

Temps de génération et proportion de femelles reproductrices selon l'âge



RESEARCH ARTICLE

Wolf (*Canis lupus*) Generation Time and Proportion of Current Breeding Females by Age

L. David Mech¹*, Shannon M. Barber-Meyer¹, John Erb²

Vol. 11 (6) : 13 pages ; doi : 10.1371/journal.pone.0156682

Résumé

Les informations sur les aspects de la reproduction du loup femelle (*Canis lupus*) dans la nature sont rares, notamment l'âge de première reproduction, l'âge moyen des primipares, le temps de génération et la proportion de chaque âge qui se reproduit chaque année. Nous avons étudié ces sujets grâce à 86 loups (113 captures) dans la Forêt Nationale Supérieure (SNF), au Minnesota (MN), de 1972 à 2013 où les loups étaient légalement protégés pendant la plus grande partie de la période, et 159 loups prélevés dans tout le Minnesota entre 2012 et 2014. L'état de reproduction des loups de la SNF a été évalué par des mesures de mamelons, et pour le reste du Minnesota à l'aide des cicatrices placentaires. Les proportions de femelles reproductrices (celles qui se reproduisent dans l'année échantillonnée) sont de 19% à 2 ans et 80% à 5 ans pour la FNS et pour le reste du Minnesota de 33% à 2 ans et 100% à 7 ans. En excluant les louveteaux et les yearlings, seulement 33% à 36% des femelles de SNF et 58% des femelles de tout le Minnesota se reproduisent au cours d'une année donnée. Le **temps de génération** pour les loups de SNF était de 4,3 ans et pour le reste du Minnesota de 4,7 ans. Ces résultats seront utiles dans la modélisation de la dynamique des populations de loups et dans les études sur la génétique du loup et la domestication des chiens.

INTRODUCTION

Bien que l'on connaisse certaines bases de la reproduction chez le loup gris (*Canis lupus*) [1], il existe peu ou pas d'informations sur l'âge moyen de la première reproduction, le temps de génération et la proportion de femelles reproductrices dans les populations sauvages. Des loups sauvages gravides âgés de <1 an ont été documentés [2]; quelques loups en captivité se sont reproduits à l'âge de 10 mois [3], [4]; des loups sauvages portant des petits à l'âge d'un an en Biélorussie ont été signalés (V. Sidorovich, communication personnelle); et un loup sauvage du parc national de Yellowstone a mis bas à 1 an [1]. Cependant, ces cas sont rares. Dans certaines régions, les loups sauvages de 2 ans se reproduisent fréquemment ([5]), tandis que d'autres loups ne se reproduisent pas avant l'âge de 4 ou 5 ans [6], [7]. Les poids ovariens et utérins ont été maximisés chez les loups ≥ 3 ans dans les Territoires du Nord-Ouest au Canada [1], ce qui laisse croire que les femelles sont sexuellement matures à cet âge.

Les informations sur la proportion de femelles sauvages se reproduisant à différents âges et au cours d'une année donnée sont fondamentales pour une compréhension plus

réaliste du potentiel biotique du loup, mais aucune information de ce type n'est disponible. Il serait également utile de modéliser les populations de loups [8] et de calculer précisément le temps de génération pour la recherche génétique sur le loup et les études de domestication des chiens. [9]. Mech [10] a conduit une étude préliminaire sur l'état de reproduction des loups gris pour les individus âgés entre 2 et 12 ans et a constaté que certaines femelles n'avaient pas réussi à se reproduire. Cependant, cette enquête n'a impliqué que 23 loups.

Ainsi, nous avons évalué la proportion de loups femelles de différents âges qui se sont reproduits au cours d'une année donnée dans une population existante depuis longtemps dans le nord-est du Minnesota ainsi que dans l'ensemble de l'aire de répartition du loup du Minnesota. Nos objectifs étaient de déterminer pour les louves (1) les variations de l'âge de première reproduction, (2) la proportion de reproducteurs une année donnée, (3) l'âge moyen de primiparité et (4) le temps de génération.

METHODE

Nos données proviennent de deux sources (S1 Dataset): (1) 41 années de loups capturés vivants provenant d'une zone de 2 060 km² intensivement étudiée dans le centre-est de la **forêt nationale supérieure** (SNF) au nord-est du Minnesota [11], y compris les loups que Mech a étudié [10], et (2) 3 années de récoltes de loups sur l'ensemble de l'aire de répartition du loup du Minnesota d'environ 70 000 km² [12].

Dans la zone d'étude de la SNF, les loups se nourrissent principalement de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (entre 60 et 90 km pour un mâle), d'orignaux (*Alces alces*) (400 à 850 kg) et, surtout durant la saison sans glace, de castors (*Castor canadensis*) (15 à 25 kg) [16], [17]. La même chose est vraie pour les loups dans tout le MN, sauf que les orignaux manquent dans la plupart des aires de répartition du loup du MN. La population de loups de la SNF est l'une des rares populations de loups étudiées qui n'ait jamais été exterminée [18], bien que jusqu'en 1974 ses parties les plus accessibles aient été exploitées [19]. Des informations plus détaillées sur la zone d'étude de la SNF peuvent être trouvées dans [11] et sur l'ensemble de l'aire de répartition du loup du MN [20].



Dans la SNF de 1972 à 2013, principalement de juin à octobre, nous avons piégé des loups vivants avec des pièges à palettes modifiés, et nous les avons drogués par voie intramusculaire avec des anesthésiques à l'aide d'une seringue. Plusieurs combinaisons d'anesthésiques ont été utilisées au cours de l'étude: le chlorhydrate de phencyclidine et le chlorhydrate de promazine; le chlorhydrate de kétamine et le chlorhydrate de promazine; et le chlorhydrate de tiletamine, le chlorhydrate de zolazépan et la xylazine (inversé avec la yohimbine) [1] [21]. Les loups ont ensuite été pesés, mesurés, munis d'un radio-émetteur et, plus tard, localisés dans les airs tout au long de l'année et observés, surtout en hiver, mais parfois à d'autres moments [21, 11]. Nous avons mesuré la longueur et la largeur basale des mamelons avec des pieds à coulisse et nous avons noté si le lait pouvait en être expulsé. (Les louves allaitent jusqu'à 10 semaines [22], de sorte que nos animaux d'étude auraient pu être allaitant ou post-allaitant lors de leur capture, et notre équation explique la classification des mamelons (voir ci-dessous) [23, 24].

Nous avons enregistré la quantité d'usure des dents, et à partir de l'année 2000, nous avons comparé la quantité d'usure des dents à un tableau d'usure e référence de loups d'âge connu [25]. L'âge des loups capturés comme louveteau et repris plus tard étaient connus. Les loups capturés et recapturés avant 2000 étaient généralement considérés comme ayant ≥ 1 an à la première capture, et nous avons ajouté le nombre d'années entre la capture et la recapture pour attribuer un âge minimum connu à la capture ultérieure. Dans plusieurs cas, lorsque l'état de la dent de première capture indiquait un âge de plus de 1 an, nous avons estimé un âge basé sur la description de l'usure des dents. Nous avons exclu tous les louveteaux et les yearlings de nos analyses, car aucun n'a montré de signe de reproduction.

Nous avons déterminé l'âge et l'état de reproduction des loups femelles de SNF âgés de plus de 2 ans en se basant sur 113 captures (86 loups) (tableau 1). Huit loups (13 captures) avaient un âge connu (tableau 2). L'âge de 57 loups capturés a été estimé en comparaison avec le tableau d'usure dentaire de Gipson et al. [23]. Les loups de 43 captures étaient âgés de moins d'un an ou produisaient des âges ambigus sur le tableau de référence et leur âge a été ajusté a posteriori à partir des descriptions de l'usure dentaire.

Interpréter le statut de reproduction avec la taille du mamelon

Nous avons déterminé si un loup s'était reproduit l'année de capture en appliquant une formule de classification [24] longueur plus largeur du plus grand mamelon à la date de capture. La formule était basée sur des mesures bi-hebdomadaires du mamelon dans 4 catégories d'histoires de reproduction connues: les yearlings, les non-reproducteurs adultes, les anciens reproducteurs et les reproducteurs actuels [24]. Nous avons considéré les loups avec des mamelons discrets (assez petits pour ne pas les mesurer, $<0,2$ mm) comme non-reproducteurs.

Pour chaque mamelon mesuré, nous avons calculé les valeurs t pour chacune des 4 catégories potentielles ci-dessus, puis évalué les probabilités bilatérales d'obtention de chaque valeur t dans la version 1.06 d'Arc [26]. Nous avons donc attesté que la taille du mamelon observée provenait de la même population statistique que Mech et al. [24]. Nous avons assigné chaque loup à la catégorie de reproducteur avec la probabilité la plus élevée. Cependant, dans certains cas, la probabilité de la catégorie de probabilité la plus élevée («deuxième») était très proche de celle de la catégorie assignée. Par conséquent, nous avons développé un «indice d'ambiguïté» pour chaque loup en additionnant toutes les probabilités résultantes et en déterminant quelle fraction de cette probabilité totale a été apportée par chaque catégorie. Lorsque la différence entre la fraction de contribution de la catégorie sélectionnée et la catégorie «finaliste» était inférieure à 0,20, nous avons catégorisé le loup comme étant potentiellement dans l'une ou l'autre catégorie (p. ex. adulte reproducteur «actuel ou ancien»), «non reproducteur ou ancien», tableau 1). Cependant, parce que nous avons exclu les yearlings, nous avons regroupé les loups plus âgés dans la catégorie incorrectement catégorisée en yearlings en raison de leurs petits tétons dans une catégorie non reproductrice qui incluait également les non-reproducteurs adultes. Ainsi, nous avons compilé nos résultats en 3 catégories: non-

reproducteurs, anciens reproducteurs et reproducteurs actuels.

Dans quelques cas, la formule a produit des résultats qui contredisaient le statut connu de nos loups étudiés (voir résultats). Dans ces cas, la formule classait les loups comme «anciens reproducteurs», mais pour notre évaluation finale, nous avons classé ces femelles comme «reproductrices actuelles» si elles étaient en lactation, si des louveteaux étaient présents et s'ils étaient la seule femelle adulte connue dans la meute, ou s'il y avait des problèmes de taille d'échantillon ou de variance dans Mech et al. [24] sur les données de mamelons de loups captifs qui ont abouti à ce que les loups ayant de gros mamelons soient classés par erreur comme anciens reproducteurs (voir ci-dessous et [25]).

Données loup du Minnesota

Les données provenant de toute l'aire de répartition du loup MN ont été collectées par les autorités à partir de carcasses de loups chassés / ou capturés par les trappeurs, légalement récoltés, de novembre 2012 à décembre 2014, dont les organes reproducteurs (cicatrices placentaires) ont pu être examinés [5] ainsi que le sectionnement dentaire par le laboratoire Matson's Laboratory, LLC., Milltown, Montana, Etats-Unis [27]. Dans cet échantillon, la reproduction réussie était assimilée à la présence de cicatrices placentaires, alors que dans l'échantillon de SNF, la reproduction réussie était assimilée à celle de petits survivants jusqu'au stade de l'allaitement.

Âge moyen de primiparité et temps de génération

Nous avons calculé l'âge moyen des primipares comme suit: (1) Nous considérons tous les reproducteurs de 2 ans (reproducteur à 22 mois) comme premiers reproducteurs, car aucun de nos yearlings SNF n'avait de mesures compatibles avec un reproducteur et à cause de si peu de preuves (2) a soustrait le pourcentage de reproducteurs de 2 ans du pourcentage de reproducteurs de 3 ans et multiplié ce pourcentage par le nombre total de loups de cet âge pour déterminer le nombre de reproducteurs âgés de 3 ans. (3) a procédé de la même façon à chaque âge successif où le pourcentage de reproducteurs était plus élevé, (4) multiplié le total des premières reproductions de chaque âge multiplié par cet âge pour obtenir le nombre de cohortes-années de première reproduction par âge, et (5) divisé le nombre total de cohortes-années par le nombre total de premières reproductions pour obtenir l'âge moyen de primiparité. Cette approche suppose que chaque cohorte d'âge avait la même histoire de premier reproducteur que les précédentes. Par exemple, cette approche suppose que lorsqu'ils étaient âgés de 2 ans, les jeunes de 3 ans de notre échantillon se reproduisaient dans la même proportion que notre cohorte de 2 ans. Pour les données SNF, cette approche suppose également que les données recueillies sur une longue période représentent une approximation raisonnable de la tendance générale de la primiparité au cours de cette période. Pour les données de l'ensemble de l'aire de répartition du loup MN, cet échantillon représente l'âge moyen de la primiparité en 2012, 2013 et 2014.

RESULTATS

Proportion de reproducteurs une année donnée

Nous avons rencontré des problèmes avec l'utilisation de la formule de Mech et al. [24] pour faire la distinction entre les non-reproducteurs, les anciens reproducteurs et les reproducteurs actuels, car la plupart des échantillons bihebdomadaires de cette étude étaient faibles avec de grands écarts-types et des distributions chevauchantes [25]. Ainsi, en s'appuyant sur Mech et al. [24], nous n'avons pas été en mesure de distinguer 3 non-reproducteurs d'anciens reproducteurs et 16 anciens reproducteurs de reproducteurs actuels (tableaux 1 et 2). Néanmoins, nous avons été en mesure d'estimer raisonnablement la proportion de femelles SNF qui produisaient des petits une année donnée pour des âges spécifiques. En supposant que toutes les femelles que nous avons classées comme reproducteurs actuels ou «actuels ou anciens» étaient en fait des reproducteurs actuels (Tableau 1), alors 36% des 110 femelles SNF ≥ 2 ans se reproduisaient au cours d'une année donnée. En utilisant des observations de terrain pour remplacer les classifications de la formule et excluant toutes les femelles dont les classifications étaient ambiguës («reproducteurs actuels ou anciens»), sur 98 femelles, 33% se reproduisaient chaque année (tableau 3). La proportion de la cohorte d'âge qui s'est reproduite au cours d'une année donnée a augmenté de 19 à 80% chez les 2 à 5 ans ($n = 81$), puis a diminué pour atteindre 44% en moyenne chez les 6-12 ans ($n = 18$) (tableau 3). Cependant, la différence entre la proportion de loups âgés de 2 à 5 ans et de 6 à 12 ans classés comme reproducteurs dans leur année de capture selon le tableau 3 n'était pas significative ($P = 0,21$). Les non-reproducteurs ont montré des signes de reproduction plus tôt ou plus tard (tableau 4).

Les données disponibles de 159 louves récoltées ≥ 2 ans provenaient de toute l'aire de répartition du Minnesota. Parmi celles-ci, 58% s'étaient reproduites l'année précédente (tableau 5). À l'instar des résultats de la FNS, la proportion d'une cohorte d'âge qui s'est reproduite au cours d'une année a augmenté de 33 % chez les louves de 2 ans à 69% pour celles âgées de 5 ans. La différence entre le nombre de loups âgés entre 2 et 5 ans ($n = 124$) et entre 6 et 11 ans ($n = 35$) dans l'ensemble du Minnesota qui n'avaient pas été reproductrices (49% contre 17%) était significative ($P = <0,01$; Yates Chi² = 10,22; d.f = 1). Le nombre moyen de cicatrices placentaires chez les louves du Minnesota (tableau 5) n'a pas été maximal avant l'âge de 6 ans, sauf pour un loup de 10 ans et la différence entre le nombre moyen de cicatrices placentaires chez 2 louves de 5 ans (5,95) et ceux de 6 ou plus (6,86) étaient marginalement significatifs ($P = 0,577$, $t = 1,92$, d.f = 90).

La proportion de loups femelles âgés de 2 ans et plus qui se sont reproduites au cours d'une année donnée (33-36%) était significativement inférieure à la proportion correspondante (58%) de loups de tout le Minnesota (pour les reproducteurs actuels du tableau 3). $<0,001$; Chi² de Pearson = 15,43; d.f = 1; pour le tableau 1 actuel et les reproducteurs «actuels ou anciens», $P <0,001$; Chi² de Pearson = 12,02; d.f = 1 qui suppose que tous les 16 SNF «actuels ou anciens» étaient réellement tous reproducteurs actuels).

Primiparité et temps de génération

L'âge moyen estimé de primiparité pour la Forêt Nationale Supérieure était de 3,0 ans et pour l'échantillon complet de l'ensemble du Minnesota était de 2,9 ans (tableaux 6 et 7). Le temps de génération était de 4,3 pour les loups de la SNF et de 4,7 pour l'échantillon complet du Minnesota.

DISCUSSION

Dans la Forêt Nationale Supérieure, où les loups n'avaient jamais été exterminés et protégés légalement depuis 1974, les proportions de femelles reproductrices dans l'année échantillonnée variaient de 19% à 2 ans à 80% à 5 ans, et de 33% dans l'ensemble du Minnesota à l'âge de 2 ans à 100% à l'âge de 7 ans. À l'exception des louveteaux et des yearlings, seulement 33% à 36% des femelles SNF et 58% des femelles de l'ensemble du Minnesota se reproduisent au cours d'une année donnée. Le temps de génération pour les loups SNF était de 4,3 ans et de 4,7 ans pour les loups du reste de l'état. Les loups de toute l'aire de répartition du Minnesota comprenaient des sous-populations colonisées depuis 1990. Nos proportions de femelles reproductrices pour une année donnée sont considérablement inférieures à celles d'Alaska avec 66% pour une population de loups avec des proies de faible densité et 96% dans une de haute densité [28]. Cependant, les chiffres d'Alaska étaient basés sur le fait que les loups étaient en pré-oestrus, en oestrus ou gravides. Ils ne sont donc pas strictement comparables aux nôtres. Ils soulèvent cependant la possibilité que chez les loups, il puisse y avoir beaucoup d'échec reproductif entre le pré-oestrus et la naissance, y compris la résorption fœtale [29].

Nos résultats sur l'âge de maturité reproductive diffèrent de ceux de la population de loups du parc national de Yellowstone. Bien qu'aucune information ne soit disponible sur la proportion de chaque classe d'âge de Yellowstone qui s'est reproduite au cours d'une année donnée, l'âge moyen de primiparité était de 2,7 ans contre 2,9 et 3,0 pour nos échantillons. Les calculs de primiparité de Yellowstone et de SNF étaient basés sur la mise en commun de données pluriannuelles. Nos estimations reposent sur l'hypothèse que, en moyenne, chaque année, les proportions de chaque âge étaient supérieures à la proportion de l'âge précédent, jusqu'à 5 ans dans la SNF, et de 7 ans pour la plus grande population de loups du Minnesota. Bien que pour une année donnée, cette hypothèse pourrait ne pas être valide, en moyenne, elle devrait l'être. Étant donné que nos échantillons sont grandement biaisés par rapport aux loups plus jeunes, toute fausse représentation dans les échantillons plus anciens aura une incidence minime sur l'estimation de l'âge moyen des primipares.

La taille moyenne des portées à Yellowstone a atteint un pic chez les femelles âgées de 4 ans [32], comparativement à 6 ans chez les loups MN. Les tailles des portées à Yellowstone étaient basées sur les louveteaux observés, alors que les tailles des portées au Minnesota étaient basées sur les cicatrices placentaires, donc les 2 ensembles de données ne sont pas strictement comparables. Cependant, en général, les tendances de taille moyenne des portées pour chaque âge devraient être plus valablement comparables entre les deux régions car, au sein de chaque échantillon, les méthodes de

vieillesse étaient cohérentes, même si elles étaient différentes entre les échantillons.

Les différences dans les âges de primiparité entre les loups YNP et SNF sont parallèles aux différences d'âge et de masse corporelle maximale entre les deux populations. La masse corporelle des louves de Yellowstone atteint un pic à 2,75 ans [32], alors que les louves de la SNF atteignent un pic à environ 6 ans [10]. Cette différence de poids et de performance reproductrice pourrait être attribuable à la génétique (loups réintroduits au Yellowstone provenant de l'ouest du Canada), au degré de maturité de la population, ou aux deux. La population de Yellowstone est issue d'une réintroduction en 1995 et 1996 et a été relâchée dans une zone avec une population de proies d'environ 16 000 wapitis (*Cervus elaphus*), de sorte qu'elle a bénéficié d'une nutrition maximale [33]. Réciproquement, la population de SNF existe depuis des millénaires et une grande partie de la population de l'ensemble de l'aire de répartition du loup au Minnesota existe depuis 40 ans [12].

Nos temps de génération (4,3 et 4,7 ans) s'accordent généralement avec ceux du YNP [34] et avec Isle Royale [35], respectivement 4,16 et 4,00 ans. Cependant, les calculs effectués dans plusieurs études sur la durée de la domestication du loup ont supposé une durée de génération de loup de 3,0 ans (résumé dans [36]). Ces différences de générations pourraient avoir des effets profonds sur les résultats et les conclusions de ces dernières études.

Nous avons eu quelques problèmes en utilisant la formule et les données de Mech et al. [24] permettant de distinguer les différentes catégories de reproducteurs, principalement entre les reproducteurs anciens et actuels, en fonction de nos antécédents de reproduction connus et des probabilités dérivées de la formule. Les problèmes sont survenus parce que (1) certains échantillons captifs bihebdomadaires étaient petits avec de larges intervalles de confiance, et (2) les loups sauvages sont beaucoup plus sujets à la perte de louveteaux.

Sur les 55 loups non reproducteurs (excluant les yearlings), 45 avaient des mamelons discrets, dont 20 étaient estimés avoir 2 ans, 12 avoir 3 ans, 8 avoir 4 ans, 1 à 5, 1 à 6, 1 à 7 et 2 avoir 9 ans. La plupart de leurs âges ont été estimés à partir d'une carte d'usure dentaire [23] et pourraient être inexacts, avec des âges supérieurs sur ou sous-estimés jusqu'à 5 ans [23]. Ainsi, nos «plus vieux» loups aux mamelons discrets auraient pu être de jeunes non-reproducteurs. Alternativement, ils pourraient avoir été d'anciens reproducteurs dont les mamelons ont régressé comme avec le loup 6027, qui avait des mamelons discrets à 7 ans, mais s'était au moins reproduite à 2, 3 et 5 ans.

Parmi nos loups SNF d'âge connu, certains ou tous nos trois jeunes de 2 ans auraient pu se reproduire durant leur année de capture; de nos trois jeunes de 3 ans, l'état de reproduction dans l'année de capture était inconnu, et 2 ne s'était jamais reproduit, mais 1 l'avait fait à l'âge de 4 ans; la plupart de nos 4 ans (3 sur 4) se sont reproduits à cet âge; un de 5 ans et un âgé de 7 ans se sont reproduits à ces âges; et un de neuf ans et un de onze ans s'étaient déjà reproduit (tableau 2). L'information basée sur ces loups d'âge connu et leurs histoires de reproduction concorde avec nos résultats de ceux basés sur les mesures de mamelons de notre

échantillon entier de SNF et de ceux de la plus grande population MN.

Malgré les lacunes susmentionnées, nous avons pu distinguer les loups qui ne se reproduisaient pas durant l'année de capture, des loups qui étaient des reproducteurs actuels, ce qui nous a permis de déterminer pour une année donnée la proportion de femelles qui se sont reproduites cette année-là. Une plus faible proportion de femelles de la SNF a été reproductrice une année donnée à la plupart des âges que celles de l'ensemble du Minnesota. Trois différences importantes par rapport aux données de la SNF caractérisent les données de tout l'ensemble du Minnesota: (1) la méthode d'estimation de l'âge, (2) la méthode d'évaluation du statut génétique et (3) l'historique de la population et le degré de protection juridique. L'âge des spécimens de la plus grande population du MN ont été estimé par section dentaire, tandis que les âges des échantillons de la SNF étaient basés sur l'usure des dents. La section des dents a tendance à avoir une précision de moins d'un an, sauf chez les loups plus âgés [23]. Cependant, les inexactitudes d'âge auraient tendance à être aléatoires, ce qui n'expliquerait probablement pas le taux plus faible de femelles reproductrices dans SNF. De plus, la proportion des deux échantillons de 2 à 5 ans était presque la même, soit 81,6 et 80,0, ce qui donne une certaine confiance dans les techniques de « vieillissement ». L'évaluation de l'état de reproduction basée sur les cicatrices placentaires tendrait à être plus précise que celle basée sur le développement du mamelon, sauf pour évaluer les pré-reproducteurs [37].

La différence dans les méthodes d'évaluation de l'état de reproduction pourrait expliquer la constatation d'un taux de reproduction plus faible dans SNF, étant donné la difficulté que présente ce dernier échantillon pour distinguer les types de reproducteurs. Cependant, même en supposant que tous les loups classés en tant que reproducteurs « actuels ou anciens » étaient en fait des reproducteurs actuels, la proportion de reproducteurs de SNF était significativement inférieure à celle de la grande population du Minnesota. La différence pourrait aussi être due au fait que les cicatrices placentaires indiquent seulement l'état de gravidité, alors que les caractéristiques du mamelon dépendent de l'animal qui a mis bas et allaité.

Une autre possibilité peut venir des différentes histoires et protections légales des 2 échantillons. La population de la FNS n'avait jamais disparu et avait été légalement protégée pendant la plus grande partie de la période d'échantillonnage. Ainsi, elle avait depuis longtemps atteint son équilibre de saturation avec ses proies et était donc dans un état nutritionnel minimal pour la survie et la reproduction. À l'inverse, une grande partie de la population de loups avait recolonisé, élargi progressivement son aire de répartition au cours des quatre décennies précédentes et subissait divers

degrés de récolte illégale, de contrôle de la déprédation par le gouvernement et, pour les trois années d'échantillonnage, de récolte publique. Ainsi, il pourrait ne pas avoir été aussi saturé ou stable que la population SNF. D'autres régions pour lesquelles des données similaires sont disponibles proviennent de populations soumises à la récolte ou au contrôle, et, comme toutes les données sur les loups, montrent une proportion plus élevée de femelles reproductrices que notre échantillon de SNF (Tableau 8).

Dans tous les cas, nous pouvons conclure que dans notre population mature de longue date, ainsi que chez les loups en général, une proportion élevée de loups femelles plus jeunes ne se reproduisent pas et que la reproduction maximale des loups ne peut généralement pas être atteinte avant environ 5-7 ans, sauf chez les populations nouvellement colonisées. Le fait que certaines femelles de la SNF âgées de 3 à 4 ans soient restées immatures sur le plan reproductif est confirmé par l'histologie montrant l'absence de corps jaune, de corps albicantin et de follicules en développement [6].

En raison de la longue période de maturation reproductive chez les loups et parce que les jeunes loups constituent une proportion élevée de la population (Tableaux 1 et 5; [42] seulement environ un tiers des femelles ≥ 2 ans se reproduisent chaque année. Étant donné que 80% de la population est âgée de <5 ans [42], le nombre de loups qui se reproduisent dans cette population pendant plusieurs années est probablement faible.

En évaluant l'état de reproduction du loup en fonction de la longueur du mamelon ou même de la lactation, il faut également tenir compte du phénomène de pseudo-gestation et d'activité reproductrice prématurée. La pseudo-grossesse survient lorsqu'une femelle présente des signes physiques ou physiologiques de grossesse mais n'est pas enceinte. La pseudogestation n'a pas été signalée chez les loups sauvages, mais elle est connue chez les loups en captivité. Seal et al. [43] ont décrit une louve stérile et captive dont le profil endocrinien était à peu près le même que celui des loups en gestation, bien que ces auteurs n'aient pas qualifié la découverte de pseudo-gestation. Jochle [44] a indiqué que la pseudo-grossesse existe chez tous les canidés non gravides, y compris les loups. Cependant, les loups peuvent également montrer un développement du mamelon et d'autres signes de reproduction même s'ils n'avaient ni élevé ni été pseudo-gravides. Deux loups de la SNF ont montré de tels signes bien que leurs ovaires étaient immatures [6]. Ainsi, il est concevable que les femelles que nous avons classées comme reproductrices actuelles ou anciennes puissent être des non-reproductrices. Si tel est le cas, la proportion de loups SNF dans notre échantillon qui se reproduit chaque année aurait pu être encore plus faible que celle de nos données.

	Forêt Nationale Supérieure	Ensemble Minnesota	Autre
Age moyen de primiparité	2,9 ans	3 ans	2,7 à Yellowstone
Taux de reproduction des femelles de 2 ans	19 %	33 %	
Taux de reproduction des femelles de 5 ans	80 %	100 %	
Taux annuel de reproduction	33 à 36 %	58 %	66 à 96 en Alaska
Temps de génération	4,3 ans	4,7 ans	4,1 à Yellowstone