


L'âge de la première reproduction chez les loups : différents modèles de densité dépendance pour les femelles et les mâles

PROCEEDINGS B

royalsocietypublishing.org/journal/rspb

Research




Cite this article: Wikenros C, Gicquel M, Zimmermann B, Flagstad Ø, Åkesson M. 2021 Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proc. R. Soc. B* **288**: 20210207. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0207>

Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males

Camilla Wikenros¹, Morgane Gicquel^{1,†}, Barbara Zimmermann², Øystein Flagstad³ and Mikael Åkesson¹

¹Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, 73993 Riddarhyttan, Sweden
²Faculty of Applied Ecology, Agricultural Sciences and Biotechnology, Campus Evenstad, Inland Norway University of Applied Sciences, 2480 Koppang, Norway
³Norwegian Institute for Nature Research, PO Box 5685 Torgard, 7485 Trondheim, Norway

 CW, 0000-0002-2825-8834; MG, 0000-0002-0823-1239; BZ, 0000-0001-5133-9379; ØF, 0000-0002-5534-8069; MÅ, 0000-0002-4325-8840

Résumé

L'âge de la première reproduction constitue un **trait** clé de **l'histoire de vie** chez les animaux et est façonné au cours de l'évolution par les avantages et les coûts de la reproduction précoce ou tardive. La compréhension de la façon dont les changements intrinsèques et extrinsèques affectent l'âge de la première reproduction est cruciale pour la conservation et la gestion des espèces menacées en raison de ses effets démographiques sur la croissance de la population et le temps de génération. Sur une période de 40 ans dans la population de loups Scandinaves (*Canis lupus*), y compris la phase de recolonisation, nous avons estimé l'âge de la première reproduction réussie (survie des petits jusqu'à au moins trois semaines) et examiné comment la variation entre les individus s'expliquait par le sexe, la taille de la population (de 1 à 74 meutes), l'origine primipare ou multipares, l'expérience reproductive du partenaire et la consanguinité. L'âge médian à la première reproduction était de 3 ans pour les femelles (n=60) et de 2 ans pour les mâles (n = 74), et variait entre 1 et 8-10 ans (n = 297). L'âge des femelles à la première reproduction diminuait avec l'augmentation de la taille de la population, et augmentait avec les niveaux élevés de consanguinité. La probabilité pour les mâles de se reproduire plus tard a d'abord diminué, atteignant son minimum lorsque le nombre de territoires approchait 40-60, puis a augmenté avec l'accroissement de la taille de la population. La consanguinité pour les mâles et l'expérience reproductive des parents et des partenaires pour les deux sexes ont eu des effets globalement faibles sur l'âge de la première reproduction. Ces résultats permettent une estimation plus précise des paramètres lors de la modélisation de la dynamique des populations pour la gestion et la conservation des petites populations vulnérables de loups, et montrent comment les humains, par le biais de la chasse légale et illégale, influencent un trait important de **l'histoire de vie** comme l'âge de la première reproduction.

1. INTRODUCTION

L'âge de la première reproduction constitue un **trait** clé de **l'histoire de vie** chez les animaux, et est façonnée au cours de l'évolution par les avantages et les coûts de la maturité précoce ou tardive [1,2]. La connaissance de l'âge de la première reproduction et de ses variations au sein d'une même espèce est cruciale pour la conservation et la gestion des espèces menacées en raison de ses effets

démographiques sur le temps de génération et la croissance de la population [3-6]. La maturité précoce a l'avantage d'augmenter la production reproductive à un jeune âge, et la sélection devrait favoriser les individus qui se reproduisent tôt [1]. Cependant, outre les contraintes liées à la capacité physiologique de reproduction et à l'accès limité aux partenaires et à l'espace vacants, la reproduction peut également être retardée afin d'économiser des ressources pour la croissance et la reproduction future ou pour accéder à un territoire de meilleure qualité [7-9]. Au niveau individuel, des facteurs tels que la densité de la population, la densité et la disponibilité des proies, la qualité de l'habitat et la variation du risque de mortalité dans le paysage peuvent donc tous affecter le processus de maturité [9-13].

L'âge à la première reproduction dépendant de la densité, avec des primo-reproducteurs plus jeunes lorsque la taille de la population est faible, peut avoir des conséquences importantes pour la persistance des espèces à longue durée de vie en tant que **tampon** contre les fluctuations de la population [10]. Pour les populations récemment rétablies ou de petite taille, on s'attend à ce que l'âge à la première reproduction soit lié de façon non linéaire à la densité de la population [14], comme d'autres composantes de la condition physique. Initialement, à partir de l'événement fondateur, la population peut être soumise à un **effet Allee** [15]. L'effet Allee prédit une diminution de l'âge de la première reproduction avec la croissance de la population, car la fitness individuelle peut être facilitée par la présence d'un plus grand nombre de congénères. Lorsque la population approche de la capacité de charge et que les ressources deviennent limitées pour la survie et/ou la reproduction, la valeur adaptative diminue, l'âge à la première reproduction étant positivement lié à la densité de la population. Ainsi, le succès de la recolonisation ou de la réintroduction d'espèces dont la densité initiale est faible et qui subissent peut-être des effets Allee, dépend en partie de l'âge à la première reproduction [16].

Étant donné que l'âge de la première reproduction est souvent étroitement lié au **poids corporel** [9,17], il est probable que l'environnement vécu à l'état juvénile, y compris l'approvisionnement parental, la compétition avec les frères et sœurs et l'organisation sociale, influence le moment où un individu fait ses débuts dans la reproduction. La progéniture d'une portée primipare (c'est-à-dire la première portée des parents) comparée à celle d'une portée multipare peut être affectée négativement, en raison de parents moins expérimentés et/ou incomplètement développés [18]. Chez les espèces vivant en groupe, les frères et sœurs plus âgés peuvent également jouer le rôle d'assistants et améliorer la condition physique et accélérer le développement physique des frères et sœurs plus jeunes afin qu'ils atteignent la maturité sexuelle en leur fournissant de la nourriture, une protection et un entraînement supplémentaires [19]. Cependant, chez les canidés, l'effet des frères et sœurs plus âgés sur les caractéristiques de la condition physique des juvéniles présente des schémas incohérents et dépend des conditions écologiques prévalentes et de son influence sur la compétition alimentaire au sein des groupes familiaux [20,21]. La présence de subadultes et d'adultes non reproducteurs dans le groupe familial peut ainsi accélérer la maturation des juvéniles en période de surplus alimentaire, tout en ralentissant leur développement lorsque les ressources sont limitées [22].

Le loup (*Canis lupus*) est une espèce territoriale et vivant en groupe qui a recolonisé certaines parties de l'Europe [23] et de l'Amérique du Nord [24] au cours des dernières décennies. Pourtant, les aires de répartition des populations de loups sont très fragmentées et parfois les populations sont petites et consanguines, ce qui les rend vulnérables aux effets démographiques stochastiques [25-27]. Cela met l'accent sur la capacité de l'espèce à se disperser et à se reproduire. Bien que l'écologie sociale

des loups ait fait l'objet d'études approfondies depuis près d'un demi-siècle [28], il existe relativement peu d'informations sur l'âge de la première reproduction et les facteurs qui affectent ce trait. En de rares occasions, les loups reproducteurs peuvent être âgés de seulement dix mois [29,30], mais la plupart des loups sauvages semblent commencer à se reproduire à l'âge de deux ans [31-34], alors que dans certaines régions, les loups femelles ne se reproduisent normalement pas avant l'âge de quatre ans [35,36]. Mech et al. [37] ont montré que deux populations de loups différant par l'âge de la première reproduction différaient également par la masse corporelle maximale selon l'âge, ce qui pourrait être dû à des différences génétiques ou à des différences dans la disponibilité de la nourriture. Ce dernier point est documenté [9,11] mais les effets de la génétique sur l'âge à la première reproduction restent à tester.

La population de loups de la péninsule Scandinave se prête à l'étude de la variation individuelle de l'âge à la première reproduction et de l'impact des différents facteurs écologiques qui peuvent affecter ce **trait** important pour au moins deux raisons. Tout d'abord, elle a fait l'objet d'un suivi depuis sa création au début des années 1980, et ne comptait qu'un seul territoire de reproduction pendant les huit premières années [38-40]. Cela a été suivi d'une croissance positive de la population jusqu'en 2016/2017 où la population consiste en 74 territoires ≥ 2 loups [41], puis d'une diminution à 72 territoires en 2017/2018 [42]. Cette population étudiée à long terme est caractérisée par une évolution de la taille de la population et de l'aire de reproduction, ce qui ouvre la voie à des changements potentiels dans la compétition pour l'espace, les ressources et les partenaires. Les taux de **dissolution** des couples chez les loups ont été élevés avec une probabilité moyenne de 0,32 pour qu'un couple se dissolve d'une année sur l'autre [43]. De plus, après la perte d'un membre du couple, le partenaire perdu est le plus souvent remplacé par un nouveau partenaire l'hiver suivant [43], et le remplaçant peut être plus susceptible d'être un premier reproducteur [12], mais cela diffère selon le sexe [44]. **Deuxièmement**, la population a été soumise à des niveaux de consanguinité fluctuants, ce qui nous donne l'occasion d'étudier l'effet de la consanguinité et de l'immigration sur l'âge de la première reproduction [45]. La dépression de consanguinité a été documentée sur plusieurs traits d'histoire de vie liés à la reproduction et éventuellement à la survie [40,45,46]. Au cours de la période étudiée, un événement d'immigration a conduit à un sauvetage génétique, avec pour conséquence une augmentation de la croissance de la population [45]. La probabilité de trouver un partenaire et de se reproduire pour la progéniture des immigrants était plus de deux fois supérieure à celle de la progéniture consanguine des loups résidents [45]. Cependant, nous n'avons pas cherché à savoir si les descendants d'immigrants s'accouplaient également plus tôt que les loups résidents. Même s'il existe peu d'études sur l'effet de la consanguinité sur le taux de maturation chez les mammifères, certaines études montrent les effets négatifs de la consanguinité sur le taux de croissance [47,48] et la condition physique [49], où l'on peut s'attendre à ce que les individus moins développés et en mauvaise condition restent plus longtemps avec leurs parents et retardent ainsi leur reproduction.

Grâce à des données provenant d'une population de loups récemment recolonisée mais plutôt isolée dans la péninsule Scandinave, nous avons pu mieux comprendre les facteurs influençant l'âge de la première reproduction et la façon dont il a évolué au cours de son rétablissement. Nous avons estimé l'âge de la première reproduction réussie avec la survie des petits jusqu'à l'âge de trois semaines au moins et avons examiné comment la variation entre les loups était affectée par la taille de la population, l'origine **primipare** ou **multipares**, l'expérience reproductive du partenaire, et le coefficient de consanguinité (F) ainsi que la classification des individus comme descendants

d'immigrants de première, deuxième ou troisième génération ou origine résidente. Nous avons quatre prédictions en relation avec l'âge à la première reproduction. (1) L'âge à la première reproduction est quadratiquement lié à la taille de la population. Pour les populations de petite taille, les âges sont susceptibles d'être plus élevés en raison d'un **effet Allee** prédit pendant la phase de recolonisation de la population et pour les populations de grande taille, les âges sont susceptibles d'augmenter en raison d'une concurrence accrue pour la nourriture et l'espace. (2) L'âge à la première reproduction est plus bas pour les loups multipares que pour les primipares en raison des avantages de l'apprentissage parental et de l'accès potentiel à plus de nourriture de la part des **assistants** et/ou des parents plus expérimentés. (3) L'âge à la première reproduction est plus bas pour ceux qui ont un partenaire ayant une expérience antérieure de la reproduction, en supposant que les individus préfèrent s'accoupler avec un partenaire établi plutôt que de s'installer dans un nouveau territoire inoccupé avec un partenaire inexpérimenté. (4) Étant donné que la consanguinité peut avoir un effet négatif sur l'état corporel des individus, il est prévu qu'elle retarde l'âge de la première reproduction, en particulier lorsque les loups sont en compétition pour l'espace et les opportunités d'accouplement. La connaissance de l'âge de la première reproduction et des facteurs qui l'affectent augmentera la précision de la modélisation de la dynamique des populations de loups pour les petites populations nécessitant des efforts de conservation et de gestion.

2. METHODES

a) Système d'étude

L'étude a été menée sur la péninsule Scandinave (sud-est de la Norvège et sud-centre de la Suède ; ci-après Scandinavie) dans la zone de forêt boréale. Le loup a été déclaré fonctionnellement éteint en Scandinavie en 1966. En 1983, deux loups de la population Finno-Russe se sont reproduits sur un territoire transfrontalier entre la Suède et la Norvège, fondant ainsi la population Scandinave actuelle [38,40]. Le couple fondateur s'est reproduit pendant 3 ans et de 1987 à 1990, la population a été maintenue par des reproductions incestueuses entraînant une consanguinité [40]. En 1991, des loups se sont reproduits pour la première fois sur deux territoires et le mâle du second territoire était un troisième immigrant Finno-Russe [39]. A cette époque, la population de loups a commencé à augmenter en nombre et à étendre son aire de reproduction en Scandinavie (figure 1). Plus tard, cinq autres immigrants se sont reproduits avec succès : deux mâles en 2008, un couple transloqué en 2013, un mâle en 2016 et une femelle en 2017 [39,40,45,51]. Des prélèvements autorisés de loups ont eu lieu en janvier-février en 2010, 2011, 2015-2018 en Suède, en 2005, 2007-2009, 2011-2018 en Norvège, et des abattages de protection ont eu lieu chaque année dans les deux pays. La chasse illégale était la cause de mortalité la plus fréquente chez les loups Scandinaves entre 2000 et 2017 [52]. Voir Wikenros et al. [53] pour une description plus détaillée du système d'étude.

b) Reproductions annuelles et taille de la population

Nous avons utilisé les données de suivi annuel des reproductions confirmées durant la période 1978-2018. L'objectif du suivi transfrontalier commun des loups en Scandinavie a été d'identifier le nombre annuel de tous les loups résidents solitaires (jusqu'en 2013, ensuite non obligatoire), les couples de loups qui marquent un territoire à l'odeur, les groupes familiaux (c'est-à-dire un groupe avec au moins trois loups) et les reproductions annuelles [38,54]. Nous avons utilisé le nombre de territoires (c'est-à-dire le nombre de couples de loups marquant à l'odeur et de groupes familiaux) pendant la saison de surveillance qui a précédé la reproduction [38,42] comme indicateur de la taille de la population.

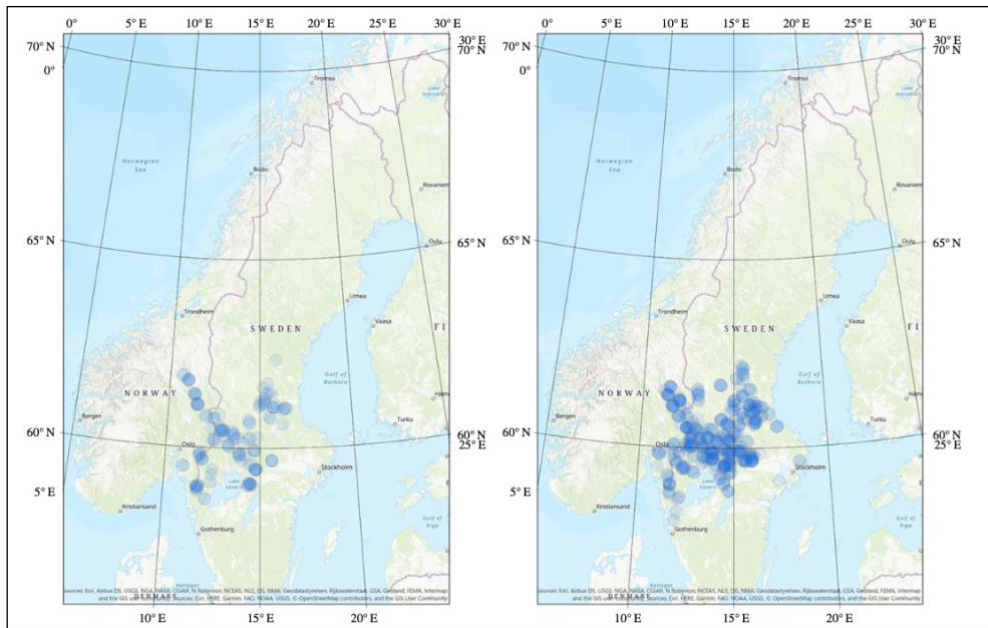


Figure 1. Aire de reproduction de la population de loups Scandinaves durant les hivers 1998/1999-2007/2008 (à gauche) et 2008/2009-2017/2018 (à droite). Les cercles bleus et transparents montrent les reproductions confirmées avec un tampon de 18 km à partir de l'emplacement du centroïde représentant la taille moyenne du territoire [50].

(c) Analyse génétique

(d) Détermination de l'âge

(e) Origine primipare ou multipares et expérience du partenaire

3. RESULTATS

L'âge à la première reproduction a été donné pour 134 individus, alors que pour 297 individus, l'âge à la première reproduction a été estimé avec une incertitude de 2 ($n = 120$), 3 ($n = 99$), ou 4-9 ans ($n = 78$) (matériel supplémentaire électronique, figure S1). Parmi ces 297 loups, 115 ont pu être classés comme reproducteurs précoces ou tardifs. Sur les 134 loups dont l'âge était exact, 1% se reproduisait à 1 an (deux mâles), 59% à 2 ans, 28% à 3 ans et 12% à 4 ans ou plus. Sur les 249 individus (y compris ceux dont l'âge est exact) qui ont pu être classés en reproducteurs précoces et tardifs, 52% se sont reproduits à l'âge de 1 ou 2 ans, et 48% à 3 ans ou plus. L'âge le plus tardif à la première reproduction était de 8-10 ans pour deux femelles en 2001. L'âge médian à la première reproduction était de 3 (intervalle 2-7) et 2 (intervalle 1-7) ans pour les femelles ($n = 60$) et les mâles ($n = 74$), respectivement.

(a) L'âge à la première reproduction comme réponse continue

Chez les femelles, l'âge à la première reproduction diminue avec l'augmentation de la taille de la population (figure 2a). Le coefficient de consanguinité F a une corrélation positive avec l'âge à la première reproduction. L'origine de la primiparité et l'expérience du partenaire ont également été incluses dans les modèles supérieurs, mais l'erreur standard autour de l'estimation (c'est-à-dire l'intervalle de confiance) de l'effet incluait zéro, indiquant des effets faibles sur l'âge de la première reproduction (tableau 1). La variable de la relation avec l'immigrant n'a pas été retenue dans les modèles supérieurs (matériel supplémentaire électronique, tableau S2).

Pour les mâles, les modèles supérieurs de l'âge continu à la première reproduction comprenaient une corrélation négative avec l'origine de la primiparité et des relations faibles avec la taille de la

population, l'expérience du partenaire et F (tous les intervalles de confiance des estimations comprenaient zéro), et le modèle le plus élevé était le modèle intercept (figure 2b et tableau 1 ; matériel supplémentaire électronique, tableau S2).

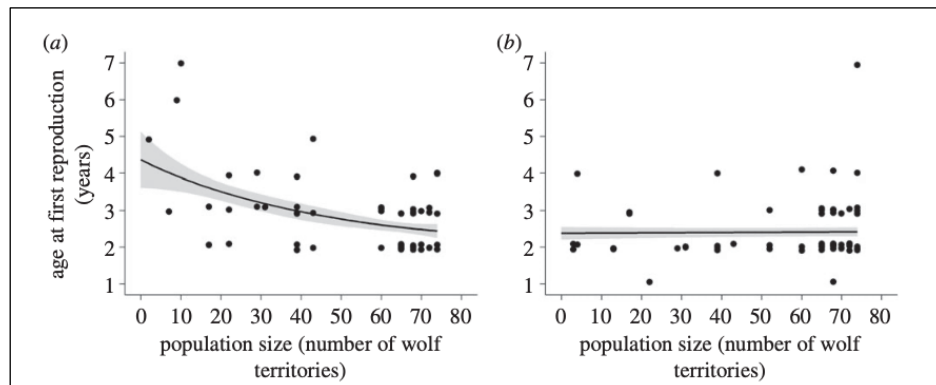


Figure 2. Âge à la première reproduction pour (a) les loups femelles et (b) les loups mâles en fonction de la taille de la population (nombre de territoires de loups) en Scandinavie (1992-2018 ; n femelles = 60, n mâles = 74). Les lignes indiquent les valeurs ajustées, avec les erreurs standard associées, à partir des estimations de la moyenne du modèle (tableau 1). Le coefficient de consanguinité a été maintenu à la moyenne, l'expérience du partenaire a été maintenue constante à "non" et l'origine de la primiparité à "oui". Les points représentent les valeurs observées et, pour des raisons visuelles, les points qui se chevauchent sont séparés.

(b) Première reproduction plus tardive ou plus précoce

Chez les femelles, les meilleurs modèles pour la probabilité de se reproduire plus tard incluent la taille de la population comme terme linéaire et l'expérience du partenaire, mais ces relations sont faibles (tous les intervalles de confiance des estimations incluent zéro), et le modèle d'interception est le modèle le mieux classé (tableau 1 et figure 3a ; matériel supplémentaire électronique, tableau S2).

Chez les mâles, les meilleurs modèles contenaient la taille de la population comme terme polynomial, avec une relation en forme de U entre la probabilité de se reproduire plus tard et la taille de la population (tableau 1 et figure 3b). Le coefficient de consanguinité était également contenu dans les meilleurs modèles, mais l'intervalle de confiance de l'estimation comprenait zéro, indiquant un effet faible (tableau 1). La variable de la relation avec l'immigrant n'a pas été retenue dans les modèles supérieurs (matériel supplémentaire électronique, tableau S2).

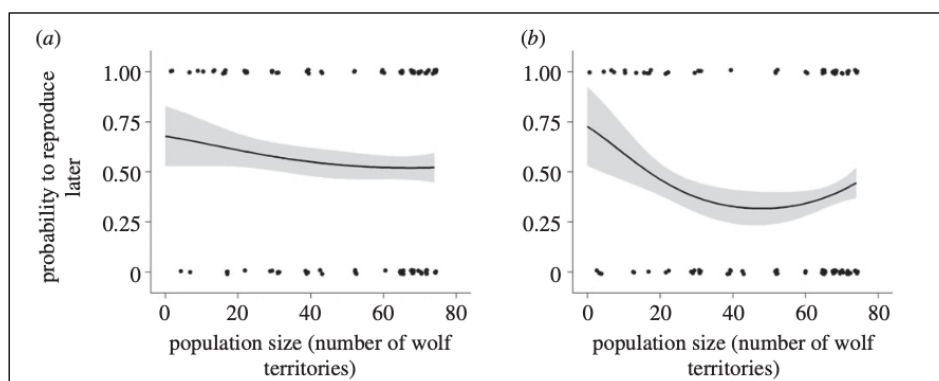


Figure 3. Probabilité de se reproduire plus tard en fonction de la taille de la population (nombre de territoires de loups) pour (a) les loups femelles et (b) les loups mâles en Scandinavie (1988-2018 ; n femelles = 118, n mâles = 131). Les lignes indiquent les valeurs ajustées, avec les erreurs standard associées, à partir des estimations de la moyenne du modèle (tableau 1). L'expérience du partenaire a été maintenue constante à "non" et le coefficient de consanguinité à la moyenne. Les points représentent les valeurs observées et, pour des raisons visuelles, les points qui se chevauchent sont séparés.

4. DISCUSSION

Il existe peu de populations étudiées de grands mammifères qui permettent d'expliquer l'importance relative des facteurs intrinsèques sur des traits importants de l'histoire de vie, comme l'âge de la première reproduction. Grâce à des données couvrant 40 ans et provenant d'une population isolée et nouvellement fondée en Scandinavie, nous avons constaté que les loups se reproduisaient à un âge relativement jeune par rapport aux autres populations et que la taille de la population était la variable la plus importante pour expliquer la variation de l'âge de la première reproduction chez les femelles et les mâles. Contrairement à nos prédictions, nous n'avons trouvé que des effets du coefficient de consanguinité pour les femelles, et des effets globalement faibles de l'expérience des parents et des partenaires.

Dans la population de loups Scandinaves, l'âge médian de la première reproduction était de 3 et 2 ans pour les femelles et les mâles, respectivement, et 52-60% (selon la précision de l'estimation de l'âge) des individus se sont reproduits pour la première fois à l'âge de 1-2 ans. Bien que rare, les loups peuvent se reproduire à l'âge d'un an [29,30]. Dans cette étude, trois mâles se sont reproduits à l'âge d'un an, deux de manière non incestueuse et un de manière incestueuse, tous à proximité ou à l'intérieur de leur territoire natal. Dans les populations nord-américaines, les loups commencent généralement à se reproduire à l'âge de deux ans [31-34], mais dans certaines régions, les loups femelles ne se reproduisent normalement pas avant l'âge de quatre ans [35,36].

Le traitement de l'âge de la première reproduction en tant que **variable continue** (années d'âge) ou **catégorique** (première reproduction tardive ou précoce) diffère dans son association avec la taille de la population chez les femelles et les mâles. L'âge des femelles diminue avec l'augmentation de la taille de la population, mais la probabilité d'une reproduction plus tardive n'est que faiblement liée à la taille de la population. Pour les mâles, la probabilité de se reproduire plus tard avait une relation en forme de U avec la taille de la population. En général, les mâles ont montré une variation plus faible de l'âge à la première reproduction que les femelles, avec proportionnellement plus de mâles de deux ou trois ans, ce qui indique qu'un modèle binomial explique mieux l'âge de la reproduction des mâles qu'un modèle de Poisson. En revanche, un modèle de Poisson explique probablement mieux l'âge de reproduction des femelles que celui des mâles, car la variation de l'âge des reproducteurs tardifs est plus importante chez les femelles, variation qui est perdue lors du traitement binomial des données.

Dans la phase initiale de l'histoire de la population, nous avons trouvé des indications que la population était soumise à un **effet Allee** à la fois chez les femelles et les mâles. Le point d'inflexion entre la dépendance négative et positive de la densité de la probabilité de reproduction ultérieure était de 40 à 60 territoires. Dans le Wisconsin et le Michigan, aux USA, Stenglein & Van Deelen [61] ont estimé qu'une population franchissait le **seuil d'Allee** à environ 20 loups répartis dans quatre ou cinq meutes. Dans notre étude, il y a eu un **tournant** à une abondance de loups plus de dix fois supérieure, qui a coïncidé avec une **rotation** croissante des individus territoriaux [43,52]. Au lieu d'être attribuée à un effet Allee, où la faible densité de population limite l'accès aux partenaires, la diminution durable de l'âge à la première reproduction peut donc également s'expliquer par une augmentation du **renouvellement** des individus territoriaux, peut-être due à une incidence plus élevée de la chasse illégale [52]. Les populations qui connaissent une **forte rotation** des individus territoriaux en raison de la chasse anthropique sont susceptibles de connaître une plus grande variation de l'âge à la première reproduction en raison de l'accès variable aux

ressources pour les individus non territoriaux survivants [62]. La chasse peut également avoir un impact négatif sur la longévité des relations de couple et favoriser un accès accru aux partenaires territoriaux non appariés [43]. Le taux de disparition des couples territoriaux dans la population de loups Scandinaves est passé de 0,09 au cours de la période 2000-2009 à 0,21 au cours de la période 2010-2016, l'augmentation du taux de disparition au cours de cette dernière période s'expliquant principalement par la chasse illégale [52]. Malgré ce taux de disparition élevé des paires territoriales, le nombre de territoires a augmenté de 65 à 74 au cours des dernières années de la période d'étude (2012-2017). La **rotation** élevée des paires territoriales peut être l'une des raisons de l'âge bas à la première reproduction lorsque les individus territoriaux sont rapidement remplacés. Avec des études précédentes montrant que la probabilité de survie des loups non territoriaux est similaire ou inférieure à celle des individus appariés [52], nous avons trouvé des indications que le remplacement des compagnons perdus et l'établissement de nouveaux territoires dépendent du nombre de jeunes disperseurs dans la population et donc de la production reproductive 2-3 ans en arrière. Comme la contribution démographique directe des immigrants est très faible dans cette population, cela peut à son tour avoir des implications importantes pour la population dans des situations où le rendement reproductif devient réduit en raison de la consanguinité et de la chasse illégale.

Durant la période où la probabilité pour les mâles de se reproduire plus tard était la plus faible (2007-2010, 39-60 territoires de loups), deux loups immigrés (mâles) se sont reproduits trois années de suite, après une période de 17 ans sans immigration effective. La croissance annuelle moyenne de la population avant cet événement (2002-2007) était de 13% et le chiffre correspondant pour la période 2007-2012 était de 27% [45]. Il est possible que cet événement de sauvetage génétique ait augmenté la disponibilité des partenaires, ce qui pourrait en partie expliquer la plus faible probabilité pour les mâles de se reproduire plus tard entre 2007 et 2012. De plus, les loups moins affectés par la consanguinité durant cette période ont probablement été plus rapides à établir un territoire et à trouver un partenaire, ce qui explique pourquoi le coefficient de consanguinité a été inclus dans les modèles les mieux classés pour les femelles.

La disponibilité des ressources et la consanguinité peuvent affecter les conditions physiques en termes de **masse corporelle** qui, à son tour, peut affecter l'âge de la première reproduction, les femelles plus lourdes se reproduisant plus tôt que les plus petites [9,17,63]. Comme la plupart des loups Scandinaves ont un surplus de nourriture [64], il est peu probable que cela soit un facteur direct expliquant la condition physique. Un effet de la consanguinité est cependant possible car elle a déjà été constatée chez les loups [49,65]. **Dans des conditions de surplus de nourriture, la présence d'auxiliaires sera bénéfique pour le développement physique des jeunes [22] et affectera ainsi l'âge de la première reproduction.** Dans cette étude, nous avons trouvé une relation négative entre la primiparité et l'âge à la première reproduction pour les mâles. Pour les individus multipares, nous manquons d'informations détaillées sur la présence de frères et sœurs plus âgés ou d'autres aides/concurrents dans la meute pendant leur première année de vie.

L'aire de reproduction des loups en Scandinavie ne s'est pas étendue de manière comparable à l'augmentation de la taille de la population, ce qui peut avoir entraîné une concurrence accrue pour l'espace. L'espace limité pour les territoires peut expliquer pourquoi la probabilité de se reproduire plus tard a augmenté avec la densité de la population pour les mâles pendant la dernière partie de la période d'étude. Le fait qu'une dépendance positive similaire à la densité n'ait pas été observée chez les femelles peut s'expliquer par le fait que les femelles se dispersent sur de plus courtes distances que les mâles [66] et par la mortalité élevée en dehors de l'aire de reproduction des loups

[67]. La gestion des loups Suédois et Norvégiens limite l'aire de reproduction des loups à la partie sud-est de la Scandinavie [42]. Plus au nord et à l'ouest, les loups dispersés ou nouvellement établis sont abattus légalement pour éviter la recolonisation par les loups et minimiser la déprédation des rennes semi-domestiques et des moutons en liberté par les loups. La recolonisation du sud de la Suède est également entravée par l'abattage légal et la chasse illégale ainsi que par la mortalité routière [67]. Avec des distances de dispersion plus courtes, les femelles restent généralement dans l'aire de reproduction et, en raison des taux de renouvellement élevés [43], trouvent un endroit où s'installer, tandis que les mâles quittent plus fréquemment l'aire de reproduction. Ceci peut affecter la structure d'âge parmi les loups célibataires au sein de l'aire de reproduction avec des mâles plus âgés et des femelles plus jeunes qui restent et attendent les opportunités d'accouplement.

Les reproductions entre parents et progéniture ont toutes eu lieu sur le territoire natal de la progéniture pendant toute la période d'étude, mais près de la moitié des cas se sont produits au cours des deux dernières années de l'étude (2017-2018). Dans d'autres populations d'espèces sociales, les reproductions **incestueuses** se produisent principalement entre des individus qui ne sont pas exposés les uns aux autres au début de leur vie [48]. Pourtant, compte tenu de la **rotation** élevée des individus territoriaux en Scandinavie [43], les reproductions incestueuses étaient rares. L'âge de la première reproduction pour les reproductions incestueuses était faible, six des 11 individus se reproduisant à l'âge d'un ou deux ans. De plus, quatre individus auraient pu se reproduire plus tôt, car l'estimation de la fourchette d'âge comprenait l'âge de 2 ans (2-3 et 2-5). L'exception était un mâle de 4 ans se reproduisant de manière incestueuse pour la première fois en 1991, alors que la population ne comprenait que deux territoires.

Les caractéristiques **d'histoire de vie** jouent un rôle clé dans l'évaluation du statut de conservation et dans l'orientation des actions de gestion des petites populations. L'âge de la première reproduction, associé au potentiel reproductif (c'est-à-dire le nombre de descendants) et à la taille du corps, permet de prédire le risque d'extinction des espèces de mammifères avec une grande précision [6] et il a été démontré qu'il avait un effet important sur le taux de croissance et les projections démographiques [68]. De plus, l'âge à la première reproduction est une composante importante du temps de génération [69], auquel les processus génétiques et écologiques sont les mieux adaptés dans leur effet sur le risque d'extinction des populations [70,71]. La compréhension des effets des schémas spatiaux et temporels de l'âge à la première reproduction sur le temps de génération peut aider à déterminer le moment des estimations de la viabilité des populations [70] et à expliquer les processus évolutifs, tels que le moment des événements de spéciation ou de divergence des populations [72].

Des hypothèses erronées concernant l'âge à la première reproduction et son effet sur le temps de génération peuvent conduire à une sur- ou sous-estimation des taux de croissance de la population et de la vitesse à laquelle la variation génétique se perd en raison de la dérive génétique et de la consanguinité. L'utilisation de modèles de population plus réalistes, incluant des taux de fécondité variables, permet également d'éviter la surexploitation [5]. Les prélèvements autorisés visant à contrôler la taille de la population de loups en Scandinavie (effectués indépendamment en Norvège et en Suède en plus de l'abattage de protection pour réduire les pertes de bétail ou éliminer les loups téméraires) ont, par exemple, été effectués presque chaque année depuis 2005, lorsque la population était estimée à 141-160 individus. Notre étude illustre la façon dont un renouvellement important des individus territoriaux causé par l'homme affecte l'âge de la première reproduction. L'impact global de l'homme sur la taille des populations de grands carnivores [23,52], leur distribution [24,67], leur diversité génétique [73] et leur succès reproductif [74], par le biais de la chasse légale et illégale, souligne la nécessité d'estimer avec précision les caractéristiques d'histoire de vie lors de la gestion des populations de petits carnivores dans les paysages dominés par l'homme.