

Hériter du royaume ou prendre d'assaut le château ? Stratégies de reproduction chez un carnivore social

Received: 2 June 2021 | Revised: 27 October 2021 | Accepted: 28 October 2021

DOI: 10.1111/eth.13250

RESEARCH ARTICLE

ethology WILEY

Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in a social carnivore

David E. Ausband 

U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, Moscow, Idaho, USA

Résumé

Les opportunités de reproduction sont intrinsèquement limitées pour les animaux qui vivent et se reproduisent en groupe. La **rotation** des postes de reproduction peut avoir des effets marqués sur les groupes de reproducteurs coopératifs, en particulier les carnivores sociaux. Nous savons généralement peu de choses sur la façon dont les postes de reproduction vacants sont pourvus chez les carnivores sociaux et sur les facteurs susceptibles d'influencer la capacité d'un individu à occuper avec succès un poste vacant. J'ai utilisé un ensemble de données génétiques à long terme (11 ans) sur les loups gris afin de déterminer si les postes vacants pour la reproduction étaient occupés par des individus issus du groupe ou par des **adoptés** (c'est-à-dire des animaux adultes immigrant dans le groupe) extérieurs au groupe. Les mâles étaient trois fois plus susceptibles que les femelles d'être adoptés à des postes de reproduction en dehors de leur groupe. Les femelles ont généralement **hérité** de postes de reproduction au sein de leur groupe natal (80%, $n = 20$), tandis que les mâles ont obtenu des postes de reproduction en dehors de leur groupe (76%, $n = 17$). La taille du groupe n'a pas influencé le fait qu'une place de reproduction soit occupée par un individu adopté ou héritée par un individu du groupe. Avant l'adoption, la parenté génétique était 30% plus élevée dans les groupes où les femelles étaient adoptées à des postes de reproduction que lorsqu'elles héritaient de postes de reproduction au sein des groupes. Ainsi, la parenté génétique au sein des groupes semble jouer un rôle dans l'adoption ou non des femelles dans les groupes. En raison de leur forte dépendance à la dispersion pour s'assurer une position de reproduction, les loups mâles semblent être les messagers de la diversité génétique dans les populations de loups gris. De nombreux États des États-Unis ont récemment mis en place des saisons de chasse et de piégeage pour les loups gris. Si les loups mâles dispersés sont chassés de manière disproportionnée, la connectivité et la diversité génétiques des populations peuvent être affectées.

1 | INTRODUCTION

Certaines espèces, y compris les humains, ont évolué pour vivre et se reproduire en groupes où les individus aident à élever les jeunes qui ne sont pas les leurs (c'est-à-dire la reproduction **coopérative** ; Dickinson & Koenig, 2016 ; Kramer, 2010). La vie en groupe présente souvent

de nombreux avantages pour les individus, notamment une consommation alimentaire accrue, une meilleure capacité à défendre un habitat de haute qualité, des avantages en cas d'épidémies et, en fin de compte, des taux de survie et de reproduction plus élevés (Almberg et al., 2015 ; Cassidy et al., 2015 ; Clutton-Brock, 2006 ; Creel & Creel, 1995). Les possibilités de reproduction sont intrinsèquement limitées pour les animaux qui vivent et se reproduisent en groupes (c'est-à-dire que l'habitat ne peut supporter qu'un nombre limité de groupes) et, par conséquent, les individus reproductivement matures retardent souvent leur dispersion (Clutton-Brock, 2006). Dans de telles populations, aider à élever des jeunes apparentés peut-être un moyen d'augmenter la fitness de toute une vie (c'est-à-dire la fitness **inclusive** ; Hamilton, 1964), même en l'absence de possibilités de reproduction indépendante pour soi-même. Ces individus ont recours à diverses stratégies pour obtenir éventuellement des positions de reproduction, allant de la succession au sein de leur groupe natal à la dispersion vers un groupe existant ou vers un habitat vacant pour établir un nouveau groupe (Jimenez et al., 2017 ; Kokko & Ekman, 2002 ; Walters & Garcia, 2016).

Les possibilités de reproduction étant rares dans ces populations, la concurrence pour ces postes peut être féroce et la dynamique associée au renouvellement des reproducteurs a souvent des effets marqués sur la taille du groupe, sa composition et la succession des reproducteurs (Ausband et al., 2017 ; Brainerd et al., 2008). Chez certaines espèces, la taille du groupe peut influencer l'adoption d'un individu, les petits groupes étant plus susceptibles d'adopter des individus que ceux des grands groupes (McNutt, 1996). En outre, la parenté génétique des individus au sein d'un groupe peut affecter leur volonté d'adopter de nouveaux membres (par exemple, une parenté plus élevée peut favoriser l'adoption ; Shen et al., 2017).

Pour les individus qui cherchent à occuper les postes de reproduction vacants, le sexe peut jouer un rôle important sur la stratégie utilisée. Par exemple, chez les pics à tête rouge (*Picoides borealis*), la plupart des mâles restent sur leur territoire natal en tant qu'auxiliaires et héritent ensuite d'une position de reproduction à la mort de leur père (Walters et al., 1992). En revanche, chez les geais bruns (*Cyanocorax morio*) qui se reproduisent de manière coopérative, les femelles ont tendance à rester sur le territoire natal et à aider à l'élevage des jeunes, bien que l'avantage global d'un tel comportement en termes de fitness au cours de la vie soit inconnu (Williams & Hale, 2007). Nous disposons d'une base solide pour comprendre comment les postes vacants de reproduction sont occupés chez de nombreux oiseaux se reproduisant en coopération, et beaucoup de ces espèces présentent une dispersion biaisée par les femelles, les mâles héritant généralement des territoires et des postes de reproduction. Nous en savons beaucoup moins sur la manière dont les postes vacants sont pourvus chez les mammifères, où la dispersion peut être biaisée en faveur de l'un ou l'autre sexe. Nous pourrions nous attendre à voir des schémas uniques dans la façon dont les vacances de reproduction sont comblées chez les mammifères et particulièrement chez les carnivores sociaux en raison de leurs faibles densités inhérentes et de leurs remarquables capacités de dispersion.

Les loups gris (*Canis lupus*) de l'Idaho, aux États-Unis, sont une excellente espèce d'étude pour poser des questions sur la façon dont les postes vacants de reproduction sont remplis chez les carnivores sociaux. La taille et la composition des groupes ont des effets marqués sur la survie et la reproduction des loups (Ausband et al., 2017). En outre, les populations de loups de l'Idaho, aux États-Unis, sont dynamiques, la mortalité naturelle et celle causée par

l'homme créant des vacances de reproduction (Ausband et al., 2017). J'ai utilisé un ensemble de données génétiques à long terme (11 ans) de pedigrees de loups gris pour examiner comment les vacances de reproduction sont remplies chez un carnivore social à reproduction coopérative. Je me suis demandé si les postes vacants étaient hérités par des individus au sein du groupe ou comblés par des individus adoptés en dehors du groupe. J'ai prédit que les femelles hériteraient des postes de reproduction dans leur groupe natal plus que les mâles, que la probabilité d'adoption diminuerait avec l'augmentation de la taille du groupe, et qu'une parenté génétique accrue des individus au sein d'un groupe influencerait positivement la probabilité d'adoption d'un poste de reproduction pour les individus extérieurs au groupe.

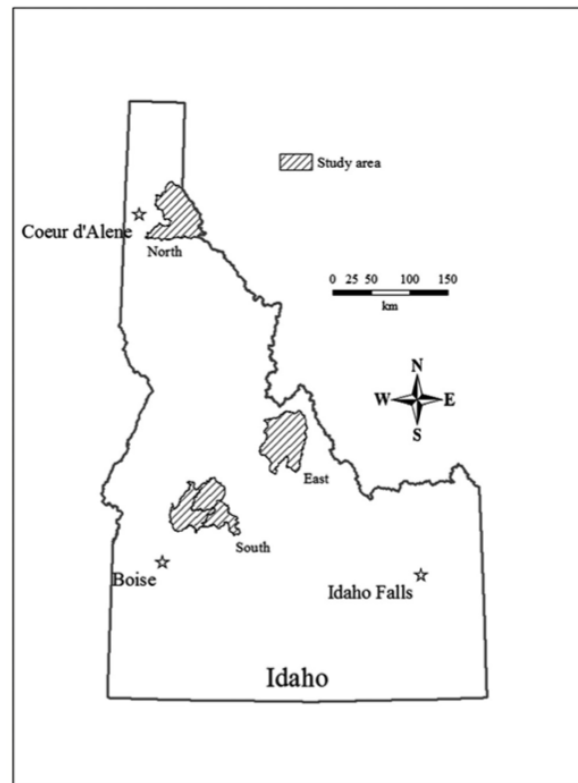


FIGURE 1. Zones d'étude en Idaho, aux États-Unis, où des loups ont été échantillonnés génétiquement, 2008-2018

2 | MATÉRIAUX ET MÉTHODES

2.1. Zones d'étude

J'ai échantillonné des loups dans trois zones d'étude (nord, est et sud) englobant cinq unités de gestion du Idaho Department of Fish and Game (GMUs 4 « Nord », 28 « Est », et 33-35 « Sud » ; Figure 1). L'Idaho, aux États-Unis, se situe à 44,06820 de latitude et à -114,74204 de longitude. Les températures annuelles variaient de -13 à 36°C (Western Regional Climate Center, 2016), les précipitations de 30 à 130 cm (Western Regional Climate Center, 2016) et l'altitude de 646 à 3219 m. La zone d'étude nord (UGM 4 ; 3189 km²) était dominée par le thuya géant (*Thuja plicata*), le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii*) et le pin tordu (*Pinus contorta*). Les zones d'étude de l'est (UGM 28 ; 3388 km²) et du sud (UGM 33-35 ; 3861 km²) étaient constituées de forêts mixtes de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*), de pins tordus, d'épicéas et de steppes d'armoise (*Artemisia tridentata*) (Mack et al., 2010). Le prélèvement public de loups a commencé en Idaho en 2009 et a eu lieu chaque année depuis 2011 (brève interruption en 2010). La période septembre-

mars constituait l'essentiel des prélèvements avec un pic en octobre-novembre (Ausband, 2016). La population de loups de l'Idaho était importante pendant mon étude (environ 1000 loups ; Idaho Department of Fish & Game, 2020) et adjacente aux populations voisines de l'ouest des États-Unis et du Canada.

2.2. Méthodes de terrain

J'ai collecté des excréments sur des sites d'élevage de jeunes occupés ou récemment occupés entre juin et août 2008-2018. Lorsque cela était possible, j'ai utilisé le GPS ou la radiotélémétrie des loups pour localiser les sites d'élevage des petits. Lorsqu'il n'y avait pas de loups radiolocalisés, j'ai étudié les sites historiques d'élevage des petits et les sites prédits par un modèle d'habitat ayant une forte probabilité ($\geq 70\%$ d'adéquation) d'être un site d'élevage des petits (Ausband et al., 2010). Au cours de la période 2008-2010, nous n'avons utilisé aucune information sur les colliers radio pour trouver des loups, de 2011 à 2014, environ 65% de nos groupes d'étude contenaient des individus munis de colliers, bien que leur localisation ne nous ait pas toujours aidés à trouver des petits. De 2015 à 2018, nous n'avons à nouveau utilisé aucune information de collier. Sur les sites de loups avec ou sans collier, les techniciens ont hurlé (Harrington & Mech, 1982) et ont tenté de trouver un centre d'activité (zone où les petits se rassemblent) en fouillant la zone ou en effectuant des recherches autour des grappes GPS (>5 emplacements dans un rayon de 1 km pendant >7 jours) et des emplacements de radiotélémétrie lorsqu'ils étaient disponibles. Une fois le centre d'activité localisé, 4 à 8 techniciens ont collecté des excréments (petits et adultes) pendant 3 à 5 heures, en rayonnant à partir du centre d'activité sur les pistes de loups existantes jusqu'à 500 m pour garantir un échantillon suffisant d'excréments adultes (Ausband et al., 2010 ; Stenglein et al., 2010a). L'étude du site avec un plus grand nombre d'individu (par exemple, 8 contre 2) pour des durées plus courtes a réduit la durée totale de notre présence sur les sites et le stress potentiel des loups. Nous avons également collecté des excréments trouvés en dehors des sites d'élevage des petits. Nous avons collecté 125-200 échantillons par groupe par an, ce qui a généralement permis de détecter tous les individus du groupe (Stenglein et al., 2011). Nous avons essayé de rééchantillonner chaque groupe chaque année. L'échantillonnage a été effectué sous la supervision de l'IACUC de l'Université du Montana (protocole d'utilisation des animaux 008-09MMMCWRU).

2.3. Méthodes de laboratoire

Nous avons effectué des analyses ADN au Laboratory for Ecological, Evolutionary and Conservation Genetics de l'Université de l'Idaho (Moscou, ID, USA). Nous avons extrait l'ADN des échantillons d'excréments à l'aide de kits Qiagen (Qiagen) et avons inclus un contrôle négatif pour vérifier l'absence de contamination. Nous avons d'abord soumis tous les échantillons à un test d'identification des espèces en utilisant la co-amplification et l'analyse des fragments de trois courts segments de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial pour éliminer les espèces non ciblées et les échantillons de mauvaise qualité. Nous avons ensuite tenté de génotyper tous les échantillons identifiés lors du test ADNmt comme étant des loups ou des chiens (*C. familiaris*) en utilisant 18 loci microsatellites d'ADN nucléaire (AHT103, AHT109, AHT121, AHT200, C05.377, C09.173, C37.172, Cxx.119, Cxx.250, FH2001, FH2004, FH2010, FH2054, FH2088, FH2137, FH2611, FH2670, et FH3725 ; Holmes et al., 1994, Breen et al., 2001, Guyon et al., 2003, Salim et al., 2007, Ostrander et al., 2017). Nous avons d'abord amplifié tous les échantillons deux fois pour le génotypage et avons exigé une amplification réussie des allèles à ≥ 5 loci pour que l'échantillon

continue pour 1-3 PCR supplémentaires, tandis que nous avons écarté les échantillons qui ont amplifié à <5 loci. À chaque locus, nous avons exigé ≥ 2 amplifications PCR indépendantes pour le consensus d'un hétérozygote et ≥ 3 amplifications PCR indépendantes pour le consensus d'un homozygote. Nous avons comparé tous les génotypes consensuels et tous les génotypes uniques des individus précédemment identifiés à l'aide du programme Genalex (Peakall & Smouse, 2006) pour faire correspondre les échantillons et distinguer les génotypes uniques. Pour tenir compte des erreurs de génotypage non détectées, nous avons regroupé les échantillons ne correspondant pas par abandon allélique à un seul locus (par exemple, 102, 102 *vs* 102, 106) comme un seul individu (Adams & Waits, 2007). Nous avons utilisé Reliotype (Miller et al., 2002) pour tester la précision des génotypes uniques qui ont été capturés une seule fois en s'assurant que le génotype atteignait un seuil d'exactitude de 95%. D'autres détails concernant les méthodes de laboratoire peuvent être trouvés dans Stenglein De Barba et al. (2010), Stenglein Waits et al. (2010), Stenglein et al. (2011), et Stansbury et al. (2014). Nous avons analysé tous les échantillons collectés en 2008 et 2009. Après 2010, nous avons utilisé des analyses de raréfaction (Stenglein et al., 2011) pour sous-échantillonner pour l'efficacité économique et nous avons analysé 40 échantillons d'adultes et 25 échantillons de petits de chaque groupe. Si un groupe comptait plus de deux individus détectés une seule fois, nous avons analysé des échantillons supplémentaires lorsqu'ils étaient disponibles afin d'obtenir 10 génotypes consensuels supplémentaires.

2.4. Analyses

Je n'ai pas inclus les louveteaux dans mes analyses et j'ai utilisé les génotypes des loups ≥ 1 ans car les louveteaux ne se reproduisent pas au cours de leur première année. J'ai inclus tous les mâles et femelles adultes échantillonnés comme parents potentiels et tous les louveteaux échantillonnés comme progéniture potentielle pour chaque année et zone d'étude, puis j'ai déterminé les reproducteurs et leur progéniture en construisant des pedigrees en utilisant le maximum de vraisemblance et le programme COLONY version 2.0.5.5 (Jones & Wang, 2009). J'ai d'abord calculé les fréquences alléliques pour chaque zone d'étude et chaque année dans le programme COANCESTRY version 1.0.1.5 (Wang, 2011), puis je les ai importées dans le programme COLONY pour les utiliser dans les analyses de pedigrees. J'ai autorisé la polygamie dans les deux sexes et j'ai calculé un taux d'abandon allélique de 0,01. Dans les cas où la filiation était indéterminée à partir de COLONY, j'ai examiné plus en détail les types génétiques de la progéniture par rapport aux parents probables de la progéniture restante dans le groupe et j'ai autorisé un décalage de deux allèles en raison de la perte d'allèles entre le parent et la progéniture pour vérifier la filiation. Enfin, j'ai utilisé le programme Co-ancestry (Wang, 2011) pour estimer la parenté génétique Trio ML entre toutes les paires possibles d'individus adultes au sein de chaque groupe chaque année.

J'ai échantillonné les mêmes groupes de loups sur plusieurs années consécutives et à partir des pedigrees résultants, j'ai estimé le nombre d'individus et de reproducteurs dans chaque groupe. Les causes des vacances de reproduction n'étaient pas toujours connues et comprenaient la perte d'une position de reproduction par la mort, l'expulsion du groupe ou l'usurpation comportementale d'une position de reproduction.

J'ai utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes et à effets fixes dans le programme R (version 3.6.2, R Core Team, 2019) pour tester si le sexe, la taille du groupe et la parenté génétique (r) des adultes d'un groupe influençaient le fait qu'une vacance de reproduction

soit héritée par un membre existant du groupe ou remplie par un individu adopté en dehors du groupe. La variable de réponse dans tous les modèles était binaire (par exemple, la vacance de la reproduction a-t-elle été remplie par un individu adopté ou non) et j'ai supposé une distribution binomiale avec une fonction de lien logit. J'ai inclus un effet aléatoire pour le « groupe » dans les modèles à effets mixtes. J'ai évalué le soutien relatif des différents modèles (par exemple, le sexe, la taille du groupe, la parenté génétique, et leurs combinaisons ainsi qu'un modèle nul) en utilisant le critère d'information d'Akaike (AICc) ajusté pour la petite taille de l'échantillon et les poids du modèle (w_i ; Burnham & Anderson, 2002). Les modèles compris entre deux valeurs de l'AICc étaient également soutenus ; cependant, j'ai considéré le modèle le plus parcimonieux (c'est-à-dire avec le moins de paramètres) comme le modèle supérieur. J'ai évalué l'ajustement de mon modèle le plus soutenu à l'aide de la statistique du récepteur opérationnel (Hosmer & Lemeshow, 2000). Pour tester les influences sur les modèles d'héritage de reproduction au sein des sexes (plutôt qu'entre eux), j'ai testé si la parenté génétique ou la taille du groupe différait lorsqu'une position de reproduction était héritée ou occupée par un adopté pour les mâles et les femelles séparément à l'aide d'un t-test. La taille des échantillons était trop limitée pour les analyses de régression logistique (par exemple, seules quatre femelles ont été adoptées à des postes de reproduction en dehors de leur groupe natal).

3. RÉSULTATS

J'ai documenté 37 événements de renouvellement des reproducteurs (20 femelles reproductrices et 17 mâles reproducteurs) dans 10 groupes de loups entre 2008 et 2018. Au sein de ces groupes, j'ai génotypé 151 individus uniques. La taille des groupes était en moyenne de 7,6 ($ET = 2,9$) adultes par groupe et la parenté génétique des adultes dans les groupes était en moyenne de 0,34 ($ET = 12,2$). Le modèle le mieux étayé et le plus parcimonieux pour prédire si une vacance de reproduction a été comblée par un individu adopté ou hérité au sein du groupe contenait une variable pour le « sexe » et s'adaptait bien aux données ($AUC = 0,76$; Tableau 1). En cas de vacance de poste de reproduction, les mâles étaient trois fois plus susceptibles ($\beta = -2,27$, $SE = 0,77$; prob. du modèle = 0,75 ; 0,40-0,93, IC 95%) que les femelles (prob. du modèle = 0,24 ; 0,06-0,58, IC 95%) d'être adoptés à un poste de reproduction en dehors de leur groupe. Les femelles ont généralement hérité de positions de reproduction au sein de leur groupe natal (80%, $n = 20$), tandis que les mâles ont obtenu des positions de reproduction en dehors de leur groupe (76%, $n = 17$).

Chez les mâles, ni la taille du groupe ($T = 1,26$, $df = 16$, $p = 0,22$) ni la parenté génétique ($T = 0,62$, $df = 16$, $p = 0,53$) n'ont influencé le fait qu'un mâle hérite ou soit adopté dans une position de reproduction dans un groupe. Chez les femelles, cependant, la parenté génétique avant l'adoption était 30% plus élevée ($T = 1,85$, $df = 19$, $p = 0,08$) dans les groupes où les femelles ont été adoptées de l'extérieur du groupe ($r = 0,43$; $SE = 0,03$) que lorsque les femelles des groupes ont hérité des positions de reproduction ($r = 0,33$; $SE = 0,03$). La taille du groupe n'était pas associée à l'héritage ou à l'adoption de postes de reproduction dans les groupes pour les femelles ($T = 0,18$, $df = 19$, $p = 0,86$).

TABLEAU 1. Comparaisons des modèles généralisés à effets fixes et mixtes testant ce qui influence le fait qu'une vacance de reproduction soit remplie par héritage par un membre existant du groupe ou remplie par un individu adopté par le groupe. Les données proviennent de 10 groupes de loups gris de l'Idaho, États-Unis, 2008-2018. Le critère d'information d'Akaike (AICc) ajusté pour la petite taille de l'échantillon a été utilisé pour évaluer le soutien relatif entre les modèles

Model	K	-2LL	AIC _c	Δ AIC _c	w _i
Sex ^a	2	41.0	45.4	0.0	0.38
Sex with RE for group	3	39.7	46.4	1.0	0.23
Sex and relatedness	3	40.8	47.5	2.1	0.13
Sex and relatedness with RE for group	4	38.9	48.1	2.7	0.10
Sex, relatedness, and group size with RE for group	5	36.6	48.6	3.2	0.08
Sex, relatedness, and group size	4	39.6	48.9	3.5	0.07
Null	1	51.3	53.4	8.0	0.00
Group size	2	50.1	54.5	9.1	0.00
Null with RE for group	2	50.6	55.0	9.6	0.00
Group size with RE for group	3	48.6	55.4	10.0	0.00
Relatedness	2	51.2	55.6	10.2	0.00
Relatedness with RE for group	3	50.5	57.2	11.8	0.00

Abbreviations: -2LL, -2 × Log-Likelihood; RE, random effect.

^a $\gamma = 1.099-2.277$ (sex [reference category, Male]); AUC = 0.76.

4. DISCUSSION

En général, peu d'individus se reproduisent dans les populations de reproducteurs coopératifs. Les postes de reproduction vacants et les territoires associés peuvent être rapidement occupés, et diverses stratégies ont évolué pour les individus en compétition pour de telles opportunités (Kokko & Ekman, 2002). J'ai trouvé des différences dans les stratégies de reproduction par sexe chez les loups gris, les femelles restant typiquement dans leur groupe natal et essayant d'obtenir une position de reproduction et les mâles se dispersant et étant adoptés dans un autre groupe lorsqu'une position de reproduction est vacante. Les cas de femelles **adoptées** dans des postes de reproduction vacants en dehors de leur groupe natal étaient peu fréquents. Cependant, la parenté génétique entre les adultes de ces groupes était généralement élevée lorsqu'elle se produisait. **De plus**, dans trois des quatre cas où des femelles ont été adoptées à des postes de reproduction, le mâle reproducteur existant était le père de toutes les aides femelles adultes du groupe, ce qui indique un évitement de la consanguinité.

Comme les stratégies de reproduction varient selon le sexe, on pourrait prédire des différences dans le comportement d'aide affiché par les loups mâles et femelles. Par exemple, les loups mâles peuvent bénéficier d'une taille corporelle plus importante lorsqu'ils se dispersent et tentent d'acquérir une position de reproduction en dehors de leur groupe natal, comme cela a été observé chez d'autres carnivores (Kovach & Powell, 2003 ; Lührs & Kappeler, 2014 ; Zedrosser et al., 2007). La sélection pourrait favoriser les individus qui consomment plus de nourriture par membre que les autres membres du groupe et peut-être approvisionnent moins les petits que les autres, voire volent la nourriture rapportée aux petits par les autres membres du groupe. En effet, Ausband et al. (2017) ont trouvé un effet négatif significatif des **aides mâles plus âgés non reproducteurs** sur le **recrutement** des petits. À l'inverse, on pourrait s'attendre à ce que les femelles présentent un comportement d'aide accru notamment lorsque la parenté génétique des adultes du groupe est $\leq 0,33$ si la théorie de l'augmentation du groupe (Kokko et al., 2001) dirige le comportement de reproduction

coopérative chez les loups. Les femelles qui aident à élever les petits avant d'obtenir une position de reproduction peuvent augmenter la taille du groupe, ce qui entraîne des avantages subséquents en matière de défense du territoire, d'acquisition de proies et peut-être même d'aide réciproque de la part des petits lorsqu'ils deviennent adultes (Cassidy et al., 2015 ; Creel & Creel, 1995 ; Wiley & Rabenold, 1984). Il existe des preuves que les loups femelles aident davantage que les mâles, en particulier lorsque les petits sont jeunes (Ausband et al., 2016), mais l'effet ultime sur la survie des petits n'est pas clair (Ausband et al., 2017).

Le taux de renouvellement des postes de reproduction dans une population affecte probablement la stratégie déployée par les individus pour sécuriser ces vacances. Les loups sont prélevés dans mon système d'étude et le taux de prélèvement s'élevait en moyenne à 13,3% (fourchette : 0,0%-27,6%) par an (Ausband, 2019). Ausband et al. (2017) ont montré que les positions de reproduction sont assez dynamiques dans cette population avec un renouvellement fréquent même en l'absence de prélèvement. Lorsque la densité est faible et que l'habitat approprié est abondant, les deux sexes peuvent choisir de se disperser et de s'assurer une position de reproduction et un territoire qui leur sont propres plutôt que de patienter dans leur groupe natal. Lorsque l'habitat devient saturé, comme dans la population que j'ai étudiée, la dispersion des mâles semble être la stratégie émergente des loups pour s'assurer des opportunités de reproduction. Cependant, se disperser et monopoliser une position de reproduction n'est pas le seul moyen d'améliorer sa condition physique. Les loups mâles peuvent également tirer des avantages en termes de fitness de la paternité extra-paire en attendant que des postes de reproduction se libèrent ailleurs (Li & Kokko, 2018). Une telle paternité extra-paire n'est pas rare dans la population que j'ai étudiée (Ausband, 2018).

Les loups mâles semblent être les passeurs de la diversité génétique dans les populations de loups car ils se dispersent généralement pour chercher des opportunités de reproduction ailleurs plutôt que d'attendre une place libre dans leur groupe natal. Cette constatation a des implications en matière de conservation. Par exemple, de nombreux États des États-Unis ont récemment mis en place des saisons de chasse et de piégeage pour les loups gris. Ces saisons de chasse chevauchent généralement le pic de dispersion des loups (Jimenez et al., 2017). Si les loups mâles qui se dispersent sont récoltés de manière disproportionnée, la connectivité et la diversité génétiques de la population peuvent être affectées. Les gestionnaires qui mettent en œuvre des saisons de prélèvement pour les loups pourraient envisager un programme de surveillance ou un contrôle obligatoire des prélèvements leur permettant de déterminer la proportion de mâles adultes dans les prélèvements si la diversité génétique est une préoccupation.

REFERENCES

- Adams, J. R., & Waits, L. P. (2007). An efficient method for screening faecal DNA genotypes and detecting new individuals and hybrids in the red wolf (*Canis rufus*) experimental population area. *Conservation Genetics*, 8, 123–131. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9154-5>
- Almberg, E. S., Cross, P. C., Dobson, A. P., Smith, D. W., Metz, M. C., Stahler, D. R., & Hudson, P. J. (2015). Social living mitigates the costs of a chronic illness in a cooperative carnivore. *Ecology Letters*, 18, 660–667. <https://doi.org/10.1111/ele.12444>
- Ausband, D. E. (2016). Gray wolf harvest in Idaho. *Wildlife Society Bulletin*, 40, 500–505. <https://doi.org/10.1002/wsb.670>
- Ausband, D. E. (2018). Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. *Journal of Mammalogy*, 99, 836–844. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy051>
- Ausband, D. E. (2019). Pair bonds, reproductive success, and rise of alternate mating strategies in a social carnivore. *Behavioural Ecology*, 30, 1618–1623. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz126>
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Bassing, S. B., Morehouse, A., Smith, D. W., Stahler, D. R., & Struthers, J. (2016). Individual, group, and environmental influences on helping behavior in a social carnivore. *Ethology*, 122, 963–972. <https://doi.org/10.1111/eth.12566>
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Doherty, K., Zager, P., Mack, C. M., & Holyan, J. (2010). Surveying predicted rendezvous sites to monitor gray wolf populations. *Journal of Wildlife Management*, 74, 1043–1049. <https://doi.org/10.2193/2009-303>
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Stansbury, C., Stenglein, J. L., & Waits, L. (2017). Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), 20170580. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0580>
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., & Waits, L. (2017). Effects of breeder turnover and harvest on group composition and recruitment in a social carnivore. *Journal of Animal Ecology*, 86, 1094–1101. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12707>
- Brainerd, S. M., Andren, H., Bangs, E. E., Bradley, E. H., Fontaine, J. A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jimenez, M. D., Jozwiak, E. A., Liberg, O., Mack, C. M., Meier, T. J., Niemeyer, C. C., Pedersen, H. C., Sand, H., Schultz, R. N., Smith, D. W., Wabakken, P., & Wydeven, A. P. (2008). The effects of breeder loss on wolves. *Journal of Wildlife Management*, 72, 89–98. <https://doi.org/10.2193/2006-305>

- Breen, M., Jouquand, S., Renier, C., Mellersh, C. S., Hitte, C., Holmes, N. G., Chéron, A., Suter, N., Vignaux, F., Bristow, A. E., Priat, C., McCann, E., André, C., Boundy, S., Gitsham, P., Thomas, R., Bridge, W. L., Spriggs, H. F., Ryder, E. J., ... Galibert, F. (2001). Chromosome-specific single-locus FISH probes allow anchorage of an 1800-marker integrated radiation-hybrid/linkage map of the domestic dog genome to all chromosomes. *Genome Research*, 11, 1784–1795. <https://doi.org/10.1101/gr.189401>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach* (2nd ed.) Springer-Verlag.
- Cassidy, K. A., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Smith, D. W., & Mech, L. D. (2015). Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology*, 26, 1352–1360. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv081>
- Clutton-Brock, T. H. (2006). Cooperative breeding in mammals. In P. M. Kappeler & C. P. van Schaik (Eds.), *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolution* (pp. 173–190). Springer.
- Creel, S., & Creel, N. M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 50, 1325–1339. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80048-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80048-4)
- Dickinson, J. L., & Koenig, W. D. (2016). Introduction. In W. D. Koenig & J. L. Dickinson (Eds.), *Cooperative breeding in vertebrates: Studies of ecology, evolution, and behaviour* (pp. 1–5). Cambridge University Press.
- Guyon, R., Lorentzen, T. D., Hitte, C., Kim, L., Cadieu, E., Parker, H. G., Quignon, P., Lowe, J. K., Renier, C., Gelfenbeyn, B., Vignaux, F., DeFrance, H. B., Gloux, S., Mahairas, G. G., Andre, C., Galibert, F., & Ostrander, E. A. (2003). A 1-Mb resolution radiation hybrid map of the canine genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 5296–5301. <https://doi.org/10.1073/pnas.0831002100>
- Hamilton, W. D. (1964). The genetic basis of social behavior. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17–52.
- Harrington, F. H., & Mech, L. D. (1982). An analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *Journal of Wildlife Management*, 46, 686–693. <https://doi.org/10.2307/3808560>
- Holmes, N. G., Strange, N. J., Binns, M. M., Mellersh, C. S., & Sampson, J. (1994). Three polymorphic canine microsatellites. *Animal Genetics*, 25, 200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.1994.tb00122.x>
- Hosmer Jr., D. W., & Lemeshow, S. (2000). *Applied logistic regression* (2nd ed.). Wiley.
- Idaho Department of Fish and Game. (2020). Idaho Fish and Game Commission Annual Meeting. January 22–23, 2020. <https://idfg.idaho.gov/about/commission/annual-meeting-commission-2020>
- Jimenez, M. D., Bangs, E. E., Boyd, D. K., Smith, D. W., Becker, S. A., Mack, C. M., Holyan, J., Sime, C. A., Ausband, D. E., Woodruff, S. P., Nadeau, S., Asher, V. J., Bradley, E. H., & Laudon, K. (2017). Wolf dispersal in the northern Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. *Journal of Wildlife Management*, 81, 581–592.
- Jones, O., & Wang, J. (2009). COLONY: A program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, 10, 551–555.
- Kokko, H., & Ekman, J. (2002). Delayed dispersal as a route to breeding: Territorial inheritance, safe havens, and ecological constraints. *The American Naturalist*, 160, 468–484. <https://doi.org/10.1086/342074>
- Kokko, H., Johnstone, R. A., & Clutton-Brock, T. H. (2001). The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1463), 187–196. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1349>
- Kovach, A. I., & Powell, R. A. (2003). Effects of body size on male mating tactics and paternity in black bears, *Ursus americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1257–1268.
- Wang, J. (2011). COANCESTRY: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources*, 11, 141–145.
- Western Regional Climate Center. (2016). *Historical climate information*. <http://www.wrcc.dri.edu>
- Wiley, R. H., & Rabenold, K. N. (1984). The evolution of cooperative breeding by delayed reciprocity and queuing for favorable social positions. *Evolution*, 38, 609–621. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb00326.x>
- Williams, D. A., & Hale, A. M. (2007). Female-biased helping in a cooperatively breeding bird: Female benefits or male costs? *Ethology*, 113, 534–542. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01353.x>
- Zedrosser, A., Bellemain, E., Taberlet, P., & Swenson, J. E. (2007). Genetic estimates of annual reproductive success in male brown bears: The effects of body size, age, internal relatedness and population density. *Journal of Animal Ecology*, 2007(76), 368–375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01203.x>
- Kramer, K. (2010). Cooperative breeding and its significance to the demographic success of humans. *Annual Review of Anthropology*, 39, 417–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.012809.105054>
- Li, X. Y., & Kokko, H. (2018). Sex-biased dispersal: A review of the theory. *Biological Reviews*, 94, 721–736. <https://doi.org/10.1111/brv.12475>
- Lührs, M. L., & Kappeler, P. M. (2014). Polyandrous mating in tree-tops: How male competition and female choice interact to determine an unusual carnivore mating system. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 68, 879–889. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1701-3>
- Mack, C., Rachael, J., Holyan, J., Husseman, J., Lucid, M., & Thomas, B. (2010). *Wolf conservation and management in Idaho: Progress report 2009. Nez Perce Tribe Wolf Recovery Project, Lapwai, ID*. Idaho Department of Fish and Game.
- McNutt, J. W. (1996). Adoption in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Journal of the Zoological Society of London*, 240, 163–173.
- Miller, C. R., Joyce, P., & Waits, L. P. (2002). Assessing allelic dropout and genotype reliability using maximum likelihood. *Genetics*, 160, 357–366. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.1.357>
- Ostrander, E. A., Wayne, R. K., Freedman, A. H., & Davis, B. W. (2017). Demographic history, selection and functional diversity of the canine genome. *Nature Reviews Genetics*, 18, 705–720. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.67>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology*, 6, 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- R Core Team. (2019). *R version 3.6.2 (2019-12-12) – “Dark and Stormy Night”* Copyright (C) 2019. The R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Salim, D. C., Akimoto, A. A., Carvalho, C. B., Oliveira, S. F., Grisolia, C. K., Moreira, J. R., & Klautau-Guimarães, M. N. (2007). Genetic variability in maned wolf based on heterologous short-tandem repeat markers from domestic dog. *Genetics and Molecular Research*, 6, 348–357.
- Shen, S. F., Emlen, S. T., Koenig, W. D., & Rubenstein, D. R. (2017). The ecology of cooperative breeding behaviour. *Ecology Letters*, 20, 708–720. <https://doi.org/10.1111/ele.12774>
- Stansbury, C. R., Ausband, D. E., Zager, P., Mack, C. M., Miller, C. R., Pennell, M. W., & Waits, L. P. (2014). A long-term population monitoring approach for a wide-ranging carnivore: Noninvasive genetic sampling of gray wolf rendezvous sites in Idaho, USA. *Journal of Wildlife Management*, 78, 1040–1049. <https://doi.org/10.1002/jwmg.736>
- Stenglein, J. L., De Barba, M., Ausband, D. E., & Waits, L. P. (2010). Impacts of sampling location within a faeces on DNA quality in two carnivore species. *Molecular Ecology Resources*, 10, 109–114. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02670.x>
- Stenglein, J. L., Waits, L. P., Ausband, D. E., Zager, P., & Mack, C. M. (2010). Efficient noninvasive genetic sampling for monitoring reintroduced wolves. *Journal of Wildlife Management*, 74, 1050–1058. <https://doi.org/10.2193/2009-305>
- Stenglein, J. L., Waits, L. P., Ausband, D. E., Zager, P., & Mack, C. (2011). Estimating gray wolf pack size and family relationships using noninvasive genetic sampling at rendezvous sites. *Journal of Mammalogy*, 92, 784–795. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-200.1>
- Walters, J. R., Doerr, P. D., & Carter, J. H. (1992). Delayed dispersal and reproduction as a life-history tactic in cooperative breeders: Fitness calculations from red-cockaded woodpeckers. *The American Naturalist*, 139, 623–643. <https://doi.org/10.1086/285347>
- Walters, J. R., & Garcia, V. (2016). Red-cockaded woodpeckers. In W. D. Koenig & J. L. Dickinson (Eds.), *Cooperative breeding in vertebrates: Studies of ecology, evolution, and behaviour* (pp. 58–76). Cambridge University Press.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of the article at the publisher's website.

How to cite this article: Ausband, D. E. (2021). Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in a social carnivore. *Ethology*, 00, 1–7. <https://doi.org/10.1111/eth.13250>