

## Valeur adaptative des traits d'histoire de la vie, morphologiques et comportementaux chez les louves reproductives

# Journal of Animal Ecology



British Ecological Society

*Journal of Animal Ecology* 2013, **82**, 222–234

doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02039.x

## The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves

Daniel R. Stahler<sup>1\*</sup>, Daniel R. MacNulty<sup>2</sup>, Robert K. Wayne<sup>3</sup>, Bridgett vonHoldt<sup>3</sup> and Douglas W. Smith<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY, 82190, USA;

<sup>2</sup>Department of Wildland Resources, Utah State University, Logan, UT, 84322, USA; and <sup>3</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Los Angeles, CA, 90095, USA

### INTRODUCTION

La connaissance de la valeur adaptative des traits est fondamentale pour la compréhension de la biologie des systèmes naturels pour anticiper la réponse des espèces aux changements environnementaux. Un défi clé réside dans la compréhension de la contribution d'un trait de forme physique par rapport aux conditions environnementales (par exemple, compétition et maladie). En effet, dans quelle mesure un trait atténue l'impact du stress environnemental sur la forme physique peut être la jauge la plus robuste de sa valeur adaptative. Les études sur le succès de reproduction mettent en évidence plusieurs traits potentiellement adaptatifs, y compris la taille corporelle (Clutton-Brock 1988; Hamel et al. 2008), l'hétérozygotie génétique (Slate et al., 2000; Zedrosser et al., 2007), la reproduction coopérative (Cockburn 1998, Clutton-Brock et al., 2001; 2007) et la performance selon l'âge (Clutton-Brock 1988, Rebke et al., 2010). Cependant, on sait peu de choses sur l'importance relative de ces caractères sur le succès de reproduction, en particulier dans un contexte de conditions environnementales qui déterminent si un trait est favorisé ou pénalisé par la sélection naturelle.

Les conditions environnementales ayant une incidence sur la reproduction incluent la prévalence de maladie, la disponibilité des ressources et la densité de population. La maladie est une influence descendante (*top-down*) qui réduit la reproduction directement via la mortalité des descendants (Kissui & Packer 2004; Almberg et al. 2009) et/ou indirectement grâce à des interactions complexes gènes-environnement qui génèrent des **compromis** entre la reproduction et la survie (Graham et al., 2010). L'abondance des ressources et la densité de population impactent la reproduction de manière ascendante (de bas vers le haut, *bottom-up*), par un processus de densité dépendance (par exemple, concurrence intra-gilde (Creel, Spong & Creel 2001; Kissui & Packer 2004; Watts & Holekamp 2008, 2009). Pour les

espèces qui pratiquent la reproduction par coopération, l'augmentation de la reproduction liée à la taille du groupe compense les baisses de vitalité liées à la taille de la population, en particulier chez les espèces qui vivent en groupes territoriaux où les groupes plus importants dominent les petits groupes dans la concurrence pour l'accès à des ressources limitées (Mosser & Packer 2009). Cependant, la relation entre la densité dépendance à travers plusieurs niveaux d'organisation biologique reste largement inexplorée.

Ici, nous utilisons 14 ans de morphologie, d'histoire de vie, de données démographiques et écologiques des loups (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone (YNP) pour évaluer l'influence relative des différents traits sur le succès de reproduction des femelles à différents niveaux de stress. Les loups sont des carnivores sociaux qui vivent dans un territoire, au sein d'un groupe structuré, dans lequel ils coopèrent pour augmenter la survie des jeunes, pour défendre les ressources des concurrents et chasser (Mech 1970). Ils ont une histoire de vie rapide par rapport aux autres grands carnivores incluant une courte génération (environ 4-5 ans), une première reproduction précoce (2 ans), une grande fécondité (5-6 jeunes par portée), un développement rapide (80% de la taille adulte acquise à la fin de la première année) et une brève durée de vie (environ 5 ans) (Peterson et al., 1998; Fuller, Mech & Cochrane 2003; MacNulty et al. 2009a). Bien que les loups soient parmi les mammifères les plus étudiés dans le monde (Mech & Boitani 2003, Musiani, Boitani & Paquet 2010), étonnamment, on sait peu de choses sur les traits qui conduisent la reproduction chez ce prédateur charismatique.

Nous avons utilisé des modèles d'effets mixtes multivariés pour évaluer l'influence simultanée de multiples traits et conditions écologiques sur la performance reproductive annuelle (taille de portée et survie de la portée) de 55 femelles individuellement connues et testé diverses prédictions. Par rapport aux traits féminins, nous nous

attentions (i) à un affaiblissement de la performance de reproduction à un âge avancé (Hamilton 1966, Charlesworth 1980), avec un profil d'âge spécifique de reproduction suivant un schéma concave vers le bas avec un pic (c'est-à-dire le début de la sénescence reproductive) près de 5 ans (durée de vie médiane des loups YNP; MacNulty et al. 2009b); (ii) une corrélation positive entre la masse corporelle des femelles et le succès de reproduction étant donné que le poids chez les mammifères peut indiquer des individus de meilleure qualité (Hamel et al., 2008) ou être un pré-requis pour la domination sociale (Russell et al., 2003) avec des avantages sur la reproduction; (iii) une corrélation positive entre l'estimations de l'hétérozygotie multilocus et le succès reproductif démontré chez les individus consanguins de certaines espèces (Amos et al., 2001); (iv) une performance de reproduction différentielle entre les femelles noires et grises (déterminé par le locus K, CBD103, un gène b-défensine qui a deux allèles) parce que des études récentes ont suggéré une différences de forme parmi les couleurs de robe des loups d'Amérique du Nord (Musiani et al., 2007, Anderson et al., 2009; Coulson et al. 2011); et (v) une corrélation positive entre la taille de la meute d'une femelle et son succès reproducteur en raison du rôle des adultes auxiliaires comme aides (*helpers*). Avec en ce qui concerne les conditions écologiques, nous nous attendions à une diminution du succès (i) avec l'augmentation de la taille de la population en raison de la concurrence des ressources dépendant de la densité et (ii) pendant les épidémies en raison de pics de mortalité des louveteaux (Almberg et al., 2009).

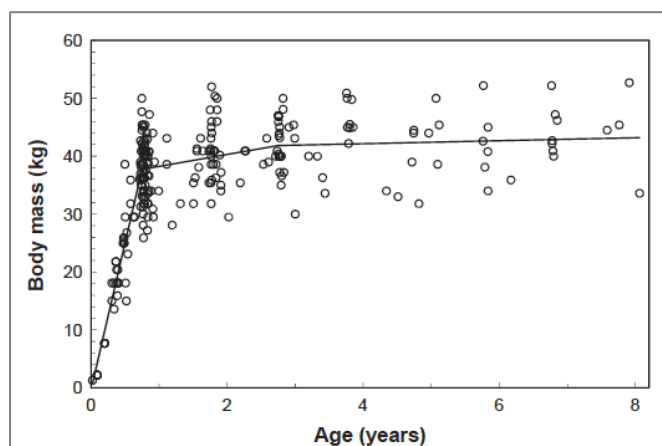
Nous avons utilisé une analyse multi niveau qui contrôle statistiquement les effets de multiples facteurs, avec une analyse de sensibilité, pour mesurer la force relative des facteurs de conduite de la reproduction du loup à travers les niveaux biologiques. Car les traits phénotypiques importants sur le plan écologique (par exemple, la morphologie, l'histoire de vie, le comportement) sont censés représenter des réponses adaptatives aux pressions de sélection liées à la concurrence et un environnement stochastique, nous nous attendions à des gains de ces traits reproductifs pour compenser les pertes en raison de pressions environnementales. Plus précisément, nous avons prédit une taille de groupe ayant le plus d'influence, compte tenu du rôle central de la socialité dans l'écologie comportementale du loup (Mech & Boitani 2003). Par conséquent, nous discutons de nos résultats en termes d'importance des multiples traits liés à la forme physique chez ce grand carnivore.

## RESULTATS

A l'aide de 55 femelles reproductrices (30 grises, 25 noires) nous avons enregistré 140 cas de reproduction annuelle, avec une variété de 32 de meutes différentes à travers le YNP, de 1996 à 2009. Les données portent sur les informations suivantes : reproduction ou non, taille de la portée et nombre de louveteaux survivant jusqu'à la fin de l'année. La plupart des observations ont concerné des portées (N = 125), et la plupart d'entre elles ont fourni des informations sur la taille et la survie de la portée (N = 119). Les observations qui comprenait la survie de la portée, mais pas la taille de la

portée (N = 3) ou vice versa (N = 3) parce que la taille de la portée à l'émergence de la tanière ou à la survie subséquente des louveteaux, respectivement, était inconnu. Ainsi, l'échantillon total différait quelque peu entre les analyses de la taille de la portée (N = 126 observations, 51 femelles) et la survie de la portée (N = 136 observations, 54 femelles).

La plupart des observations de portées provenaient de meutes avec une seule femelle reproductrice (77% de 125). Certaines venaient de meute avec >1 reproductrice, et ces portées ont été produites par des femelles dominantes (13%) et subordonnées (10%). Les reproductrices avaient entre 2 et 9 ans ( $\pm$  SE) âge de primiparité à 2,7 ( $\pm$  0,1) ans. Les femelles reproductrices ont vécu 5,4 ( $\pm$  0,4) ans en moyenne, et 50% sont mortes à l'âge de 5 ans (durée de vie médiane). Nous avons estimé l'âge spécifique et la masse corporelle des reproductrices à l'aide d'un modèle de croissance de femelle (Tableau S1, Informations à l'appui). Selon ce modèle best-fit ( $\Delta$ AICc = 0, 00), les femelles ont montré trois phases de croissance: croissance rapide à 0,75 ans, croissance modérée de 0,75-2,75 ans et aucune croissance au-delà 2,75 ans (figure 1). D'autres modèles plus performants ( $\Delta$ AICc <2,00, tableau S2, informations à l'appui) suggèrent que cette croissance s'est stabilisée de 1,75 à 3,75 ans. La masse corporelle prédite des femelles reproductrices du meilleur ajustement de modèle de croissance était de 26-53 kg.



**Fig. 1.** Growth profile of female wolves (N = 172) in Yellowstone National Park, 1995–2010. Points are observed age-specific weights (N = 238), and the solid line represents the population-averaged fitted growth curve from the best-fit mixed effects growth model (Table S1, Supporting information). Model selection results are in Table S2 (Supporting information).

### Taille de la portée

La variation de la taille de la portée à l'émergence de la tanière (plage = 0-11 louveteaux; **moyenne** 4,74  $\pm$  0, 21) était attribuable à un facteur individuel au niveau du groupe et de la population. Le GLMM final concernant la taille des portées comprend les termes pour l'âge des femmes et la masse corporelle, la taille de la portée adulte, la taille de la population et la maladie (Tableau 1). Les termes relatifs à l'âge et à la taille de la portée sont des variables identifiées lors de la sélection initiale du modèle (Tableau S3-S4, Informations à l'appui) et confirmées dans analyses de suivi (Tableau S5-S6, Informations à l'appui). Il n'y avait pas d'interactions par paires

significatives dans le modèle GLMM final (résultats non montrés).

La variable pour l'âge indique que la taille de la portée a peu changé de 2 à 4 ans ( $P = 0,323$ ), alors qu'il diminué de 7% (rapport taux d'incidence [IRR] =  $0,93 \pm 0,04$ ,  $P = 0,041$ ) pour chaque année au-delà de 4 ans (figure 2a). Mais l'âge approprié comme facteur catégorique a corroboré le déclin apparent lié à l'âge, parce que les femelles de 7 et 9 ans ont produit 33% et 53% moins de petits, respectivement, que les femelles de 4 ans ( $P < 0,040$ ).

L'effet principal de la masse corporelle féminine suggère que les femelles plus lourdes ont produit de plus grandes portées (figure 2b). Plus précisément, la taille de la portée a tendance à augmenter de 15% pour chaque 10 kg d'augmentation de la masse corporelle, bien que cela soit statistiquement insignifiant (IRR =  $1,15 \pm 0,09$ ,  $P = 0,104$ ).

La variable pour la taille de la portée (taille totale de la portée avant parturition; intervalle = 2-15 loups; moyenne  $5,19 \pm 0,24$  loups) indique un seuil auquel l'effet taille de meute sur la taille de la portée a soudainement changé (figure 2c). Au dessous de 8 loups, chaque loup supplémentaire a augmenté la taille de portée de 10% (IRR =  $1,10 \pm 0,03$ ,  $P < 0,001$ ). Mais pour chaque loup au-delà 8, la taille de portée a diminué de 9% (IRR =  $0,91 \pm 0,05$ ,  $P = 0,036$ ). L'ensemble de confiance des modèles ( $\Delta AICc < 2,00$ ; Tableau S6, Informations à l'appui) indique que le seuil de taille de groupe adulte peut avoir eu lieu à sept ou neuf loups.

La taille de la population et la maladie représentait des facteurs extrinsèques importants de contraintes sur la taille des portées. La taille de la population de loups dans le Yellowstone au moment des naissances (avril) était de 33 à 165 loups (moyenne =  $95 \pm 10$  loups), et la taille de portée a diminué avec l'augmentation de la taille de la population (figure 2d). Pour chaque tranche de 10 loups dans la population, la taille des portées a diminué de 3% (IRR =  $0,97 \pm 0,01$ ,  $P = 0,012$ ). Il y avait 23% moins de petits dans une portée à l'émergence de la tanière, les années avec une flambée de virus de la maladie de Carré que dans les années sans CDV (IRR =  $0,77 \pm 0,09$ ,  $P = 0,027$ ).

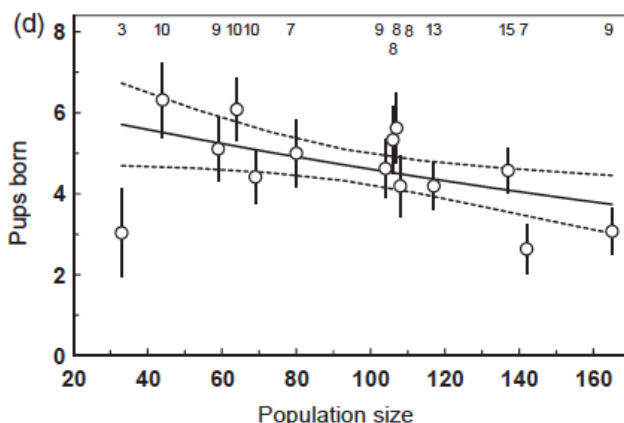
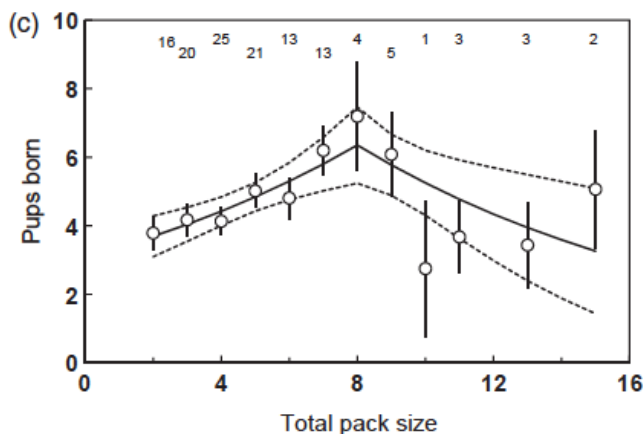
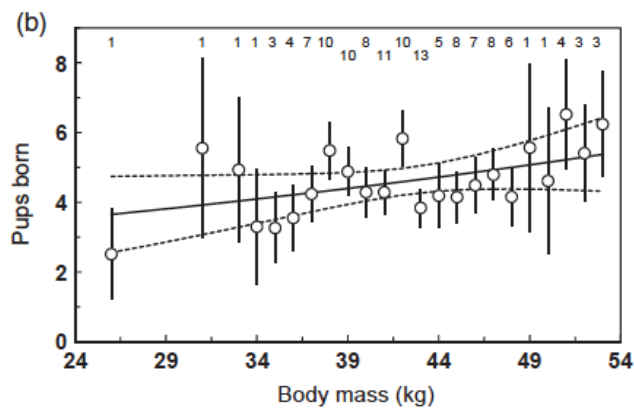
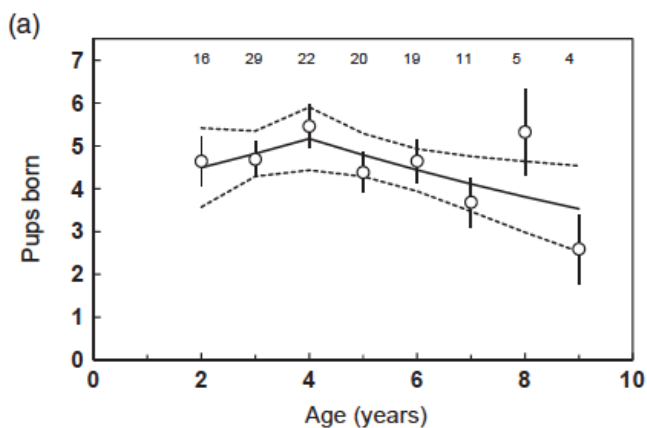


Fig. 2. Effets de l'âge (a), du poids (b), de la taille de meute (c), et de la population (d), sur le nombre de louveteaux à l'émergence de la tanière

### Survie de la portée

Comme pour la taille de la portée, la variation de la survie de la portée (plage = 0-9 louveteaux; moyenne  $3,07 \pm 0,20$  louveteaux) était attribuable à des facteurs individuels, de groupe et de population. Le GLMM final de la survie de la portée comprend l'âge de la louve, la masse corporelle, la couleur de la robe, la taille de la meute, la taille de la population et la maladie (Tableau 2). Les termes relatifs à l'âge et à la taille de la meute sont des variables identifiées dans la sélection initiale du modèle (Tableau S7- S8, Informations à l'appui) et confirmé dans le suivi des analyses (Tableau S9-S10, informations à l'appui). Dans l'ensemble, la survie de la portée

était positivement liée à la taille de la portée à l'émergence de la tanière (Corrélation de Pearson  $r = 0,65$ ,  $P < 0,001$ ,  $N = 119$  portées).

La variable spline pour l'âge indique que la survie de la portée change peu de 2 à 5 ans ( $P = 0,637$ ), alors qu'elle a diminué de 16% (IRR =  $0,84 \pm 0,07$ ,  $P = 0,016$ ) par année après 5 ans (figure 3a). Un modèle similaire avec un terme linéaire simple pour l'âge ( $\beta = -0,06 \pm 0,03$ ,  $P = 0,06$ ) bien noté ( $\Delta AICc = 0,79$ ), montre un déclin lié à l'âge : les femelles de 7 et 9 ans ont produit 39% moins ( $P = 0,040$ ) et 59% moins ( $P = 0,065$ ) de louveteaux survivants, respectivement, que les femelles de 5 ans. Comme indiqué par l'ensemble des modèles de confiance ( $\Delta AICc < 2,00$ ; informations à l'appui), le seuil pour le déclin reproductif se produisait de façon concevable à l'âge de 4 ou 6 ans.

L'effet sur la masse corporelle de la femelle indique que les louveteaux nés de femelles plus lourdes ont une plus grande survie (Figure 3b). Plus précisément, la survie de la portée a augmenté de 39% à chaque augmentation de 10 kg de masse corporelle de la femelle (IRR =  $1 - 39 \pm 0 - 12$ ,  $P = 0 - 005$ ). De plus, l'effet de la couleur de la robe indique que le locus K est lié à la performance de reproduction. Plus précisément, les femelles de couleur noire (toutes hétérozygotes au locus K, sauf une) avaient une survie annuelle des jeunes de 25% de moins par rapport aux femelles de couleur grise (IRR =  $0 \text{ à } 75 \pm 0 \text{ à } 15$ ,  $P = 0 \text{ à } 047$ ).

La taille de la meute (taille de la meute adulte pendant l'élevage des petits jusqu'à l'indépendance; gamme = 0-26 loups; moyenne  $6,76 \pm 0,36$  loups) influence positivement la survie de la portée dans toute son aire de répartition, mais la variable spline indique un seuil où cet effet diminue (figure 3c). Au-dessous de trois loups, chaque adulte de plus a augmenté de 55% la survie de la portée (IRR =  $1,45 \pm 0,16$ ,  $P = 0,022$ ), mais pour chaque adulte au-delà de 3 ans, la survie de la portée n'a augmenté que de 5% (IRR =  $1,05 \pm 0,01$ ,  $P = 0,001$ ). Notez le jeu de confiance des modèles ( $\Delta AICc < 2,00$ , Tableau S10, informations à l'appui) indique qu'un seuil de taille de groupe adulte peut avoir eu lieu à quatre ou cinq loups. Une taille de meute de 0 ( $N = 3$ ) étaient des cas où tous les membres adultes de la meute (y compris la femelle reproductrice) sont décédés ou ont disparu au cours de la saison d'élevage, résultant une survie des louveteaux négative à l'indépendance dans chaque cas.

Les contraintes sur la survie de la portée ont été entraînées à la fois par la taille de la population et la maladie. La taille de la population de loups YNP (excluant louveteaux) au moment où les louveteaux ont approché de l'indépendance (Décembre) était de 28-115 loups (moyenne =  $84 \pm 2,2$  loups), et la survie de la portée a diminué avec l'augmentation de la taille population (Fig. 3d). Chaque 10 loups supplémentaires dans la population entraîne une diminution de la survie de la portée de 5%, mais cet effet a été statistiquement faible (IRR =  $0,95$ ,  $P = 0,069$ ). Enfin, la survie des louveteaux a été considérablement réduite les années d'apparition de la maladie de carré, avec 53% moins de survie des louveteaux par portée que dans une année sans maladie (IRR =  $0,47 \pm 0,18$ ,  $P < 0,001$ ).

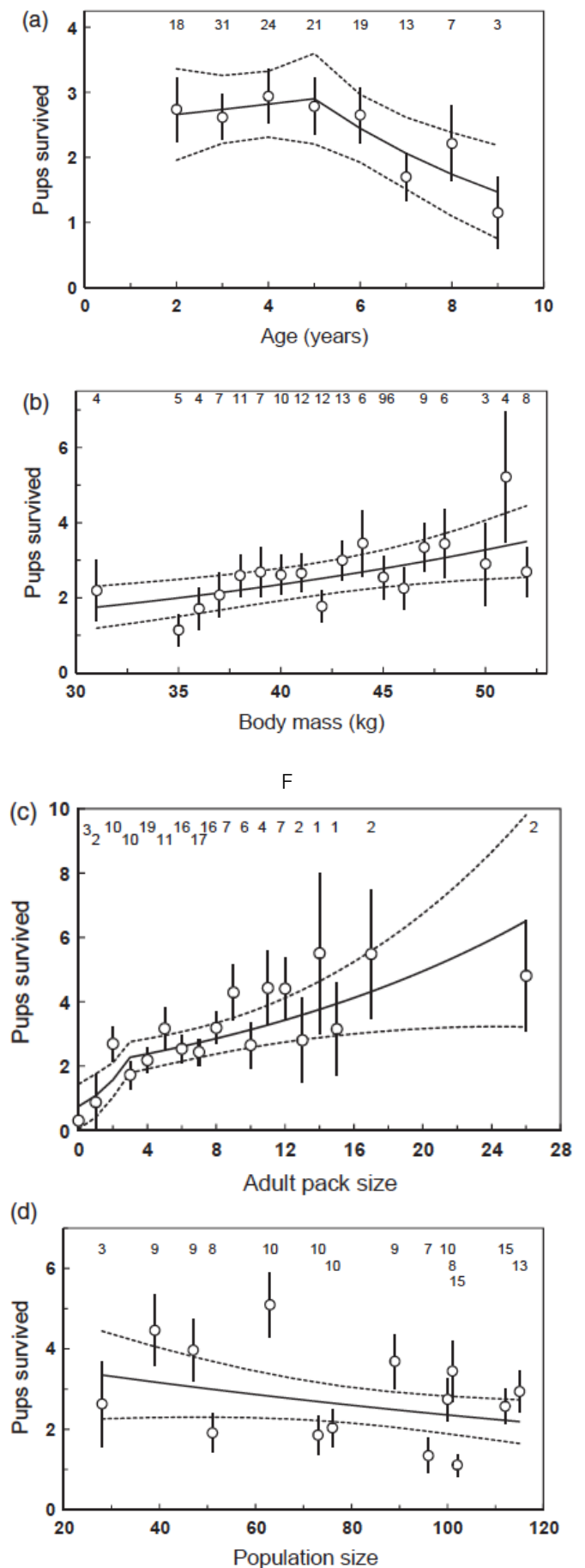


Fig. 3. Effets de l'âge (a), du poids (b), de la taille de meute (c), et de la population (d), sur la survie des louveteaux



## Influence relative des principaux effets sur la reproduction

Notre analyse de sensibilité a révélé l'importance relative de la morphologie, le comportement et les traits d'histoire de vie des femelles dans les conditions de densité de population et d'apparition de maladie observées au cours de l'étude. La sensibilité de l'analyse indique que les traits au niveau individuel étaient les plus influents sur le succès reproducteur, suivi par l'effet de groupe, puis les facteurs au niveau de la population. En utilisant le score total de sensibilité (ci-dessous entre parenthèses) nous classons dans l'ordre de plus grand effet : **la taille de la portée** a été la plus influencée par la masse corporelle de la femelle (0-27), la taille de la meute (0-20), la taille de la population (0-14), l'âge des femelles (0-12) et la maladie (0-11), (Figure 4). Pour la **survie de la portée**, la performance féminine était influencée par la masse corporelle de la femelle (0-21), suivi de la taille de la meute (0-19), de la maladie (0-10), de la taille de la population (0-06), de la couleur de la robe (0-4) et de l'âge (0-22), (figure 4).

## DISCUSSION

Notre analyse de la reproduction démontre que l'hétérogénéité de la **performance** des femelles a été influencée de manière significative par plusieurs facteurs au niveau des individus, des groupes et des populations (résumés dans le tableau S11, information). Surtout, nous démontrons que la **force** et la direction des effets sur la taille et la survie de la portée n'étaient pas uniformes et parfois en contraste, les pertes de reproduction à un niveau ont été compensées à un autre. **En évaluant simultanément les effets et en comparant leur influence relative, notre analyse indique que les traits individuels (la taille du corps) et le comportement (la socialité) a eu le plus grand effet sur la reproduction et a aidé à limiter l'impact de la concurrence et de la maladie.** Ci-dessous, nous discutons de chaque effet et de son importance sur la performance de la reproduction chez les loups de Yellowstone.

### Facteurs individuels influençant la reproduction

L'amélioration de la performance de reproduction liée à l'augmentation de la masse corporelle de la femelle est courante chez les mammifères (par exemple les ongulés - Albon, Guinness et Clutton-Brock 1983; sciurides - roi, Festa-Bianchet et Hatfield 1991; pinnipèdes - Iverson et al. 1993), mais pas encore documenté chez les loups sauvages. L'avantage reproductif d'une plus grande taille peut se manifester de nombreuses façons, y compris par une meilleure conception (Boyd 1984), par une meilleure capacité de butinage (MacNulty et al., 2009a), de lactation (Bowen et al. 2001) et par la masse de la progéniture (Iverson et al., 1993). **Notre analyse des loups du Yellowstone a révélé que l'effet de la masse du corps sur la reproduction des femelles dépasse celle des autres facteurs,** y compris la taille de la meute. Bien que l'effet de la masse corporelle sur la taille de la portée n'était pas statistiquement significatif, il était qualitativement similaire (figure 2b) et son effet hautement significatif sur la survie des jeunes (figure 3b). L'effet le plus fort sur la survie de la portée, peut refléter un plus grand investissement maternel dans la survie des petits (par exemple lactation,

développement de la progéniture) par rapport à la taille de la portée (par ex. gestation). L'importance reproductive de la masse corporelle est encore mise en évidence par une correspondance étroite entre âges de primiparité (2,7 ans) et masse corporelle maximale (2,75 ans). En revanche, les ongulés et les ursidés femelles commencent à se reproduire longtemps avant d'atteindre la taille maximale (Zedrosser et al., 2009, Martin et Festa-Bianchet, 2011), peut-être parce qu'ils présentent une histoire de vie comparativement plus lente et un environnement social moins compétitif. Chez les loups, les avantages de la reproduction de grande taille combinés avec un début d'âge de première reproduction sont susceptibles de fortes pressions sélectives pour une croissance rapide néonatale comme illustré dans notre modèle de croissance (figure 1). Ce modèle de croissance suggère que les expériences de vie tôt peuvent fortement influencer la forme physique de vie, comme cela a été montré chez d'autres espèces coopératives (suricates *Suricata suricatta*, Russell et al., 2003, loup rouge, *Canis rufus*, Sparkman et al. 2011).

La sensibilité de la reproduction liée à la masse corporelle, combinée à une croissance néonatale rapide, un corps adulte et une masse efficace croissante avec l'âge et une durée de vie courte, explique probablement les effets modérés de l'âge sur la reproduction des femelles. L'âge spécifique de la performance de reproduction est généralement attribuée soit à une expérience accrue ou à un investissement dans les ressources (Curio 1983, Clutton-Brock 1988) ou à la sénescence (Nussey et al. 2008), ou alternativement, peut être masqué par la sélection d'individus de qualité variable (Reid et al. 2003; de Pol & Verhulst 2006). En ce qui nous concerne, nous n'avons trouvé aucun effet d'âge à la première ou à la dernière reproduction, indiquant que la performance liée à l'âge n'est pas masqué par l'apparition différentielle de la reproduction ou de la mortalité associée à la qualité individuelle. **Bien que le succès de reproduction ne s'améliore pas avec l'âge, il a diminué au-delà de 4-5 ans. À notre connaissance, c'est la première démonstration de la sénescence reproductive chez les loups sauvages.** Ce résultat complète les découvertes récentes que les loups YNP présentent une sénescence dans la capacité de chasse (MacNulty et al., 2009b) et soutient l'hypothèse que la sélection naturelle est trop faible pour soutenir une santé génétique dans la vie tardivement (Hamilton, 1966; Charlesworth 1980). **Alors que les effets sociaux peuvent modérer le vieillissement (Lee 2003, Bourke 2007), nous n'avons trouvé aucune interaction entre l'âge et la taille du groupe, suggérant que les auxiliaires n'ont pas influencé le taux ou l'apparition de la sénescence de reproduction,** semblable aux résultats d'autres espèces coopératives (Sharp et Clutton-Brock 2010). Bien que la sénescence a été largement détectée chez les mammifères (Nussey et al. 2008), son importance pour la forme physique dans les populations sauvages reste controversée, en particulier chez les espèces à vie courte (Turbill & Ruf 2010). **Étant donné la durée de vie relativement courte des loups, il n'est pas surprenant que l'âge fût un facteur relativement sans importance par rapport à la masse corporelle.**

Curieusement, les femelles grises ont eu plus de succès reproductif que les femelles noires, malgré l'influence

modérée de la couleur du pelage dans son ensemble. Alors que les mécanismes entre la couleur de la robe et la reproduction reste peu claire, nos résultats peuvent représenter un compromis entre la reproduction et d'autres mesures de condition physique (par exemple, la survie). Ceci est peut-être dû à l'antagonisme pléiotropie associée au locus K (gène  $\beta$ -defensin) responsable du mélanisme chez les loups (Anderson et al., 2009) et associé à l'immunité innée et adaptative (Yang et al. 1999). Étant donné que la coloration à base de mélanine est souvent associée à des effets régulant le bilan énergétique, le stress et l'immunité chez les vertébrés sauvages (Ducrest, Keller & Roulin 2008; Gasparini et al. 2009), il peut y avoir une association positive entre le mélanisme et l'immunocompétence qui confère un avantage de survie aux loups noirs. En effet, les enquêtes préliminaires sur les taux de survie des loups au Yellowstone montrent que les femelles noires connaissent une plus grande survie que les femelles grises (projet Yellowstone Wolf, données non publié). Cependant, les coûts de l'immunité peuvent contribuer à des coûts de reproduction, un modèle démontré chez d'autres mammifères (Graham et al., 2010). De plus, une étude récente a trouvé une meilleure condition physique pour les loups hétérozygotes noirs YNP, suggérant une sélection équilibrante (Coulson et al. 2011). Ensemble, ces modèles indiquent des différences de forme physique associée au locus K qui peuvent aider à expliquer le maintien du polymorphisme de couleur dans certaines populations de loups d'Amérique du nord.

Bien que les estimations de l'hétérozygotie (parenté interne, IR) ont été corrélés avec une variation de performance chez certaines espèces (par exemple, Amos et al. 2001; Zedrosser et al. 2007), nous n'avons trouvé aucun effet significatif de ce trait sur la reproduction. Ceci est probablement dû aux variations génétiques et à l'évitement de la consanguinité chez les loups de Yellowstone (vonHoldt et al., 2008).

### Facteurs au niveau du groupe influençant la reproduction

L'évolution de la socialité chez les grands carnivores est influencée par de nombreux facteurs, y compris la défense territoriale (Mech & Boitani 2003; Mosser & Packer 2009), la chasse de groupe (MacNulty et al., 2012), la défense alimentaire (Creel, Spong & Creel 2001; Vucetich, Peterson & Waite 2004), la sélection des jeunes (Schmidt & Mech 1997) et l'élevage coopératif (par exemple Mech 1970, Clutton-Brock 2002). Nos résultats soulignent la valeur adaptative de la socialité en montrant la taille de la meute comme le deuxième **moteur** le plus important du succès reproducteur. Des effets similaires ont été trouvés chez d'autres systèmes de canidés (par exemple Harrington, Mech & Fritts 1983, Moehlman 1986; McNutt & Silk 2008; Sparkman et al. 2011) et sont typiquement attribués aux auxiliaires s'occupant des louveteaux. Encore, certaines études sur les canidés ont montré aucune corrélation (par exemple Peterson, Woolington et Bailey 1984; Pletscher et al. 1997) ou un effet négatif des auxiliaires sur la reproduction, en particulier lorsque des conditions socioécologiques défavorables prévalent (par exemple, forte compétition intraguide, faible densité de proies, Harrington, Mech & Fritts 1983, Gusset & Macdonald 2010; Sparkman et al. 2011).

Nos résultats montrent des effets non linéaires et contrastés de la taille de la meute sur la reproduction d'importance, parce qu'ils démontrent que les effets de groupe sont conditionnels aux stades du cycle de vie et ne sont pas uniforme entre les tailles de groupe. Peu d'études ont démontré une non-linéarité significative des effets de la taille du groupe chez les mammifères en reproduction coopérative (par exemple, les marmottes, Armitage & Schwartz 2000). **La corrélation négative entre la taille de portées aux premiers stades de vie et les tailles de meutes plus grandes (> 8 loups) attire l'attention sur les coûts apparents de la socialité à ce stade de la reproduction.** Des mécanismes sous-jacents peuvent inclure les coûts de la concurrence au sein de la meute pour la nourriture (Harrington, Mech & Fritts 1983, Schmidt & Mech 1997) ou le stress socialement induit par les concurrents au cours de la saison de reproduction (Creel 2001, McNutt & Silk 2008), qui peut affecter la condition maternelle au début de la reproduction chez les reproducteurs coopératifs (Russell et al., 2003, Sharp et Clutton-Brock, 2010). **En revanche, nous avons trouvé des effets positifs des auxiliaires sur la survie de la portée dans toutes les tailles de portées,** démontrant que la survie des louveteaux a été améliorée dans les meutes plus grandes. En plus d'avoir plus d'aides pour la fourniture des jeunes, de plus grands groupes ont un avantages numériques face à d'autres groupes (Mech & Boitani 2003) et intraguide (Wilmers et al., 2003; Vucetich, Peterson & Waite 2004) pour les ressources (par exemple, la nourriture, territoire), ce qui peut contribuer à la survie de la progéniture, comme montré chez les lions (*Panthera leo*, Mosser & Packer 2009). **Fait important, l'influence positive des auxiliaires était plus forte pour les petites meutes, indiquant qu'il y a un seuil en dessous de laquelle les assistants sont particulièrement importants pour le succès de l'élevage.** Bien que les loups ne soient pas considérés obligatoirement comme des éleveurs coopératifs, **nos résultats sont conformes à l'Effet Allee** (c'est-à-dire densité dépendance inverse) où le niveau de recrutement de la portée essentiel à la persistance du groupe dépend d'une taille de groupe minimale (Courchamp, Clutton-Brock et Grenfell 1999; Gusset & Macdonald 2010).

Nous reconnaissons que notre analyse n'a pas examiné le rôle de la disponibilité alimentaire comme mécanisme sous-jacent à la covariation entre la production de louveteaux et la taille de la meute. De plus, cette étude n'a pas abordé si l'effet de groupe sur la reproduction a été influencé par l'altruisme dirigé par la famille et les avantages inclusifs de forme physique, qui peuvent se produire chez les loups (Harrington, Mech & Fritts 1983, Schmidt & Mech 1997). Les travaux futurs visent à tester ces idées en évaluant les effets du succès de la chasse en fonction de la taille de la meute (par exemple, taux d'acquisition des proies et de biomasse), de la composition de la meute (par exemple, la parenté, la structure d'âge, le sex-ratio) et la domination sociale sur les mesures de fitness.

### Facteurs au niveau de la population influençant la reproduction

Bien que la maladie de Carré (CDV) ait été moins influente globalement que les traits individuels ou les effets de taille de groupe, elle a eu un impact stochastique prononcé

sur la reproduction des femelles. La diminution de la survie de la portée liée à la maladie de Carré, est concordantes avec les résultats antérieurs de ce système (Almberg et al., 2009), la mortalité des petits se produisant après le sevrage et culminant parfois par la perte complète de la portée. Nos résultats s'ajoutent à cette connaissance et montrent que les flambées de CDV conduisent également à une réduction des tailles de portées à l'émergence de la tanière. La CDV a été documenté comme barrières placentaires chez les chiens domestiques (*Canis lupus familiaris*), provoquant avortements, une progéniture moins nombreuse et l'apparition de maladies neurologiques (Pandher et al., 2006). Dépendant de l'exposition à la CDV et des modes d'infection des mères, de la condition maternelle et/ou de la transmission de la maladie aux nouveau-nés cela peut expliquer la réduction de la taille des portées précoces durant les années d'apparition de la maladie.

Nos résultats suggèrent que la maladie peut être une **force sélective** forte dans les systèmes de canidés, en particulier si elle est liée à des traits individuels qui compensent ses effets négatifs. Par exemple, la sélection pour les traits qui peuvent être liés à la condition maternelle et l'immunocompétence (par exemple, la taille corporelle, la couleur de la robe).

Notre constatation concernant les effets négatifs de la densité sur la reproduction est compatible avec de nombreuses populations de vertébrés, où les changements de taux vitaux se produisent pour la concurrence alimentaire (Fowler 1981). Cet effet au Yellowstone est probablement dû à une concurrence accrue entre congénères avec des densités de loups élevées au cours de notre étude (Projet Yellowstone Wolf, données non publiées). Cependant, nos résultats de sensibilité montrant que l'effet positif de la densité dépendance au niveau du groupe était plus influent que la densité démographique au niveau de la population, met en évidence un bénéfice de la socialité du loup. Plus précisément, l'augmentation de groupe peut servir de tampon contre les effets négatifs de la compétition intergroupe. Ces résultats démontrent une relation plus nuancée entre les conditions écologiques et la socialité, dans des conditions favorables (c'est-à-dire une abondance de ressources) sont pensés pour détendre le besoin de comportement coopératif, induire des effets de groupe significatifs sur la forme physique de la progéniture moins apparent (Gusset et Macdonald 2010). Ici, nous proposons que dans les conditions socio-écologiques de

haute abondance de proies pendant notre étude, qui à son tour a abouti à une forte densité de loups, à une compétition sur les territoires et/ou les opportunités de reproduction ont renforcé la relation entre la socialité et la forme physique. Nos résultats diffèrent des autres études sur le loup (Harrington, Mech & Fritts 1983, Sparkman et al. 2011) où les assistants ont montré soit un effet négatif ou aucun effet sur la survie des petits sous de fortes densités. Alors que ces résultats minimisent l'effet bénéfique de la vie de groupe (Silk 2007), nos résultats soulignent comment les conséquences de la socialité sur la condition physique sont conditionnées aux conditions socio-écologiques dominantes.

## CONCLUSIONS

Mesurer le succès reproducteur à partir d'études longitudinales est essentiel pour lier des traits individuels à des dynamique évolutive chez les populations sauvages, en réponse aux changements environnementaux (par exemple Coulson et al. 2006, 2011). Notre étude identifie les modèles de traits et d'environnements spécifiques sur la reproduction du loup qui pourraient améliorer les modèles reliant la structure d'âge, la structure sociale, la densité et les profils de maladie avec les dynamiques écologiques et évolutives chez les grands carnivores. De plus, notre étude clarifie comment l'histoire de vie, la socialité et les conditions écologiques interagissent chez des reproducteurs coopératifs et classe la valeur adaptative des traits de forme physique individuelle dans la compétition et un environnement stochastique. En accord avec les résultats d'un tableau d'études de mammifères, nous démontrons des modèles similaires dans l'influence spécifique des traits et de l'environnement sur la reproduction, tout en évaluant de manière unique les forces de ces facteurs. Chez les loups, il semble que la performance est influencée plus par des phénotypes que des conditions environnementales, et il serait utile de savoir si cela est vrai chez d'autres taxons. La connaissance des traits qui favorisent la forme physique dans le contexte du stress environnemental est une clé pour comprendre comment les populations sauvages réagissent aux changements climatiques mondiaux, aux épidémies, à la modification de l'habitat et l'exploitation humaine, notamment en ce qui concerne les espèces apex, ce qui peut avoir un effet disproportionné sur les systèmes naturels via un phénomène de cascades trophiques (Estes et al., 2011).