

Liens de couple, succès de reproduction et augmentation des stratégies d'accouplement alternatives chez un carnivore social



CONTEXTE

Les stratégies d'accouplement peuvent varier au sein d'une espèce et sont influencées par des facteurs sociaux, démographiques et environnementaux. La monogamie, des individus exclusivement associés à une ou plusieurs tentatives de reproduction, est un système de reproduction couramment observé chez une grande variété d'espèces, notamment de nombreux oiseaux et canidés (Moehlman, 1987 ; Mock et Fujioka, 1990). Lorsque les jeunes sont nidicoles et que leurs parents investissent beaucoup, la participation active des deux parents peut accroître le succès de la procréation (Mock et Fujioka, 1990). En outre, si les jeunes sont nidicoles et que la monopolisation des partenaires n'est pas possible, la sélection devrait privilégier la monogamie en tant que système de reproduction dominant (Emlen et Oring, 1977).

Bien qu'une population ou une espèce puisse présenter un système de reproduction dominant (par exemple, la monogamie), la sélection peut également favoriser les individus qui contournent le système de reproduction dominant (par exemple, les mâles *pirates* ; voir Maynard Smith 1982). Ces individus tricheurs tirent parti d'une structure de système d'accouplement existante (par exemple, d'autres mâles élevant leurs petits) pour produire des jeunes sans subir les coûts associés à la parentalité. Poussé à l'extrême, cependant, si tous les mâles tentaient d'exploiter cette stratégie et trichaient, les populations ne pourraient pas persister car aucun individu ne resterait pour élever des jeunes nidicoles après l'insémination. Ainsi, le système de reproduction observé chez une espèce ou une population peut être composé d'une majorité d'individus présentant la stratégie dominante et d'une plus petite proportion d'individus tentant de tromper le système existant.

Chez les espèces monogames où les couples peuvent rester ensemble pendant plus d'une tentative de

reproduction, l'expérience, l'âge et la durée des liens entre couples peuvent affecter le succès de reproduction (Emlen et Oring 1977, Bradley et al. 1995). Par exemple, la durée des liens par couples a eu un effet positif significatif sur le succès de la reproduction chez les puffins à queue courte, même en tenant compte des effets de l'âge (Bradley et al., 1995). La durée des liens de couple peut affecter le succès de la reproduction à mesure que les individus se familiarisent avec les capacités du partenaire (tactiques de chasse, par exemple, van de Pol et al. 2006), le territoire, la localisation des ressources alimentaires et la connaissance des dangers potentiels sur le territoire.

La durée d'une liaison de couple peut être affectée par le changement de partenaire ou le décès de l'un d'eux (Borg et al. 2015 ; Milleret et al. 2017). Étant donné que les prélèvements par l'Homme peuvent être récurrents, ils peuvent réduire la durée moyenne des liens de couples dans une population (Milleret et al. 2017). Si des liens de couples plus longs offrent des avantages en matière de reproduction, une récolte fréquente d'individus reproducteurs peut éventuellement réduire la croissance de la population. À l'heure actuelle, nous ne savons pas comment la récolte affecte la durée des liaisons des couples, ni comment la durée des liaisons des couples affecte l'efficacité des stratégies d'accouplement alternatives (par exemple, les mâles *pirates*). En outre, peu d'études ont explicitement mesuré les effets de la persistance des couples sur le succès de la reproduction, chez les mammifères reproducteurs coopératifs. Les effets des liens de couple chez les reproducteurs coopératifs peuvent être particulièrement uniques car le succès de la reproduction est souvent lié à des facteurs associés au groupe, ainsi qu'aux reproducteurs eux-mêmes chez ces espèces (Sparkman et al. 2011 ; Ausband et al. 2017).

J'ai émis l'hypothèse que le taux de récolte aurait une influence négative sur la durée de persistance des couples. De

plus, j'ai émis l'hypothèse que la durée de persistance des couples aurait des effets marqués sur la survie apparente des jeunes, ainsi que sur la propension à l'émergence de différentes stratégies d'accouplement au sein des groupes. **Plus précisément, j'avais prédit que l'augmentation de la durée des liens de couple affecterait positivement 1) la survie apparente des jeunes et 2) la taille de la portée et aurait un impact négatif 1) sur le succès des pirates et 2) la prévalence de la polygamie en tant que stratégie de sélection.** De plus, j'avais prédit que les louveteaux nés de mâles pirates auraient un taux de survie apparent inférieur à ceux issus de reproducteur intragroupe. Enfin, j'ai prédit que les liens de couple seraient plus susceptibles de se rompre à mesure que la récolte augmentait dans la population.

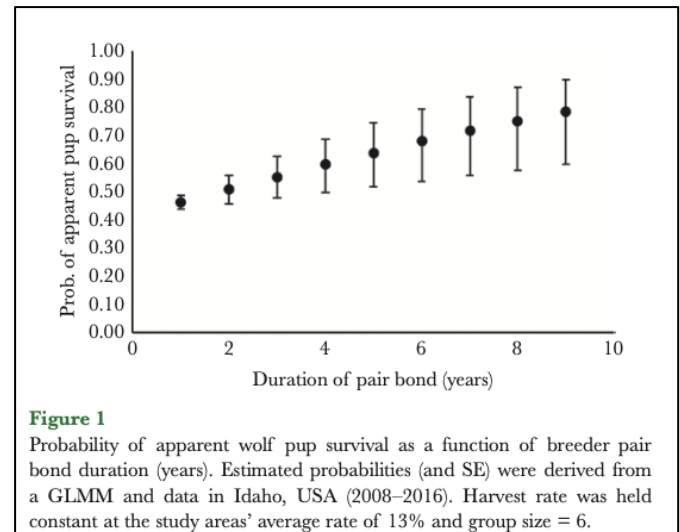
RÉSULTATS

J'ai génotypé 283 louveteaux de 15 meutes sur 9 ans. J'ai documenté 48 liens de couples reproducteurs différents sur une durée allant de 1 à 9 ans. La durée moyenne des couples était de 2,2 ans (ET = 1,8). Les mâles pirates ont engendré des louveteaux dans 8 des 15 groupes de loups (16 des 79 événements de reproduction) et la polygamie a été observée dans 4 des 15 groupes de loups (18 événements de reproduction) au cours de l'étude. Le taux de récolte annuel variait entre 0,0% et 27,6% et était en moyenne de 13,3% (écart type = 9,6).

Le taux de récolte n'influçait pas le fait qu'un couple soit resté ensemble ou non ($p = 0,98$). La durée des liaisons de couples n'affectait pas la taille de la portée ($Z = 0,45$; $P = 0,65$) mais était associée positivement à la survie apparente des petits ($Z = 1,87$; $P = 0,06$) même après la prise en compte des effets potentiellement confondants de la taille du groupe ($Z = 0,48$; $P = 0,64$) et la forte association négative avec le taux de récolte ($Z = -4,55$; $P < 0,0001$; figure 1; tableaux 1 et 2). Les chances de survie apparente des petits augmentaient de 20% pour chaque année supplémentaire au cours de laquelle un couple était lié, en supposant que les autres variables du modèle soient maintenues constantes (tableau 2). La durée des liaisons de couples était associée à des effets négatifs sur la prévalence des mâles pirates ($Z = -3,30$; $P = 0,0009$) et la polygamie ($Z = -3,07$; $P = 0,002$) dans les groupes. De plus, le nombre d'adultes était positivement associé à la prévalence des mâles pirates ($Z = 2,11$; $P = 0,04$) et de la polygamie ($Z = 4,25$; $P < 0,0001$; tableau 2).

Le taux de récolte n'influçait pas la probabilité que les pirates engendrent une progéniture ($Z = -0,04$; $P = 0,97$), mais était associé négativement à la probabilité d'observer la polygamie dans des groupes ($Z = -4,38$; $P < 0,0001$). Les chances qu'un mâle pirate engendre un jeune dans un groupe diminuent de 44% et les chances de polygamie dans un groupe diminuent de près de 99% pour chaque année supplémentaire au cours de laquelle un couple est lié, en supposant que les autres variables du modèle soient maintenues constantes (tableau 2). La survie apparente des jeunes nés de pirates n'était pas inférieure à celle des jeunes nés de couples intragroupes ($Z = 0,77$; $P = 0,44$). Enfin, les analyses focales ont mis en évidence une faible tendance positive ($Z = 1,81$; $P = 0,07$) d'augmentation de la survie des

nouveau-nés associée à un âge plus élevé des individus jumelés avec des partenaires différents, bien que l'effet ait été assez variable (odds ratio = 1,45; 95%. IC 0,99–2,25).



DISCUSSION

Les systèmes de reproduction peuvent varier au sein d'une espèce ou d'une population et le système de reproduction dominant observé, a souvent été favorisé par des forces sélectives. Je montre que la durée des liens de couples est positivement corrélée à la survie apparente des jeunes. De plus, les liaisons par couples peuvent neutraliser les avantages potentiellement unilatéraux de la triche par des individus, car une durée accrue des liaisons par couples était associée à une diminution de la prévalence d'autres stratégies d'accouplement alternatives telles que les mâles pirates et la polygamie. L'avantage sélectif des stratégies d'accouplement alternatives dans une population largement monogame est une combinaison d'influences de population, de groupe (le cas échéant), individuelles et sociales telles que les liens de couples (Orians 1969; Owens et Bennett 1997; Ausband 2018).

La durée de liaison des couples était associée à des effets positifs sur la survie apparente des jeunes, ce qui étaye plusieurs autres études sur les liaisons de couples chez des espèces d'oiseaux monogames (Bradley et al. 1995; van de Pol et al. 2006; Sanchez-Macouzet et al. 2014). Les individus en couple qui dure sont, par définition, généralement plus âgés et ont probablement plus d'expérience dans l'élevage des jeunes. En effet, l'âge croissant des individus a eu un effet positif marginal ($P = 0,07$) sur la survie apparente de la progéniture après que des individus plus âgés se soient accouplés avec des partenaires probablement plus jeunes. L'augmentation de l'âge des femelles, et probablement l'expérience, a eu un effet positif sur la reproduction des loups gris dans le parc national de Yellowstone, aux États-Unis, même si ce pic a été atteint entre 4 et 5 ans (Stahler et al. 2013). Les couples qui restent ensemble au fil du temps peuvent coopérer plus efficacement et partager la charge de travail liée à l'élevage des jeunes, mieux que les nouveaux couples. Une coopération renforcée peut être particulièrement importante pour des animaux tels que les

loux dont le succès en matière de reproduction est lié à la garantie d'un territoire de grande qualité. Avec le temps, les couples se familiariseront probablement davantage avec un territoire et l'emplacement des ressources importantes ou des zones à risque de prédation élevé.

Ainsi, la corrélation que j'ai trouvée entre la survie du lien de couple et la survie apparente de la progéniture peut simplement être fonction d'une occupation prolongée du territoire et d'une utilisation de plus en plus efficace de ses ressources (et de l'évitement appris de ses zones à haut risque de mortalité). Enfin, des facteurs génétiques ou environnementaux non mesurés ont pu affecter simultanément les liens de couples et la survie de la progéniture. Par conséquent, je ne peux pas en déduire la cause entre l'augmentation de la durée des liens de couples et la survie des petits.

Remarquablement, je n'ai trouvé aucune étude mesurant la durée des liaisons de couples et ses effets sur la reproduction chez un mammifère reproducteur coopératif. L'avantage de la taille du groupe sur la reproduction chez les mammifères reproducteurs coopératifs a été bien documenté (Solomon et French, 1997 ; Courchamp et al., 2000, 2002 ; Courchamp et Macdonald, 2001 ; Clutton-Brock, 2006). Il semble toutefois qu'en ignorant les liens de couples (ou plus vraisemblablement, étant simplement incapables de les mesurer), nous avons manqué un élément clé dans notre compréhension de la monogamie et de ses effets sur le succès de la reproduction et les stratégies d'accouplement. Les conflits sociaux devraient être le principal facteur conduisant à différentes stratégies d'accouplement au sein d'une population (Owens et Bennett, 1997) et mes résultats le confirment, car, à mesure que la durée des couples diminuait, les stratégies d'accouplement alternatives augmentaient.

La pérennité des couples étaient relativement courtes, ce qui correspond à celles mesurées dans une population de loups en recolonisation en Suède qui a connu des taux de mortalité d'origine humaine relativement élevés (Milleret et al. 2017). Malgré sa courte durée moyenne, la pérennité des couples était toujours associée négativement à la fréquence des stratégies d'accouplement alternatives observées. Bien que le nombre d'adultes dans les groupes ait été positivement associé à la fréquence des mâles *pirates* et à la polygamie dans les groupes, la taille de l'effet était systématiquement plus petite (environ 33–50%) que celle de la durée du couple (tableau 1). La durée des liens de couples semble être associée à des diminutions simultanées des taux à la fois des *pirates* et de la polygamie dans les groupes. Les couples reproducteurs qui sont liés plus longtemps se reproduisent probablement dès que la femelle est en œstrus, ce qui laisse peu de possibilités aux mâles *pirates* de s'infiltrer et de se reproduire. En outre, plus un couple est lié, plus le groupe est susceptible d'être composé de reproducteurs et de leurs descendants des années précédentes. Il est possible que l'évitement de la

consanguinité réduise la polygamie (Sparkman et al. 2012), tandis que la suppression de la reproduction par les femelles dominantes (c'est-à-dire la mère) s'efforce de réduire le nombre de *pirates* se reproduisant avec les femelles subordonnées du groupe.

Le taux de récolte n'a pas d'effet sur la durée des liens de couples ni sur la fréquence des mâles *pirates* dans les groupes. Cependant, la récolte était associée négativement à la fréquence de polygamie observée dans les groupes. La récolte a probablement contribué à réduire la taille du groupe, ce qui peut à son tour, réduire la probabilité de multiple femelles reproductrices au sein de la meute (Ausband 2018). Ceci est en outre corroboré par la conclusion selon laquelle la récolte n'a que peu d'effet sur la fréquence des *pirates* et que l'influence de la taille du groupe est également un prédicteur beaucoup plus faible pour les *pirates* que pour la polygamie (tableau 2). La récolte peut avoir affecté l'avantage sélectif relatif de la polygamie en offrant des opportunités de reproduction dans la population située sous le seuil de polygamie (Orians, 1969). Cependant, la stratégie consistant à être un mâle *pirate* semblait être viable avec des densités de population variables allant de 15 loups/1 000 km² avant récolte à 10 loups/1 000 km² après le début de la récolte (Bassing 2017). En outre, bien que les mâles *pirates* semblent tirer le meilleur parti d'un mauvais travail, leur progéniture affichait des taux de survie apparents similaires à ceux des mâles reproducteurs intragroupes, ce qui suggère que la stratégie de mâles *pirates* devrait persister dans cette population (Davies et al. 2012).

La distribution des liens de couples dans une population monogame peut affecter grandement l'avantage sélectif, et donc la fréquence, des diverses stratégies d'accouplement observées. Par exemple, une population composée de liaisons de couples à relativement longue durée diminuera l'avantage sélectif du mâle *pirates*. Pour les femelles, les liens de couple à long terme ont pour effet de réduire l'avantage relatif du partage d'élevage avec les autres femelles du groupe, bien que l'avantage de cette stratégie (à savoir la polygamie) soit également fortement influencé par la taille et la densité du groupe (Ausband 2018). Les stratégies d'accouplement ne sont pas définies de manière évolutive pour une espèce (Clutton-Brock, 1989) et sont affectées par la population, le groupe (pour les espèces applicables), les facteurs individuels et sociaux, dont beaucoup semblent varier en fonction de l'autre. Bien que complexes et difficiles à prendre en compte, les études sur des espèces auparavant considérées comme monogames mériteraient de prendre en compte les facteurs d'influence impliqués dans la prévision des stratégies d'accouplement. Une prise en compte réfléchie des différents facteurs influençant les stratégies d'accouplement est particulièrement importante pour les modèles de projection démographiques et génétiques.