

Restons ensemble ? Facteurs intrinsèques et extrinsèques impliqués dans la dissolution des couples dans une population de loups en voie de recolonisation



Résumé

1. Pour les espèces socialement monogames, la dissolution du couple reproducteur a des conséquences importantes sur la dynamique des populations, et les facteurs extrinsèques ou intrinsèques à responsable de la dissolution des couples restent mal comprises, surtout chez les carnivores.

2. En utilisant un vaste ensemble de données sur les antécédents de vie, une analyse de survie et un cadre de risques concurrentiels, nous avons examiné le sort de 153 couples différents de loups (*Canis lupus*) dans une population de loups en phase de recolonisation en Scandinavie, pendant 14 hivers de suivi dans la neige et d'analyses ADN.

3. La dissolution des couples de loups était généralement liée à un événement de mortalité et était fortement affectée par des causes extrinsèques (c'est-à-dire anthropiques). Aucun divorce n'a été observé, et parmi la dissolution du couple, lorsque des causes ont été identifiées, la mort d'un ou des deux loups était toujours impliquée. **Le temps médian entre la formation de la paire et sa dissolution était de trois hivers consécutifs (c.-à-d. environ 2 ans).** La dissolution de la paire était principalement liée à l'homme, principalement causée par des actions de contrôle (36,7%), de braconnage vérifié (9,2%) et de collisions (2,1%). Les facteurs intrinsèques, tels que la maladie et l'âge, ne représentaient que 7% des dissolutions de couples. Le reste, 44,3% des événements de dissolution provenait de causes inconnues, mais nous soutenons qu'une grande partie pourrait s'expliquer par une source supplémentaire de mortalité d'origine humaine, le braconnage cryptique.

INTRODUCTION

La régulation des populations est souvent décrite par des processus intrinsèques ou extrinsèques. Les espèces avec de fortes structures sociales sont souvent plus enclines à expérimenter un type de régulation de population intrinsèque (Odden et al. 2014). Dans de tels systèmes sociaux, des facteurs extrinsèques (par exemple la prédation, mortalité par la chasse) peut interagir avec des facteurs intrinsèques de telle sorte que la mortalité totale augmente au-delà l'effet de la mortalité directe elle-même (c'est-à-dire provoquant **un effet super-additif**) (Milner, Nilsen et Andreassen 2007, Rutledge et al 2010, Andreassen et al 2013, Borg et al. 2015).

En raison de cet effet super-additif, il est essentiel de comprendre les mécanismes impliqués dans la régulation des populations, car quelques décès accidentels peuvent avoir un impact disproportionné avec d'importants effets sur la population. Par exemple, de nombreuses populations de grands carnivores menacées sont exposées aux événements de mortalité causés par l'homme. Si ces espèces à fort lien social entre les membres de leur unité sociale, subissent une mortalité humaine, cela peut entraîner la perturbation sociale du groupe et / ou la perte de leur descendance (Brainerd et al. 2008; Rutledge et al. 2010; Gosselin et al. 2015).

De nombreuses espèces ont évolué vers des systèmes

sociaux complexes, avec quelques individus dominants monopolisant la reproduction au sein de l'unité sociale (Macdonald 1983, Jennions & Macdonald 1994; Hatchwell 2009). C'est le cas pour certaines grandes espèces de carnivores menacées, dont plusieurs ont développé un système d'accouplement monogame. En théorie, les reproducteurs des espèces socialement monogames, doivent à plusieurs reprises faire face au choix de rester avec leur partenaire ou divorcer et trouver un autre partenaire. Cependant, la durée du succès de reproduction des individus dominants, augmente généralement avec la durée de leur mandat de domination (Hodge et al. 2008; Sanchez-Macouzet, Rodriguez et Drummond 2014). La durée des liens des couples suggère également avoir des effets positifs sur la performance de la reproduction des espèces socialement monogames en augmentant la familiarité du couple (Sanchez-Macouzet, Rodriguez & Drummond 2014).

Le maintien du statut de dominant, semble donc être une voie principale pour gagner en forme chez les espèces socialement monogames. Cependant, le statut de dominante est menacé par une variété de facteurs qui peuvent varier dans l'espace. Par exemple, la recolonisation et l'expansion de grandes populations de carnivores dans des paysages dominés par l'homme sont souvent directement affectés par la mortalité humaine, par exemple par des moyens légaux (piégeage) et des actions illégales (braconnage et empoisonnement) (Mech 1995, Persson, Ericsson et Segerstram 2009; Liberg et al. 2011). Les effets indirects des activités humaines, par exemple la fragmentation de l'habitat, la perte d'habitats (Delibes, Gaona & Ferreras 2001) géographique ou issus de gestions frontalières (Bischof, Brøseth & Gimenez 2015), sont également connus pour limiter la distribution des grands carnivores, ce qui conduit à une structuration génétique et parfois à une dépression consanguine avec de fortes conséquences sur la viabilité de la population (Keller & Waller 2002; Liberg et al. 2005), et possiblement aussi sur le maintien du statut de dominant (Kempnaers, Adriaensen & Dhondt 1998; Sparkman et al. 2012). En outre, les grandes populations de carnivores sont également affectés par des facteurs extrinsèques, tels que la nourriture disponible (Zedrosser, Dahle & Swenson 2006, Cubaynes et al. 2014) ou des facteurs intrinsèques de la population, tels que la concurrence intraspécifique (Cubaynes et al., 2014), ont également été trouvés pour affecter le statut de dominant (Hodge et al. 2008; Berger et al. 2015).

Dans cet article, nous avons utilisé les données d'un programme de suivi à long terme d'une population de

carnivore social, le loup (*Canis lupus*) en Scandinavie (Liberg et al., 2012) pour examiner les causes et l'importance des traits démographiques de la population, et la durée des liens de couple. Les informations génétiques et démographiques exhaustives recueillies sur la recolonisation de la population de loups scandinaves (Wabakken et al. 2001, 2012; Liberg et

al. 2012) offre une opportunité unique pour mieux comprendre les facteurs impliqués dans la dissolution des couples dans une grande population de carnivores sous forte influence anthropique (Karlsson et al., 2007, Liberg et al., 2011). Plus précisément, nous visons à dissocier l'effet de facteurs intrinsèques et extrinsèques impliqués dans la dissolution des couples de loups.

1. Premièrement, nous avons quantifié la dissolution des couples et leurs causes et leur dissolution prédite pour être principalement causée par des facteurs extrinsèques (c'est-à-dire anthropiques) responsables de la courte durée de liaison des couples (**H1**).

2. Ensuite, nous avons quantifié dans quelle mesure les caractéristiques intrinsèques et extrinsèques des couples expliquent le risque de leur dissolution. Nous avons émis l'hypothèse que les variations spatiales des facteurs extrinsèques (principalement anthropiques) expliquent les variations de durée des liaisons des couples (**H2**). Parce que la population est toujours dans une phase de recolonisation, avec des ressources alimentaires abondantes, nous avons en outre prédit (**H3**) qu'il devrait y avoir pas ou peu d'effets des facteurs intrinsèques de la population, tels que la concurrence intraspécifique, grâce à la faible densité de loups (Mattisson et al., 2013). Enfin, (**H4**) nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la consanguinité (c'est-à-dire un facteur intrinsèque) avait un rôle négatif dans la durée des couples (Kempnaers, Adriaensen & Dhondt 1998) en plus de la dépression de consanguinité précédemment observée dans cette population (Vila et al 2003, Liberg et al., 2005).

RESULTATS

Dissolution du couple

L'identité génétique des deux membres du couple territorial a été déterminée dans 98% des 442 territoires hivernaux documentés au cours de 14 hivers consécutifs de 1998/1999 à 2011/2012. Au total, nous avons détecté 179 couples différents représentant 429 couples-hivers surveillés et 295 individus différents (140 femelles, 155 mâles). Parmi nos 13 couples d'hiver à l'hiver, nous avons déterminé le sort de 153 couples différents et documenté un total de 119 événements de dissolution.

L'hiver suivant la plupart de ces événements de dissolution, un remplacement a eu lieu pour 70 couples (58,8%), avec un (72,9%, n = 51) ou les deux membres du couple (27,1%, n = 19) remplacés (figure 2). Pour la dissolution des 49 événements restants (41,2%), aucun remplacement n'a eu lieu avant ou au cours de l'hiver suivant, et nous avons détecté un seul individu dans 32,7% des cas (n = 16). Cependant, nous pourrions ne pas détecter d'individus ou de

couples sur le territoire précédemment occupé par le couple dissout dans 67,3% des cas (n = 33) (figure 2). Notre proxy a montré que l'âge moyen (\pm SD) pour l'établissement d'un couple était de 2 ans (\pm 1,61) et 2,4 ans (\pm 1,90), 3,7 (\pm 2,37) et 4,1 (\pm 2,60) suite à la dissolution du couple, et l'âge moyen des loups observés au sein d'un couple était de 3,2 ans pour

Lorsqu'il y a dissolution du couple, dans 59 % des cas, l'individu manquant est remplacé l'hiver suivant

les mâles ($\pm 2,21$) et 3,64 pour les femelles ($\pm 2,50$).

Causes de dissolution du couple

Au total, la courbe de survie indiquait que la moitié des couples (c'est-à-dire la persistance médiane des couples) se sont dissoutes après trois hivers consécutifs [IC à 95% = (3-4)] (c.-à-d. environ 2 ans) (figure 3). La probabilité globale qu'un lien de couple persiste d'un hiver à l'autre (c'est-à-dire environ 1 an) était de 0,68 (0,63-0,73). Aucun couple n'a duré plus de huit hivers consécutifs, sauf un qui a duré 12 hivers consécutifs, avec un mâle et une femelle âgé d'au moins 13 ans lorsque le couple a été dissout. Les dissolutions due à des causes inconnues étaient les plus courantes et se sont produites dans 44,3% [IC 95% = (37,8-50,8)] des cas. Les causes de dissolution ont été déterminées dans 55,7% des cas :

- 36,7% (25,9-47,5%) attribués à un abattage,
- 9,2% (0-20,1%) au braconnage confirmé,
- 7,7% (0-20,6%) aux causes naturelles de mortalité telles que la maladie et âge,
- 2,1% (0-11,9%) aux accidents liés à la circulation.

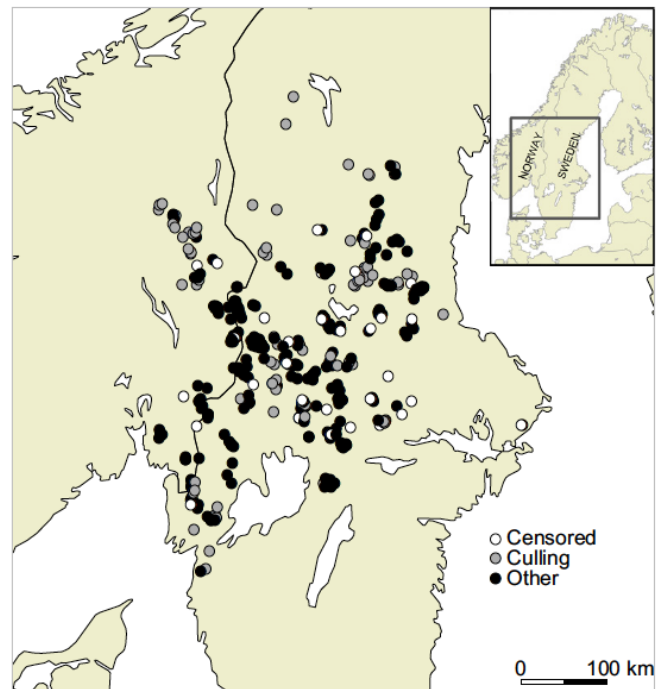
Caractéristiques intrinsèques et extrinsèques du couple sur le risque de sa dissolution

Selon les modèles CPH (semi-parametric Cox Proportional Hazard) basés sur tous les couples de loups, les variables **extrinsèques** les Distances de la zone centrale (LocCore), le gradient longitudinal (LocEast), les variables **intrinsèques**, le Coefficient de consanguinité du mâle ($F_{\text{mâle}}$), l'âge des mâles (Age_M) étaient les variables les plus importantes affectant la durée de la liaison des couples. La faible importance de variable relative et l'intervalle de confiance à 95% des rapports de risque ne chevauchant pas 1 (Tableaux 2 et 3) a montré que toutes les autres variables avaient considérablement moins d'influence sur la durée de la liaison du couple. Les risques de dissolution du couple ont augmenté avec la distance de la zone centrale, l'âge du mâle, le coefficient de consanguinité du mâle, et la durée du couple était plus longue avec l'augmentation du gradient longitudinal (Tableau 3).

En moyenne, la dissolution des couples avait tendance à se produire lorsque la dissolution était due à l'abattage par rapport à d'autres causes (Fig. 4). L'analyse de risque et les intervalles de confiance à 95% ont révélé que le risque de dissolution du couple concernent les **variables intrinsèques**; le coefficient de consanguinité et l'âge du mâle était plus important pour la dissolution que d'autres causes [$HR_{F_{\text{male}}} = 1,35$, IC 95% = (1,04- 1,76); $HR_{\text{Age}_M} = 1,32$ (0,99-1,76), respectivement] que ce qui est dû pour éliminer [$HR_{F_{\text{male}}} = 1,38$ (0,96-1,98); $HR_{\text{Age}_M} = 1,27$ (0,89-1,81), respectivement]. Concernant les **variables extrinsèques**, l'effet du gradient longitudinal était plus important pour la dissolution que d'autres causes (HR = 0,77, 95% CI = 0,61-0,97) que l'abattage (HR = 0,90, 95% CI = 0,69-1,18). Inversement, l'effet Distance de la zone centrale était plus importante pour la dissolution en raison des abattages (HR = 1,52, IC 95% = 1,12-2,06) que autres causes (HR = 1,16, IC à 95% = 0,91-1,47).

Coefficient de consanguinité du mâle remplacé

Puisque le coefficient de consanguinité des mâles a été retenu comme variable importante, nous avons vérifié si le coefficient de consanguinité du nouveau mâle serait inférieur après un remplacement. Cependant, les nouveaux mâles étaient en moyenne aussi consanguins que les mâles remplacés (moyenne f nouveau mâle = 0,266; vieux mâle = 0,241; $t = 0,96$, d.f. = 24, $P = 0,35$), et par conséquent, l'arrivée d'un nouveau mâle dans le couple n'avait pas d'effet sur le coefficient de consanguinité de leurs petits (moyenne f après nouveau mâle = 0,285; moyenne f avant nouveau mâle = 0,298; $t = -0,54$, d.f. = 24, $P = 0,60$).



DISCUSSION

Importance des facteurs extrinsèques dans les causes de dissolution des couples

Selon notre hypothèse (H1), les causes de dissolution des couples étaient principalement dues à des facteurs extrinsèques (c'est-à-dire anthropique). La mort d'un ou des deux partenaires était la cause principale des dissolutions de couples (Hinton et al. 2015), soutenu par les données de 98 membres radio-marqués (Liberg et al., 2008). **Aucun divorce n'a été observé, c'est-à-dire des cas où les deux individus étaient encore en vie après un événement de dissolution.** La cause de la dissolution du couple a pu être déterminée dans 55,7% des cas, et tous ont impliqués la mort d'un ou des deux loups, la plupart d'entre eux abattus par l'homme (élimination: 36,7%, braconnage vérifié: 9,2%, trafic: 2,1%) et 7,7% seulement pourraient être attribué à des facteurs naturels. Près de la moitié des événements de dissolution n'ont pas pu être déterminés. Si toutes ou la plupart des causes inconnues de dissolution étaient des événements de mortalité non détectés, il n'y a que deux possibilités principales : mort naturelle ou braconnage cryptique. Les prélèvements légaux sont par définition signalés dans tous les cas, et il est probable que presque toutes les collisions

routières furent également signalées. Liberg et al. (2008) ont montré que les causes naturelles constituaient 5,5% de toute la mortalité des reproducteurs équipés de collier de la population de loups scandinaves. Dans notre étude, les causes naturelles de dissolution de couple s'élevaient à 7,7% suggérant qu'une grande partie de la dissolution des événements causés par des causes naturelles ont été détectés, en supposant que les individus équipés de collier GPS représentaient un échantillon représentatif de la population. En conséquence, une source énigmatique de mortalité, comme le braconnage, pourrait être l'explication principale pour la partie restante des cas inconnus de dissolution. Le braconnage pourrait théoriquement être responsable d'environ la moitié de tous les événements de dissolution, et être de la même ampleur que la mortalité individuelle causée par le braconnage en Scandinavie (Liberg et al., 2011).

Nous ne pouvons pas entièrement exclure la possibilité que de fausses absences (des paires considérées comme dissoutes) étaient effectivement intactes, ce qui pourrait expliquer un grand nombre d'événements de dissolution dus à des causes inconnues. Cependant, le pedigree reconstruit de la population à partir de profils ADN, en combinaison avec l'effort de suivi (par exemple, en hiver 2008/2009, environ 100 agents de terrain ont suivi les loups sur > 5400 km; Liberg et al. 2012) signifie que très peu de couples reproducteurs pourraient ne pas avoir été détecté pendant plus d'un an. En outre, la probabilité de survie annuelle de la femelle et du mâle du couple ($surv_{femelle} \times surv_{mâle} = 0,82 \times 0,77 = 0,63$) obtenues à partir d'animaux munis de colliers GPS (Liberg et al., 2008), tombe dans l'intervalle de confiance de notre estimation de la durée de liaison des couples d'un hiver à l'autre (0,68 ; IC à 95%: 0,63-0,73). Ceci donne un support aux estimations de la durée de formation des couples obtenu dans notre étude.

La mortalité des grands carnivores dans les paysages dominés par l'homme est souvent d'origine humaine, à la fois en Scandinavie (par ex. Bischof et al. 2009 pour les ours bruns, Andren et al. 2006 pour le lynx, Persson, Ericsson & Segerstr 2009 pour les carcajous), et ailleurs (par exemple Jedrzejewska et al., 1996; et al. 2009 en Europe, Smith et al. 2010 en Amérique du Nord). Bien que le loup soit le plus étudié des grands carnivores, nous connaissons seulement une étude quantifiant explicitement la durée de formation des couples (Hinton et al., 2015). Dans ce étude, la durée moyenne de la liaison des couples de loups rouges (*Canis rufus*) a été estimé à 2 ans (durée de vie moyenne 3,2 ans) et >65% des dissolutions des couples ont été causés par des facteurs anthropiques (Hinton et al. 2015). Ces estimations sont comparables aux estimations obtenues dans notre étude et sont très différentes de la longue durée de liaison des couples de loups qui semble être perçu pour l'espèce (par exemple Mech 1997). Les taux de mortalité des loups adultes sont généralement faible en l'absence de prélèvement humain (Creel et al. 2015), ce qui suggère qu'une durée de liaison d'un couple est en moyenne de trois hivers consécutifs est relativement court pour une espèce à longue vie comme le loup (p. ex. atteint jusqu'à 15 ans dans la nature Carey & Judge 2000) et peut refléter le fort impact de la mortalité liée

à l'homme dans cette population.

Importance de la variation spatiale des facteurs extrinsèques sur le risque de dissolution du couple

Notre analyse de survie a révélé que la variation spatiale des facteurs extrinsèques était un facteur important influençant le risque de dissolution du couple (H2). Cependant, la situation géographique des couples en Scandinavie a mieux expliqué la durée du couple que les variables anthropiques. Bien qu'il existe un consensus parmi les scientifiques pour appliquer les actions de gestion et de conservation au niveau de l'unité biologique, l'administration souvent utilisée la juridiction comme base pour les décisions de gestion (Bischof, Brøseth & Gimenez 2015). Selon la politique officielle en Norvège et en Suède, les loups ne sont pas autorisés à s'établir dans toutes les régions de la péninsule. Par exemple, les loups Scandinaves qui se déplacent dans les zones d'élevage de rennes (c'est-à-dire couvrant approximativement la moitié nord de la Scandinavie) et en dehors de zones spécifiques de gestion norvégienne établie pour l'élevage des loups (c.-à-d. la frontière sud Suédo-Norvégienne) sont rapidement tué légalement. En conséquence, la zone de reproduction du loup est limitée à la Scandinavie centrale (figure 1) ce qui explique le risque plus élevé de mortalité due à l'abattage en périphérie de la population. En outre, une plus grande tolérance au braconnage existe en Norvège qu'en Suède (Gangaas, Kaltenborn & Andreassen 2013), qui pourrait être le mécanisme principal de dissolution des couples. Par conséquent, ceci pourrait suggérer que le risque de dissolution du couple peut ne pas être liés à une variation spatiale des caractéristiques anthropiques du paysage, mais plutôt à la variation de tolérance envers les carnivores et le braconnage.

Importance des facteurs intrinsèques sur le risque de dissolution du couple

La population de loups scandinaves souffre actuellement d'une sévère dépression de consanguinité qui réduit la forme physique individuelle (Liberg et al., 2005, Bensch et al., 2006). Nous avons trouvé un effet négatif du coefficient de consanguinité du mâle sur la durée du couple (H4), mais seulement pour la dissolution causés par des événements «autres». « L'hypothèse d'incompatibilité » suggère que l'appariement de deux individus qui sont intrinsèquement de bonne qualité, mais lorsqu'ils sont appariés ensemble entraîne une réduction de la forme physique, bénéficierait au jumelage avec un nouveau partenaire (Choudhury 1995). Ainsi, le remplacement d'un des membres du couple par un nouvel individu dont la progéniture serait relativement moins consanguine pourrait être un mécanisme reflétant l'évitement de la consanguinité (Choudhury 1995; Sparkman et al. 2012). Fait intéressant, ce modèle pourrait ne pas être confirmé dans cette population, car aucun cas de divorce n'a été détecté (c.-à-d. observé comme un nouveau couple après un événement de dissolution). En outre, les mâles remplacés n'étaient pas moins consanguins que leur prédécesseur. Cependant, nous

n'avons pas pu tester directement « l'Hypothèse d'incompatibilité » puisque cela nécessite d'avoir des données sur le succès reproducteur pour chaque couple, et notre la surveillance n'a pas fourni d'estimations précises sur la taille des portées, mais seulement sur le succès ou non de la reproduction. Une fois que les couples ont commencé à se reproduire, le taux de reproduction était élevés avec >95% des couples avec un statut reproducteur positif confirmé (SKANDULV non publié). Cependant, puisque la proportion du génome de la descendance est identique, dans certaines circonstances, peut varier considérablement entre les individus ayant un pedigree d'ascendance (par exemple, frères et sœurs), les vraies différences de consanguinité et de forme physique entre les individus peuvent ne pas avoir été défecté entièrement en utilisant uniquement des informations de pedigree (Kardos, Allendorf et Luikart 2014). Une explication alternative est que la dépression de consanguinité peut provoquer une augmentation de mortalité des mâles fortement consanguins (Keller et Waller 2002). Cependant, il n'y a eu aucun effet de la consanguinité sur la mortalité adulte jusqu'à présent dans cette population.

Bien que la population de loups scandinaves ait augmenté quatre à six fois pendant notre étude, nous n'avons pas trouvé de preuves de dissolution d'un couple dépendant de la densité par une augmentation de la densité locale de loups ou à travers des changements de densité de leur proie principale (original), comme notre hypothèse (H3). Ceci est soutenu par le manque de réponse de taille de territoires comme facteurs liés à la densité (Mattisson et al. 2013) et, jusqu'à présent, il n'y a qu'une seule observation confirmée de meurtre intraspécifique chez les loups Scandinaves à collier (Liberg et al 2008, Wabakken et al., 2009). L'âge du mâle était plus important que l'âge de la femelle pour expliquer la variation de la durée du lien du couple (tableau 3). Cela pourrait être expliqué par le fait que les mâles ont tendance à avoir un taux de survie généralement plus faible que les femelles dans la population (Liberg et al., 2008). Dans une autre étude, les mâles ont également montré un déclin de masse corporelle après environ 5 ans, ce qui pourrait être expliqué par une intense compétition intrasexuelle entre les mâles causant une faible longévité masculine (MacNulty et al., 2009).

Conséquences d'une dissolution

Pour une espèce socialement monogame, le maintien de la structure sociale basé sur la famille peut avoir une fitness importante associés à l'évolution adaptative de la parenté (Lukas & Clutton-Brock 2013). Par exemple, la durée de liaison du couple (Sanchez-Macouzet, Rodriguez & Drummond 2014) et la présence d'aides (Sparkman et al., 2011) peut avoir des effets positifs sur le succès reproducteur. De plus, la perte d'un des adultes peut entraîner une baisse de la survie des petits, l'abandon du territoire, la dissolution du groupe (Brainerd et al., 2008) ou un comportement inhabituel comme des accouplements incestueux (Vonholdt et al., 2008). Bien que l'impact de la dissolution d'un couple sur la croissance de la population soit dépendante du contexte (Brainerd et al., 2008, Borg et al., 2015), le taux de dissolution élevé observé dans notre étude suggère que les facteurs extrinsèques (c'est-

à-dire anthropiques) pourraient avoir un impact sur la recolonisation de la population et méritent plus d'attention (Liberg et al., 2011). Alors que les conséquences de l'impact humain sur les populations habituellement, portent sur la réponse numérique (c'est-à-dire les estimations de taille de population; mais voir Rutledge et al. 2010), nous avons fourni des estimations de l'influence anthropique sur la dynamique de l'unité sociale de la population, le couple. De plus, les facteurs de population intrinsèques, tels que les niveaux élevés de consanguinité observés dans cette population, peuvent aussi affecter négativement la durée du couple. Les mécanismes derrière ce résultat sont encore peu clairs et la recherche future pourrait aider à distinguer si la consanguinité peut agir sur le taux de divorce des couples ou diminuer la survie de mâles fortement consanguins.