Sevrage de louveteaux arctiques : mécanismes comportementaux

Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms

J. M. PACKARD
Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, College Station, TX 77843-2258, U.S.A.

L. D. MECH
U.S. Fish and Wildlife Service, North Central Forest Experiment Station, 1992 Folwell Avenue, St. Paul, MN 55108, U.S.A.

AND

R. R. REAM
School of Forestry, University of Montana, Missoula, MT 59812, U.S.A.

Received April 26, 1991
Accepted January 27, 1992

PACKARD, J. M., MECH, L. D., and REAM, R. R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms. Can. J. Zool. **70**: 1269–1275.

Résumé

Si les mécanismes comportementaux contrôlant la **tétée** ont été façonnés par le conflit parent/progéniture dans le sens ultime, alors les déterminants comportementaux proximaux du conflit devraient se produire tout au long de la lactation, avec une intensité maximale dans la phase terminale, et la progéniture devrait avoir des tactiques pour surmonter la résistance parentale. Nous avons observé le processus de sevrage dans une meute de loups sauvages habitués (*Canis lupus*) sur l'île d'Ellesmere, au Canada, de l'âge estimé de 5 à 10 semaines (y compris un enregistrement continu pendant 192 heures). Les variables suivantes ont **diminué** avec l'âge : le pourcentage de tétées initiées par la mère, la persistance des petits et la durée moyenne des tétées. Les variables qui **augmentent** avec l'âge sont l'intervalle entre les tétées, le pourcentage de tétées interrompues par la mère, et les grimaces ou les actions agonistiques de la mère. Les conflits comportementaux sont apparus au cours de la phase de développement (âge estimé à 7-8 semaines) pendant laquelle les petits pouvaient se nourrir de carcasses ouvertes. Il n'y a pas eu de contre-tactiques de la part des petits pour obtenir du lait, bien que les petits aient développé diverses tactiques pour obtenir et partager la viande. Dans ce groupe de loups, les mécanismes de sevrage étaient une fonction complexe de l'apport de nourriture par les adultes, de l'inconfort de la femelle allaitante au fur et à mesure que les petits se développaient, et de la persistance déclinante des petits. S'il existe un conflit sur ce qui est optimal pour les petits et pour la femelle allaitante au sens ultime, le conflit comportemental est plus susceptible d'être exprimé en ce qui concerne l'accès à la viande, ou en tant que tactique conditionnelle dépendant de la disponibilité de la nourriture, plutôt que le conflit de sevrage soit contrôlé par des règles fixes dans cette espèce.

INTRODUCTION

Théoriquement, dans certaines conditions environnementales, les nourrissons auraient évolué pour demander plus que ce que les mères allaitantes étaient conçues pour donner (Trivers 1974). Les conflits comportementaux pendant les épisodes de tétée ont été interprétés comme la preuve de ce conflit sous-jacent résultant de déterminants ultimes disparates des mécanismes comportementaux contrôlant les compétitions pour le transfert de lait (Trivers 1974). Cependant, les espèces diffèrent dans la mesure où les nourrices et les nourrissons jouent un rôle actif dans le processus de sevrage (Babbitt et Packard 1990*a*) et dans la mesure où l'effort de succion est directement lié au transfert de lait (Mend et Paul

1989). En outre, des facteurs environnementaux tels que le régime alimentaire (Babbitt et Packard 1990) peuvent influencer l'expression des conflits comportementaux pendant le sevrage.

Les prédictions suivantes ont été faites pour les espèces qui ont évolué dans des conditions où les déterminants ultimes du comportement de succion des nourrissons ont produit des mécanismes différents de ceux qui sont optimaux pour le reproducteur. Tout au long de l'allaitement, la progéniture devrait demander plus que ce que l'allaitante est prête à donner, ce qui signifie que l'allaitante interrompt la tétée plus fréquemment que les nourrissons (Trivers 1974). L'intensité du conflit devrait augmenter au cours de la période intermédiaire (Martin 1984) ou terminale (Trivers 1974) de la lactation, aboutissant au sevrage lorsque les coûts pour l'allaitante atteignent un seuil qui affecterait la reproduction future. Dans la phase terminale, le petit doit persister à obtenir plus de soins parentaux lorsque la nourrice interrompt ses tentatives de tétée, même si ces contre-tactiques peuvent être coûteuses (Stamps et al. 1985).

Bien que plusieurs études aient examiné les changements développementaux dans le comportement de succion (Hall et Williams 1983), peu d'entre elles se sont concentrées sur les processus comportementaux entraînant la perte du comportement de succion dans le répertoire des nourrissons (Chalmers 1987). De plus, à l'exception de l'étude de Martin (1986) sur le sevrage des chats domestiques, il existe peu d'informations sur le **sevrage** des carnivores. Les études sur le développement des canidés n'ont généralement pas porté sur la tétée (Bekoff 1978 ; Knight 1978 ; Frame 1985 ; Havkin et Fentress 1985 ; MacDonald 1987). De plus, les tanières des canidés dans les habitats forestiers sont très difficiles à observer, ce qui nécessite l'utilisation de techniques de surveillance à distance (Harrington et Mech 1978).

Le processus de sevrage chez les loups peut être facilement observé dans un habitat de toundra, où la lumière du jour continue permet une observation à toute heure de la journée (Murie 1944). Lorsque les louveteaux sortent de la tanière, ils restent généralement dans la zone de la tanière ou dans un « site de rendez-vous » proche (Murie 1944 ; Mech 1970). Les membres de la meute reviennent pour nourrir les petits et l'allaitement a lieu en dehors de la tanière. Cependant, les observations précédentes des loups de la toundra ont été faites à grande distance.

Nous avons observé le processus de **sevrage** dans une meute de loups sauvages habitués dans l'Arctique Canadien (île d'Ellesmere) et analysé les données pour tester les prédictions décrites ci-dessus. Le but de l'analyse était de déterminer si les conflits maternels se produisaient tout au long de la lactation et étaient plus intenses au moment du sevrage, et si les nourrissons avaient des tactiques pour contrer les actions de la nourrice. Nous définissons le sevrage comme l'arrêt spontané de la tétée par le nourrisson, contrairement à d'autres définitions discutées par Martin (1984).

METHODE

Les sujets

La meute de quatre loups adultes avait été habituée à la présence d'observateurs au cours des deux étés précédents (Mech 1988). Les adultes comprenaient la femelle allaitante, un mâle dominant, une femelle soumise non allaitante et un mâle soumis. Le sexe et le statut de chaque loup ont été déterminés par la posture caractéristique d'urination (Peters et Mech 1975). Sur la base des caractéristiques d'identification et du comportement, nous avons déterminé que la femelle allaitante était la même que l'année précédente ; cependant, les mâles dominants étaient différents au cours des deux années. La femelle soumise était probablement âgée d'au moins 2 ans et le mâle soumis était un jeune d'un an. Un cinquième loup ressemblant à un yearling s'est approché une fois de la meute mais n'a pas été vu par ailleurs près de la tanière et des petits. Un loup non identifié a été observé avec des membres de la meute dans une décharge à 3 km de la tanière.

Quatre petits ont émergé de la tanière une semaine avant le début des observations (J. Brandenburg, communication personnelle). Nous avons estimé l'âge des petits entre 5 et 10 semaines au cours de cette étude (22 juin - 1er août 1988). Les yeux des bébés loups et chiens s'ouvrent à environ 2 semaines (Scott et Fuller 1965), et les bébés loups peuvent se déplacer sur des obstacles à cet âge (Zimen 1971). La sortie de la tanière se fait probablement au cours de la **troisième** semaine. D'après les postures d'urination observées simultanément, la portée comprenait trois mâles et une femelle. L'identité individuelle des petits n'a pas pu être déterminée de manière fiable.

Collecte des données

Les petits ont été observés aussi longtemps que possible (6-24 h) au cours de chaque jour calendaire à une distance de 10-500 m, à l'aide de jumelles (15 × 60). La procédure consistait à enregistrer toutes les périodes de **tétée** et d'alimentation.

Pendant les premières semaines, les petits se trouvaient sur un site de rendez-vous éloigné de la tanière, et deux stations d'observation étaient nécessaires pour voir l'ensemble de la zone, qui comprenait une crête et une partie d'une vallée qui ne pouvaient pas être vues d'une seule station. Pour obtenir un enregistrement complet lors d'échantillons de 8 à 12 heures, un seul poste d'observation a été utilisé. Pour obtenir un enregistrement complet pendant les échantillons de 8 à 12 heures, un observateur (J.M.P. ou L.D.M.) était posté de chaque côté de la crête ou de la vallée au site de rendez-vous.

Les sessions d'observation ont été réparties sur toutes les heures du cycle de 24 heures. Au cours des trois dernières semaines de l'étude, les petits étaient visibles à partir d'un seul poste d'observation ; deux observateurs (J.M.P. ou R.R.R.) ont été en mesure de maintenir des observations continues pendant 24 heures en se relayant. La semaine au cours de laquelle le sevrage a eu lieu a été incluse dans un enregistrement continu de 192 heures. Les observations ont également été continues pendant la dernière semaine de l'étude.

Analyse des données

Les variables analysées comprenaient la durée de la tétée, l'intervalle entre deux tétées, l'initiateur de la tétée, l'initiateur de la fin de la tétée, le nombre de petits persistant après la fin de la tétée et les actions agonistiques pendant la fin de la tétée. Ces variables sont définies ci-dessous.

La **durée** d'une tétée correspondait au nombre de minutes entre le contact de la tétée par le premier louveteau et la rupture du contact du dernier louveteau avec la région inguinale de la mère. Les tentatives de tétée interrompues par moins de 2 minutes ont été considérées comme faisant partie de l'allaitement. L'intervalle inter-tétée est le temps (mesuré en heures) qui s'écoule entre deux coups de tétée successifs.

Les accès de tétée ont été catégorisés comme étant initiés par les louveteaux ou par la nourrice. La nourrice initiait une tétée en s'approchant et en gémissant doucement près des petits, qui étaient souvent endormis. Les louveteaux initiaient un accès de tétée en s'approchant de la nourrice, souvent lorsqu'elle revenait d'une absence, mais occasionnellement lorsqu'elle dormait.

Les **séances** de tétée ont été classées comme terminées par la nourrice ou par les petits. La nourrice mettait fin à la tétée en s'éloignant ou en tournant le dos aux petits. Si un ou plusieurs petits rompaient le contact avec les tétines avant que la nourrice ne s'éloigne, la tétée était considérée comme interrompue par les petits. Cette règle catégorique se justifie par le fait que la nourrice semble parfois sentir que les louveteaux ont terminé. Par exemple, lorsqu'un ou deux petits quittaient son ventre et s'approchaient de sa tête, la nourrice regardait souvent en arrière vers les petits, faisait quelques pas timides, puis s'éloignait si les petits ne persistaient pas. Dans ce cas, elle ne semblait pas interrompre la tétée contre l'intérêt des petits, et la tétée a donc été considérée comme terminée par les petits.

Nous avons mesuré la persistance des petits en fonction du nombre (0, 1 ou 2, 3 ou 4) à suivre la nourrice lorsqu'elle mettait fin à une séance de tétée. L'intensité de la réaction de suivi variait, allant d'un simple trot derrière la mère à des tentatives actives de reprendre contact avec les tétines. Nous avons interprété le fait de suivre comme indiquant que les petits n'avaient pas fini de téter. La persistance s'est avérée être une variable plus sensible que les interruptions de la tétée chez une autre espèce (Babbitt et Packard 1990*b*).

Les tétées ont été classées en fonction de la présence ou de l'absence d'actions agonistiques pendant la fin de la tétée. L'éleveur a montré deux types d'actions agonistiques : « Les **grimaces** » et les morsures sur le museau des petits. La **grimace** est un mouvement rapide et effrayé d'éloignement des petits. Dans le cas d'une morsure par-dessus le museau, les mâchoires sont fermées fermement mais sans infliger de blessure (Zimen 1971). Souvent, les petits poursuivent l'activité qui a provoqué la morsure par-dessus le museau, bien que l'intensité de l'accroupissement et du remuement de la queue ait souvent augmenté.

Les variables catégorielles ont été analysées à l'aide du test χ^2. Les matrices de contingence contenaient les fréquences des morsures dans chaque catégorie pour chaque semaine (âge estimé entre 5 et 9 semaines). Pour déterminer quelles cellules des tableaux de contingence contribuaient de manière significative au χ^2, les écarts de Freeman-Tukey (Bishop et al. 1975) ont été calculés.

L'effet de l'âge estimé sur la durée de l'accouplement et l'intervalle entre les accouplements a été déterminé à l'aide d'une analyse de la variance. La variation au sein de chaque semaine a

été utilisée comme terme d'erreur pour tester la signification de la variation entre les semaines. La taille des échantillons variait de 9 à 26 par semaine pour la durée de l'accouplement et de 3 à 21 par semaine pour l'intervalle entre deux accouplements. Bien que ces échantillons aient été répartis de manière inégale entre les semaines, le test utilisé a permis de tenir compte de cette variation à partir d'un plan expérimental uniformément bloqué.

RESULTATS

Durée et intervalle de la tétée

En général, tous les petits tétaient **simultanément**, la mère étant en position debout. La durée moyenne de la tétée diminue régulièrement avec l'âge et l'intervalle moyen entre les tétées augmente considérablement entre les semaines 7 et 8 (Fig. 1). L'effet de l'âge sur l'intervalle entre les tétées était très significatif ($F = 11{,}24$; $p < 0{,}001$; SS entre = $2{,}66 \times 10^6$, df = 4 ; SS à l'intérieur = $4{,}102 \times 10^6$, df = 56), tout comme l'effet sur la durée de l'accouplement ($F = 7{,}15$; $p < 0{,}001$; SS entre = $3{,}556 \times 10^5$, df = 4 ; SS à l'intérieur = $8{,}947 \times 10^5$, df = 76).

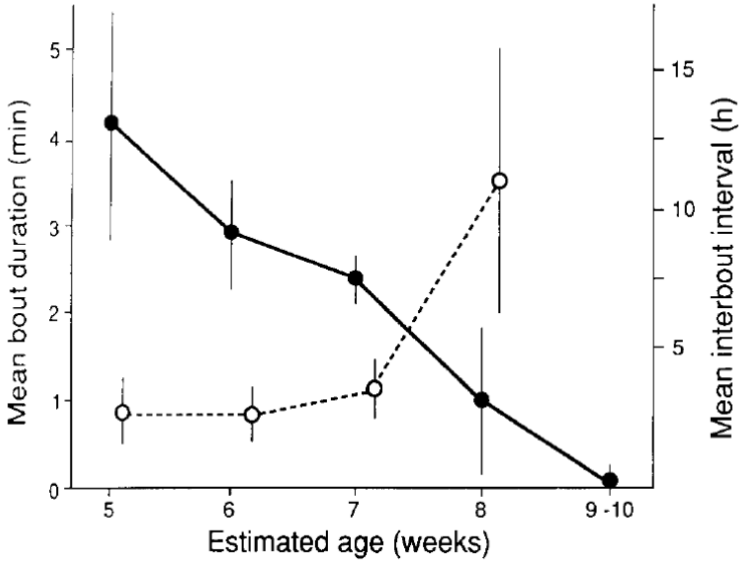

FIG. 1. Évolution de la durée moyenne ( ) ● des intervalles ( ) en ○ les tétées en fonction de l'âge estimé des petits dans la meute de loups d'Ellesmere. Les lignes verticales indiquent les intervalles de confiance à 95 %

Les séances duraient de 3 à 5 minutes lorsque les louveteaux étaient jeunes. La durée moyenne des séances a diminué régulièrement pour atteindre moins de 1 minute à l'âge de 9-10 semaines. La variance de la durée des séances était plus élevée à la semaine 8 qu'aux semaines 6, 7 et 9, ce qui suggère une **phase de transition**. La chronologie des événements (Fig. 2) montre que la durée habituelle de 3 minutes est respectée pour les expériences réussies de la semaine 8. La durée moyenne des tétées a diminué parce qu'il y a eu beaucoup de tétées courtes (infructueux) dans cette période de transition, plutôt qu'un nombre progressivement plus important de tétées de durée intermédiaire.

Les **intervalles** entre les tétées étaient inférieurs à 5 h pendant les semaines 5 à 7, augmentant brusquement pour atteindre plus de 15 h pendant la semaine 8. La variance des intervalles entre les tétées était également la plus élevée au cours de la semaine 8. Nous n'avons pas pu enregistrer les intervalles entre les tétées au cours de la semaine 9, en raison de la faible fréquence des fréquences.

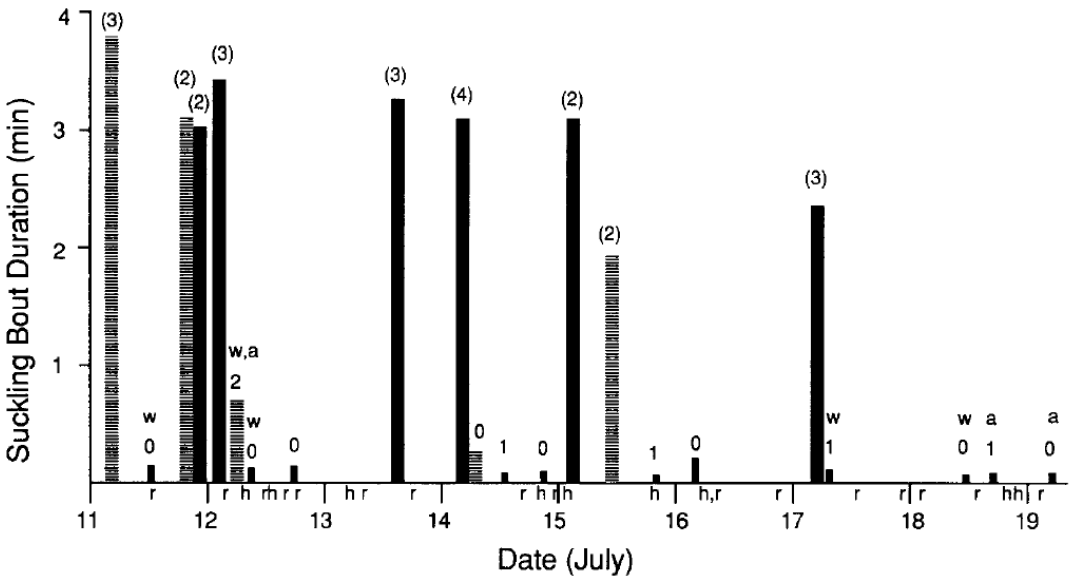

FIG. 2. Chronologie des épisodes de sevrage lorsque les louveteaux de la meute d'Ellesmere ont été estimés à 8-9 semaines d'âge. Les barres verticales représentent la durée de chaque accès terminé par un ou plusieurs louveteaux (barres hachurées) ou par la femelle (barres pleines). Les barres étroites indiquent les tétées initiées par seulement 1 ou 2 petits. Les nombres entre parenthèses sont le nombre de petits qui persistent après la fin des longues tétées (réussies). Les comportements sont indiqués comme suit : h, livraison de carcasses de lièvres ; r, régurgitations ; w, grimaces de l'éleveur ; m, musellement de l'éleveur

Initiation et persistance des tétées

Le pourcentage de tétées initiées par la nourrice et la persistance des petits ont diminué avec l'âge (Fig. 3). Une transition est apparue au cours de la semaine 8.

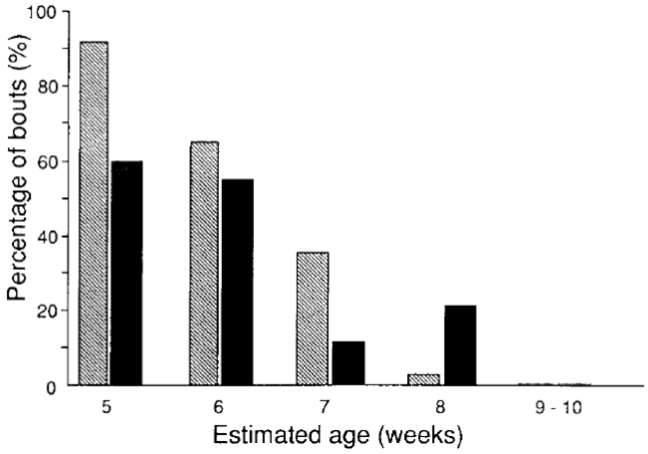

FIG. 3. Pourcentage de tétées initiés par la mère (barres hachurées) et pourcentage de tétées avec 3 ou 4 petits persistant (barres grisées) par rapport à l'âge estimé des petits dans la meute de loups d'Ellesmere

La mère a initié la plupart des tétées au cours de la semaine 6, puis a diminué progressivement pour n'en initier aucune au cours de la semaine 10. La fréquence relative des tétées initiés par la nourrice ou les petits changent significativement avec l'âge (χ^2 = 19,36, df = 4, p < 0,001). Les tétées ont été initiées par la nourrice plus fréquemment que prévu au cours des semaines plus fréquemment que prévu au cours des semaines 6 et 7 (écart de Freeman-Tukey > 1) et par les petits plus fréquemment que prévu au cours des semaines 9 et 10 (écart de Freeman-Tukey > 1). Au cours de la semaine 10, les tentatives de tétée ont été initiées par un seul petit et non par l'ensemble de la portée comme c'était le cas au cours des semaines 6 à 9 (Fig. 2).

La plupart des louveteaux de la portée (3 ou 4) ont continué à essayer de téter après la fin de la tétée au cours des semaines 6 et 7. Cependant, la persistance était faible au cours des semaines 8 à 10. La fréquence relative des tétées au cours desquelles aucun, la moitié (1 ou 2 louveteaux) ou la plupart (3 ou 4 louveteaux) de la portée ont persisté diffère significativement en fonction de l'âge (χ^2 = 28,02, df = 8, p < 0,001). Au cours de la semaine 8 (Fig. 2), plus de petits ont persisté après des périodes longues et réussies qu'après des périodes courtes et infructueuses.

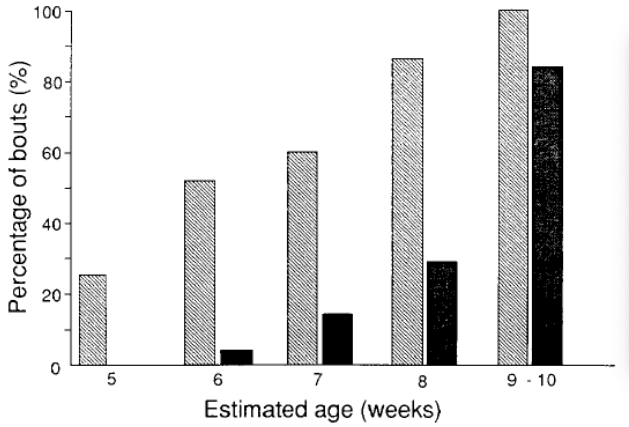

FIG. 4. Pourcentage de combats terminés par l'éleveur (barres hachurées) et pourcentage de tétées impliquant des actions agonistiques de la part de l'éleveur (barres grisées) par rapport à l'âge estimé des louveteaux de la meute de loups d'Ellesmere

TABLEAU 1. Stades de développement des louveteaux âgés de 5 à 10 semaines dans la meute de loups d'Ellesmere

Age (weeks)	Suckling	Regurgitation	Feeding	Play/social
5	Nurser initiated	None	Chewing difficult	Uncoordinated; paw on back; mouth and roll
6	Following frequent at end of bout	Infrequent	Ate opened carcasses	More mobile; stalk and pounce; dig; stand over
7	Pups did not always start suckling when nurser approached	Frequent active begging	Same	Intense and prolonged wrestle and chase; subtle aggression
8	Nurser winced	Very frequent	Defended carcass	Short independent trips
9	Only single pups	Same	Could open carcass	Play bouts lasting 1 h; muzzled by adults
10	None	Same	Same	Followed adults while hunting

Fin des tétées

Le pourcentage de tétées interrompus par la mère a augmenté régulièrement de 25 à 100 au cours de la semaine 9 (Fig. 4). La fréquence relative des tétées interrompus par la nourrice ou les petits diffère significativement avec l'âge (χ^2 = 14,94, df = 4, p < 0,005). La nourrice a mis fin à moins de tétées que prévu à la semaine 5 (écart Freeman -Tukey < -1) et à plus de tétées que prévu aux semaines 8 et 9 (écart Freeman -Tukey > 1).

Une seule fois, une interaction agonistique a mis fin à la tétée avant la semaine 7. Au cours des semaines 7 et 8, la nourrice a grimacé quatre fois et a muselé les petits trois fois. Au cours des deux dernières semaines, la nourrice a émis un gémissement une fois et a muselé les petits

quatre fois. Les fois où la nourrice a fait des grimaces ou a muselé les petits, ces derniers n'ont pas persisté (Fig. 2). La fréquence des actions agonistiques était trop faible pour que des tests statistiques puissent être effectués.

DISCUSSION

Les données n'ont pas confirmé nos prévisions. Au contraire, les conflits n'étaient pas apparents tout au long de la lactation, et il n'y a pas eu de contre-tactiques pour surmonter le rejet de l'allaitement. Conformément aux prévisions, cependant, les interruptions de l'allaitement augmentent avec l'âge et les interactions agonistiques sont les plus intenses au cours de la dernière semaine pendant laquelle la tétée a été observée. Cependant, les grimaces et les coups de museau de la part de la mère étaient incohérents et peu fréquents et semblaient être une réponse à l'inconfort causé par les dents des petits, plutôt qu'une indication d'un conflit parent - progéniture dans le sens ultime du terme. Les raisons de cette interprétation sont décrites plus en détail ci-dessous.

Lorsque des prédictions basées sur un modèle sont rejetées, plusieurs possibilités doivent être envisagées avant de rejeter le modèle : (***i***) les hypothèses du modèle n'ont pas été respectées, (***ii***) les variables mesurées n'étaient pas directement liées aux facteurs définis dans le modèle, ou (***iii***) l'échantillon était biaisé ou inadéquat. Ces possibilités sont examinées dans la discussion suivante.

Conflit tout au long de la lactation

Trivers (1974) a prédit que si la progéniture demande constamment plus que ce que le parent peut donner, le conflit sera apparent à chaque tétée. Une tétée peut être considérée comme un concours de ressources (Hauser 1986), et plus une nourrice perd de ressources, plus il est probable qu'elle subisse une réduction ou un retard dans la portée suivante. Cependant, comme l'affirme Galef (1983), tous les efforts déployés pour la reproduction ne se traduisent pas par des coûts ultimes.

Dans la présente étude, la mère n'a pas systématiquement interrompu les tétées. À l'âge de 5 semaines, aucun conflit n'était apparent dans l'interaction entre les petits et la nourrice, qui initiait 92% des tétées et n'y mettait fin que dans 25% des cas.

S'il y avait un conflit latent qui ne s'exprimait pas ouvertement, nous aurions pu nous attendre à ce que la persistance augmente ; or, nous avons observé une diminution. Par conséquent, nous n'interpréterions pas la persistance élevée de la semaine 5 comme la preuve d'un conflit latent, mais plutôt comme la preuve d'un stade de développement dans lequel le suivi était important, peut-être pour d'autres raisons telles que la cohésion de la meute et la sécurité des petits lorsqu'ils sont déplacés entre les sites de la tanière.

Nous concluons que les conflits pendant la tétée ne se produisent pas toujours pendant la période de lactation chez les louves. Il reste à déterminer dans quelle mesure cette conclusion est spécifique à une situation ou à une espèce. Par exemple, si les tactiques varient en fonction de l'état nutritionnel de la mère ou du nouveau-né (Bateson 1981 ; Babbitt et Packard 1990*a*), on peut s'attendre à ce que les conflits autour de la tétée se produisent lorsque la qualité ou la disponibilité de la nourriture est faible. Il est évident que nous ne pouvons pas affirmer que le modèle documenté dans cette seule étude est caractéristique de l'espèce dans son

ensemble. Cependant, nous pouvons rejeter **l'hypothèse nulle** selon laquelle les conflits se produisent toujours tout au long de la lactation.

Les hypothèses du modèle d'optimalité de Trivers (1974) incluent un environnement stable et une relation directe entre les soins parentaux (comportement d'allaitement) et l'investissement parental (tout ce qui réduit l'effort reproductif futur). Il est peu probable que ces deux hypothèses s'appliquent aux mammifères à longue durée de vie. La disponibilité de la nourriture peut varier considérablement d'une année à l'autre au cours de la vie d'un loup, en fonction des changements dans la disponibilité des proies et des conditions météorologiques (Packard et Mech 1980).

De plus, les loups sont des reproducteurs saisonniers, ovulant en février-mars (Seal et al. 1987), de sorte que les nourrissons ont de nombreux mois pour restaurer leur condition physique après le sevrage. Babbitt et Packard (1990*a*, 1990*b*) ont rejeté plusieurs prédictions basées sur le **modèle d'optimalité** de Trivers (1974) après avoir examiné les données d'une autre espèce adaptée à un environnement fluctuant, le pécari à collier (*Tayassu tajacu*). Ils ont soutenu que pour les mammifères à reproduction saisonnière, la femelle peut avoir suffisamment de temps pour récupérer ses réserves d'énergie, de sorte qu'il ne devrait pas y avoir de relation directe entre le transfert de lait et l'investissement parental, par exemple, la dernière once de lait peut ne pas abaisser l'état corporel d'une femelle en dessous d'un seuil qui influence l'ovulation 6 à 8 mois plus tard.

Par conséquent, nos observations selon lesquelles le conflit ne se produit pas toujours tout au long de la lactation chez les loups ne sont pas suffisantes pour rejeter le modèle d'optimalité de Trivers (1974). Ces résultats soulignent le besoin d'un modèle conçu pour prendre en compte les facteurs ultimes affectant le comportement d'espèces adaptées à un environnement fluctuant. Rubenstein (1982) a souligné l'importance d'examiner la variance ainsi que les gains moyens des stratégies alternatives, mais n'a pas étendu sa discussion au conflit du sevrage. Bull (1985) a suggéré que l'inclusion de la variabilité de l'environnement dans les modèles de conflit entre les parents et leur progéniture peut parfois réduire à néant la valeur adaptative du conflit, mais il n'a pas non plus abordé le cas particulier du conflit de sevrage.

Augmentation des conflits avec l'âge

Comme le rapport coût/bénéfice du parent (exprimé en termes d'investissement parental) augmente avec le temps, Trivers (1974) a prédit que l'intensité du conflit de sevrage augmenterait avec l'âge de la progéniture. Cependant, cette tendance serait également prédite par le modèle alternatif selon lequel le conflit est une fonction des changements développementaux optimaux à la fois pour la progéniture et pour le parent. Si le modèle de développement peut être rejeté pour une espèce particulière, alors le modèle de conflit entre les parents et la progéniture serait plus plausible.

Bien que les données de la meute de loups d'Ellesmere indiquent une tendance à l'augmentation des actions **agonistiques** avec l'âge, nous soutenons que ces actions n'étaient pas l'expression des déterminants ultimes du conflit entre parents et progéniture. Les actions **agonistiques** semblent dépendre du développement physique et comportemental des petits (Tableau 1), comme suit.

À la **semaine 5**, les petits étaient relativement peu coordonnés. Ils pouvaient à peine lever une patte sur le dos d'un frère ou d'une sœur et mettaient beaucoup de temps à avaler de petits morceaux de viande. Les carcasses (lièvre arctique, *Lepus timidus*) apportées dans la zone des petits ont été mangées le plus souvent par la mère et aucune régurgitation n'a été enregistrée. Au cours de cette semaine de dépendance au lait, c'est la nourrice qui a initié la plupart des échanges et les petits ont mis fin à la plupart des échanges sans conflit.

Au cours de la **sixième semaine**, les petits ont ajouté à leur répertoire comportemental les expressions « traquer et bondir », « creuser » et « se tenir debout ». Ils mangeaient volontiers les carcasses de lièvres ouvertes par les adultes et ne recevaient que rarement des régurgitations. Les petits suivaient les adultes qui transportaient des morceaux de viande et se déplaçaient avec la mère vers de nouveaux endroits lorsqu'elle mettait fin à une période d'allaitement. Le suivi semble avoir une fonction plus importante dans l'apprentissage des mouvements de la meute que dans l'accès à la mère car il se produit après la tétée et ne se termine pas par une tétée. Par exemple, les petits ont suivi la nourrice jusqu'à un pré proche de la tanière et tous les adultes de la meute étaient très préoccupés par les petits jusqu'à ce que ceux-ci les suivent à nouveau jusqu'à un site d'abri. La plus grande mobilité des petits à ce stade peut avoir conduit à un déclenchement plus fréquent des crises par les petits. Les petits dépendaient encore principalement du lait pour leur alimentation et continuaient à les suivre lorsque la nourrice mettait fin à une tétée.

Des changements notables dans le développement se sont produits à la **semaine 7,** au moment où Scott et Fuller (1965) mentionnent que le **sevrage** se produit chez les chiens et les loups. Les louveteaux se sont engagés dans des poursuites et des luttes prolongées avec une qualité de mouvement intense et dirigée. Ils mendiaient activement (« lécher jusqu'au museau ») et recevaient de fréquentes régurgitations de la part de tous les membres de la meute. Les mâles adultes disciplinaient les petits en les mordant « par-dessus le museau » lorsqu'ils étaient trop actifs dans la mendicité ; les petits apprenaient à arrêter de sauter et se tortillaient avec le ventre près du sol. Les louveteaux n'ont plus spontanément commencé à téter lorsque la nourrice se levait ou revenait, et ils étaient nettement moins persistants lorsque les séances étaient terminées. La nourrice semblait distraire les petits avec des régurgitations à la fin de la tétée. Les interruptions de la tétée par la nourrice ont été plus fréquentes parce que les tentatives ont été plus nombreuses pour 1 ou 2 petits que pour toute la portée. Les petits dormaient plus longtemps, cachaient souvent de la viande et commençaient à observer des objets éloignés tels que des oiseaux pendant cette phase de transition.

Au cours de la **huitième** semaine, la bande de petits a commencé à faire de courts trajets sans les adultes, et les jeux comprenaient des agressions subtiles, comme l'absence d'inversion des rôles. L'agression occasionnelle de l'adulte est apparue à un moment où les petits se montraient agressifs les uns envers les autres et étaient capables de blesser les adultes. Par exemple, un petit a pu monopoliser une carcasse de lièvre non ouverte en s'élançant légèrement vers ses frères et sœurs. Lorsque les autres s'approchaient de la nourrice et la tétaient, elle grimaçait et ramassait la carcasse, sur laquelle les petits tiraient activement. L'un d'eux s'est même amusé à museler le mâle d'un an qui s'allongeait. Un autre a mordillé le flanc du mâle d'un an assez fort pour le faire grimacer. Les adultes donnaient en moyenne

deux régurgitations et un lièvre par jour, de sorte que les petits étaient relativement indépendants du lait pour leurs besoins nutritionnels. Les petits persistaient peu après les interruptions de la tétée.

À la **neuvième** semaine, ils étaient capables de déchirer des carcasses de lièvres non ouvertes, et les jeux duraient environ une heure. Seuls les louveteaux isolés tentaient de téter et ne persistaient pas lorsqu'ils étaient muselés par l'adulte. Les petits se disputaient plus intensément les carcasses de lièvres, mais en général les 4 se nourrissaient de chaque carcasse.

Nous interprétons les grimaces et les gestes de musellement de la mère envers les petits comme une réponse à l'inconfort physique, et pas nécessairement comme l'indication d'un conflit génétique sous-jacent. Comme décrit ci-dessus, les actions agonistiques de la nourrice sont apparues à un stade de développement où les petits sont devenus très actifs, pouvaient se nourrir sur les carcasses et apprenaient avec quelle force ils pouvaient mordre et combien ils pouvaient supplier sans susciter d'agression de la part des adultes. D'autres adultes ont muselé les petits au même stade que l'adulte.

Par conséquent, bien que les interactions agonistiques augmentent avec l'âge comme prédit par Trivers (1974), l'examen détaillé du comportement suggère que le conflit n'est pas nécessairement contrôlé directement par les mécanismes liés à l'investissement parental (maintien de la condition physique de la mère, donc de sa capacité à produire la prochaine portée). Nous interprétons l'augmentation des conflits comme étant liée au développement des jeunes, puisque des conflits ont eu lieu dans d'autres contextes que la tétée au même âge. Un autre point critique est que les petits n'ont pas persisté lorsqu'ils étaient muselés, comme on pourrait s'y attendre si les déterminants ultimes de leur comportement avaient favorisé le fait d'exiger plus que ce que le parent pouvait donner. Par conséquent, nous ne pouvons pas rejeter le modèle de développement en faveur du modèle de conflit entre les parents et leur progéniture. Les intérêts de la nourrice et des nourrissons semblent être parallèles plutôt que conflictuels.

Il est possible que chez les loups, les conflits entre les parents et leur progéniture s'expriment par des contestations sur la livraison de viande plutôt que de lait. Si c'est le cas, les variables que nous avons mesurées ne sont pas directement liées à l'investissement parental tel qu'il est défini dans le modèle de conflit entre parents et progéniture. Encore une fois, nos résultats ne sont pas suffisants pour rejeter le modèle, mais ils suggèrent qu'il faut être prudent dans l'interprétation des conflits de sevrage comme étant déterminés par les facteurs ultimes de l'investissement parental. Nous interpréterions l'augmentation des grimaces et de la muselière de la mère nourricière comme une réponse à l'utilisation des dents par les petits, qui aurait été influencée par les avantages ultimes des compétences individuelles dans la compétition avec d'autres petits pour la nourriture solide.

Des contre-tactiques coûteuses

S'il existe un écart entre l'âge du sevrage optimal pour le nourricier et pour le nourrisson, la théorie du conflit parent - progéniture prévoit que les parents ont des tactiques pour sevrer leur progéniture plus tôt et que les progénitures ont des tactiques pour contrer ces tactiques parentales (Stamps et al. 1985 ; Hauser 1986). En théorie, si la sélection naturelle pour les

contre-tactiques est suffisamment forte, de tels mécanismes peuvent persister en dépit d'un coût potentiel en termes de fitness pour les enfants en bas âge en raison du conflit.

Nous n'avons pas détecté de contre-tactiques de la part des petits pour obtenir du lait après la fin d'un combat. La persistance diminue plutôt qu'elle n'augmente avec l'âge, le déclin étant prononcé au stade de développement au cours duquel les petits mangent plus de viande et deviennent plus actifs. Au cours de cette transition, les actions agonistiques de la mère ont mis fin aux combats, et les petits n'ont pas persisté dans ces occasions, ce qui suggère que les petits étaient « en accord » avec la mère.

Les louveteaux étaient capables de persister et parfois d'élaborer des contre-tactiques au stade de développement au cours duquel le sevrage a eu lieu. Ces manœuvres se sont produites dans le cadre de jeux avec les frères et sœurs et les adultes, de quémandage de régurgitation et de partage de carcasses. Dans le contexte du jeu, de la mendicité et du partage, les louveteaux ne partaient pas lorsqu'un autre loup les muselait, leur donnait des coups de poing ou s'élançait. En revanche, la muselière de la mère dans le contexte de la tétée a mis fin aux tentatives des louveteaux d'accéder aux tétines.

La nourrice semblait utiliser des tactiques subtiles pour détourner l'attention des louveteaux lorsqu'ils tentaient de téter. Par exemple, elle régurgitait ou se dirigeait vers une carcasse et la manipulait de manière à attirer leur attention. Sa tactique a fonctionné : les petits n'ont pas riposté et n'ont pas tenté de reprendre la tétée.

La tactique ultime des louveteaux pour contrer le sevrage précoce de la mère serait de dissimuler la présence des dents et de la puissance de morsure qui leur permettent de se nourrir de carcasses. Cependant, la nourrice a grimacé au moment où les petits ont commencé à se nourrir de carcasses. Apparemment, les petits ont été honnêtes en fournissant des informations sur leur capacité à utiliser leurs dents.

On peut légitimement penser que la seule meute que nous avons observée n'est pas représentative de la variation génotypique et phénotypique existant dans la population. Peut-être cette unique portée de petits contenait-elle une proportion anormalement élevée d'individus possédant la base génétique de la variante « altruistes non manipulateurs », ou peut-être la mère représentait-elle une variante rare exceptionnellement douée pour « lire dans les pensées ». Krebs et Dawkins (1984) décrivent les processus évolutifs par lesquels la proportion des différentes variantes des traits comportementaux influençant la communication peut changer dans une population. Pour cette raison, nous ne prétendons pas avoir testé le modèle de Trivers (1974) ou avoir fait une déclaration définitive sur les processus de sevrage en général chez les loups. Cependant, nous voulons souligner plusieurs facteurs subtils qui doivent être pris en compte dans l'interprétation des données de terrain sur le sevrage.

Très peu d'études de terrain portant sur des espèces non domestiques ont permis d'obtenir des enregistrements continus du **processus de sevrage**. Comme les tanières de loups peuvent être séparées de 20 km dans l'Arctique Canadien, il est extrêmement difficile d'obtenir un grand échantillon d'une population donnée au cours d'une année donnée. Les variations d'une année sur l'autre sont importantes ; par exemple, la meute que nous avons

observée n'a pas fait sa tanière au même endroit, et des changements de rôle ont eu lieu les années suivantes (L. D. Mech, observation personnelle). Si nous excluons les espèces adaptées à un environnement fluctuant de l'analyse des processus de sevrage, comme cela serait nécessaire pour tester le modèle d'optimisation de Trivers (1974), nous risquons d'ignorer la diversité comportementale qui conduirait à la formulation de modèles plus appropriés.

Pour les espèces adaptées à un environnement fluctuant et chez lesquelles les **soins parentaux** consistent en la distribution de nourriture ainsi qu'en la lactation, les hypothèses du modèle d'optimalité des conflits de sevrage ne sont pas satisfaites. Il serait peut-être plus approprié d'examiner les soins parentaux en termes de « règles d'orientation et d'arrêt » (Chalmers 1987). Cependant, même dans un cadre conceptuel développemental, il est nécessaire de considérer l'environnement comme un acteur en plus de la nourrice et du nourrisson.

Trivers (1974) a apporté une contribution importante en soutenant que le nourrisson devait être considéré comme un acteur actif au même titre que l'adulte qui le nourrit. Nous devons maintenant affiner et élaborer des modèles testables qui intègrent les variations environnementales, plutôt que d'utiliser sans discernement un modèle d'optimalité difficile à tester pour expliquer tous les conflits pendant le sevrage.

CONCLUSIONS

Sur la base d'observations intensives et détaillées d'une meute de loups sauvages, trois prédictions basées sur la **théorie** du **conflit parents - progéniture** n'ont pas été confirmées. Les conflits n'ont pas eu lieu pendant toute la durée de la lactation. Bien que les conflits s'intensifient avec l'âge, nous n'avons pas pu rejeter le modèle de développement selon lequel de tels changements sont synchroniquement avantageux pour l'éleveur et les petits. Les louveteaux n'ont pas montré de contre-tactiques pour prolonger les tétées lorsqu'ils étaient interrompus par la nourrice.

Nous avons interprété l'augmentation des actions agonistiques de la part de la nourrice comme une fonction du développement des petits sans rapport avec les avantages de l'obtention de lait. La **durée** de la tétée a diminué et les **intervalles** entre les tétées ont augmenté au stade de développement au cours duquel les petits étaient capables de déchirer des carcasses de lièvres. Deux mécanismes sont probablement en cause : la plus grande satisfaction des besoins nutritionnels par la régurgitation de la viande et des carcasses, et la probabilité croissante que les petits causent de l'inconfort à la mère pendant la tétée.

Nos conclusions n'excluent pas la possibilité que les conflits chez les loups soient plus prononcés dans des conditions écologiques où les besoins nutritionnels des petits ne sont pas satisfaits par la nourriture solide fournie par les adultes. Cependant, de tels processus de sevrage conditionnel (Bateson 1981) seront examinés sur une base théorique différente des stratégies génétiquement fixes abordées par le modèle d'optimalité des conflits parents/progéniture.

Babbitt, K. J., and Packard, J. M. 1990*a*. Suckling behavior of the collared peccary (*Tayassu tajacu*). Ethology, **86**: 102–115.
Babbitt, K. J., and Packard, J. M. 1990*b*. Parent/offspring conflict relative to phase of lactation. Anim. Behav. **40**: 765–773.
Bateson, P. 1981. Discontinuities in development and changes in the organization of play in cats. *In* Behavioural development. *Edited by* K. Immelman, G. Barlow, M. Main, and L. Petrinovich. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 281–295.

Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. *In* Fauna of the National Parks of the United States. Fauna Ser. No. 5, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
Packard, J. M., and Mech, L. D. 1980. Population regulation in wolves. *In* Biosocial mechanisms of population regulation. *Edited by* M. N. Cohen, R. S. Malpass, and H. G. Klein. Yale University Press, New Haven, Conn. pp. 135–150.
Peters, R., and Mech, L. D. 1975. Scent-marking in wolves. Am.

Harrington, F. H., and Mech, L. D. 1978. Howling at two Minnesota wolf pack summer homesites. Can. J. Zool. **56**: 2024–2028.

Hauser, M. D. 1986. Parent–offspring conflict: care elicitation behaviour and the 'cry-wolf' syndrome. *In* Primate ontogeny, cognition and social behaviour. *Edited by* J. G. Else and P. C. Lee. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 193–203.

Havkin, G. Z., and Fentress, J. C. 1985. The form of combative strategy in interactions between wolf pups (*Canis lupus*). Z. Tierpsychol. **68**: 177–200.

Knight, S. W. 1978. Dominance hierarchies of captive coyote litters. M.S. thesis, Fisheries and Wildlife Department, Utah State University, Logan.

Krebs, J. R., and Dawkins, R. 1984. Animal signals: mind-reading and manipulation. *In* Behavioural ecology: an evolutionary approach. *Edited by* J. R. Krebs and N. B. Davies. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. pp. 380–402.

MacDonald, K. 1987. Development and stability of personality characteristics in pre-pubertal wolves: implications for pack organization and behavior. *In* Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research. *Edited by* H. Frank. Dr. W. Junk bv Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 293–312.

Martin, P. 1984. The meaning of weaning. Anim. Behav. **32**: 1257–1259.

Martin, P. 1986. An experimental study of weaning in the domestic cat. Behaviour, **99**: 221–249.

Mech, L. D. 1970. The wolf: ecology of an endangered species. Doubleday, Garden City, N.J.

Mech, L. D. 1988. The Arctic wolf: living with the pack. Voyageur Press, Stillwater, Minn.

Mendl, M., and Paul, E. S. 1989. Observation of nursing and sucking behaviour as an indicator of milk transfer and parental investment. Anim. Behav. **37**: 513–515.