

## Marquage urinaire et comportement de cache chez le loup

### URINE-MARKING AND CACHING BEHAVIOR IN THE WOLF

by

FRED H. HARRINGTON<sup>1)</sup>

(Department of Psychology, Mount Saint Vincent University, Halifax, Nova Scotia, Canada)

Behaviour, Vol.76, N°3/4 (1981), pp. 280-288

#### Résumé

La relation entre le marquage d'urine et la cache a été étudiée dans deux groupes de loups (*Canis lupus*) en captivité. On a constaté que le marquage par l'urine ne se produisait jamais lorsqu'une cache était remplie, qu'il se produisait rarement lors d'investigations ultérieures si de la nourriture était encore présente, mais qu'il se produisait généralement peu de temps après que la cache ait été vidée. L'animal qui marque une cache vide n'est souvent pas celui qui l'a exploitée. Une fois qu'une cache vide a été marquée, elle n'a pas fait l'objet d'une attention particulière, contrairement aux caches vides mais non marquées par l'urine. Ces résultats suggèrent que le marquage par l'urine peut améliorer l'efficacité de la recherche de nourriture chez les loups en signalant qu'un site ne contient plus de nourriture comestible malgré la présence d'odeurs de nourriture persistantes.

#### INTRODUCTION

Chez le loup (*Canis lupus*), de nombreuses fonctions ont été attribuées au marquage urinaire, y compris des rôles dans l'orientation spatiale, le maintien du territoire, les liens de cour et de couple, et l'affirmation de la dominance (SCHENKEL, 1947 ; MECH, 1970, 1979 ; PETERS, 1974 ; PETERS & MECH, 1975 ; MECH & PETERS, 1977 ; LOCKWOOD, 1979 ; ROTHMAN & MECH, 1979). Des fonctions similaires ont également été observées chez les coyotes (*Canis latrans*) (YOUNG & JACKSON, 1951 ; CAMENZIND, 1978 ; LEHNER, 1978 ; WELLS & BEKOFF, 1980) et les renards roux (*Vulpes vulpes*) (MACDONALD, 1979)). Des découvertes récentes selon lesquelles les renards roux (HENRY, 1977) et les coyotes (HARRINGTON, 1979) utilisent le marquage urinaire pendant la recherche de nourriture, probablement pour augmenter l'efficacité de la recherche de nourriture, suggèrent que le marquage urinaire des loups pourrait avoir une fonction similaire.

Chez le renard roux, le marquage urinaire se produit fréquemment pendant la recherche de nourriture (HENRY, 1977). Typiquement, après qu'un renard ait vidé une cache, le trou vide est marqué par l'urine. Cet indice olfactif peut plus tard informer ce même renard (ou un autre) qu'il ne reste plus de nourriture comestible, bien que des odeurs de nourriture puissent encore subsister. Le renard n'a donc pas besoin de perdre plus de temps à creuser le site. Un tel système de « comptabilité » devrait augmenter l'efficacité de la recherche de nourriture, en permettant au renard de concentrer ses efforts sur les sites les plus prometteurs. En effet, HENRY a démontré que les renards ne passaient qu'un cinquième du temps à rechercher

des caches exploitées marquées par l'urine, qu'à rechercher des caches vides mais non marquées.

Récemment, un système similaire a été documenté chez des coyotes en captivité, où l'on a constaté que le marquage par l'urine ne se produisait jamais au moment de la création de la cache, qu'il se produisait rarement au cours d'investigations ultérieures lorsque la cache contenait encore de la nourriture, mais qu'il se produisait généralement très peu de temps après que la cache ait été vidée (HARRINGTON, 1979).

La présente étude a cherché à déterminer la relation entre le marquage urinaire et la cache chez des loups en captivité, afin d'évaluer le rôle du marquage urinaire dans la recherche de nourriture. Pour ce faire, on a d'abord observé le comportement des loups qui cachent naturellement de la nourriture. L'exploitation des caches étant rarement observée, ces observations ont été complétées par la mise en place de caches artificielles. Le comportement associé à l'exploitation de ces caches a été comparé à celui de sites préparés de manière similaire et non pourvus de nourriture.

## METHODE

Deux groupes de loups ont été étudiés. La meute de onze (cinq mâles et six femelles) était issue d'un seul couple (FENTRESS et al., 1979) et était hébergée dans un enclos de 4 hectares naturellement boisé, entretenu par l'Université Dalhousie à Shubenacadie, en Nouvelle-Écosse. Peu d'animaux ont été socialisés à l'homme et la plupart d'entre eux sont assez méfiants, en particulier à l'égard des étrangers. Le trio composé de deux femelles et d'un mâle avait été retiré de l'enclos de la meute à l'âge d'environ 10 jours et était socialisé aux humains, bien qu'il soit parfois méfiant à l'égard des étrangers. Ils étaient logés dans un enclos plus petit, de 250 m<sup>2</sup>, adjacent à celui de la meute. Les deux groupes ont fait l'objet d'un certain nombre d'études comportementales antérieures qui ont fourni des informations de base sur la structure sociale et les relations de dominance, et qui peuvent fournir des détails sur les méthodologies et les critères utilisés pour évaluer la dominance (MORAN, 1977 ; RYON, 1977 ; FENTRESS et al., 1979 ; FENTRESS & RYON, 1979 ; MORAN & FENTRESS, 1979 ; BENNETT, 1979).

La cache des loups a été observée dans la meute pendant les périodes d'alimentation habituelles (environ tous les deux jours), lorsqu'ils recevaient des cous et des dos de poulets du commerce. On a noté l'heure, le type (jambe levée, debout ou accroupie, voir SPRAQUE & ANISKO (1973) et PETERS & MECH (1975) pour les descriptions), et l'emplacement de toutes les urines, ainsi que leur relation avec la nourriture ou les caches. Les caches se trouvaient généralement loin du site d'alimentation, dans des zones partiellement cachées par la végétation, mais on pouvait en voir suffisamment pour déterminer si les urines accompagnaient les caches. Cependant, peu de caches ont été utilisées au cours de ces observations sur l'alimentation, de sorte qu'il n'a pas été possible de déterminer le sort de la plupart des caches après qu'elles aient été faites.

Afin de mieux suivre le destin des caches individuelles, des caches artificielles ont été fournies par moi les jours entre les repas. Un trou d'environ 20 cm de profondeur et 15 cm de diamètre était rempli d'un certain nombre de poussins de corneilles blanches récemment tués (âgés de 7 à 10 jours) et recouvert de terre. En général, une cache artificielle contenait quatre à six

(Trio) ou huit à 15 (Pack) carcasses de poussins. En général, une seule cache artificielle était présentée à la fois, mais il est arrivé que deux soient présentées simultanément, sans différence apparente dans les résultats obtenus. Les groupes ont été observés pendant au moins cinq minutes après que la cache ait été vidée, à moins que la cache ait été abandonnée immédiatement après avoir été vidée et qu'elle n'ait pas été marquée par l'urine. Dans ce cas, j'ai poursuivi l'observation jusqu'à ce que la cache soit réexaminée, parfois plus de 30 minutes plus tard (voir Résultats). Toutes les caches ont été vérifiées après les observations pour déterminer s'il restait des poussins.

En plus des caches artificielles, un certain nombre de trous de contrôle de taille similaire ont également été fournis. Bien que j'aie suivi la même séquence d'actions que pour les caches, allant même jusqu'à simuler le remplissage du trou pour le bénéfice de tout animal qui pourrait observer, aucun poussin n'a été réellement placé dans les trous ; les trous vides ont simplement été recouverts de terre. Ainsi, toute différence de comportement observée dans les caches et les trous de contrôle devrait être due à la présence d'oisillons ou d'odeurs d'oisillons dans les caches artificielles.

## RESULTATS

Toutes les urines associées à des caches étaient le fait d'individus qui marquaient leur urine dans d'autres contextes également. En d'autres termes, les animaux marquant les caches étaient ceux considérés comme dominants ou de haut rang selon un certain nombre d'autres critères indépendants (par exemple, le résultat d'entreprises agressives, l'accès à la nourriture et/ou aux partenaires, etc...). Dans la meute, trois mâles adultes et une femelle adulte ont marqué leur urine. Dans le trio, seule la femelle adulte dominante a été observée en train de marquer son urine. Le mâle adulte de ce dernier groupe était extrêmement méfiant et n'a jamais investigué les caches. Dans les sections suivantes, j'examinerai principalement le comportement des animaux marqueurs (Markers) par rapport aux autres (Non-markers).

Les observations directes indiquent que les loups ne marquent jamais leur urine lorsqu'ils cachent de la nourriture ( $n = 67$ ). Le marquage urinaire, s'il a eu lieu pendant les observations d'alimentation, a été dirigé sur le tas de nourriture ou a été fait à d'autres endroits non associés à la nourriture (par exemple une souche d'arbre, une clôture, etc.). Les non-marqueurs urinaient parfois loin de la nourriture, mais ces urines semblaient être de simples éliminations (voir KLEIMAN, 1966 ; PETERS, 1974 ; BEKOFF, 1979). Le marquage par l'urine ne semble donc pas être associé à l'enfouissement initial de la nourriture dans une cache.

Dans les deux groupes, les trous de contrôle que j'ai creusés ont été examinés par de nombreux individus, y compris les marqueurs. Chaque trou a été creusé jusqu'à ses dimensions d'origine ou au-delà, après quoi un ou plusieurs individus ont examiné minutieusement le fond, les côtés et la zone entourant immédiatement le trou, souvent pendant des périodes de 30 secondes ou plus. Malgré cet examen minutieux, moins de 10% des trous de contrôle ont été marqués par l'urine (Tableau 1). Ainsi, l'activité de creusement et les odeurs déposées accidentellement par les pieds, le museau, etc. étaient des stimuli relativement peu importants pour le marquage par l'urine.

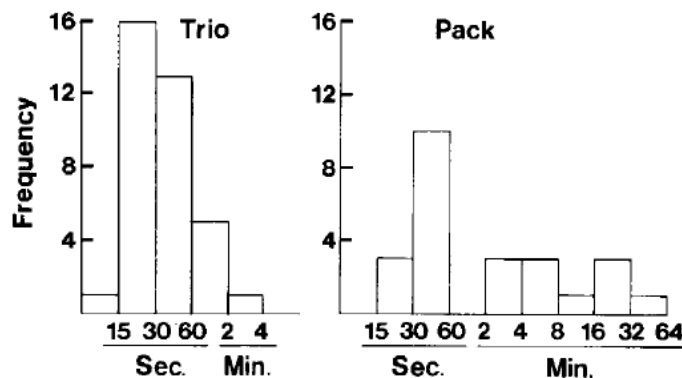
**TABLEAU 1.** Pourcentage de caches artificielles et de trous de contrôle marqués par l'urine des loups

Group	Artificial caches		Control holes
	With food	Emptied	
Trio	2.0 (51) <sup>a</sup>	72.0 (51)	9.1 (33)
Pack	2.0 (51)	62.0 (51)	8.0 (25)

<sup>a</sup> Taille de l'échantillon

D'autre part, les deux groupes ont marqué de leur urine une majorité de caches artificielles, une fois les caches vidées (Tableau 1). Une seule fois dans chaque groupe, une cache a été marquée à l'urine alors qu'elle contenait encore de la nourriture. Dans les deux cas, il ne restait qu'un poussin à ce moment-là, et il semble que le marqueur ait pris la cache pour une cache vide, puisque les deux marquages avaient été précédés de 8 à 15 secondes de reniflement et de fouille. Les deux animaux avaient exploité activement la cache avant le marquage et l'ont abandonnée immédiatement après le marquage. Plusieurs minutes plus tard, un autre individu a réexploré la cache, a creusé un peu plus et a retiré le dernier poussin. Dans le trio, cela a incité le marqueur à revenir et à réinvestir la cache. Quelques secondes plus tard, elle a abandonné le site sans marquer à nouveau.

Les caches sont généralement marquées à l'urine dans la minute qui suit leur vidage (Fig. 1). Dans le trio, les deux femelles emportaient les poussins loin de la cache avant qu'ils ne soient consommés. Si la femelle dominante revenait à une cache vide, elle passait 20 à 30 secondes à renifler et à creuser la cache avant de la marquer ou de s'éloigner lentement, le nez au sol, toujours en reniflant. À un ou deux mètres du trou, elle revenait brusquement sur ses pas et, sans avoir reniflé auparavant, marquait de l'urine. L'urine était dirigée soit dans le trou, soit à moins de 10 cm de celui-ci, à partir de la position accroupie ou accroupie-relevée (voir SPRAQUE & ANISKO, 1973).



**Fig. 1.** Intervalle de temps entre le vidage d'une cache artificielle et la première marque d'urine. Ces données n'incluent pas les caches qui n'ont jamais été marquées

Le temps écoulé entre le vidage de la cache et le marquage de l'urine était beaucoup plus variable dans la meute (Fig. 1). Une grande partie de cette variabilité est liée au mode d'exploitation de la cache. La compétition pour les poussins était importante, un individu (généralement la femelle dominante) mangeant le plus rapidement possible tout en monopolisant la cache. Lorsque le dernier poussin était retiré, cet animal s'éloignait généralement de la cache et s'enfuyait dans l'enclos, essayant apparemment d'éviter les avances suppliantes des animaux plus jeunes. Ces derniers ont généralement suivi, abandonnant brusquement la cache dans 18 cas sur 51. Après un certain temps (médiane = 7 min), des animaux isolés sont revenus et ont réinvesti le site, ce qui a généralement donné

lieu à un marquage urinaire. Malgré cette variabilité, la majorité des caches ont été marquées moins d'une minute après avoir été vidées.

Le temps consacré à l'investigation d'un trou de contrôle ou d'une cache vide dépendait principalement du fait que le site avait été marqué ou non par l'urine (Tableau 2). Les trous de contrôle non marqués et les caches vides ont été investigués pendant des périodes de temps similaires ( $\bar{x} = 19,6$  s). Les caches marquées à l'urine ont fait l'objet d'une attention moyenne de 12,7 s après avoir été vidées, ce qui représente un temps d'investigation significativement inférieur à celui des caches non marquées ou des trous de contrôle (test U de Mann-Whitney ;  $P < ,005$ ).

**TABLEAU 2.** Temps (s) passé par les loups à explorer les caches vides et les trous de contrôle

Control holes	Never marked	Artificial caches	
		Before marking	After marking
20.4 (28)	18.6 (12)	9.1 (34)	3.6 (34)

Si un individu revenait sur une cache qu'il avait déjà marquée seul, il ne la marquait que rarement à nouveau (trio : une fois sur 12 ; meute : aucune fois sur 8). Dans la meute, cependant, plusieurs animaux ont marqué et, à 19 reprises, des individus ont investigué des sites précédemment marqués par d'autres. Treize de ces investigations ont été suivies d'un marquage urinaire. La plupart des doubles marquages étaient hétérosexuels (mâle sur femelle : cinq fois ; femelle sur mâle : cinq fois). Dans les trois autres cas, deux ou trois mâles ont marqué le même site. (Étant donné qu'une seule femelle a marqué, on ne sait pas si le double marquage femelle/femelle peut également se produire).

## DISCUSSION

Cette étude a démontré une relation prévisible entre le marquage urinaire et l'exploitation des caches de nourriture chez les loups. Le marquage d'urine ne se produit jamais lorsqu'une cache est faite, se produit rarement lors d'investigations ultérieures alors que la cache contient encore de la nourriture, **mais se produit généralement peu de temps après que la cache ait été vidée**. Ces résultats correspondent à ceux des renards roux (HENRY, 1977) et des coyotes (HARRINGTON, 1979), **ce qui suggère que l'hypothèse de la « comptabilité » de HENRY peut être étendue à ces trois espèces**. Les marques d'urine déposées dans les caches signalent l'absence de nourriture, ce qui permet aux individus de minimiser le temps passé à explorer des sites déjà exploités. La diminution du temps passé à explorer des caches vides après qu'elles aient été marquées par l'urine, comme l'ont montré les loups dans cette étude, vient étayer cette hypothèse.

Les indices précis de stimulation du marquage urinaire sont actuellement inconnus, bien que les indices olfactifs semblent les plus probables. Par exemple, HENRY (1977) a utilisé des aliments mous pour chiens disponibles dans le commerce pour remplir les caches, car il a constaté que les caches remplies d'aliments secs pour chiens étaient rarement marquées une fois exploitées. Cela s'explique probablement par le fait que les aliments secs pour chiens laissent peu de stimuli olfactifs ou visuels, par rapport aux aliments mous pour chiens. Dans la présente étude, l'absence de marquage dans les trous de contrôle vides indique que le

comportement de recherche de nourriture n'était pas un prélude suffisant au marquage, pas plus que les stimuli olfactifs accidentels probablement laissés par le fait de creuser et de fouiller dans le trou. De plus, le fait de retirer de la nourriture d'une cache ne peut pas être un facteur important, car souvent l'animal qui a marqué le site n'a pas participé à son exploitation. Ainsi, les stimuli visuels ou olfactifs laissés par les poussins stimulent le marquage urinaire. L'absence de restes visuels (pour cet observateur humain) indique que le stimulus le plus probable pour le marquage urinaire d'une cache est l'odeur de la nourriture associée à son absence physique.

KORYTIN & SOLOMIN (1969) ont proposé un rôle alternatif pour les marques d'urine en relation avec la cachette. Ils proposent que les marques d'urine déposées au moment de la cachette agissent comme des indices de localisation qui permettent à un animal de retrouver facilement la nourriture qu'il a précédemment cachée. Cependant, dans les observations de renards, coyotes et loups cachant de la nourriture, le marquage au moment de la cache n'a été observé que dans deux des 536 caches (HENRY, 1977 ; HARRINGTON, 1979, cette étude). De plus, comme les marques d'urine sont des stimuli olfactifs puissants, détectables à des distances de plusieurs mètres ou plus (PETERS, 1974), et qu'elles sont des attracteurs puissants pour la plupart des congénères (PETERS & MECH, 1975 ; BOWEN & McT. COWAN, 1980 ; WELLS & BEKOFF, 1980), elles peuvent guider non seulement le cacheur mais aussi des individus concurrents de la même espèce ou d'une autre espèce directement vers la cache. Je prédis donc que les caches marquées par l'urine seront plus facilement pillées que les caches non marquées et donc moins remarquables. Des observations anecdotiques sur les loups suggèrent qu'ils se donnent parfois beaucoup de mal pour s'assurer que les renards ne seront pas les ultimes bénéficiaires de leurs caches (MURIE, 1944 : 220). Les renards (MACDONALD, 1976, 1979) et les loups (PETERS, 1979) possèdent manifestement une bonne mémoire spatiale, ce qui indique qu'ils se fient davantage à leur mémoire qu'à des stimuli directs pour localiser leurs caches. L'hypothèse selon laquelle les renards ou d'autres canidés marqueraient leurs caches avec de l'urine pour en faciliter la localisation ne semble donc pas tenable.

La présente étude suggère un certain nombre d'influences sociales modifiant l'expression du marquage urinaire des caches. Tous les renards étudiés par HENRY (1977) ont marqué leur urine sur les caches, mais seulement une partie des coyotes (HARRINGTON, 1979) et des loups (cette étude) l'ont fait. Il s'agit d'animaux qui marquent facilement dans la plupart des autres contextes et qui comprennent les mâles et les femelles dominants. Ainsi, même si le marquage urinaire est impliqué dans une activité, la recherche de nourriture, qui est effectuée par tous les membres de l'unité sociale, des facteurs sociaux peuvent grandement modifier son expression. Peut-être que dans les régions où l'organisation sociale du renard roux est plus complexe (MACDONALD, 1980), des différences similaires entre les individus peuvent être notées.

Une autre influence sociale se produit dans les caches déjà marquées. Lorsqu'un renard rencontre une cache déjà marquée, il passe généralement à autre chose sans la marquer à nouveau, que ce soit lui ou un autre individu qui ait déjà marqué le site (HENRY, 1977). Chez les coyotes (HARRINGTON, 1979) et les loups (cette étude), les individus marquent rarement à nouveau leurs propres marques d'urine, mais marquent généralement à nouveau celles d'un autre individu. Ainsi, une fois qu'une cache est marquée par l'urine, le site peut



prendre des fonctions supplémentaires, devenant un centre social important où l'on peut obtenir des informations sur l'identité individuelle, le statut social et reproductif, le sexe, etc... (e.g. PETERS & MECH, 1975 ; ROTHMAN & MECH, 1979).

L'étude de HENRY (1977) sur les renards a été réalisée à l'automne et aucune activité sexuelle n'a été observée. Peut-être qu'une plus grande réaction aux marques d'urine d'autres animaux aurait été observée pendant la saison de reproduction. Dans l'étude précédente, cependant, le double marquage des loups s'est produit à la fois à l'automne (octobre/novembre) et au printemps (avril/mai), avant et après la saison de reproduction habituelle. Cela suggère que les facteurs sociaux peuvent être plus importants pendant toute l'année pour les loups que pour les renards, au moins dans le contexte du marquage urinaire.

Les similitudes fondamentales entre les loups, les coyotes et les renards suggèrent que l'utilisation du marquage urinaire dans le comportement de recherche de nourriture pourrait être répandue dans la famille des Canidés. Elles indiquent également qu'une communication interspécifique, bien que fonctionnellement accessoire, pourrait avoir lieu entre ces espèces. Les renards dévalisent les caches des loups et les deux espèces localisent et examinent occasionnellement les caches de l'autre (MURIE, 1944 ; MECH, 1970). Il existe donc un potentiel de communication inter-espèces du message (« cachette vide, ne creusez pas plus loin »).

#### REFERENCES

- BEKOFF, M. (1979). Scent-marking by free-ranging domestic dogs: olfactory and visual components. — *Biol. of Behav.* 4, p. 123-139.
- BENNETT, N. (1979). Some aspects of co-operative pup-rearing in a pack of captive timber wolves (*Canis lupus*). — M. A. Thesis Dalhousie University.
- BOWEN, W. D. & McT. COWAN, I. (1980). Scent marking in coyotes. — *Can. J. Zool.* 58, p. 473-480.
- CAMENZIND, F. J. (1978). Behavioral ecology of coyotes on the National Elk Refuge, Jackson, Wyoming. p. 267-294. — In: *Coyotes: biology, behavior, and management* (BEKOFF, M., ed.). Academic Press, New York.
- FENTRESS, J. C., FIELD, R., & PARR, H. (1979). Social dynamics and communication. p. 67-106. — In: *Behavior of captive wild animals* (MARKOWITZ, H. & STEVENS, V., eds). Nelson-Hall, Chicago.
- & RYON, C. J. (1979). A long term study of distributed pup feeding and associated behavior in wolves. — Paper presented at Portland Wolf Symposium, Portland, Oregon.
- HARRINGTON, F. H. (1979). Urine-marking and its relation to caching in coyotes. — Paper presented at Animal Behavior Society Meeting, Woods Hole, Mass.
- HENRY, J. D. (1977). The use of urine marking in the scavenging behavior of the red fox (*Vulpes vulpes*). — *Behaviour* 61, p. 82-105.
- KLEIMAN, D. G. (1966). Scent marking in the canidae. — *Symp. Zool. Soc. Lond.* 18, p. 167-177.
- KORYTIN, S. A. & SOLOMIN, N. N. (1969). Materialy po etiologii psovykh. — *SB. Trud. vses. nauchno-issled. Inst. Zhivotnogo Syr'ra PsuHniny* 22, p. 235-270. (*Biol. Abstracts* 51, p. 2302).
- LEHNER, P. N. (1978). Coyote communication. — In: *Coyotes: biology, behavior, and management* (BEKOFF, M., ed.). Academic Press, New York, p. 127-162.
- LOCKWOOD, R. (1979). Dominance in wolves, useful construct or bad habit? — In: *The behavior and ecology of wolves* (KLINGHAMMER, E., ed.). Garland STPM Press, New York, p. 225-244.
- MACDONALD, D. W. (1976). Food caching by red foxes and some other carnivores. — *Z. Tierpsychol.* 42, p. 170-185.
- (1979). Some observations and field experiments on the urine marking behaviour of the red fox. — *Z. Tierpsychol.* 51, p. 1-22.
- (1980). Some factors affecting reproduction amongst red foxes, *Vulpes vulpes*. — In: *The red fox: behavior and ecology* (ZIMEN, E., ed.). W. Junk, The Hague, p. 131-183.

- MECH, L. D. (1970). *The wolf: ecology and behavior of an endangered species*. — Natural History Press, Doubleday, New York.
- (1979). Making the most of radio tracking: a summary of wolf studies in north-eastern Minnesota. — In: *A Handbook on biotelemetry and radio tracking* (AMLANER, C. J. & MACDONALD, D. W., eds). Pergamon Press, New York, p. 85-95.
- & PETERS, R. P. (1977). The study of chemical communication in free-ranging mammals. — In: *Chemical signals in vertebrates* (MULLER-SCHWARZE, D. & MOZELL, M. M., eds). Plenum, New York, p. 321-331.
- MORAN, G. (1977). *The structure of movement in supplanting interactions in the wolf*. — Ph.D. Thesis, Dalhousie University.
- & FENTRESS, J. C. (1979). A search for order in wolf social behavior. — In: *The behavior and ecology of wolves* (KLINGHAMMER, E., ed.). Garland Press, New York, p. 245-293.
- MURIE, A. (1944). *The wolves of Mt. McKinley*. — U.S. Fauna Series 5, Washington, D.C.
- PETERS, R. P. (1974). *Wolf-sign: scents and space in a wide-ranging predator*. — Ph.D. Thesis, University of Michigan.
- (1979). Mental maps in wolf territoriality. — In: *The behavior and ecology of wolves* (KLINGHAMMER, E., ed.). Garland Press, New York, p.119-152.
- & MECH, L. D. (1975). Scent-marking in wolves. — *Am. Scient.* 63, p. 628-637.
- ROTHMAN, R. J. & MECH, L. D. (1979). Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. — *Anim. Behav.* 27, p. 750-760.
- RYON, C. J. (1977). Den digging and related behavior in a captive timber wolf pack. — *J. Mammal.* 58, p. 87-89.
- SCHENKEL, R. (1947). Ausdrucks-studien an Wölfen. — *Behaviour* 1, p. 81-129.
- SPRAGUE, R. H. & ANISKO, J. J. (1973). Elimination patterns in the laboratory beagle. — *Behaviour* 47, p. 257-267.
- WELLS, M. C. & BEKOFF, M. (1980). An observational study of scent marking in coyotes. — *Anim. Behav.* (in press).
- YOUNG, S. P. & JACKSON, H. H. T. (1951). *The clever coyote*. — Stackpole, Harrisburg, Pennsylvania.