

Portées multiples au sein des meutes de loups

JM
Journal of Mammalogy, xx(x):1-9, 2018
DOI:10.1093/jmammal/gyy051

Vol. 99 (4) : 836-844



Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore

DAVID E. AUSBAND*

Idaho Department of Fish and Game, 2885 West Kathleen, Coeur d'Alene, ID 59812, USA

* Correspondent: david.ausband@idfg.idaho.gov

Résumé

Les stratégies de reproduction des espèces coopératives peuvent varier considérablement, allant de plusieurs couples reproducteurs dans un groupe à la polygamie, la polyandrie et la combinaison des 3 formes. Souvent, nous ne comprenons pas clairement les influences ou les mécanismes donnant lieu à la présence de portées multiples au sein de groupes. Ceci est particulièrement vrai pour les animaux difficiles à manipuler ou à observer, comme les grands carnivores. J'ai examiné les facteurs associés avec la présence de plusieurs portées au sein de groupes dans une population de loups gris (*Canis lupus*) en voie de recolonisation. De plus, j'ai cherché à savoir ce qui pouvait affecter le recrutement des jeunes dans des groupes avec plusieurs femelles reproductrices. J'ai utilisé les données de surveillance de la population de loups dans les parcs nationaux de l'Idaho et de Yellowstone, dans le Wyoming, aux États-Unis. Ainsi que des données généalogiques sur un sous-ensemble de groupes de loups contenant plusieurs femelles reproductrices dans l'Idaho. La forte densité de loups et la taille du groupe étaient associées à une augmentation significative de la fréquence de portées multiples dans un groupe. La probabilité qu'un louveteau ait survécu sa première année était liée positivement au nombre de femelles reproductrices dans un groupe. La reproduction multiple peut également prendre la forme de polyandrie et les mâles « pirates » étaient responsables de la paternité pour près de 13% des nouveau-nés. Les stratégies de reproduction chez ce carnivore social peuvent être plus variable que prévu, mais leurs occurrences peuvent être prédites par la taille et la densité du groupe. Les modèles de projection de population de loups et les études sur sa reproduction pourraient intégrer le potentiel de portées multiples au sein des groupes. Les modèles génétiques en particulier seront plus fiables s'ils intègrent l'effet potentiel des « pirates » sur la diversité génétique d'une population.

INTRODUCTION

Les stratégies de reproduction au sein de groupes d'espèces coopératives peuvent varier largement. Généralement, les groupes d'espèces coopératives contiennent un couple reproducteur et une progéniture issue des cycles de reproduction antérieurs. Il n'est pas rare, cependant, qu'il y ait plus d'un couple reproducteur dans un groupe (Salomon et French 1997). De telles portées multiples peuvent prendre plusieurs formes, y compris la reproduction de plusieurs couples dans un groupe, la polygamie, la polyandrie et la combinaison des 3 formes. En outre, les individus itinérants non associés à un groupe peuvent s'y reproduire et ne pas y rester pour élever les jeunes, comme cela a été observé chez les suricates (*Suricata suricatta* - Clutton-Brock et Manser 2016). La stratégie de reproduction observée dans une population d'espèce coopérative peut changer avec la disponibilité des ressources, la densité de population, la taille du groupe, la dynamique intra et

intergroupe (French 1997; Cant et al. 2016; Clutton-Brock et Manser 2016; Koenig et al. 2016). Pour de nombreuses espèces, cependant, nous n'avons pas une compréhension claire des influences ou des mécanismes donnant lieu à de multiples individus reproducteurs au sein du groupe.

La présence de plusieurs individus reproducteurs peut avoir des effets marqués et très variables sur la reproduction au sein de groupes. Par exemple, une forme de reproduction multiple, comme la polygamie, a montré que seules les portées de femelles dominantes survivent, certaines portées de femelles subordonnées survivent, ou ont une survie égale parmi toutes les portées (Dietz et Baker 1993; French 1997). L'avantage de plusieurs couples reproducteurs au sein d'un groupe est l'augmentation de la taille du groupe pour ensuite réussir à défendre le territoire. Plusieurs couples reproducteurs au sein de groupes d'espèces territoriales peuvent également conduire à des comportements tels que des naissances

synchrones pour diminuer l'infanticide et augmenter potentiellement la coopération et l'approvisionnement de tous les jeunes du groupe (Cant et al. 2016). La **polyandrie** est peut-être la stratégie de reproduction moins comprise, en particulier pour les espèces de mammifères pour lesquels les données détaillées de génétiques concernant la filiation sont souvent manquantes. Bien que la **polyandrie** se manifeste parfois chez les espèces de mammifères (Klemme et al. 2008; Lappan 2008), les effets de la polyandrie sur la reproduction et ce qui peut donner lieu à son apparition ne sont généralement pas connus.

En raison de ses effets potentiels sur la taille du groupe, la reproduction de plusieurs individus peut être particulièrement influente dans des groupes de carnivores sociaux. Chez ces espèces, la défense du territoire, l'acquisition réussie de la nourriture et, finalement, le rendement reproducteur du groupe sont souvent liés à la taille du groupe (Creel et Creel, 1995; Stahler et al. 2013; Cassidy et al. 2015). De plus, les carnivores sociaux territoriaux dépendent souvent de ressources éphémères et les possibilités de reproduction au sein de ces populations sont généralement limitées. Bien qu'il puisse y avoir une stratégie de reproduction dominante découlant de systèmes où les possibilités de reproduction sont limitées (c'est-à-dire couples monogames avec progéniture), nous nous attendons à avoir une variété de stratégies de sélection utilisées par les individus pour augmenter leur forme physique directe et indirecte. La manipulation à long terme d'études sur des suricates et des mangoustes baguées (*Mungos mungo*) fournit des informations précieuses sur la variété de stratégies de reproduction utilisées par certains carnivores se reproduisant de manière coopérative (Cant et al. 2016; Clutton-Brock et Manser 2016). Les grands carnivores sociaux (par exemple, les loups gris -*Canis lupus*-), cependant, sont généralement difficiles à observer et leurs populations difficiles à manipuler expérimentalement. Ainsi, notre compréhension des stratégies de reproduction utilisées par ces espèces est limitée.

Chez les reproducteurs coopératifs territoriaux, l'opportunité de reproduction peut devenir limitée à mesure que la densité de population augmente (Komdeur 1992). Chez ces espèces, il peut y avoir un « **seuil de polygamie** » (Orlans 1969) où les femelles choisissent la polygamie plutôt que d'accepter les coûts élevés d'une dispersion et la faible probabilité de reproduction avec succès ailleurs. Les mâles dominants peuvent tenter de contrôler toutes les possibilités de reproduction disponibles dans un groupe, mais la **tactique de reproduction des mâles subalternes** pourrait être affectée par une densité de population similaire au seuil de polygamie observé pour les femelles. Lorsque la densité de population est élevée et la probabilité de se reproduire avec succès en dehors du groupe est faible, un mâle subordonné peut choisir de rester dans le groupe et tenter de se reproduire avec une autre femelle subordonnée ou par **copulations secrètes** avec le ou les partenaires du mâle dominant, c'est la **paternité multiple** (Zamudio et Sinervo 2000). L'augmentation de la taille du groupe peut être associée à une augmentation de la concurrence avec la densité de population (Watanabe, 1981). La fréquence de reproduction des individus au sein d'un groupe devrait également augmenter avec la taille du groupe,

car il y a plus d'opportunités pour les individus non apparentés de s'accoupler (Mech et Boitani 2003) et les individus dominants peuvent avoir moins de contrôle sur le comportement d'accouplement des subordonnés (par exemple, des **copulations secrètes**).

Alors que la densité de population et la taille du groupe peuvent affecter la fréquence d'individus reproducteurs multiples dans un groupe, à la fois les caractéristiques du groupe et des individus peuvent affecter la reproduction réussie d'un individu quand il y a plusieurs reproducteurs dans un groupe. Par exemple, les jeunes des femelles dominantes peuvent avoir une survie supérieure à celle des subordonnés du groupe en raison d'une meilleure acquisition des ressources, ou simplement ces femelles sont plus âgées et plus expérimentées pour élever les jeunes (Russell et al. 2002). Le turnover des mâles reproducteurs peut offrir des possibilités de reproduction pour plusieurs individus, parce que les nouveaux mâles reproducteurs peuvent être indépendants de plusieurs femelles du groupe et pourront bien s'accoupler avec elles (Mech et Boitani 2003). Les nouveaux mâles reproducteurs, cependant, peuvent ne pas être familiers avec le nouveau territoire qu'ils occupent et auront des difficultés pour approvisionner plusieurs portées. Cependant, les grands groupes peuvent améliorer cet effet, car les non-reproducteurs peuvent aider à alimenter et à garder les jeunes. L'effet de la taille du groupe et des aides sur la survie des jeunes peut être particulièrement prononcé dans les groupes d'individus fortement apparentés (c'est-à-dire en raison de la sélection des parents - Hamilton 1964; Pope 2000; Griffin et West 2003). La capacité des reproducteurs à distinguer leurs petits de ceux d'une autre peut ne pas être fort et les reproducteurs multiples dans un groupe peuvent donner une augmentation des soins et de l'approvisionnement pour tous les jeunes du groupe. En outre, pour les animaux dont les jeunes circulent librement dans une zone et reçoivent des provisions de nourriture par plusieurs individus, la compétition entre jeunes peut l'emporter sur l'approvisionnement alimentaire préférentiel des adultes. Enfin, les femelles reproductrices peuvent passer plus de temps à garder les jeunes que les autres dans un groupe (Ausband et al. 2016). Ainsi, l'avantage d'avoir plusieurs femelles reproductrices gardant les jeunes dans un groupe s'étend probablement à tous les jeunes regroupés sur un site d'élevage indépendamment de la maternité du jeune.

Les loups gris ont été réintroduits dans l'Idaho et le Parc national de Yellowstone, Wyoming, États-Unis en 1995-1996 (Bangs et Fritts 1996), offrant une excellente occasion de documenter la présence de plusieurs individus reproducteurs dans des groupes, pendant une période de recolonisation de territoires vacants et d'habitats favorables. Des données génétiques à long terme collectées depuis 2008 (Ausband et al. 2017a) fournissent également des indications sur la manière dont diverses formes de reproduction affectent le recrutement chez ce grand carnivore social. Alors que les loups sont généralement monogames, la **polygynie** a été documentée dans la nature (Mech et Nelson 1989; Borg et al. 2014), la flexibilité comportementale existe donc pour des stratégies de sélection alternatives. Bien que la reproduction par plusieurs individus au sein de groupes ait été enregistrée, le taux

d'échec de reproduction dans ces cas a été jugé assez élevé, entraînant la survie des jeunes de seulement 1 couple reproducteur par groupe (Harrington et al. 1982; Packard et al. 1983). Il y a des preuves de louve subordonnées se reproduisant dans leur groupe natal (Mech et Boitani 2003). Une telle reproduction multiple est pensée être le fait de mères et leurs filles avec des mâles dominants ou éventuellement par des mâles non apparentés via des affiliations temporaires (Mech et Boitani 2003), bien que les données génétiques à l'appui de ces hypothèses soient généralement manquantes.

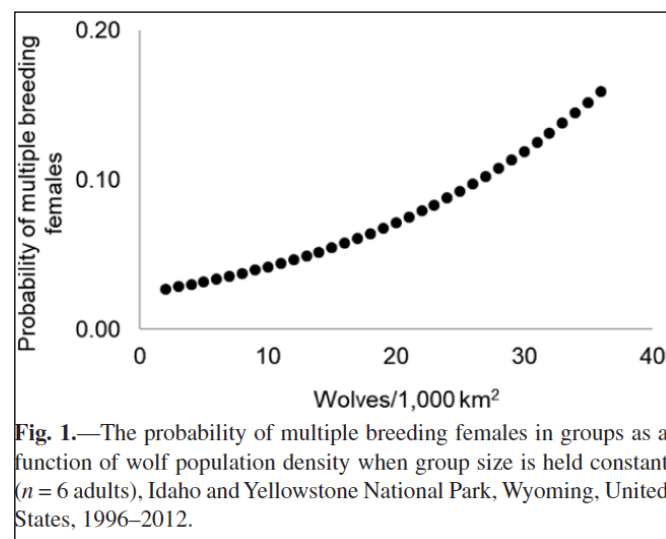
J'ai enquêté sur les facteurs associés aux événements de femelles reproductrices multiples dans ces groupes. Plus précisément, j'ai prédit que la probabilité de plusieurs femelles reproductrices dans un groupe augmente avec 1) la densité de population de loups et 2) la taille du groupe de loups. La reproduction par plusieurs individus dans un groupe peut aussi dépendre d'autres facteurs, tels que l'abondance de la nourriture (Fuller et al. 2003; Clutton-Brock et Manser 2016). Examiner l'influence potentielle de la densité des proies sur la survenue de multiples individus reproducteurs, j'ai également effectué une analyse de sous-ensemble incluant la densité de wapitis (*Cervus canadensis*) en tant que variable prédictive lorsque ces données étaient disponibles.

De plus, j'ai étudié ce qui pouvait affecter le recrutement des louveteaux dans le groupe quand il y avait plusieurs femelles reproductrices. J'ai prédit que le recrutement de louveteaux dans des groupes contenant plusieurs femelles reproductrices seraient positivement influencé par 1) le statut de dominance de la mère, 2) le mode de reproduction maternel (années, année de reproduction), 3) le manque de renouvellement chez les mâles reproducteurs, 4) la taille du groupe (c'est-à-dire le nombre d'adultes), 5) le nombre d'aides non reproducteurs, 6) le lien génétique entre la femelle reproductrice et le reste des adultes dans le groupe et 7) le nombre de femelles reproductrices dans le groupe. Bien que les analyses susmentionnées se concentrent sur plusieurs femelles reproductrices, diverses stratégies d'accouplement peuvent être utilisées par les deux sexes dans une population. Ainsi, j'ai utilisé les données détaillées de pedigree provenant de groupes de loups génétiquement échantillonnés en Idaho pour documenter la série de stratégies d'accouplement utilisées dans une population de loups en liberté.

RESULTATS

La densité de population de loup variait considérablement de 0,57 loups/1000 km² dans l'Idaho après sa réintroduction en 1996 à un maximum de 54,9 loups/1000 km² dans le nord du parc national de Yellowstone en 2008. Une densité moyenne de loups pour 221 années de groupe de loups était de 16,2 loups/1000 km² (SE=1,1). La taille de groupe variait de 1 à 26 adultes à Yellowstone (Parcours nord du parc national) en 2001. Dans l'ensemble, la taille de groupe était en moyenne de 6,7 adultes/groupe (SE=0,29). Les femelles reproductrices multiples ont été documentées dans 15,8% des groupes totalisant 78 femelles reproductrices (20% des groupes avaient > 2 femelles reproductrices). Les données peuvent être trouvées dans données supplémentaires SD1.

La densité de population et le nombre d'adultes par groupe n'ont pas été fortement corrélée (corrélation de Pearson = 0,33), les deux variables ont donc été retenues dans les modèles. Les modèles avec les données de 221 années de groupe de loups (groupes = 67, années = 17) ont prédit que l'augmentation de la densité de loup était associée à une augmentation significative ($\beta = 0,06$; $P = 0,003$) de la probabilité de présence de plusieurs femelles reproductrices dans les groupes (Fig. 1). Les chances qu'un groupe contienne > 1 femelle reproductrice ont augmenté 5,8% (odds ratio 95% IC = 1,9–9,8%) pour chaque augmentation d'une unité de loups, la densité donnée avec d'autres covariables est restée constante. L'augmentation de la taille du groupe (nombre d'adultes) a également été associée avec une augmentation ($\beta = 0,15$; $P = 0,02$) de la probabilité de femelles reproductrices multiples dans le groupe (Fig. 2). Les chances qu'un groupe contienne > 1 femelle reproductrice ont augmenté de 15,8% (rapport de cotes 95% IC = 2,0–31,6%) pour chaque augmentation d'une unité de la taille du groupe.



Le modèle le plus supporté pour prédire la présence de plusieurs femelles reproductrices dans un groupe a contenu les variables de densité de population et de taille de groupe (tableau 1). L'écart-type des effets aléatoires pour le groupe et l'année indique qu'ils varient considérablement par rapport aux effets fixes de la taille du groupe et la densité (groupe SD = 0,96, année SD = 0,62, zone SD = 0,00). Les tentatives d'ajustement des modèles à la densité de population et au nombre d'adultes par groupe en tant que terme d'interaction n'ont pas convergé.

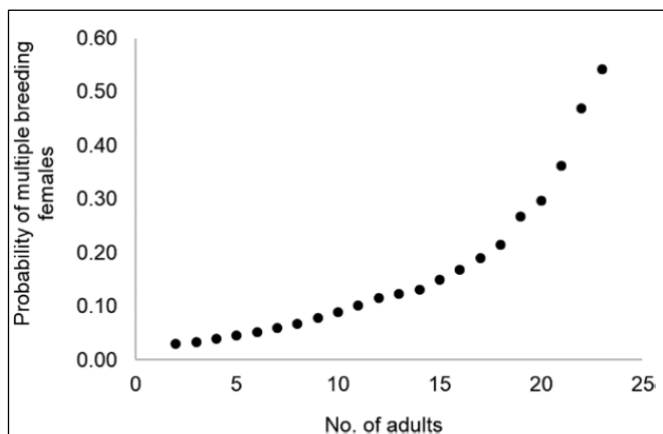


Fig. 2.—The probability of multiple breeding females in groups as a function of wolf group size (number of adults) when wolf density is held constant (15 wolves/1,000 km²), Idaho and Yellowstone National Park, Wyoming, United States, 1996–2012.

L'analyse de sous-ensembles de modèles contenant les données de 85 groupes de loups années (groupes = 25, années = 15) ont montré peu d'appui de l'influence de la densité de wapitis sur la probabilité qu'un groupe contienne plusieurs femelles reproductrices (tableau 2). Un modèle avec la densité de wapitis n'a pas mieux réalisé qu'un modèle nul (interception + effets aléatoires). L'effet aléatoire inclus du groupe a représenté peu de variation dans le modèle, mais l'année a varié considérablement par rapport à l'effet (groupe SD = 0,00, année SD = 0,51; taille du groupe $\beta = 0,22$). J'ai prédit la probabilité de survie à 15 mois pour 45 louveteaux de 9 femelles reproductrices et 3 groupes. La seule variable significativement associée à la probabilité qu'un louveteau survive à 15 mois, était le nombre de femelles reproductrices dans le groupe; la survie des louveteaux était plus élevée lorsqu'il y avait un plus grand nombre de femelles reproductrices ($\beta = 1,65$; $P = 0,03$; tableau 3). Les effets aléatoires inclus ne représentaient pas une variation substantielle dans le modèle (tous les effets aléatoires = 0,00). Les analyses de sous-ensembles n'ont produit aucune influence significative du mode de reproduction des femelles (nombre d'années de position de reproductrice) sur la survie des petits pour les femelles dominantes ($P=1,0$) ou subordonnées ($P=0,85$).

La plupart des meutes échantillonnées génétiquement (71,9%) étaient composés d'un seul couple reproducteur; cependant, j'ai documenté une grande variété de tactiques de reproductions utilisées par les loups, allant de la **polygamie à la polyandrie**. Exemples: polygamie parmi les membres du groupe ($n=2$; 3,1%), plusieurs couples reproducteurs distincts au sein d'un groupe ($n = 1$; 1,6%), plusieurs couples nicheurs distincts au sein d'un groupe ainsi que la reproduction avec des individus extérieurs au groupe ($n = 3$; 4,7%), polyandrie parmi les membres du groupe ($n = 1$; 1,6%), polyandrie parmi les membres du groupe et reproduction avec des individus de l'extérieur du groupe ($n = 3$; 4,7%), mâles pirates non affiliés avec le groupe et polygamie ($n = 1$; 1,6%). Les mâles pirates (généralement, des mâles non affiliés au groupe) étaient responsables pour la paternité partagée dans près de 13% des groupes de loups échantillonnés ($n = 8$) et 34 des 266 (12,8%) nouveaux nés.

DISCUSSION

A forte densité de population ou quand la taille du groupe était importante, il n'était pas rare que des groupes renferment plusieurs femelles reproductrices. En fin de compte, la probabilité qu'un louveteau survive à sa première année était fortement et positivement liée au nombre de femelles reproductrices dans le groupe. Les reproductions multiples ont également pris la forme de **polyandrie**, et les mâles **pirates** contribuaient à la paternité dans de nombreux groupes (près de 13% des louveteaux échantillonnés génétiquement). Les systèmes d'accouplement sont fonction de l'individu, et ne sont pas définis par l'évolution d'une espèce (Clutton-Brock 1989), et la variété de stratégies d'accouplement que j'ai observée chez les loups gris le soutient. De nombreux systèmes d'accouplement sont considérés comme le résultat de différents degrés de garde conjugale, finalement dépendant de divers facteurs environnementaux (Clutton-Brock 1989). En général, je ne savais pas si 1 mâle s'était accouplé avec plusieurs femelles ou si ≥ 1 mâle s'étaient accouplés avec plusieurs femelles dans les groupes où plusieurs femelles se sont produites. La majorité des groupes de loups génétiquement échantillonnés, cependant, ont montré un seul couple reproducteur et la plupart des cas de plusieurs individus reproducteurs impliquaient plusieurs mâles reproducteurs, ce qui suggère que la protection du partenaire n'est pas toujours réussie chez les loups. Ceci est encore illustré par la prépondérance des mâles pirates et leurs contributions génétiques dans mes populations d'étude d'Idaho. Pour les loups gris, et peut-être les espèces avec des histoires de vie similaires, la monogamie peut être le système d'accouplement attendu à faible densité et les stratégies alternatives d'accouplement émergent à mesure que la densité augmente.

L'occurrence de multiples individus reproducteurs variait considérablement par groupe et par année, mais la densité était un prédicteur puissant de la prévalence de multiples femelles reproductrices. Une telle constatation suggère que les possibilités de reproduction sont limitées chez cette espèce et quand elles le sont, les femelles peuvent avoir recours à la polygamie. Les seuils de polygamie en fonction de la densité de population ont été documentés chez des tamarins (*Saguinus fuscicollis* - Goldizen et Terborgh 1989), bien que je ne connaisse pas une autre étude qui ait montré cela chez un grand carnivore social. Choisir de rester en groupe et de partager les opportunités de reproduction lorsque la densité est élevée implique que l'habitat soit saturé. Cependant, les loups peuvent améliorer leur condition physique même lorsque la densité est élevée en utilisant des voies autres que la reproduction dans leur groupe. Par exemple, un individu peut obtenir des avantages indirects en élevant ses frères et sœurs, et faire des incursions dans les groupes voisins, alors les copulations **secrètes** peuvent considérablement améliorer la condition physique d'un individu même quand l'habitat est saturé et les possibilités de reproduction traditionnelles limitées. J'ai documenté plusieurs exemples de telle reproduction **secrète**, indiquant qu'il pourrait s'agir d'une tactique de reproduction assez commune chez les loups gris.

En général, seuls les groupes importants (> 8 adultes) ont montré des preuves de multiples femelles reproductrices. Les effets similaires de la taille du groupe sur plusieurs individus reproducteurs ont été documentés chez les tamarins lion d'or (*Leontopithecus rosalia* - Dietz et Baker 1993) mais pas chez d'autres grands carnivores sociaux à ma connaissance. Pour exemple, la présence de plusieurs individus reproducteurs dans des groupes de loups gris en Alaska n'a pas été mis en corrélation avec la taille du groupe (Ballard et al. 1987), mais l'inférence a été tirée de seulement 3 de 41 groupes de loups. La taille du groupe influence probablement l'opportunité pour que des animaux non apparentés se reproduisent par adoption directe dans le groupe ou par des affiliations temporaires avec des individus « étrangers ». De telles « affiliations » éphémères sont difficiles pour que les reproducteurs dominants puissent décourager l'intrus lorsque la taille du groupe est grande et que les membres du groupe sont temporairement séparés. Pour les grands carnivores qui généralement subsistent sur des proies très dispersées, de très grands groupes peuvent être désavantageux pour tous les membres du groupe (Creel et Creel 1995) et la multiplication d'individus ne ferait qu'exacerber cette situation. Il est raisonnable de supposer qu'un seuil existe lorsque la taille de groupe et son effet ultérieur sur plusieurs individus reproducteurs a des effets délétères sur la survie, mais mes analyses génétiques n'ont pas réussi à produire de telles preuves, du moins pour les jeunes de l'année.

Les analyses de sous-ensembles n'ont pas montré d'effet de la densité de wapitis sur la présence de multiples individus reproducteurs au sein de groupes de loups dans le parc national de Yellowstone. La démographie des populations de carnivores, et en particulier la reproduction, a été liée à la disponibilité des aliments dans de nombreux systèmes écologiques (Fuller et al. 2003; Mcroberts et Mech 2014; Clutton-Brock et Manser 2016). La reproduction par plusieurs individus, sauf éventuellement par des mâles pirates, devrait être subordonné à la disponibilité de ressources alimentaires adéquates. Lorsque les ressources alimentaires sont faibles, les individus peuvent tenter de se reproduire, mais une mauvaise condition physique chez les femelles pourrait nuire à leur succès de gestation. De plus, les jeunes peuvent naître mais mourir à cause de la malnutrition. Sauf si une femelle a tenté de mettre bas, nous ne savons pas si certaines étaient gestantes mais n'ont finalement pas réussi à produire des louveteaux. Malgré le déclin du nord de Yellowstone sur l'intervalle de la période examinée dans les analyses du sous-ensemble, la densité était encore relativement élevée par rapport à l'intérieur du parc et beaucoup de zones d'Idaho. En supposant que la nourriture soit suffisante, les facteurs dépendant de la densité tels que la taille du groupe et la densité de loup étaient de meilleurs prédicteurs pour la présence de plusieurs individus reproducteurs.

Une seule de mes hypothèses concernant le recrutement dans les groupes avec plusieurs femelles reproductrices a été soutenue; le nombre de femelles reproductrices d'un groupe a été positivement associé à la survie des louveteaux. Des travaux antérieurs (Harrington et al. 1982; Packard et al. 1983) ont suggéré que les louveteaux d'une seule femelle ont survécu quand il y avait plusieurs louves reproductrices. Mes

résultats ne corroboraient pas ces résultats. Le nombre de femelles reproductrices d'un groupe a également eu un effet important sur la survie des jeunes tamarins (Dietz et Baker, 1993). Je note que la taille de l'échantillon pour les groupes de multiples femelles reproductrices et les données de survie des petits sont faibles, seulement 45 petits pour 9 femelles reproductrices. Ainsi, l'association entre le nombre de femelles reproductrices et l'augmentation de la survie des petits peut être un artefact de l'échantillon de petite taille. L'absence d'effet d'autres variables que j'ai considérées (par exemple, femelles dominantes) peut également être due à l'absence de statistiques puissance. Si l'association positive entre le nombre de femelles reproductrices et la survie des petits est vraie, cela pourrait se produire par plusieurs moyens. Les femelles reproductrices dans un groupe donnent en général naissance à des jeunes dans des tanières séparées, mais rejoignent généralement leurs louveteaux avec les jeunes d'autres femelles du groupe une fois que les louveteaux sont sevrés (Smith et al. 2010). Les femelles reproductrices peuvent être incapables de discerner leurs jeunes de ceux d'une autre femelle au stade post-sevrage, les sites de rendez-vous peuvent en conséquence fournir une autre femelle. La compétition entre louveteaux peut également procurer des avantages à certains louveteaux qui ne sont pas la progéniture, en particulier lors de régurgitations de viande, qui peut s'agir de mêlées comportementales sur les sites de rendez-vous. Enfin, les femelles reproductrices passent plus de temps à garder les petits sur les sites d'élevage que les membres du groupe (Ausband et al. 2016) et les louveteaux peuvent bénéficier de ce comportement indépendamment de la maternité.

J'ai documenté un pourcentage inattendu de groupes (12,5%) avec au moins quelques jeunes fils issus de mâles non affiliés au groupe. La présence de pirates et l'utilité de cette tactique de reproduction sont probablement affectées par la densité de population, mais je ne disposais pas de suffisamment de données pour tester une telle hypothèse. Ces pirates peuvent être des résidents de groupes voisins non échantillonnés ou de loups solitaires existant dans les espaces interstitiels entre les territoires du groupe (Mech et Boitani 2003). La paternité extra-groupe a été documentée chez d'autres espèces coopératives telles que les suricates (Clutton-Brock et Manser 2016). Chez les suricates, cependant, les mâles pirates copulent généralement avec des femelles subordonnées ou des femelles dans des groupes sans mâle et non apparenté (Clutton-Brock et Manser 2016). Chez les loups gris, j'ai trouvé des exemples similaires d'un tel comportement mais j'ai aussi documenté des mâles pirates se reproduisant avec des femelles dominantes de couples reproducteurs intacts et non apparentés. La fréquence des mâles pirates et leur paternité ultérieure dans mon échantillon soulèvent la question de leur effet potentiel sur la diversité génétique dans une population d'espèce coopérative. Par exemple, les projections en matière de diversité génétique dans une population de loups réintroduits ont estimé une dépression de consanguinité significative dans la population sur le long terme en utilisant des échantillons collectés au moment de l'étude (Vonholdt et al. 2008), bien que voir Vonholdt et al. (2010) pour des résultats révisés utilisant des données

supplémentaires. Les projections présentées, cependant, ne permettaient pas la reproduction de plusieurs individus au sein de groupes ou de paternité partagée, qui ont été détectés dans 30% et 13% de mon échantillon, respectivement. Ces données n'étaient pas disponibles à l'époque de Vonholdt et al. (2008), mais les stratégies de reproduction chez cette espèce, peuvent être plus variables que supposée auparavant et cette variation devrait être incorporée dans les modèles futurs de génétique des populations de loups.

La fréquence des individus **pirates** et leur stratégie de reproduction sont attendus augmenter en avec la densité de population, mais j'ai trouvé aucune preuve pour cela. Bien que la taille de l'échantillon ait été limitée à 8 événements, 4 événements de mâles pirates sont survenus avant que les prélèvements aient commencé en Idaho. Après le début des prélèvements, la taille et la densité du groupe ont diminué dans la population (Ausband et al. 2017b), pourtant 4

événements de mâles **pirates** se sont produits les années suivantes. Les preuves actuelles, bien que limitées, suggèrent que les **pirates** sont présents dans diverses densités de population et qu'ils contribuent génétiquement au sein des populations.

Certaines femelles subordonnées qui se reproduisent peuvent perdre leurs petits tôt dans la période précédant le sevrage en raison d'un manque d'aide ou en raison d'infanticide (Peterson et al. 1984; Smith et al. 2015). Ces pertes seraient non détectées dans mon échantillonnage génétique parce que j'ai échantillonné des groupes de loups sur des sites d'élevage de post-sevrage (vers la mi-juillet). Que nous n'ayons trouvé aucune différence de statut de domination sur la survie des louveteaux ne s'applique qu'aux femelles dont les louveteaux ont survécu assez longtemps pour passer au post-sevrage sur les sites de rendez-vous (généralement à l'âge de 3 mois).