

# Impacts de la perte de reproducteurs sur la structure sociale, la reproduction et la croissance de la population chez un canidé social

## Journal of Animal Ecology



Journal of Animal Ecology 2015, **84**, 177–187

doi: 10.1111/1365-2656.12256

### Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid

Bridget L. Borg<sup>1,2\*</sup>, Scott M. Brainerd<sup>1,3</sup>, Thomas J. Meier<sup>2†</sup> and Laura R. Prugh<sup>1</sup>

<sup>1</sup>University of Alaska Fairbanks, Institute of Arctic Biology, 323 Murie Building, Fairbanks, AK 99775, USA; <sup>2</sup>National Park Service, Denali National Park and Preserve, P.O. Box 9, Denali Park, AK 99755, USA; and <sup>3</sup>Alaska Department of Fish & Game, Division of Wildlife Conservation, 1300 College Rd, Fairbanks, AK 99701, USA

#### Résumé

1. L'importance des individus sur la dynamique des populations peut dépendre du statut reproducteur, en particulier pour les espèces à structure sociale complexe. La perte d'individus reproducteurs chez les espèces socialement complexes pourrait affecter de manière disproportionnée la dynamique des populations en déstabilisant la structure sociale et en réduisant la croissance de la population. Par ailleurs, des **mécanismes compensatoires** tels que le remplacement rapide des reproducteurs peuvent réduire les perturbations. L'impact de la perte des reproducteurs sur la dynamique des populations d'espèces sociales reste mal compris.

2. Nous avons évalué l'effet de la perte de reproducteurs sur la stabilité sociale, le recrutement et la croissance de la population de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc national et la réserve de Denali, en Alaska, en utilisant un ensemble de données sur 26 ans, concernant 387 loups équipés de colliers radio. Le prélèvement de loups reproducteurs est une question de conservation et de gestion très controversée dans le monde entier, avec des conséquences inconnues au niveau de la population.

3. La perte de reproducteurs a précédé 77 % des cas ( $n = 53$ ) de dissolution de meute entre 1986 et 2012. Les meutes étaient plus susceptibles de se dissoudre si une femelle ou les deux reproducteurs étaient perdus et si la taille de la meute était petite. **L'abattage des reproducteurs augmentait la probabilité de dissolution de la meute, probablement parce que le moment de l'abattage coïncidait avec la saison de reproduction des loups.** Les taux de mise bas et de recrutement réussi étaient uniformément élevés pour les meutes qui n'avaient pas perdu de reproducteurs ; cependant, les meutes qui avaient perdu des reproducteurs présentaient des taux de mise bas et de recrutement plus faibles. **La mortalité des reproducteurs et la dissolution des meutes n'ont pas eu d'effets significatifs sur la dynamique immédiate ou à long terme de la population.**

4. Nos résultats indiquent que l'importance des individus reproducteurs dépend du contexte. L'impact de la perte d'un reproducteur sur la persistance du groupe social, la reproduction et la croissance de la population peut être plus important lorsque la taille moyenne du groupe est petite

et que la mortalité a lieu pendant la saison de reproduction. Cette étude souligne l'importance des individus reproducteurs dans le maintien de la cohésion du groupe chez les espèces sociales, mais au niveau de la population, les espèces socialement complexes peuvent être résilientes aux perturbations et à la récolte grâce à de forts mécanismes compensatoires.

## INTRODUCTION

De nombreuses espèces ont évolué vers des systèmes sociaux complexes dans lesquels seuls quelques individus au sein d'un groupe social se reproduisent. Par exemple, la reproduction parmi les subordonnés peut être supprimée ou retardée chez les animaux eusociaux (par exemple Wilson 1971), chez un certain nombre d'espèces d'oiseaux (Arnold & Owens 1998), et chez les carnivores sociaux (Kleiman 1977 ; MacDonald 1983). L'importance de certains individus peut être particulièrement variable pour les espèces sociales qui présentent une suppression reproductive des subordonnés, car cette suppression crée une hétérogénéité biaisée dans la valeur reproductive des individus (par exemple Stahler et al. 2013). Les modèles de population sont particulièrement sensibles à la variation de la performance reproductive entre les individus ou les classes d'âge (Kendall et al. 2011 ; Lindberg, Sedinger & Lebreton 2013). Cependant, l'impact des individus reproducteurs sur la dynamique des populations d'espèces à structure sociale complexe reste mal compris. La mortalité des individus reproducteurs peut affecter de manière disproportionnée la croissance de la population, à moins que d'autres individus viables sur le plan reproductif ne soient capables de prendre leur place avec peu de perturbations. Dans cette étude, nous examinons les effets de la mortalité des individus reproducteurs ("reproducteurs") sur la structure sociale, la reproduction et la croissance de la population du loup gris (*Canis lupus*) en utilisant un ensemble de données sur 26 ans provenant du parc national et de la réserve de Denali (DNPP) dans l'intérieur de l'Alaska.

En tant que canidés à longue durée de vie avec un système social basé sur la famille (Mech 2000), la dynamique des meutes et des populations de loups gris peut être très sensible au sort des reproducteurs. Les reproducteurs et/ou les individus dominants jouent un rôle important dans la survie des petits (Brainerd et al. 2008), le comportement et l'efficacité de la chasse (Sand et al. 2006 ; MacNulty et al. 2011) et les compétitions entre meutes (Cassidy 2013). Cependant, les premiers modèles de la dynamique des populations de loups ont ignoré cette source de variation individuelle (Soule 1980, 1987 ; Keith 1983 ; Fuller 1989 ; Boyce 1990) et n'ont généralement pas réussi à prédire la dynamique avec précision (Fuller, Mech & Cochrane 2003). Des modèles plus récents ont pris en compte la structure sociale des loups (Haight & Mech 1997 ; Vucetich, Peterson & Waite 1997 ; Haight, Mladenoff & Wydeven 1998 ; Cochrane & Fitts 2000 ; Haight et al. 2002 ; Fuller, Mech & Cochrane 2003), mais nous ne comprenons toujours pas comment la perte d'individus reproducteurs affecte la dynamique des meutes et des populations. Une meilleure compréhension de la façon dont la structure sociale est liée à la viabilité des populations et à la condition physique des loups a été identifiée comme une priorité pour la gestion et la conservation des loups (Stenglein et al. 2011).

Il est de plus en plus reconnu qu'il est important de prendre en compte explicitement les sources d'hétérogénéité dans la gestion de l'exploitation des vertébrés (Lindberg, Sedinger & Lebreton 2013), car l'exploitation d'individus à haute valeur reproductive peut avoir un effet plus important sur la dynamique des populations que l'exploitation d'individus à faible valeur reproductive (Kokko 2001 ; Hauser, Cooch & Lebreton 2006). La compréhension des conséquences de la mortalité des

reproducteurs sur la dynamique des populations de loups est de plus en plus importante à mesure que les loups recolonisent des régions d'Amérique du Nord et d'Europe (Wabakken et al. 2001 ; USFWS 2007 ; Wydeven et al. 2009). Les loups ont récemment été retirés de la liste de l'Endangered Species Act (ESA) dans plusieurs États américains et sont actuellement soumis à la chasse et au piégeage dans certaines régions des États-Unis et d'Europe. Les scientifiques, les décideurs et le public continuent de débattre de ce qui constitue un niveau de prélèvement durable pour ces populations de loups. Les progrès dans la résolution de ce débat sont entravés en partie par le fait que l'effet de la perte de reproducteurs sur la dynamique des populations d'espèces sociales telles que les loups, demeure largement inconnu.

Les populations de loups sont généralement considérées comme très résistantes aux prélèvements (voir Fuller, Mech & Cochrane 2003 ; Adams et al. 2008), mais des études récentes suggèrent que les populations de loups pourraient être moins résistantes aux impacts des prélèvements qu'on ne le pensait (Smith et al. 2010 ; Creel & Rotella 2010 ; Sparkman, Waits & Murray 2011 ; mais voir Gude et al. 2012). Nous émettons l'hypothèse que le niveau de prélèvement durable des loups peut dépendre du statut de reproduction des loups exploités et du moment du prélèvement. Par exemple, le prélèvement d'une femelle reproductrice, surtout s'il a lieu pendant la saison de reproduction, peut entraîner l'échec de la reproduction de la meute cette année-là (Brainerd et al. 2008 ; Stahler et al. 2013). Si les individus à haute valeur reproductrice, tels que les loups reproducteurs, font l'objet d'un prélèvement sélectif ou sont disproportionnellement vulnérables au prélèvement, le niveau de prélèvement qui peut avoir lieu sans impact sur la population peut être inférieur aux seuils communément acceptés (Lindberg, Sedinger & Lebreton 2013).

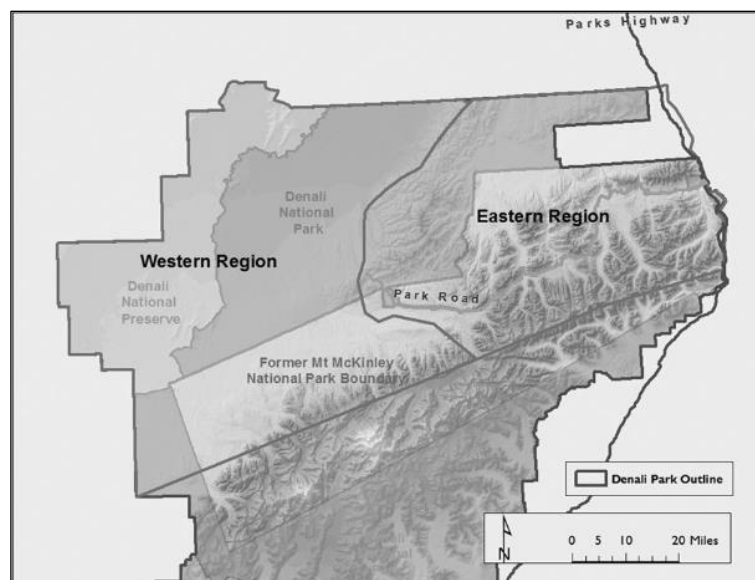
Dans une analyse précédente de la perte de reproducteurs chez les loups, Brainerd et al. (2008) ont constaté que le sort de la meute (c'est-à-dire la persistance ou la dissolution d'une meute) dépendait de la taille de la meute avant la perte de reproducteurs et de la mort d'un ou des deux reproducteurs. **Cependant, l'effet de la perte du reproducteur sur la croissance de la population n'a pas été évalué.** De plus, l'importance d'autres facteurs qui pourraient modérer les effets de la perte de reproducteurs sur le maintien de la meute ou la croissance de la population, tels que le moment et la cause de la mortalité, reste inconnue.

Nous avons évalué les impacts de la mortalité anthropique et naturelle des reproducteurs sur le maintien, la reproduction et la croissance de la population des meutes de loups en utilisant des données de 387 loups porteurs de colliers émetteurs dans 70 meutes. **Nous avons émis l'hypothèse que le sexe du reproducteur perdu, la taille de la meute avant la perte et le moment de la perte influenceraient le sort de la meute, le comportement de mise au terrier, le recrutement des petits et la croissance de la population.** Anticipant un chevauchement important entre la mortalité anthropique et la saison de reproduction, nous nous attendions également à ce que la cause de la mort affecte le sort de la meute. Nous avons émis l'hypothèse que la perte de reproducteurs et de meutes pourrait réduire la croissance de la population principalement en réduisant la capacité de reproduction de la population (Mech et al. 1998 ; Fuller, Mech & Cochrane 2003). **Par ailleurs, les reproducteurs pourraient être remplacés avec un impact négligeable ou même un effet positif sur la croissance de la population. La dissolution d'une meute peut créer des opportunités pour les meutes existantes d'usurper d'anciens territoires, permettre à de nouveaux couples de s'installer sur des territoires où des meutes se sont dissoutes, ou des meutes peuvent subdiviser leurs territoires existants avec pour effet d'augmenter localement les densités de loups** (Ballard & Stephenson 1982 ; Meier et al. 1995 ; Mech et al. 1998 ; Mech & Boitani 2003).

## MATERIEL ET METHODES

### Zone d'étude

La zone d'étude englobe environ 17 270 km<sup>2</sup> d'habitat du loup, principalement au nord et à l'ouest de la chaîne de l'Alaska, dans le PNPP et à proximité de celui-ci (Fig. 1). La région orientale du PNPP contient des parcelles d'habitat de haute montagne, des bancs de rivière de gravier ouverts et des ruisseaux bordés de saules. La région ouest du parc est plus homogène, dominée par une forêt d'épinettes noires (*Picea mariana*) de plaine relativement plate et par de longs méandres de rivières et de zones humides. La diversité des types d'habitats dans la région orientale du PNPP soutient des populations de caribous (*Rangifer tarandus*), de mouflons de Dall (*Ovis dalli*) et d'orignaux (*Alces alces*). Les basses terres occidentales abritent des densités plus faibles d'ongulés (principalement des orignaux), et le saumon est une source de nourriture importante pour les loups dans cette région (Mech et al. 1998 ; Adams & Roffler 2009 ; Owen & Meier 2009 ; Adams et al. 2010).



**Fig. 1.** Carte de la zone d'étude et des régions géographiques pour le suivi à long terme des meutes de loups gris dans le parc national et la réserve de Denali, Alaska, USA

### Taille et devenir des meutes

Nous avons examiné la taille et le devenir de toutes les meutes suivies dans le DNPP de 1986 à 2012. La taille de la meute au printemps et à l'automne a été définie comme le nombre maximum observé lors des enquêtes dans chaque saison. Nous avons défini la formation de la meute comme étant la saison (printemps ou automne) et l'année du premier comptage enregistré pour le nom de meute associé. Nous avons défini la dissolution de la meute comme la réduction d'une meute de  $\geq 3$  loups à zéro ou un loup la saison suivante. Le sort exact des membres restants de la meute étant souvent inconnu (c'est-à-dire qu'ils ont pu mourir, se disperser ou rester présents mais non détectés), le concept de **persistance** de la meute dans cette étude est analogue à la « **survie apparente** » dans les études de capture-marquage-recapture (Lebreton et al. 1992). La durée de vie de la meute a été calculée comme le nombre d'années entre la formation de la meute (ou le début du suivi) et sa dissolution.

Pour les analyses des effets de la perte des reproducteurs sur le maintien et la reproduction de la meute, nous n'avons inclus que les meutes établies qui étaient surveillées ou dont l'existence était

connue depuis  $\geq 1$  an. Les meutes ont été considérées comme ayant été dissoutes suite à la perte du reproducteur si la dissolution s'est produite la saison suivante ou pendant la même saison que la perte du reproducteur. En l'absence de colliers, les observateurs ont utilisé la composition des couleurs et le nombre d'individus associés ou de signes distinctifs pour déterminer si les individus ou les groupes trouvés sur l'ancien territoire étaient des membres de la meute d'origine, des membres de meutes voisines ou des loups précédemment inconnus. Le taux de dissolution de la meute pour la population a été calculé comme le nombre de meutes dissoutes en un an divisé par le nombre total de meutes suivies.

### **Perte de reproducteurs**

Les biologistes ont généralement ciblé les membres dominants des meutes pour les colliers en observant le comportement des membres de la meute pendant les opérations de suivi aérien et de pose de colliers (Meier et al. 2009), mais des loups subordonnés ont parfois été munis de colliers. Le statut reproducteur des individus a été déterminé par l'observation du comportement de leadership, la présence sur les sites de tanières, l'observation de l'allaitement des petits (pour les femelles) lors du suivi aérien, et/ou par la mesure des testicules et des mamelons lors de la capture (Mech 1999, 2000 ; Peterson et al. 2002 ; Meier et al. 2009). Cependant, le statut de reproduction ou de dominance n'a pas été enregistré pour tous les loups de l'ensemble des données.

Nous avons utilisé une méthode heuristique pour identifier les reproducteurs probables à partir de l'ensemble des données de tous les loups munis de colliers dans le DNPP de 1986 à 2012. Nous avons censuré les loups de notre ensemble de données qui étaient : (i) âgés de moins de 2 ans au moment de leur mort, (ii) en train de se disperser ou qui s'étaient dispersés hors de la zone d'étude au moment de leur mort, (iii) classés comme louveteaux ou jeunes d'un an au moment de leur capture, à moins qu'ils n'aient été classés ultérieurement comme « alpha », « reproducteur » ou « apparié » dans les données de capture ou de suivi aérien, ou (iv) dont le sort est inconnu en raison de la défaillance du collier ou de la dispersion. Nous avons effectué un examen supplémentaire pour corroborer notre méthode de classification des reproducteurs de deux manières : (i) nous avons comparé les loups identifiés comme reproducteurs par notre méthode à un sous-ensemble de reproducteurs de 1986 à 1993 identifiés et utilisés pour l'analyse par Brainerd et al. (2008), et (ii) la classification des individus suivis de 1995 à 2012 a été vérifiée en examinant les informations de capture, de mortalité et de suivi aérien de la période correspondante.

Nous avons classé la mortalité des reproducteurs comme se produisant dans l'une des quatre saisons de même durée. Les points de rupture des saisons ont été déterminés en priorité sur la base des cycles de reproduction des loups en Alaska intérieur. Les loups du DNPP entrent généralement en œstrus en mars (Mech et al. 1998) et mettent bas début mai après une gestation de 2 mois (Hayssen & van Tienhoven 1993). **Il y a une période prolongée de proestrus chez les loups gris d'environ 6 semaines (Asa & Valdespino 1998) pendant laquelle le couple passe du temps ensemble en coordonnant leur activité, et cette période semble importante pour la formation et le maintien du lien de couple** (Mech & Knick 1978 ; Rothman & Mech 1979). Nous avons donc défini le printemps comme la période février-avril (saison de reproduction), l'été comme la période mai-juillet (saison d'élevage des petits), l'automne comme la période août-octobre et l'hiver comme la période novembre-janvier. La cause de la mortalité a été classée comme naturelle (y compris les conflits intraspécifiques, la famine, les accidents et les causes naturelles inconnues) ou anthropique (piégé, abattu, collision avec un véhicule ou mortalité liée à la capture). Nous avons évalué la

proportion des mortalités naturelles et anthropiques des reproducteurs identifiés survenues au cours de chaque saison afin d'évaluer les tendances saisonnières dans les causes de mortalité.

Pour l'analyse de la probabilité de maintien de la meute, nous avons retenu les cas de perte de reproducteurs où (i) la persistance de la meute était inconnue après la perte du reproducteur, (ii) la taille de la meute avant la perte du reproducteur était inconnue, (iii) les meutes ont été surveillées ou ont existé pendant moins d'un an après que les loups aient été munis d'un collier, ou (iv) les groupes ont été identifiés comme des paires plutôt que des meutes reproductrices.

### **Recrutement et fidélité à la tanière**

Nous avons examiné les cas de mise-bas et de recrutement de meutes de 1997 à 2012 pour les meutes de la région Est du PNPP (Fig. 1). Les données sur l'utilisation des tanières et la reproduction avant 1997 n'étaient pas accessibles et ont donc été exclues de l'analyse. Nous avons rassemblé les emplacements des loups munis de colliers par meute et créé des polygones convexes minimums qui délimitent le territoire de chaque meute de loups par année en utilisant le programme ArcGIS 10.0 (Esri, Redwoods, CA, USA). Les meutes ont été désignées comme appartenant à la région Est ou Ouest lorsque le centre du territoire de la meute était situé dans la région géographique correspondante. Les objectifs du plan de gestion des loups du DNPP exigent que les zones autour des sites de tanières connus soient interdites aux randonneurs (National Park Service 2007). Ainsi, l'emplacement et l'utilisation des tanières ont été étroitement surveillés pour les meutes de loups de la région Est, qui comprend les zones à fort potentiel d'utilisation récréative de l'arrière-pays du PNPP. Cette surveillance étroite a permis d'obtenir des données plus précises sur l'état des tanières et la présence de petits à l'automne (recrutement) dans la région orientale que dans la région occidentale.

Les meutes de loups ont été enregistrées comme ayant réussi à se reproduire en utilisant l'une des trois méthodes suivantes : (i) une ou plusieurs observations visuelles de la présence sur des sites de mise bas connus ou suspectés pendant la saison de mise-bas (avril à mi-août), (ii) des groupes de points GPS sur un site de mise-bas connu ou suspecté, ou (iii) la détection de petits pendant des vols de suivi aérien. On a supposé que le statut de mise-bas était une indication de la reproduction. Les comportements de mise-bas précoce qui n'ont pas produit de petits survivants peuvent avoir été manqués et classés comme absence de mise-bas connue ou statut de mise-bas inconnu.

La fidélité à la tanière a été enregistrée pour chaque meute chaque année ; les meutes qui utilisaient la même tanière l'année  $n + 1$  que l'année  $n$  étaient fidèles, tandis que les meutes qui changeaient de site entre les années ne l'étaient pas. L'occupation du site de la tanière a été définie comme le nombre d'années consécutives pendant lesquelles une meute a utilisé le même site de tanière.

Le recrutement a été catégorisé comme réussi ou échoué sur la base de : (i) des observations visuelles de petits pendant l'été ou au début de l'automne, lorsque les petits se distinguent facilement des adultes, ou (ii) une augmentation de la taille estimée de la meute du printemps à l'automne. Nous avons censuré les cas d'augmentation de la taille de la meute d'un ou deux individus sans observation visuelle correspondante de petits, car ces cas pouvaient être expliqués par une éventuelle immigration ou adoption d'individus. Le recrutement a été enregistré comme un échec lorsque les meutes n'ont pas mis-bas ou que des petits n'ont jamais été observés et que la taille de la meute n'a pas augmenté comme décrit. Nous avons censuré les cas de couples nouvellement formés (ceux qui se sont formés après ou pendant la saison de reproduction) dans notre analyse

car les couples nouvellement formés ont une probabilité plus faible de reproduction et de recrutement réussis (Mech et al. 1998). Nous avons évalué la mise bas et le recrutement pour les meutes qui ont connu des mortalités de reproducteurs survenues pendant la saison de reproduction, la saison d'élevage des petits ou l'hiver précédent. Les cas où les meutes se sont dissoutes ou ont été maintenues après la perte d'un reproducteur ont été inclus.

### **Effet de la perte du reproducteur sur le recrutement et la fidélité au site de la tanière**

Nous avons utilisé les tests d'indépendance du chi carré pour tester les hypothèses selon lesquelles la perte du reproducteur (perte d'un mâle, d'une femelle ou des deux reproducteurs) (i) réduirait les taux de mise-bas, (ii) réduirait le recrutement réussi et (iii) réduirait la fidélité au site de mise-bas.

### **Effet de la perte de reproducteurs sur la croissance de la population**

Le taux de croissance annuel de la population, ou taux d'accroissement fini ( $k$ ), pour l'année  $n$ , a été calculé comme étant la taille de la population au printemps de l'année  $n + 1$  divisée par la taille de la population au printemps de l'année  $n$ . Le taux de mortalité des reproducteurs a été calculé comme étant le nombre de décès de reproducteurs entre le 1<sup>er</sup> mai de l'année  $n$  et le 30 avril de l'année  $n + 1$ , divisé par deux fois le nombre de meutes surveillées au cours de l'année  $n$  (pour correspondre au nombre estimé de reproducteurs dans la population). Si un nombre différent de meutes a été observé lors des comptages de population de printemps et d'automne, le nombre le plus élevé de meutes a été utilisé comme nombre de meutes contrôlées pendant l'année.

Nous avons examiné les relations entre le taux de mortalité des reproducteurs et  $k$  et entre le taux de dissolution des meutes et  $k$  en utilisant la régression linéaire. Pour examiner les effets immédiats et à long terme de la perte de reproducteurs sur la croissance de la population, les relations ont été modélisées avec et sans décalage d'un an (c'est-à-dire l'effet de la mortalité des reproducteurs ou de la dissolution de la meute au cours de l'année  $n$  sur le taux de croissance de la population en  $n + 1$ ). Nous avons censuré les 3 premières années de l'étude (1986- 1988) en raison du faible nombre de meutes qui ont été suivies pendant ces années.

## **RESULTATS**

### **Sort de la meute et perte de reproducteurs**

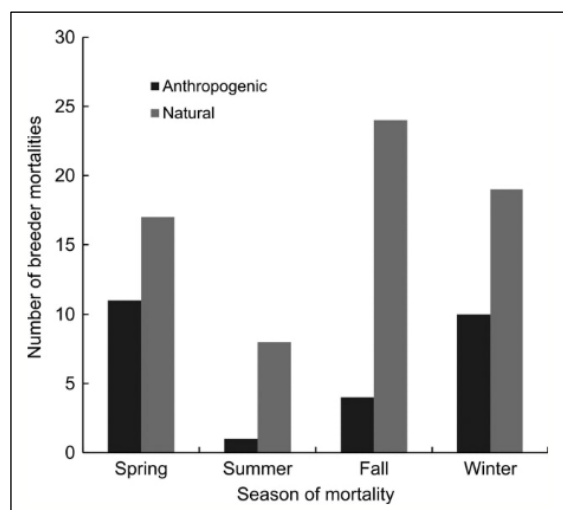
De 1986 à 2012, les loups de 70 meutes ont été suivis dans le DNPP (tableau S1). Huit meutes ont été censurées car le sort de la meute était inconnu en raison d'un suivi limité, et neuf meutes continuaient à être suivies à la fin de la période d'étude en 2012. Sur les 53 meutes restantes, il y a eu 41 cas (77%) où la mortalité des reproducteurs a précédé ou coïncidé avec la fin de la meute, et 12 cas (23%) où soit il n'y a pas eu de mortalité des reproducteurs avant la fin de la meute, soit la mortalité des reproducteurs n'a pas été documentée.

Nous avons identifié 163 cas de mortalité des reproducteurs entre 1986 et 2012. Notre méthode heuristique a correctement identifié 27 des 31 (87 %) cas de mortalité de reproducteurs avec collier entre 1986 et 1993 identifiés par Brainerd et al. (2008). Les quatre reproducteurs qui n'ont pas été identifiés par notre sélection étaient tous des individus qui ont été capturés alors qu'ils étaient des louveteaux ( $n = 2$ ) ou des jeunes d'un an ( $n = 2$ ) et qui sont ensuite devenus des reproducteurs dans leur propre meute ( $n = 2$ ) ou qui se sont dispersés et sont devenus des reproducteurs dans une autre meute ( $n = 2$ ). Certains reproducteurs qui ont été munis d'un collier alors qu'ils étaient des louveteaux ou des jeunes d'un an et qui sont devenus des reproducteurs par la suite peuvent ne

pas figurer dans notre ensemble de données si aucune note correspondante dans les données de capture, de mortalité ou de suivi aérien n'indiquait que l'individu était un reproducteur.

**Tableau 1.** Cas de persistance et de dissolution de meutes de loups gris suite à la mortalité des reproducteurs dans le parc national de Denali, Alaska, États-Unis, 1986-2012

Breeder mortality	Pack persist	Pack dissolve
Both	5	11
Female	27	14
Male	31	6
All breeder mortality	63	31



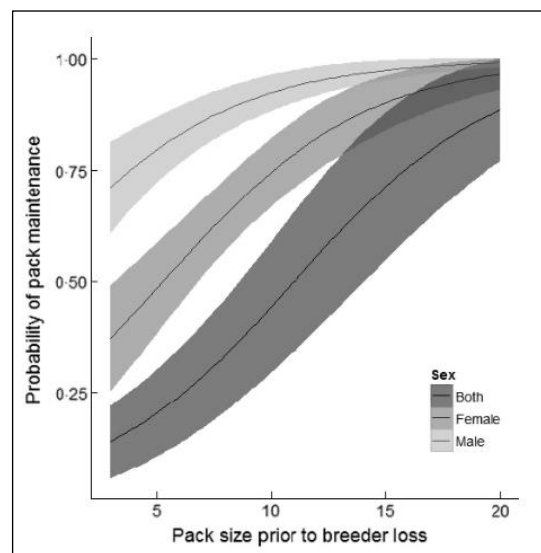
**Fig. 2.** Nombre total de mortalités de loups gris reproducteurs par saison et type de mortalité dans le parc national de Denali, Alaska, États-Unis, 1986-2012 (n = 94). Printemps = février-avril, été = mai-juillet, Automne = août-octobre, Hiver = novembre- janvier. La mortalité anthropique comprend les décès liés à la chasse, au piégeage et à la capture ; la mortalité naturelle comprend les conflits intraspécifiques, la famine, les blessures et les accidents

Après censure (voir Méthodes), nous avons utilisé 94 cas de perte de reproducteurs pour notre analyse des facteurs affectant le destin de la meute (Tableau 1). **Nous avons constaté que les meutes se sont dissoutes au cours de la saison suivant la perte du reproducteur dans 31 cas (33%) et sont restées intactes après la perte du reproducteur dans 63 cas (67%).** Des proportions à peu près égales de la mortalité annuelle des reproducteurs se sont produites au printemps, en automne et en hiver, avec respectivement 29,8%, 29,8% et 30,9% des mortalités survenant au cours de ces saisons. Les 95 % restants ont eu lieu en été. La mortalité anthropique représentait 11 % et 14 % de la mortalité totale en été et en automne, respectivement, tandis qu'au printemps et en hiver, la mortalité anthropique représentait 39 % et 34 % de la mortalité totale (Fig. 2). La récolte (piégeage ou chasse) était la source de 21 des 26 (81%) mortalités anthropiques ; les cinq autres cas (19%) étaient liés à la capture.

**Le sexe des reproducteurs perdus et la taille de la meute étaient les facteurs prédictifs les plus importants de la persistance de la meute après la mort du reproducteur** (tableau 2). Une meute avait 149 fois plus de chances de persister si seul le mâle était perdu et 34 fois plus de chances de persister si seule la femelle était perdue par rapport aux cas où les deux reproducteurs étaient perdus (tableau 3). **Les chances d'une dissolution d'une meute diminuaient avec la taille de la meute** (figure 3). La probabilité de maintien de la meute était  $<0,5$  si les deux reproducteurs étaient perdus dans les meutes  $\leq 11$  membres ou si une femelle était perdue dans les meutes  $< 6$  membres.



La cause et la saison de la mortalité ont été incluses dans les modèles les mieux classés ( $\Delta AIC_c < 2$ ). Les âges ratios moyennés par le modèle ont indiqué que la probabilité de persistance de la meute était 16 fois plus élevée lorsque la perte des reproducteurs était due à des causes naturelles plutôt qu'à une mortalité anthropique, et que la mortalité survenue au printemps ou en hiver diminuait la probabilité de maintien de la meute, tandis que les mortalités survenues en été augmentaient la probabilité de persistance de la meute par rapport aux mortalités survenues en automne (tableau 3).



**Fig. 3.** Effet de la taille de la meute avant la perte du reproducteur et du sexe du ou des reproducteurs perdus sur la probabilité que les meutes de loups gris restent intactes dans le parc national de Denali, Alaska, États-Unis, 1986-2012. Les zones ombrées montrent les intervalles de confiance à 95 % autour des probabilités prédites

### Perte de reproducteurs et croissance de la population

La perte de reproducteurs n'a pas affecté la croissance de la population dans l'année en cours,  $\lambda_n$ , ou l'année suivante,  $\lambda_{n+1}$  ( $\lambda_n : \beta = 0,64, F_{1,21}=1,87, P=0,19, R^2=0,08, n=23, \text{Fig.4a}$  ;  $\lambda_{n+1} : \beta = 0,23, F_{1,20}=0,23, P=0,63, R^2=0,01, n=22, \text{Fig.4b}$ ). La dissolution de la meute a eu un effet négatif marginal sur la croissance de la population pendant l'année en cours, mais aucun effet l'année suivante ( $\lambda_n : \beta = 0,81, F_{1,21} = 3,10, P = 0,09, R^2 = 0,13, n=23, \text{Fig.4c}$  ;  $\lambda_{n+1} : \beta=0,71, F_{1,20}=2,11, P=0,16, R^2 = 0,10, n = 22, \text{Fig. 4d}$ ).

### Recrutement et fidélité des tanières

Nous avons déterminé le statut de mise en terrier des meutes dans 79 cas entre 1997 et 2012. Les meutes ont mis bas dans 72 cas (91 %) et ont réussi à élever des petits dans 63 des 72 cas (88 % ; tableau 4). Pour les meutes qui n'ont pas perdu de reproducteurs, les taux de mise bas (96 %, n = 54) et de recrutement réussi (94 %, n = 52) étaient uniformément élevés. Les meutes qui ont perdu des reproducteurs avaient des taux de mise bas et de recrutement significativement plus faibles que les meutes qui n'ont pas perdu de reproducteurs (mise-bas : 80%,  $X^2 = 3,896, \text{d.f.} = 1, P = 0,049, n = 79, \text{recrutement} : 70\%, X^2 = 5,697, \text{d.f.}=1, P=0,017, n=72$ ).

La perte de reproducteurs n'a pas affecté de manière significative la fidélité au site de la tanière ( $X^2 = 190, \text{d.f.}=1, P=0,17, n=48$ ). Les meutes ont utilisé la même tanière au cours d'années consécutives dans 20 cas sur 37 (54%) lorsqu'il n'y a pas eu de perte de reproducteur entre les saisons de

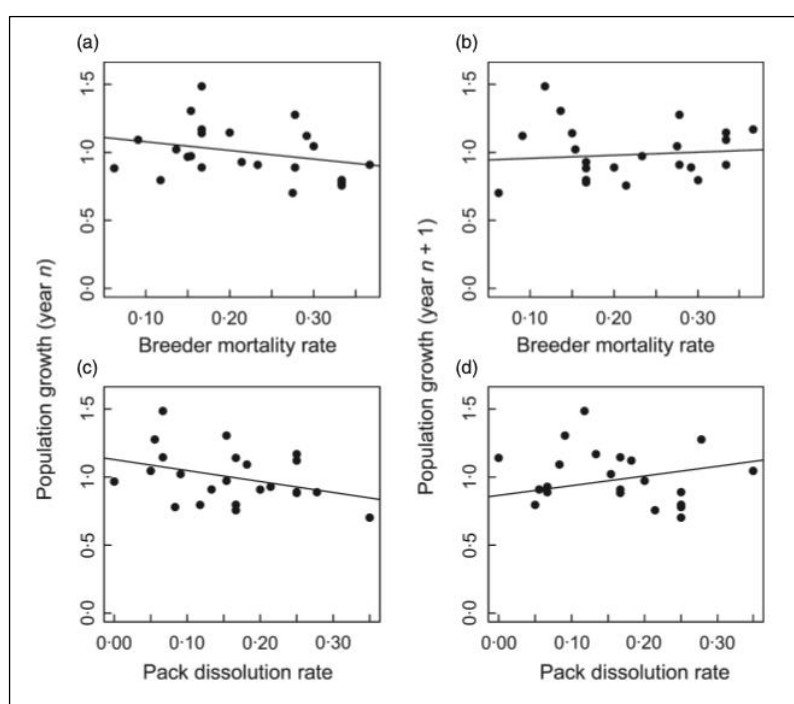
reproduction et dans 10 cas sur 16 (63%) après la perte du reproducteur lorsque la meute a continué après la perte du reproducteur (Tableau 4). Les meutes ont utilisé la même tanière pendant une moyenne de trois années consécutives (fourchette = 1-13 ans, n = 10 meutes).

**Tableau 4.** Cas de mise en terrier (reproduction), de recrutement réussi et de fidélité au site de mise en terrier en relation avec la mortalité des reproducteurs pour les meutes de loups gris dans le parc national de Denali, Alaska, États-Unis, 1997-2012

Breeder mortality	Denning	No denning	Recruitment	No recruitment	Den fidelity <sup>a</sup>	New den	No denning
Both sexes	2	3	2	0	2	0	4 <sup>b</sup>
Female	10	0	6	4	4	1	0
Male	8	2	6	2	4	1	2
Total							
Breeder mortality	20	5	14	6	10	2	6
No breeder mortality	52	2	49	3	20	16	1

<sup>a</sup> Les données sur la fidélité des tanières sont un sous-ensemble des données sur les tanières pour lesquelles nous disposons d'informations sur les tanières de l'année précédente.

<sup>b</sup> Comprend deux cas de dissolution de meute suite à la mortalité d'un reproducteur.



**Fig. 4.** Effet de la mortalité des reproducteurs et de la dissolution des meutes sur la croissance annuelle de la population de loups gris dans le parc national de Denali, Alaska, États-Unis, 1986-2012 avec et sans décalage temporel. Effet du taux de mortalité des reproducteurs l'année  $n$  sur le taux de croissance de la population (a) l'année  $n$  et (b) l'année  $n+1$ . Effet du taux de dissolution de la meute au cours de l'année  $n$  sur le taux de croissance de la population au cours de (c) l'année  $n$  et (d) l'année  $n+1$ . Les lignes de régression non significatives sont affichées

## DISCUSSION

Nos résultats montrent que la mortalité des individus reproducteurs dans les groupes sociaux peut souvent conduire à la dissolution du groupe social, mais la croissance de la population peut être **résiliente** aux effets de la mortalité des reproducteurs. Bien que la perte de reproducteurs ait précédé ou coïncidé avec la plupart des cas documentés de dissolution de meutes de loups, les meutes sont restées intactes dans environ deux cas sur trois de perte de reproducteurs (tableau 1). Les taux de croissance de la population n'ont pas été affectés par la perte de reproducteurs et la dissolution de la meute malgré la réduction des taux de reproduction, ce qui indique que des

**mécanismes compensatoires** puissants peuvent réduire les impacts négatifs de la perte de reproducteurs chez des espèces socialement complexes comme les loups.

Bien que les effets de la perte de reproducteurs sur la dynamique de la population de loups dans la DNPP semblent être mineurs en général, nos résultats indiquent que la **disponibilité de reproducteurs de remplacement** et le moment de la mortalité peuvent **modérer** les conséquences de la perte de reproducteurs. L'importance de la cause et du moment de la mortalité indique que la valeur des individus reproducteurs chez les espèces sociales peut dépendre du contexte et être caractérisée par une forte hétérogénéité saisonnière. Nos résultats suggèrent que la valeur reproductive des individus augmente à l'approche de la parturition, de sorte que la mortalité des reproducteurs pendant cette période peut déstabiliser les groupes sociaux et conduire à l'échec de la reproduction. Les effets de la valeur reproductive variable entre les classes d'âge peuvent altérer la dynamique de la population (Francis et al. 1992), et nos résultats impliquent que la variation saisonnière, en plus du statut reproductif, peut affecter la dynamique sociale et la population.

Bien que les causes directes de la dissolution des meutes ne soient généralement pas connues, la **dissolution** a suivi ou coïncidé avec la perte d'un ou des deux reproducteurs dans au moins 77% des cas. Ce taux a probablement été sous-estimé car tous les reproducteurs n'étaient pas munis de colliers, et donc tous les événements de mortalité des reproducteurs n'ont pas été observés. **Les reproducteurs peuvent donc contribuer de manière disproportionnée à la stabilité sociale des groupes** (Mech & Boitani 2003) en plus d'avoir des valeurs reproductives élevées. L'importance des reproducteurs chez cette espèce socialement structurée souligne la nécessité de prendre en compte explicitement les effets de la récolte de ces individus, en particulier lorsque la récolte chevauche la saison de reproduction.

Il a été démontré que la mortalité anthropique a un impact sur la structure sociale des loups gris, de sorte que les populations exploitées ont tendance à avoir des meutes plus petites (Ballard, Whitman & Gardner 1987) et que l'exploitation peut réduire la parenté génétique (Rutledge et al. 2010 mais voir Lehman et al. 1992). Nous avons constaté que les meutes étaient moins susceptibles d'être maintenues lorsque les reproducteurs étaient tués par l'homme que lorsque la mortalité résultait de causes naturelles. Bien que ce résultat confirme les recherches précédentes, il reste surprenant étant donné que la cause de la mortalité ne devrait pas nécessairement affecter le sort de la meute en soi. Nous pensons que le moment de la mortalité anthropique par rapport à la saison de reproduction peut expliquer en partie les effets observés sur le devenir de la meute. Les mortalités dues aux prélèvements anthropiques étaient concentrées sur les saisons de reproduction de printemps et de pré-reproduction d'hiver (Fig. 2). Les mortalités survenant au printemps, en particulier, laissent peu de temps pour le remplacement des reproducteurs et peuvent avoir un effet disproportionné sur la persistance de la meute. **Nos résultats indiquent que le prélèvement de loups reproducteurs peut avoir un impact sur la persistance et la reproduction des meutes, et que ces impacts sont susceptibles d'être plus importants lorsque les meutes sont de petite taille (<6) et que le prélèvement chevauche la saison de reproduction.**

Le rôle individuel des reproducteurs dans le maintien de la **cohésion** de la meute semble modéré par la disponibilité de reproducteurs de remplacement, comme l'indique l'effet de la taille de la meute. Conformément aux résultats de Brainerd et al. (2008), notre analyse indique que les grandes meutes sont plus susceptibles de perdurer après la mortalité des reproducteurs que les petites

meutes (Fig. 3). Les grandes meutes sont plus susceptibles d'avoir plusieurs reproducteurs, des adoptés non apparentés ou des individus apparentés reproductivement viables présents comme reproducteurs de remplacement (Meier et al. 1995 ; Mech & Boitani 2003), tandis que les petites meutes sont plus susceptibles d'avoir des jeunes de l'année précédente seulement (Mech 1999). L'hétérogénéité de la valeur reproductive des individus dans les groupes sociaux peut donc dépendre de la taille du groupe, de sorte que la valeur reproductive d'un seul reproducteur dans un petit groupe est plus élevée que la valeur reproductive des reproducteurs individuels dans les grands groupes.

La disponibilité de reproducteurs de remplacement peut augmenter avec la taille globale de la population ainsi qu'avec la taille de la meute. Brainerd et al. (2008) ont constaté que le remplacement des reproducteurs dans les meutes de loups était plus rapide dans les populations saturées que dans les populations en recolonisation. Ainsi, les effets de la perte de reproducteurs sur le devenir de la meute pourraient être modérés par la disponibilité de reproducteurs de remplacement non seulement au sein de la meute, mais aussi dans la population et les zones environnantes. La population de loups dans le DNPP est généralement considérée comme une population saturée ou proche de la capacité de charge (Mech et al. 1998), et par conséquent nos résultats peuvent représenter les impacts minimums que la perte de reproducteurs peut avoir sur la meute et la dynamique de la population.

Nous avons constaté que les meutes qui perdaient les deux reproducteurs étaient plus susceptibles de se dissoudre, comme Brainerd et al. (2008). Cependant, la perte des deux reproducteurs a confondu l'influence du sexe de la perte du reproducteur avec les impacts numériques de la perte des deux individus. L'influence de la perte d'une femelle par rapport à celle d'un mâle était plus explicite, et comme prévu, la mortalité d'une femelle reproductrice a déstabilisé les meutes plus souvent que la perte d'un mâle reproducteur. La parturition des femelles et les soins apportés aux nouveau-nés et aux jeunes louveteaux sont essentiels à la reproduction et au recrutement des meutes. Ainsi, la mortalité des femelles reproductrices, en particulier lorsqu'elle survient pendant la saison de reproduction, a un impact disproportionné sur le sort de la meute et peut représenter une perte de la capacité de reproduction de l'ensemble de la meute pour cette année-là.

Dans l'ensemble, la plupart des meutes ont maintenu leur cohésion et se sont reproduites malgré la perte d'un reproducteur, ce qui indique un haut degré de résilience et un remplacement rapide des reproducteurs. Ces taux de reproduction élevés impliquent que le remplacement réussi du reproducteur perdu a eu lieu avant la saison de reproduction, ou que plusieurs reproducteurs étaient présents dans la meute, ce qui a atténué la perte d'un reproducteur. Il est intéressant de noter que les meutes de loups intactes de la région est de la DNPP présentaient une fidélité élevée aux tanières, qu'elles aient perdu ou non des reproducteurs. La fidélité au site de la tanière peut donc être liée à la persistance de la meute ou à d'autres facteurs plutôt qu'à la continuité des reproducteurs. Cependant, le succès de la reproduction a été considérablement réduit pour les meutes qui ont perdu des reproducteurs et qui sont restées intactes. Ce résultat confirme les conclusions d'autres espèces qui ont constaté une réduction de la capacité de reproduction à la suite d'une perturbation du groupe social. Par exemple, les éléphants d'Afrique femelles (*Loxodonta africana*) provenant de groupes perturbés avaient un rendement reproductif significativement plus faible que les femelles provenant de groupes sociaux intacts (Gobush, Mutayoba & Wasser 2008).

Bien qu'elles ne soient pas explicitement prises en compte dans notre analyse, des sources supplémentaires d'hétérogénéité chez les reproducteurs individuels, telles que la masse corporelle,

l'âge ou même la couleur du pelage, peuvent également affecter le succès de la reproduction (Mech 1995 ; Stahler et al. 2013). **L'âge et l'expérience des reproducteurs peuvent être particulièrement importants, car les individus plus jeunes et ceux qui se reproduisent pour la première fois ont un succès reproductif plus faible** (Anderson 1986 ; Stacey & Koenig 1990 ; Mech et al. 1998 ; Heinze & Schrempf 2012). Ainsi, même si les reproducteurs perdus sont remplacés par des subalternes, le succès du recrutement pourrait être réduit. Si les reproducteurs de remplacement ont tendance à être plus jeunes que les reproducteurs morts, les effets de l'âge peuvent réduire la capacité des populations à compenser les pertes de reproducteurs.

**Les taux de dissolution des meutes semblent avoir de faibles effets négatifs sur la croissance de la population de loups dans le DNPP.** Cependant, les taux de croissance de la population après des années de forte perte de reproducteurs et de dissolution de meute ne sont pas restés faibles, ce qui indique que de **puissants mécanismes de compensation** ont permis **d'amortir** les impacts à plus long terme sur le niveau de la population. Comme nos analyses de régression n'ont pas tenu compte de la variance d'échantillonnage et de mesure dans les estimations de population, les résultats doivent être interprétés avec prudence.

Les taux annuels de mortalité d'origine humaine chez les loups de DNPP ont varié de 3 à 7% au cours de la période 1986-2002 (Adams et al. 2008), bien en deçà du niveau censé réduire les taux de croissance de la population (revue dans Fuller, Mech & Cochrane 2003 ; Adams et al. 2008). **Malgré ces faibles taux de prélèvement, nous avons constaté que la mortalité anthropique des reproducteurs augmentait la probabilité de dissolution de la meute.** Le prélèvement peut être une source de mortalité largement additive pour les loups plutôt que compensatoire (Adams et al. 2008 ; Murray et al. 2010 ; Sparkman, Waits & Murray 2011), en particulier dans les petites populations isolées ou en recolonisation. L'influence de la perte de reproducteurs dans les petites populations isolées ou en recolonisation peut être plus importante que celle rapportée dans notre étude sur une population de loups saturée, car le temps de remplacement des reproducteurs et de reproduction ultérieure est plus long dans ces populations (Brainerd et al. 2008). Par conséquent, la perte de reproducteurs dans les régions où les taux de prélèvement sont plus élevés ou dans les populations à faible densité ou non saturées peut avoir des effets négatifs durables sur la croissance de la population.

Notre étude est la première à établir un lien explicite entre les effets de la perte de reproducteurs et les taux de croissance de la population de loups, et des recherches supplémentaires sur ces relations sont nécessaires pour quantifier l'importance des reproducteurs au sein des populations à faible densité ou non saturées. Avec le rétablissement du loup gris et son retrait de la liste des espèces menacées, les plans de gestion des loups dans plusieurs États (Idaho, Michigan, Minnesota, Montana, Wisconsin et Wyoming) prévoient des saisons de chasse publique qui chevauchent la saison de reproduction des loups. Pour les régions où les populations de loups sont en voie de rétablissement et celles où la taille moyenne des meutes est faible, les prélèvements effectués pendant la saison de reproduction pourraient avoir des **effets disproportionnés** sur le devenir des meutes et la croissance de la population, ce qui indique que la recolonisation des loups dans de nouvelles zones pourrait être plus lente que prévu. Les implications de ces résultats s'étendent à d'autres espèces socialement structurées avec une suppression de reproduction des subordonnés et à des espèces où le prélèvement coïncide avec la saison de reproduction. Dans de tels cas, nous pouvons nous attendre à des impacts sur la structure sociale et la croissance de la population au-delà de ceux prévus par les modèles de population qui ignorent le rôle des individus reproducteurs.