la meute et pourraient expliquer une partie de la variation observée dans la corrélation entre le nombre d'auxiliaires et la taille de la portée de décembre ainsi que le poids relatif des petits.

Les **auxiliaires** restent associés à leur meute natale, plutôt que d'émigrer et de tenter de se reproduire, pour un certain nombre de raisons (voir les analyses de Brown 1978 ; Emlen 1978, 1982) qui ne sont pas nécessairement associées à l'aide. Parce qu'ils restent, les auxiliaires ont la possibilité d'aider, ce qui fait de l'aide un épiphénomène ontogénétique de la non-dispersion et de la reproduction différée (Packard et al. 1983), basé sur des circonstances plus immédiates.

Une décision d'aide basée sur les conditions immédiates devrait impliquer une variation considérable, à la fois dans l'étendue et la manière de l'aide. Nous examinerons ci-dessous comment la disponibilité des proies, probablement l'un des facteurs les plus influents, peut influencer l'expression de l'aide.

La capacité des individus à s'approvisionner et à approvisionner les petits dépend de l'espèce, de l'âge, de l'état et de la densité des proies. Dans des conditions favorables aux loups, les besoins individuels seraient plus facilement satisfaits, ce qui permettrait une contribution moyenne plus importante aux jeunes. Au fur et à mesure que les conditions préalables diminuent, le coût de la satisfaction des besoins individuels augmente et finit par ne plus permettre le ravitaillement des jeunes. Le point à partir duquel les individus cessent d'aider devrait varier ; les animaux les plus jeunes ou en mauvaise condition seraient probablement les premiers à hésiter à nourrir les petits.

Les **coûts** de l'aide et l'influence d'un individu sur la condition physique des petits changeraient cependant au fur et à mesure que les individus acquièrent de l'expérience ou que les conditions des proies changent (voir Malcolm et Marten 1982). Une telle variabilité obscurcirait la relation entre la taille globale de la meute et la survie des petits, non seulement à l'échelle d'une population, mais aussi au sein d'une même meute au cours d'une saison de reproduction.

Les considérations ci-dessus peuvent aider à expliquer une partie de la variation des relations entre la taille de la meute et la survie des petits chez les différents canidés (Tableau 4). La taille, la densité et la difficulté de capture des proies pour les espèces varient considérablement au cours de la période cruciale de développement des petits. Pour les coyotes et les deux chacals, les proies sont relativement petites, apparemment abondantes pendant la saison de mise bas et relativement faciles à capturer, surtout pour les jeunes animaux (Moehlman 1979, 1983 ; Macdonald et Moehlman 1982 ; Bekoff et Wells, sous presse). Ainsi, tous les individus ou la plupart d'entre eux auraient dû être capables d'approvisionner les petits, et les différences individuelles dans l'aide apportée auraient dû être faibles, ce qui a entraîné des corrélations positives significatives entre la taille de la meute et la survie des petits (Tableau 4).

Pour les chiens sauvages Africains et les loups, par contre, les proies sont plus grandes, plus difficiles à capturer et, dans de nombreux cas, nécessitent une grande **expérience** avant que les individus ne deviennent des chasseurs compétents (Mech 1970, Sullivan 1978, 1979, Haber 1977, Malcolm et Marten 1982). Par conséquent, la relation entre la taille de la meute

et la survie des petits devrait varier en fonction des paramètres qui affectent le plus la disponibilité des proies pour les animaux individuels, en particulier pour les auxiliaires qui peuvent avoir moins d'enjeux en ce qui concerne la survie des petits. Si la disponibilité des proies est élevée, la relation entre la taille de la meute et la survie des petits devrait être positive et élevée ; lorsque la disponibilité des proies **diminue**, la relation devrait s'affaiblir, varier et finalement s'inverser. Pour les chiens sauvages d'Afrique et les loups, de tels changements ont été notés (Malcolm et Marten 1982 ; cette étude) (voir Tableau 4).

Nous pensons que les relations discutées ci-dessus sont réelles et importantes dans la vie de plusieurs espèces de canidés. Néanmoins, nous devons souligner que le degré de bénéfice réel que les petits tirent de l'aide des auxiliaires n'a été mesuré chez aucun canidé. Les avantages supposés de l'aide ont été basés soit sur des corrélations entre le nombre d'auxiliaires et la survie des petits, soit sur des comparaisons des différences relatives dans l'approvisionnement et la protection fournis par les parents et les auxiliaires. Zahavi (1974) a souligné que les corrélations positives entre le nombre d'auxiliaires et la survie des jeunes chez les oiseaux peuvent être le résultat de l'abondance de nourriture dans le territoire des parents (mais voir Brown et al. (1982) pour une vérification expérimentale des effets des auxiliaires pour une espèce d'oiseau). Lorsque la nourriture est suffisante ou abondante, le nombre d'auxiliaires (généralement des jeunes d'un an) et de jeunes devrait normalement être élevé. Inversement, si la nourriture est moins abondante, le nombre d'auxiliaires et de jeunes devrait être faible. Ceci est vrai indépendamment de l'aide que peuvent apporter les auxiliaires.

En outre, l'absence de corrélation entre le nombre d'auxiliaires et le nombre de petits dans les populations de canidés ayant des densités de proies faibles et en déclin, y compris les nôtres, peut également être expliquée sans avoir recours au concept d'aide. Dans des prépopulations aussi faibles, la densité des proies sera souvent ou généralement hétérogène (Mech et Karns 1977, Peterson 1977). Ainsi, certaines meutes de loups auront plus de proies que d'autres. Celles qui ont une certaine densité de proies dans une population en **déclin** peuvent être capables de supporter une plus grande portée de petits une année, dont certains pourraient devenir des auxiliaires, mais peuvent ensuite avoir tellement épuisé leurs proies qu'elles sont incapables de supporter des petits l'année suivante. Une telle situation pourrait conduire à des corrélations négatives entre le nombre d'auxiliaires et le nombre de petits, indépendamment de toute aide.

Par conséquent, la recherche la plus importante qui reste à faire dans le domaine de l'aide chez les canidés est de déterminer la quantité réelle d'aide apportée par les auxiliaires, ainsi que les coûts et les bénéfices de cette aide. Ce n'est qu'à l'issue de ces recherches que nous pourrions être certains que les relations évoquées ci-dessus sont valables.