

Les loups dans l'espace : effet de la localisation des individus sur la survie des louveteaux chez un canidé coopératif

Animal Behaviour 155 (2019) 189–197



Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav



Wolves in space: locations of individuals and their effect on pup survival in groups of a cooperatively breeding canid

Caitlin E. Jacobs, David E. Ausband*

Idaho Department of Fish and Game, Coeur d'Alene, ID, USA



INTRODUCTION

Chez certaines espèces de reproducteurs coopératifs, aussi bien les individus reproducteurs que les non reproducteurs au sein d'un groupe s'occupent des jeunes (Gilchrist & Russell, 2007; Solomon & French, 1997). Les théories sur les origines de l'évolution et les mécanismes de la reproduction coopérative incluent la sélection des parents (Hamilton, 1964), en corolaire le mutualisme (Brown, 1983), l'augmentation du groupe (Kokko, Johnstone et Clutton-Brock, 2001), la sélection du groupe (Wilson, 1975a, 1975b) et la réciprocité par altruisme (Trivers, 1971). Chez les vertébrés coopératifs, des études montrent que la présence d'individus non-reproducteurs peut être cruciale pour la fitness des reproducteurs et le succès de reproduction du groupe (Courchamp, Rasmussen et MacDonald, 2002; Moehlan, 1979; Mumme, 1997). Les non-reproducteurs aident le couple reproducteur à se nourrir, à la défense contre le kleptoparasitisme, ainsi qu'à l'alimentation et à la garde des jeunes, que l'on appelle souvent soins alloparentaux (Wilson, 1975a, 1975b). En retour, les non-reproducteurs peuvent recevoir directement et indirectement avantages en terme de fitness, ainsi comprendre comment ce comportement d'aide apporte des avantages sociaux reste un sujet de débat (Clutton-Brock, 2002; McDonald, 2014; Smith, 2014).

La question de savoir pourquoi les non-reproducteurs font preuve de soins alloparentaux est à l'ordre du jour de la recherche sur l'évolution des reproducteurs coopératifs. Selon la théorie largement acceptée de la sélection des parents (kin sélection), les non-reproducteurs augmentent leur forme indirecte en augmentant la survie et la reproduction des parents (Hamilton, 1964). Alors que cela fournit une bonne explication de la raison pour laquelle les individus prennent soin des parents, le mécanisme qui conduit le comportement à aider les jeunes non apparentés reste peu clair, bien que toutes les théories conviennent à ce que ce comportement soit tiré par des avantages directs liés à la fitness (Clutton-Brock,

2009; Cockburn, 1999). 1998; McDonald, 2014). Par exemple, la théorie « **by-product mutualism** » (Une théorie qui considère la coopération entre animaux, y compris ceux d'espèces différentes, comme un effet collatéral d'égoïsme, dans lequel chacun tire un avantage de fitness) suggère que l'aide présente des avantages directs de fitness pour les non-reproducteurs et que tous effets positifs de fitness sur les autres individus sont une coïncidence (Brown, 1983; Clutton-Brock, 2006). Chez les espèces où les non-reproducteurs peuvent directement tirer des bénéfices en vivant dans un grand groupe, la théorie d'augmentation de groupe prédit qu'il est avantageux pour les non-reproducteurs d'augmenter la taille du groupe par le biais de soins alloparentaux (Kokko et al., 2001). Aussi bien la taille que la composition du groupe peut affecter le comportement de soins alloparentaux. Par exemple, les individus vivants dans les grands groupes passent moins de temps à garder les jeunes, parce que le travail est réparti entre tous les membres du groupe (Ausband et al., 2016; Clutton-Brock et al., 2001; Crick, 1992). Des études suggèrent également que le sexe le plus susceptible de se reproduire dans le groupe natal (*sexe philopatric*) apportera plus de soins alloparentaux que le sexe non susceptible de se reproduire (Kokko et al., 2001). De plus, les jeunes non-reproducteurs peuvent moins contribuer à aider que les non-reproducteurs plus âgés (Gilchrist et Russell, 2007; Lawton et Guindon, 1981), et chez les espèces qui ne peuvent pas se reproduire avec succès sans non-reproducteurs (*éleveurs coopératifs obligés*), les reproducteurs dominants contribuent moins à aider que les non-reproducteurs (Clutton-Brock, Russell et Sharpe, 2004).

Les loups gris, *Canis lupus*, sont des reproducteurs coopératifs qui vivent généralement dans des groupes composés de membres familiaux (Mech, 1970). Vivre en groupe offre une variété d'avantages sociaux et de fitness directs (Cassidy et McIntyre, 2016; Clutton-Brock, 2002; Mech et Boitani, 2003). Par exemple, Mech et Boitani (2003) ont

suggéré que les jeunes loups restent avec leur groupe natal afin de continuer à obtenir de la nourriture de leurs parents, pendant qu'ils grandissent et deviennent plus compétents pour chasser et tuer leurs proies eux-mêmes. Cette idée est soutenue par des études qui ont trouvé que lorsqu'il y a assez de nourriture, les jeunes plus âgés sont autorisés à se nourrir, et dans les cas où ce ne sont pas les louveteaux, les parents continuent à nourrir les yearlings (Mech, 1995; Mech & Boitani, 2003). **Sécuriser un territoire** est également important pour la survie des loups adultes (Cubaynes et al., 2014), ce qui est plus facile à faire quand on vit en groupe. Par exemple, Cassidy et McIntyre (2016) ont constaté que les grands groupes remportaient souvent les combats territoriaux et que l'ajout d'un seul loup a augmenté les chances de gagner de 140%. **La chasse en groupe et la défense alimentaire** sont d'autres avantages potentiels de vivre en groupe, bien que ces avantages puissent varier en fonction de la disponibilité des ressources (MacNulty, Smith, Mech, Vucetich et Packer, 2012; Mech et Boitani, 2003; Vucetich, Peterson et Waite, 2004).

Pendant la saison d'élevage des louveteaux après le sevrage (de juin à août), les loups adultes se rassemblent sur les sites de rendez-vous où les membres du groupe provisionnent et protègent les louveteaux relativement immobiles (Joslin, 1967; Mech et Boitani, 2003). **Les non-reproducteurs restent souvent sur le site de rendez-vous pour garder les louveteaux, alors que d'autres adultes chassent ou se reposent** (Packard, 2003). Les adultes qui chassent retournent au site de rendez-vous et régurgitent de la nourriture pour les louveteaux et parfois aussi pour les individus qui sont restés (Harrington et Mech, 1982; Mech, Wolf et Packard, 1999). **La mortalité des louveteaux survient le plus souvent au cours des six premiers mois, lorsqu'ils sont sur les sites de rendez-vous**; ainsi, **garder** les louveteaux pendant cette période est important pour le succès de la reproduction (Benson, Mills, & Patterson, 2015; Fuller, Mech et Cochrane, 2003; Harrington & Mech, 1982). Il est généralement admis que les non-reproducteurs restent près des louveteaux pour les garder et les nourrir (suggérant un bénéfice de fitness indirect), toutefois, il a été supposé que les non-reproducteurs ont un comportement peut être motivé par les avantages directs de fitness en restant près des louveteaux pour obtenir de la nourriture apportée par des reproducteurs et d'autres adultes de retour sur le site de RDV (Harrington, Mech, & Fritts, 1983; Harrington & Mech, 1982). Cela peut être surtout le cas pour les plus jeunes non-reproducteurs, qui sont les chasseurs les moins expérimentés.

La garde des louveteaux chez le loup est le plus souvent étudié pour évaluer combien de temps les loups adultes passent dans les tanières et les sites de rendez-vous, (Ausband et al., 2016; Potvin, Peterson et Vucetich, 2004; Ruprecht, Ausband, Mitchell, Garton et Zager, 2012). Tandis que la fréquentation du site de rendez-vous peut être un indice utile du temps passé à la **garde** des louveteaux, il ne nous donne pas un aperçu de l'utilisation de l'espace et du site de rendez-vous et de la distance entre les adultes et les louveteaux, car les études antérieures reposaient sur des adultes porteurs de colliers et supposaient que les louveteaux non marqués étaient présents. Nous avons utilisé une nouvelle approche permettant d'évaluer l'utilisation de l'espace sur les sites de

reproduction en utilisant les emplacements de crottes génotypées pour mesurer la distance séparant les petits des adultes et des compagnons de portée. Nous avons ensuite évalué l'influence des gènes de parentés et d'autres caractéristiques du groupe sur l'utilisation de l'espace par les membres du groupe sur les sites de reproduction. Parce que les adultes et les louveteaux étaient individualisés génétiquement, nous n'avons fait aucune hypothèse sur les endroits où les louveteaux pouvaient être et avons considéré les distances entre les adultes et les louveteaux comme un reflet de l'utilisation de l'espace sur le site de reproduction comme le montrent d'autres études (Telfer, Griffiths, & Bowman, 2006).

Proximité entre adultes et louveteaux

Nous avons évalué si la distance entre un adulte et un louveteau était influencée par la taille du groupe, la taille de la portée et / ou les caractéristiques individuelles de l'adulte, comme le sexe, le statut de reproduction, l'âge et la parenté génétique. Nous avons prédit que la distance entre les adultes et les louveteaux serait inférieure pour (1) les femelles reproductrices par rapport aux autres adultes, (2) les reproducteurs comparés aux non-reproducteurs, (3) les femelles non-reproductrices comparativement aux mâles non-reproducteurs, (4) les adultes dans des petits groupes et (5) et les adultes dans les groupes avec des portées plus petites. En se concentrant spécifiquement sur les non-reproducteurs, nous avons prédit que la distance entre un non-reproducteur à un louveteau serait inférieure pour 1 adulte non-reproducteur (2 ans) par rapport à aux yearlings non-reproducteur (1 an) et 2 adultes non-reproducteurs génétiquement lié aux louveteaux. Pour toutes les analyses ci-dessus, nous avons évalué l'influence de l'effort d'échantillonnage pour s'assurer qu'il n'ait pas d'incidence sur nos résultats. Enfin, nous avons prédit que la survie des petits à 1 an, serait plus élevé chez les louveteaux trouvés plus près des adultes.

Proximité des louveteaux avec leurs compagnons de portée

Nous avons évalué la distance entre les louveteaux et leurs compagnons, **puisque la survie des louveteaux peut être plus faible chez les individus qui s'éloignent du groupe**, soit par mortalité directe, soit parce qu'ils restent seuls, soit par absence de possibilités d'alimentation lorsque les adultes reviennent avec de la nourriture. La contribution des adultes qui doivent prendre soin de leurs enfants peut être évidente à travers cette mesure, étant donné que les adultes d'âge, de sexe ou de statut reproducteur différents contribuent plus que d'autres à garder les louveteaux ensemble. Afin d'évaluer cela, nous avons évalué si la composition du groupe (taille de la portée, nombre d'adultes / non-reproducteur / femelles, etc.) pouvait influencer la distance entre les compagnons de portée. Nous avons prédit que la distance entre les louveteaux et les compagnons de portée diminuerait si (1) le nombre de reproducteurs augmentait, (2) le nombre d'adultes augmentait, (3) le nombre de femelles non-reproductrices augmentait et (4) lorsque la taille de la portée diminuait. **Nous avons également évalué l'influence de l'effort d'échantillonnage pour s'assurer qu'il n'ait pas affecté nos**

résultats. Enfin, nous avons prédit que la survie des petits de 1 an serait plus élevée pour les louveteaux trouvés plus près de leurs compagnons de portée.

RÉSULTATS

Nous avons génotypé avec succès 3093 crottes en 11 ans à partir de 477 loups individualisés (279 louveteaux et 198 adultes) comprenant 19 meutes soit un total de 56 étes-meutes. Parce que la taille des échantillons était élevée (comparaisons adultes, $N = 27\ 664$; comparaisons petits entre portée, $N = 32\ 808$; distance entre non-reproducteurs et louveteaux de la portée, $N = 20\ 448$; comparaisons pour la survie entre adulte et louveteaux, $N = 24\ 774$; comparaisons pour la survie pour les louveteaux de la portée, $N = 29\ 736$), nous avons supposé que les valeurs P non significatives n'indiquaient aucune relation. Pour les relations avec des valeurs P significatives, nous nous sommes concentrés sur la taille des effets parce que les valeurs P peuvent ne pas être biologiquement significatives lors d'analyse d'un très grand ensemble de données (Lin, Lucas et Shmueli, 2013).

Proximité des adultes avec les louveteaux

La distance entre les adultes et les louveteaux était mieux expliquée par notre modèle global, qui comprenait le statut de reproduction / sexe, la taille de la portée, le nombre d'adultes et l'effort d'échantillonnage (tableaux 1 et 2). Les femelles et les mâles reproducteurs ont été trouvés à des distances plus élevées des louveteaux (Tableau 2, Fig. 2). Les mâles et femelles non-reproducteurs, ont été trouvés significativement plus près des louveteaux que les reproducteurs, et de l'effet taille (i.e β) presque trois fois plus pour les non-reproducteurs que pour les reproducteurs (Tableau 2, Fig. 2). La distance des adultes avec les louveteaux a augmenté en fonction de l'augmentation de la taille de la portée ($\beta = 14,96$, $SE = 1,33$; tableau 2), et pour chaque augmentation d'unité, la distance entre les adultes et les louveteaux a augmenté d'environ 15 m, quand les autres variables sont restées constantes (Tableau 2). Lorsque le nombre d'adultes dans un groupe a augmenté, la distance entre les adultes et les louveteaux a diminué ($\beta = -11,78$, $SE = 1,50$; tableau 2). L'effort d'échantillonnage a eu peu d'effet par rapport aux autres variables et probablement eu peu d'influence sur la distance entre adultes et petits ($\beta = -2,85$, $SE = 0,45$; tableau 2). L'effet aléatoire de code A-P représentait plus de variation que les autres effets aléatoires dans le modèle (code A-P = 73,37, groupe SD = 63,39, année SD = 47,50; Tableau 2). Pour les modèles comprenant des covariables de distance seulement, la distance et le nombre d'adultes et le modèle nul n'a pas eu de convergence.

Notre analyse de la distance entre les non-reproducteurs et les louveteaux a révélé que les non-reproducteurs d'un an (1 an) ont été trouvés plus proches des louveteaux que les non-reproducteurs adultes (2 ans) ($\beta = -40,77$, $SE = 7,72$, $t = -5,28$, $P < 0,01$; Fig. 3) et que la relation génétique a influencé la distance entre les non-reproducteurs et les louveteaux ($\beta = -60,74$, $SE = 18,54$, $t = -3,275$, $P < 0,01$). Les valeurs des coefficients de parenté allaient de 0 à 0,81 (médiane = 0,41, $SD = 0,16$). Nous n'avons trouvé aucune corrélation entre l'âge

des non-reproducteurs et les non-reproducteurs non apparentés aux louveteaux ($r = 0,09$, $N = 11578$, $P < 0,01$).

La survie des louveteaux était mieux expliquée par le taux de prélèvement (*Tir ou piégeage*) ($\beta = -184,61$, $SE = 5,94$, $P < 0,01$) et le nombre total d'adultes ($\beta = 6,40$, $SE = 0,28$, $P < 0,01$) et a augmenté à mesure que le taux de prélèvement diminuait et que le nombre d'adultes augmentait (tableau 3). La distance des louveteaux par rapport aux adultes n'a pas d'incidence sur leur survie; il n'était pas présent dans le top model et pas significatif dans le modèle global ($Z = -0,96$, $P = 0,33$; tableau 3).

Table 2

Coefficients for covariates (β), standard errors (SE), P values and sample size (N) from the top model of a linear mixed effects model analysis predicting the distance of adult wolves to pups in reproductive sites as a function of litter size, sample effort, total adults and breeding status-sex in Idaho, U.S.A., 2008–2016

	Intercept	β (SE)	P	N
Global model	230.12	Litter size: 14.96 (1.33)	<0.01	27664
		Sample effort: -2.84 (0.45)	<0.01	
		Total adults: -11.78 (1.50)	<0.01	
		Breeding female: 0		
		Breeding male: -11.75 (8.50)	0.16	
		Nonbreeding female: -30.68 (7.09)	<0.01	
		Nonbreeding male: -31.06 (7.11)	<0.01	

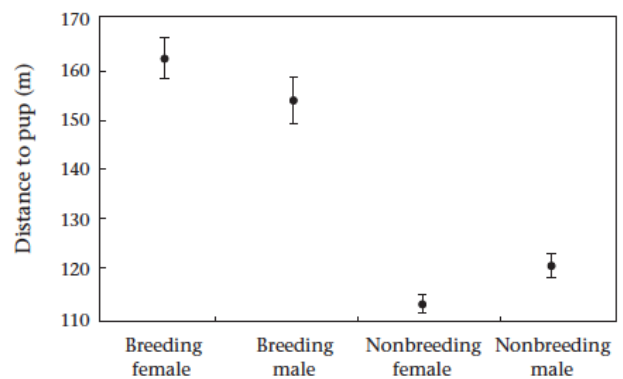


Figure 2. Average distance (m) to wolf pups for adult wolves of different status/sex classes within reproductive sites in Idaho, U.S.A., 2008–2016. Error bars represent the 95% CI.

Proximité des louveteaux avec leurs compagnons de portée

La distance entre les louveteaux et leurs compagnons était mieux expliquée par la taille de la portée, le nombre d'adultes et le nombre de reproducteurs (tableaux 4 et 5) (*il peut y avoir 2 portées de mères différentes au sein du même site de RDV, Jacobs com. pers.*). La distance moyenne entre un louveteau et un compagnon était de 145,77 m ($SE = 1,41$). La distance entre les louveteaux et les compagnons de portée augmentait avec la taille de la portée ($\beta = 20,23$, $SE = 3,31$; Tableau 5) et pour chaque augmentation d'une unité de taille de portée, la distance entre les louveteaux et leurs compagnons a augmenté d'environ 20 m et les autres variables sont restées constantes (tableau 5). La distance entre un louveteau et ses compagnons décroît à mesure que le nombre de reproducteurs augmente, ce qui a eu un effet beaucoup plus important (environ 4,5 fois) que la taille de la portée ($\beta = -89,06$, $SE = 10,43$; Tableau 5, Fig. 4). Avec l'augmentation du nombre d'adultes, la distance entre les petits et les compagnons de portée a diminué, bien que cette variable avait l'effet taille le plus faible du modèle ($\beta = -5,27$;

SE = 2,88; tableau 5). L'effet aléatoire du code P-P a représenté plus de variation par rapport aux autres covariables du modèle (code P-P SD = 134,12, Groupe SD = 100,60, année SD = 78,05). Le nombre de femelles non-reproductrices et l'effort d'échantillon n'était pas présent dans les tops models, et lorsqu'ils ont été évalués, ils ont montré qu'ils n'avaient aucune influence sur la distance entre les louveteaux et leurs petits compagnons (ΔAIC : femelles non-reproductrices = 71,37; effort d'échantillon = 75,07; Tableau 4). Enfin, la survie des louveteaux était mieux expliquée par le taux de récolte ($\beta = -224,16$, SE = 6,93, $P < 0,01$) et a augmenté à mesure que le taux de prélèvement diminuait (tableau 6). La distance entre les louveteaux et leurs compagnons n'a pas influencé leur survie; il n'était pas présent dans le top model, ni significatif dans le modèle global ($Z = -0,04$, $P = 0,96$; Tableau 6).

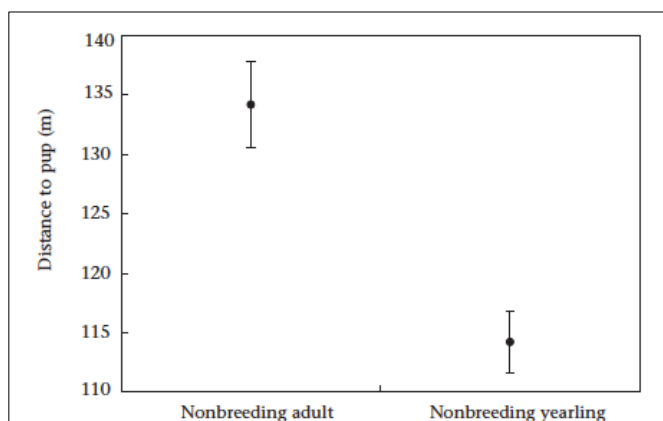


Figure 3. Average distance (m) of adult wolves to pups for adult (≥ 2 years) and yearling (1 year) nonbreeders within reproductive sites in Idaho, U.S.A., 2008–2016. Error bars represent the 95% CI.

Table 3
Model comparison based on Akaike information criterion (AIC) of results from a generalized linear mixed effects model analysis of wolf pup survival in groups in Idaho, U.S.A., 2008–2015

Model	AIC	ΔAIC	AIC weight	K	Log likelihood
Harvest rate and total adults	1647.1	0.0	1	5	-818.6
Global model (all covariates)	1718.7	71.6	0	6	-853.4
Harvest rate	1720.1	73.0	0	4	-853.4
Distance and harvest rate	1721.4	74.3	0	5	-855.7
Total adults	1873.3	226.2	0	4	-932.7

Models evaluated the effect of pup distance to adults, number of adults and harvest rate on pup survival.

DISCUSSION

Comprendre ce qui influence l'utilisation de l'espace et les soins alloparentaux chez des reproducteurs coopératifs sur les sites de rendez-vous a été examiné par le biais d'observations comportementales avec le fondement d'hypothèses sur la présence de jeunes au moment où des individus radio-équipés étaient présents (Ausband et al., 2016; Packard, 2003; Thurston, 2002). Cette étude est l'une des rares à évaluer l'influence de la parenté génétique sur l'utilisation de l'espace sur les sites de rendez-vous chez un carnivore coopératif utilisant des crottes génotypées et une construction de pedigree (MacLeod, Nielsen et Clutton-Brock, 2013), et demeure la seule à cette date pour l'évaluer chez les loups. Nous avons constaté que divers aspects de composition du

groupe et caractéristiques individuelles affectent l'utilisation de l'espace sur les sites de rendez-vous des petits, mais en fin de compte, cet espacement n'a pas d'influence sur la survie des louveteaux. Nous avons également constaté qu'au fur et à mesure que la parenté génétique augmentait entre les non-reproducteurs et les louveteaux, la distance qui les sépare diminuait, suggérant un comportement de présence des parents. Cette découverte n'était pas simplement liée à la diminution des liens de parenté chez les loups âgés de leur groupe d'origine; nous n'avons trouvé aucune corrélation entre parenté génétique et âge des non-reproducteurs, malgré le renouvellement des géniteurs relativement commun dans cette population (Ausband, Mitchell, & Attend, 2017b).

Nos résultats suggèrent que les avantages directs de fitness peuvent aider à expliquer pourquoi certains individus restent près des louveteaux. Nous avons trouvé que les non-reproducteurs étaient plus proches des louveteaux que les reproducteurs et que les yearlings non-reproducteurs étaient plus proches des louveteaux que les non-reproducteurs plus âgés. Nous émettons l'hypothèse que les non-reproducteurs, en particulier les plus jeunes restent près des louveteaux pour obtenir la nourriture rapportée par les reproducteurs et les adultes plus âgés. Dans une meute de loups, les reproducteurs sont les chasseurs les plus expérimentés et les principaux membres à apporter de la nourriture au site de rendez-vous, les non-reproducteurs étant souvent des chasseurs moins expérimentés (Haber, 1977; MacNulty et al., 2012; Mech & Boitani, 2003). Rester proche des louveteaux et du centre d'échange alimentaire, peut être le moyen le plus simple pour les non-reproducteurs d'acquiescer de la nourriture, en particulier les plus jeunes et les chasseurs moins expérimentés. D'autres études soutiennent cette idée et rapportent que lorsque les loups reviennent de la chasse et régurgitent de la nourriture pour les louveteaux, les non-reproducteurs qui sont restés, vont aussi se nourrir, bien que les louveteaux reçoivent la majorité des régurgitations (Haber, 1977; Mech et al., 1999; Murie, 1944). Ces résultats suggèrent également que le rôle des non-reproducteurs dans les soins aux louveteaux, peut être plus ciblé autour du gardiennage que du ravitaillement, en particulier dans le cas de jeunes non-reproducteurs.

Nous avons constaté que la distance entre les adultes et les louveteaux n'influence pas directement la survie des louveteaux, ce qui est compatible avec Potvin et al. (2004), qui n'ont trouvé aucun lien entre la survie des louveteaux et les taux de fréquentation des sites de rendez-vous des adultes. Au lieu de cela, le taux de prélèvements eu le plus d'influence sur la survie des louveteaux, ce que d'autres études ont également rapporté (Ausband et al., 2015, 2017a, 2017b). Parce que d'autres recherches indique que la survie des petits augmente avec la taille du groupe, l'influence des non-reproducteurs sur la survie des petits peut être davantage liée aux avantages associés à des groupes plus importants, tels que les avantages entre les groupes et la concurrence intragilde pour la recherche de nourriture et la protection du territoire ou la capacité de nourrir suffisamment de louveteaux, que de facteurs liés à surveillance des louveteaux (Ausband et al., 2017a; Cassidy et McIntyre, 2016; Courchamp et MacDonald, 2001). La qualité du territoire peut également affecter la survie des louveteaux, mais constitue un facteur que

nous avons été incapables de mesurer (Moehlman, 1979). Bien que la prédation des louveteaux par les grizzlis et les loups peuvent entraîner la perte de portées entières (Hayes & Baer, 1992; Smith et al., 2010), cela pourrait être une menace moins présente dans nos zones étude, où il n'y a pas de grizzli et où la densité de loup est plus faible que dans les endroits où l'infanticide de loup a pu être rapporté (Smith, Metz, Cassidy, Stahler et McIntyre, 2015). La pression de prédation relativement faible peut avoir réduit le comportement de protection des louveteaux et rendre moins important l'impact sur la survie des louveteaux que d'autres facteurs dans notre système d'étude.

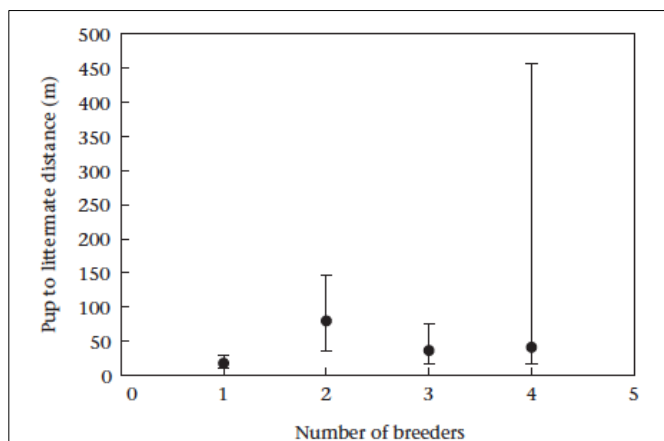


Figure 4. Median distances (m) of wolf pups to littermates for groups with various numbers of breeders within reproductive sites in Idaho, U.S.A., 2008–2016. Error bars represent the interquartile range.

Table 6

Model comparison based on Akaike information criterion (AIC) of results from a generalized linear mixed effects model analysis of wolf pup survival in groups in Idaho, U.S.A., 2008–2015

Model	AIC	Δ AIC	AIC weight	K	Log likelihood
Harvest rate	1571.3	0.0	0.47	4	-781.67
Harvest rate and total adults	1572.5	1.2	0.26	5	-781.25
Distance and harvest rate	1573.3	2.0	0.17	5	-781.65
Global model (all covariates)	1574.5	3.2	0.10	6	-781.25
Total adults	1870.4	299.0	0	4	-931.18
Distance and total adults	1872.1	300.8	0	5	-931.07
Null model (intercept only)	2019.1	447.8	0	3	-1006.56
Distance	2020.7	449.4	0	4	-1006.36

Models evaluated the effect of pup distance to littermates, number of adults and harvest rate on pup survival. The null model was included to coarsely assess model fit.

Nos résultats indiquent que la distance entre les louveteaux et leurs compagnons a diminué à mesure que le

nombre de reproducteurs a augmenté, soutiennent l'idée que les reproducteurs rapportent de la nourriture plus régulièrement que les autres adultes. Nous suggérons que les louveteaux restent plus proches les uns des autres quand le groupe contient plusieurs reproducteurs, car il y a plus de nourriture tout au long de la journée et, si les louveteaux sont proches de leurs compagnons de portée, ils diminuent le risque de manquer les opportunités de nourriture.

Enfin, la distance des louveteaux par rapport aux adultes et aux compagnons de portée a augmenté à mesure que la taille de la portée augmentait, ce qui suggère que les grandes portées utilisent des sites de rendez-vous de plus grande surface, ce qui peut rendre plus difficile pour les adultes de les localiser systématiquement pour la garde et l'approvisionnement. En raison de l'utilisation accrue de l'espace, les jeunes des grandes portées peuvent ne pas être approvisionnés de manière égale, parce que certains individus peuvent manquer des épisodes d'alimentation lorsque les adultes reviennent avec de la nourriture pour les approvisionner.

CONCLUSIONS

Comprendre comment les membres non-reproducteurs d'espèces coopératives contribuent au soin des jeunes et au potentiel évolutif des mécanismes à l'origine de ce comportement fait l'objet de débats continus. À l'aide d'échantillons génotypés et de reconstitutions généalogiques, nous avons trouvé des preuves de comportement d'assiduité dirigé par les parents; des individus plus génétiquement liés aux louveteaux ont été trouvés plus proches des louveteaux que des individus moins liés. Nous avons également trouvé des preuves suggérant des avantages directs de fitness, tels que l'accès à la nourriture, pouvant influencer l'utilisation de l'espace et le comportement d'aidant sur les sites de rendez-vous. Cela aide à expliquer pourquoi les non-reproducteurs âgés de un an, ont été trouvés plus proche des louveteaux. Nos résultats sont les premiers à fournir indirectement des preuves de comportement de présence dirigé par les parents chez les loups et notre recherche apporte une nouvelle méthodologie pour étudier l'utilisation de l'espace et aider à comprendre le comportement chez les reproducteurs coopératifs sur les sites de rendez-vous.