

Transfert de nourriture par régurgitation chez les loups sauvages

Regurgitative food transfer among wild wolves

L. David Mech, Paul C. Wolf, and Jane M. Packard

Can. J. Zool. 77: 1192–1195 (1999)

Résumé

Peu d'études sur les canidés monogames ont abordé la régurgitation dans le contexte des soins parentaux étendus et des **soins alloparentaux** au sein des groupes familiaux. Nous avons étudié le transfert de nourriture par régurgitation dans une meute de loups sur l'île d'Ellesmere, dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada, pendant 6 étés de 1988 à 1996. Tous les loups adultes, y compris les jeunes de l'année et une femelle en âge de procréer, ont régurgité de la nourriture. Bien que les individus aient régurgité jusqu'à cinq fois par épisode, le ratio global de régurgitations par épisode était de 1,5. Les petits étaient plus susceptibles de recevoir des régurgitations (81%) que la femelle reproductrice (14%) ou les auxiliaires (6%). Le mâle reproducteur régurgitait principalement vers la femelle reproductrice et les petits, et la femelle reproductrice régurgitait principalement vers les petits. L'effort relatif de la femelle reproductrice est corrélé avec la taille de la portée (τ de Kendall = 0,93, $P = 0,01$).

INTRODUCTION

L'un des aspects des soins parentaux chez les loups (*Canis lupus*) est la régurgitation ou le dégorgeage de nourriture aux membres de la famille. Après s'être nourris, les loups régurgitent à leurs petits ou à la femelle reproductrice (Murie 1944 ; Young et Goldman 1944). Le loup régurgite directement ou se précipite jusqu'à 400 mètres de distance et régurgite ensuite, parfois à plusieurs reprises (Mech 1988). **La nourriture transférée par régurgitation complète la nourriture transportée dans la bouche** (Murie 1944 ; Haber 1977 ; Mech 1988 ; Packard et al. 1992).

Seules des observations fortuites de régurgitation par des loups en liberté ont été rapportées, de sorte que les informations détaillées ne proviennent que des meutes en captivité. Lorsque la progéniture des portées précédentes reste avec un couple reproducteur, elle peut à la fois solliciter et donner des régurgitations (Fentress et Ryon 1982 ; Packard et al. 1992 ; Mech 1995a). Dans deux meutes, seul le mâle reproducteur n'a pas sollicité de régurgitations (Fentress et al. 1978 ; Fentress et Ryon 1982 ; Paquet et al. 1982). Dans une meute avec deux femelles reproductrices, le mâle reproducteur régurgitait à toutes les femelles sauf à une femelle immature d'un an (Paquet et al. 1982). Dans une autre famille, le mâle reproducteur régurgitait aux jeunes d'un an mais pas à la femelle gestante ; après la mise-bas, il nourrissait la mère allaitante jusqu'à ce que les petits sortent de la tanière, puis il nourrissait les petits (Fentress et al. 1978). **Enfin, les jeunes de l'année ont nourri les petits mais pas la mère, et les jeunes de l'année ont souvent été nourris par les adultes** (Fentress et Ryon 1982). Au cours d'un été où les loups en liberté de la présente étude n'ont pas produit de petits, la femelle reproductrice a régurgité à un jeune d'un an (Mech 1995a). **Les résultats de deux études sur le terrain suggèrent que certains jeunes d'un an sont plus susceptibles d'intercepter les régurgitations que de les donner** (Harrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1991). Ceci a

soulevé la question de savoir si la progéniture qui reste avec la famille peut être plus **compétitive** que **contributive**.

Nous présentons la première description et analyse détaillée du comportement de **régurgitation** dans une meute de loups en liberté et testons **l'hypothèse** selon laquelle les **membres auxiliaires de la meute reçoivent plus de régurgitations qu'ils n'en délivrent**. Nous nous sommes également concentrés sur (i) une comparaison du comportement de régurgitation de la femelle reproductrice et du mâle reproducteur, (ii) quels individus donnaient et recevaient des régurgitations et (iii) les corrélations entre la taille de la portée et l'effort relatif de la femelle reproductrice.

METHODE

Cette étude a été menée sur l'île d'Ellesmere, Territoires du Nord-Ouest, Canada (80°N, 86°W). Les loups y chassent les lièvres arctiques (*Lepus arcticus*), les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) et les caribous de Peary (*Rangifer tarandus pearyi*) (Mech 1988). En 1986, l'auteur principal a habitué une meute de loups à sa présence et a renforcé cette habitude chaque été (Mech 1988, 1995a, 1995b ; Packard et al. 1992). En plus de la chasse, la meute que nous avons observée s'approvisionnait également dans le tas d'ordures d'une station météorologique. La meute de loups fréquentait la même zone chaque été et utilisait la même tanière (Mech et Packard 1990) ou des tanières proches (Mech 1995b) pendant 5 des 7 étés où elle a produit des petits au cours de cette étude. Cette situation nous a permis d'observer régulièrement les loups à des distances de 10 à 100 mètres.

Les données de cette étude ont été collectées de 1988 à 1996. Les observations ont commencé entre le 14 et le 28 juin (lorsque les petits étaient âgés de 10 à 25 jours) et se sont terminées au début du mois d'août. Nous n'avons pas essayé d'échantillonner les comportements au hasard ; nous avons plutôt observé autant de livraisons de nourriture que possible. Bien que nos efforts aient varié en fonction de la logistique et des conditions météorologiques chaque année, les procédures générales étaient les mêmes, sauf en 1988, où nous avons également observé en continu pendant une période de 5 jours.

Nous avons identifié les loups de taille adulte sur la base de leur sexe (à partir de la position d'urination), de leur comportement envers l'observateur, de la couleur de leur fourrure et de caractéristiques individuelles telles qu'une dent manquante, une encoche dans l'oreille et des cicatrices (Mech 1995b). Les petits n'étaient pas reconnaissables individuellement mais, à l'âge d'un an, ils démontraient l'accoutumance qu'ils avaient reçue en tant que petits. Les loups non habitués d'autres meutes s'enfuyaient lorsqu'on les approchait (Mech 1995b).

Sur une période de 9 ans, six loups de taille adulte ont été observés avec six portées (Tableau 1). La « maman » a produit des petits de 1986 à 1989 et elle est restée comme auxiliaire après la reproduction, comportement que nous n'avons pas vu documenté ailleurs. Sa fille, « Whitey », a remplacé « maman » comme reproductrice de 1990 à 1996 (Mech 1995b : L.D. Mech, données non publiées). Aucun autre rejeton n'est resté plus de 3 étés après son année de naissance. On suppose qu'ils se sont dispersés ou sont morts (Mech et al. 1998).

Nos observations ont été faites sur plusieurs sites d'habitation non cachés par la végétation. Chaque fois qu'un loup régurgitait, il s'agissait d'un événement, et tous les événements de

régurgitation après un retour constituait un épisode de régurgitation. Seules cinq observations de régurgitations étaient incomplètes (par exemple, le loup est allé derrière un rocher ou une crête). Dans trois cas où les loups ont régurgité dans une **cache**, l'auteur principal a ensuite déterré la cache et pesé son contenu.

Tableau 1. Composition de la meute de loups étudiée

Year	No. of pups	Breeders		Auxiliaries	
		Female	Male	Female	Male
1988	4	Mom	Left Shoulder	Whitey	Grey Back
1990	1	Whitey	Left Shoulder	Mom	—
1991	2	Whitey	Left Shoulder	Mom	—
1992	3	Whitey	Left Shoulder	—	—
1994	1	Whitey	Left Shoulder	Explorer	Grey Back II
1996	2	Whitey	Left Shoulder	—	—

Note: No data were collected in 1989; no pups were produced in 1993 or 1995.

Tableau 2. Nombre de régurgitations par des loups de différentes classes

Year	Breeders ^a		Auxiliaries		Total
	Female	Male	Female	Male	
1988	46 ^b (47)	18 ^c (18)	21 (21)	13 ^c (13)	98
1990	2 (10)	15 (75)	3 (15)	—	20
1991	3 (38)	4 (50)	1 (13)	—	8
1992	6 (50)	6 (50)	—	—	12
1994	0	8 (40)	3 (15)	6 (30)	17
1996	4 (31)	9 (69)	—	—	13
Total	64	60	28	19	168
Mean ^d	10 (27)	10 (27)	7 (19)	10 (26)	9
Mean ^e	6 (24)	7 (31)	5 (20)	6 (24)	6

Note : Quelques régurgitations au cours d'une sollicitation donné peuvent avoir été manquées en raison d'une obstruction visuelle occasionnelle au cours de l'observation. Les valeurs entre parenthèses sont des pourcentages.

^a Pas de différence significative entre les mâles et les femelles sur 6 ans (test de rang signé de Wilcoxon, $z = -0,67$, $P = 0,5$).

^b Valeur contribuant à la signification du test χ^2 goodness-of-fit ($\chi^2 = 26,49$, $P < 0,001$).

^c Valeurs inférieures qu'attendues par hasard ($z < 12,961$).

^d Nombre moyen de régurgitations par loup et par an.

^e Nombre moyen de régurgitations par sollicitation par loup et par an.

RESULTATS

Nous avons enregistré 168 **régurgitations** au cours de 114 épisodes (Tableau 2). En général, lorsqu'un loup en quête de nourriture revenait dans la zone de la tanière, il était accueilli avec enthousiasme par les petits et souvent par tous les membres de la meute présents. Lorsqu'il régurgite, il arrive que plus d'une classe de membres de la meute se nourrisse. Dans 76% des cas, les loups qui arrivent régurgitent là où ils sont accueillis et dans 11% des cas, ils sont suivis par le(s) destinataire(s) sur une distance de 10 à 50 mètres avant de régurgiter. Dans d'autres cas, ils ont été suivis jusqu'à 800 m. Les loups ont régurgité une seule fois dans 61% des sollicitations, deux fois dans 24%, et de trois à cinq fois dans 12%, sur des périodes de 5 à 35 minutes. Souvent, les régurgitations suivantes suivaient la sollicitation des receveurs, mais à d'autres moments, les régurgiteurs s'approchaient à nouveau spontanément des receveurs, comme s'ils les invitaient à les solliciter. Le nombre de régurgitations par sollicitation ne correspondait au nombre de receveurs que dans 7 des 114 cas. Bien que le nombre de régurgitations par sollicitation varie de 1 à 5, la proportion de régurgitations par rapport aux sollicitations ne varie pas d'un individu à l'autre. Les individus de toutes les

classes, mâles et femelles reproducteurs et auxiliaires, régurgitent occasionnellement leurs propres régurgitations.

Les régurgitations dans les caches sont rares (4 sur 171 événements). Les masses de quatre régurgitations enregistrées dans trois caches étaient les suivantes : 2,5 kg (deux régurgitations comprenant 30 morceaux de 80 g en moyenne) et 1,1 kg par le mâle reproducteur et 1,4 kg par la femelle reproductrice. La moyenne est donc de 1,25 kg par régurgitation. Les caches du mâle reproducteur ont eu lieu durant la première moitié de l'été

Globalement, le nombre de régurgitations par les individus des deux sexes et des deux rôles est similaire (Tableau 2). Les petits sont les principaux destinataires des régurgitations (81% ; Fig. 1), plus que la femelle reproductrice (14%) ou les auxiliaires (6%). Nous n'avons jamais vu le mâle reproducteur solliciter des régurgitations.

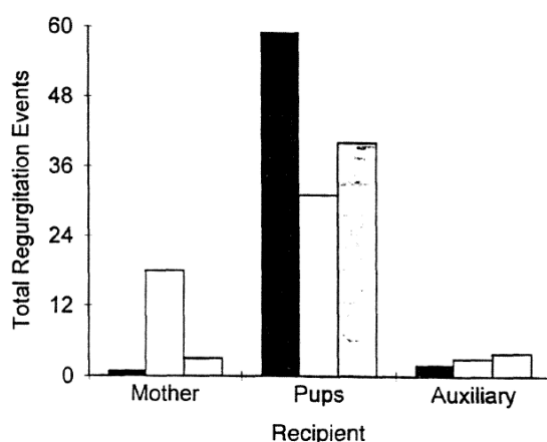


Fig. 1. Distribution des donneurs et des receveurs de régurgitations dans une meute de loups observée pendant 6 étés. Les donneurs sont désignés comme suit : la femelle reproductrice par des barres pleines ; le mâle reproducteur par des barres ouvertes ; et les auxiliaires par des barres ombrées. La distribution des receveurs diffère du hasard ($G^2 = 30,76$, 4 df. $P > 0,001$). La femelle reproductrice régurgite plus vers les petits ($z = 2,88$) et le mâle reproducteur régurgite plus vers la femelle reproductrice ($z = 4,4$)

La femelle reproductrice et les auxiliaires régurgitent surtout vers les petits, mais la femelle reproductrice régurgite aussi vers les auxiliaires et dans une cache (Fig. 1). Les auxiliaires n'ont régurgité qu'à quelques reprises vers d'autres auxiliaires ou vers la femelle reproductrice. Les auxiliaires ont parfois participé à la nourriture régurgitée livrée par d'autres aux petits, aux compagnons de portée et à la femelle reproductrice. Environ 57% des régurgitations du mâle reproducteur étaient destinées aux petits, 32% à la femelle reproductrice, 5% aux auxiliaires et 5% aux caches. Le mâle reproducteur régurgite plus souvent vers les petits à la fin de l'été (74%) qu'au début de l'été (41%), lorsqu'il nourrit davantage la femelle ($\chi^2 = 6,10$: $P = 0,01$; $n = 56$).

Sur 6 ans, le rapport entre les régurgitations de la femelle reproductrice et les régurgitations totales de tous les membres de la meute était positivement corrélé à la taille de la portée (τ de Kendall = 0,93, $P = 0,01$), mais pas à la taille de la meute (τ de Kendall = -1,49, $P = 7,1$).

DISCUSSION

Cette étude apporte des précisions considérables aux rapports anecdotiques selon lesquels les loups transportent de la nourriture dans leur estomac et la régurgitent aux femelles

allaitantes et aux petits. Elle confirme également les observations selon lesquelles chez les loups en captivité, les jeunes d'un an et les membres adultes de la meute transfèrent de la nourriture par régurgitation à la femelle reproductrice, aux petits et aux non-reproducteurs, bien que les destinataires ne soient généralement que la femelle reproductrice et les petits, et que seuls les reproducteurs régurgitent dans des **caches** (Fentress et al. 1978 ; Fentress et Ryan 1982 ; Paquet et al. 1982).

Nos résultats ne soutiennent pas l'hypothèse selon laquelle les loups auxiliaires rivalisent plus qu'ils ne contribuent, au moins pendant les deux premiers mois de développement des petits (Hanrington et Mech 1982 ; Ballard et al. 1991). Les cas d'auxiliaires recevant des régurgitations du couple reproducteur et d'autres auxiliaires étaient peu fréquents pendant la phase initiale et la seconde phase de transition des soins parentaux, lorsque les petits sollicitaient activement les régurgitations et passaient du lait à la nourriture solide (Packard et al. 1992). Au contraire, nos auxiliaires semblent avoir aidé plus qu'ils n'ont entravé le transfert de nourriture. Cette aide est en accord avec l'hypothèse de la sélection de la parenté (Williams 1966).

En supposant qu'en moyenne, 1,25 kg de nourriture est distribué par régurgitation, on peut estimer la quantité de nourriture distribuée par épisode entre 1,25 et 7,25 kg. Étant donné que la proportion de régurgitations par épisode est en moyenne de 1,5, notre meilleure estimation de la quantité d'aliments par épisode est de 2,2 kg. Ce calcul suppose que la quantité régurgitée aux petits est la même que la quantité régurgitée dans les **caches**, mais cette hypothèse doit être vérifiée.

Fentress et Ryon (1982) ont émis l'hypothèse que les loups peuvent transférer sélectivement de la nourriture par régurgitation aux individus qu'ils souhaitent. Nos données soutiennent cette hypothèse dans le sens probabiliste : étant donné qu'une régurgitation a été donnée par des individus d'une classe d'âge et de sexe particulière, les destinataires étaient notablement probables. Plus de régurgitations données par un mâle reproducteur ont été reçues par une femelle reproductrice et plus de régurgitations données par une femelle reproductrice ont été reçues par les petits que dans les schémas montrés par les auxiliaires. Cependant, ces probabilités ne prennent pas en compte les différences de taux et d'intensité de sollicitation, qui sont difficiles à quantifier, et ne démontrent donc pas un contrôle dans le sens d'une intentionnalité de la part des donneurs.

En intégrant les observations faites sur le terrain et en captivité, nous émettons l'hypothèse que (i) pendant la durée du lien de couple, le mâle et la femelle ne diffèrent pas dans l'effort de régurgitation. Bien qu'ils puissent différer au cours d'années spécifiques, (ii) les destinataires sont généralement la femelle reproductrice et les petits, rarement les auxiliaires, et rarement, voire jamais, le mâle reproducteur, (iii) la taille de la portée affecte l'effort de régurgitation de la femelle reproductrice, et (iv) les membres du couple reproducteur sont plus susceptibles que les auxiliaires de cacher les matières régurgitées au cours de la phase initiale de la lactation, lorsque les petits sont encore dans la tanière.

References

- Ballard, W.B., Ayres, L.A., Gardner, C.L., and Foster, J.W. 1991. Den site activity patterns of gray wolves. *Canis lupus*, in south-central Alaska. *Can. Field-Nat.* **105**: 497–504.
- Fentress, J.C., and Ryon, J. 1982. A long-term study of distributed pup feeding in captive wolves. *In Wolves of the world. Edited by F.H. Harrington and P.C. Paquet.* Noyes Publishers, Park Ridge, N.J. pp. 238–261.
- Fentress, J.C., Field, R., and Parr, H. 1978. Social dynamics and communication. *In Behavior of captive wild animals. Edited by H. Markowitz and V. Stevens.* Nelson-Hall, Chicago, pp. 67–106.
- Haber, G.C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. Ph.D. thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- Harrington, F.H., and Mech, L.D. 1982. Patterns of homesite attendance in two Minnesota wolf packs. *In Wolves of the world. Edited by F.H. Harrington and P.C. Paquet.* Noyes Publishers, Park Ridge, N.J. pp. 81–105.
- Mech, L.D. 1988. The arctic wolf: living with the pack. Voyageur Press, Stillwater, Minn.
- Mech, L.D. 1995a. Summer movements and behavior of an arctic wolf, *Canis lupus*, pack without pups. *Can. Field-Nat.* **110**: 473–475.
- Mech, L.D. 1995b. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. *Arctic.* **48**: 329–332.
- Mech, L.D., and Packard, J.M. 1990. Possible use of wolf (*Canis lupus*) den over several centuries. *Can. Field-Nat.* **104**: 484–485.
- Mech, L.D., Adams, L.G., Meier, T.J., Burch, J.W., and Dale, B.W. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. U.S. National Park Service Fauna Ser. No. 5, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Packard, J.M., Mech, L.D., and Ream, R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioural mechanisms. *Can. J. Zool.* **70**: 1269–1275.
- Paquet, P.C., Bragdon, S., and McCusker, S. 1982. Cooperative rearing of simultaneous litters in captive wolves. *In Wolves of the world. Edited by F.H. Harrington and P.C. Paquet.* Noyes Publishers, Park Ridge, N.J. pp. 223–237.
- Rutter, R.J., and Pimlott, D.H. 1968. The world of the wolf. J.B. Lippincott Co., Philadelphia and New York.
- Williams, G.C. 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Young, S.P., and Goldman, E.A. 1944. The wolves of North America. General Publishing Co., Ltd., Toronto, Ont.