

Effets de la rotation et des prélèvements des individus reproducteurs sur la composition des groupes et le recrutement d'un carnivore social

Received: 30 January 2017 | Accepted: 14 May 2017

J Anim Ecol. 2017;1–8.

DOI: 10.1111/1365-2656.12707

STANDARD PAPER

Journal of Animal Ecology 

Effects of breeder turnover and harvest on group composition and recruitment in a social carnivore

David E. Ausband¹  | Michael S. Mitchell² | Lisette P. Waits³

Résumé

1. La **rotation** des reproducteurs peut influencer la croissance de la population chez les carnivores sociaux en modifiant la taille, la composition et le recrutement du groupe.
2. Les études qui possèdent des données détaillées sur la composition des groupes pouvant donner un aperçu des effets de la **rotation** des reproducteurs sur les groupes ont généralement été menées sur des espèces qui ne sont pas soumises à des prélèvements humains annuels récurrents. Nous avons voulu savoir comment la **rotation** des reproducteurs affecte la composition des groupes et comment la récolte, à son tour, affecte la **rotation** des reproducteurs chez les loups gris (*Canis lupus* Linnaeus 1758) qui se reproduisent en coopération.
3. Nous avons utilisé un échantillonnage génétique non invasif sur les sites de rendez-vous des loups pour construire des pédigrées et estimer le recrutement dans les meutes avant et après les prélèvements dans l'Idaho, aux États-Unis.
4. La **rotation** des femelles reproductrices a augmenté la polygamie et les recrues potentielles par groupe en fournissant des opportunités de reproduction aux subordonnés, bien que la taille du groupe résultant n'ait pas été affectée un an après la **rotation**. La **rotation** des reproducteurs n'a pas eu d'effet sur le nombre d'aides non reproducteurs par groupe. Après la **rotation** des mâles reproducteurs, moins de petits femelles ont été recrutés dans les portées des nouveaux mâles. La récolte n'a eu aucun effet sur la fréquence du renouvellement des reproducteurs.
5. Nous avons constaté que la **rotation** des reproducteurs entraîne des changements dans les hiérarchies de reproduction au sein des groupes et que les changements qui en résultent dans la composition des groupes sont très variables et dépendent du sexe du reproducteur perdu. Nous supposons que les femelles non reproductrices aide moins les petits des femelles non apparentées afin de préserver leurs futures opportunités de reproduction. La **rotation** des reproducteurs a eu des effets marqués sur les possibilités de reproduction des subordonnés et sur le nombre et le rapport des sexes des portées suivantes de petits. Des changements apparemment subtils dans les groupes, comme la perte d'un individu, peuvent affecter considérablement la composition du groupe, le contenu génétique et la croissance de la population à court terme lorsque l'individu perdu est un reproducteur.

1. INTRODUCTION

Les animaux qui vivent en groupe et se reproduisent en coopération peuvent être affectés par des changements dans la composition du groupe (c'est-à-dire le nombre d'individus dans différentes classes de sexe et d'âge). Certains changements dans la composition du groupe peuvent sembler subtils, mais les effets sur les membres restants du groupe peuvent être marqués. Par exemple, les femelles en âge de se reproduire avaient un faible taux de reproduction dans les groupes d'éléphants

d'Afrique (*Loxodonta africana*) qui avaient perdu des femelles plus âgées à cause du braconnage (Gobush, Mutayoba, & Wasser, 2008). De plus, le succès de la reproduction des femelles était plus élevé dans les groupes de singes hurleurs rouges (*Alouatta seniculus*) ayant moins d'adoptés et une plus grande parenté génétique entre les membres (Pope, 2000). La rotation des reproducteurs, en particulier dans les groupes de carnivores sociaux qui s'appuient sur des individus **expérimentés** et sur leur familiarité et leur défense des ressources au sein d'un territoire, peut entraîner une diminution du rendement reproductif, de la persistance du groupe et de la croissance de la population (Borg, Brainerd, Meier, & Prugh, 2015 ; Brainerd et al., 2008 ; Gobush et al., 2008 ; Whitman, Starfield, Quadling, & Packer, 2004).

En plus de ses effets sur la reproduction et la croissance de la population, le renouvellement des reproducteurs peut également affecter la composition des groupes. **Comme les possibilités de reproduction chez de nombreux carnivores sociaux sont limitées par les hiérarchies sociales, le renouvellement des reproducteurs peut entraîner une dynamique entre les subordonnés qui se disputent les postes de reproduction vacants.** L'élimination expérimentale des reproducteurs chez les poissons cichlidés (*Neolamprologus pulcher*) a démontré que les femelles subordonnées héritaient généralement de la position de reproduction vacante dans leur groupe natal, tandis que les postes vacants chez les mâles étaient occupés par des immigrants (Stiver, Fitzpatrick, Desjardins, & Balshine, 2006). Ces postes vacants peuvent entraîner des agressions au sein du groupe et une dispersion accrue des membres subordonnés du groupe qui cherchent à améliorer leur statut dans la hiérarchie sociale et à se reproduire (Sillero-Zubiri, Marino, Gottelli, & MacDonald, 2004 ; Stiver et al., 2006). Une offre limitée de possibilités de reproduction et de territoires de haute qualité au sein d'une population peut conduire à un seuil de polygynie (Orians, 1969), où les femelles choisissent la polygamie plutôt que de se disperser et de se reproduire avec un autre mâle sur un territoire peut-être de moindre qualité. L'âge, le sexe et la parenté génétique avec le nouveau reproducteur sont plusieurs facteurs supplémentaires qui peuvent influencer la composition du groupe résultant du renouvellement des reproducteurs. Le comportement des nouveaux reproducteurs peut également influencer le maintien ou le départ des membres subordonnés. Les nouveaux reproducteurs peuvent tenter de conserver les classes de sexe et d'âge des auxiliaires qui contribuent fortement ou qui pourraient éventuellement devenir des compagnons (Kutsukake & Clutton-Brock, 2008 ; Loveridge, Hemson, Davidson, & MacDonald, 2010). **Les prédictions découlant de la théorie de l'augmentation du groupe (Kokko, Johnstone, & Clutton-Brock, 2001) suggèrent que les reproducteurs et les aides relativement philopatrics (par exemple, les loups femelles) s'efforcent de maintenir une taille de groupe importante.** De plus, **l'hypothèse du remboursement de l'aide** suggère que les individus aident à élever des jeunes qui sont plus susceptibles de rendre cette aide à l'avenir (Emlen, Emlen, & Levin, 1986 ; Gowaty & Lennartz, 1985). En revanche, les nouveaux reproducteurs peuvent essayer d'expulser les individus non apparentés, en particulier ceux du même sexe qui pourraient entrer en compétition pour la reproduction et les ressources. Les décisions de dispersion du groupe peuvent résulter de l'agression des nouveaux reproducteurs ou simplement de la décision des subordonnés de partir et de tenter de se reproduire ailleurs plutôt que de rester pour aider à élever des jeunes non apparentés (Young et al., 2006).

Bien que certaines études aient documenté les effets de la rotation des reproducteurs sur la taille du groupe et la reproduction chez les carnivores sociaux (Borg et al., 2015 ; Brainerd et al., 2008 ; Loveridge et al., 2010), de nombreuses études ne disposent pas des données détaillées concernant le sexe et l'âge des membres non reproducteurs nécessaires pour comprendre la dynamique du

groupe après un renouvellement. Bien que des déductions concernant les effets du renouvellement des reproducteurs sur la composition des groupes puissent être faites à partir de certaines études exemplaires à long terme sur les carnivores sociaux (Clutton-Brock & Manser, 2016 ; Clutton-Brock et al., 1998, 2001), ces informations sont limitées à quelques espèces seulement.

Chez les carnivores sociaux, la mortalité d'origine humaine peut avoir des effets négatifs sur les groupes en réduisant leur taille et en augmentant le renouvellement des reproducteurs (Wallach, Ritchie, Read, & O'Neill, 2009 ; Whitman et al., 2004). Par exemple, les populations chassées de lions d'Afrique (*Panthera leo*) présentent des taux accrus de renouvellement des mâles reproducteurs et l'infanticide des mâles nouvellement adoptés peut réduire la croissance de la population et augmenter le risque d'extinction (Whitman et al., 2004). La mortalité d'origine humaine dans les populations de chiens sauvages d'Afrique (*Lycan pictus*) a également été identifiée comme un facteur majeur limitant la croissance et le rétablissement des populations dans de nombreuses zones de l'aire de répartition de l'espèce (Woodroffe, 2011 ; Woodroffe et al., 2007). Lorsque la taille des groupes est réduite, les chiens sauvages d'Afrique présentent une diminution du recrutement en raison de leur incapacité à protéger adéquatement les jeunes contre la prédation tout en s'assurant de la nourriture (Courchamp, Rasmussen, & MacDonald, 2002). Malgré l'influence que la mortalité d'origine humaine peut avoir sur les populations de carnivores sociaux, les études qui possèdent des données détaillées sur le sexe et l'âge des individus au sein des groupes ont généralement été menées sur des espèces qui ne sont pas soumises à des prélèvements humains annuels récurrents (Kutsukake & Clutton-Brock, 2008 ; Young et al., 2006). Ainsi, nous ne savons pas comment la rotation des reproducteurs et les prélèvements peuvent interagir pour affecter la composition des groupes et le recrutement chez les carnivores sociaux.

Les loups gris (*Canis lupus*) vivent en groupes (c'est-à-dire en meutes) et se reproduisent de manière coopérative. En général, les jeunes retardent leur dispersion pendant 2 à 3 ans et aident à élever les jeunes des reproducteurs du groupe. L'aide apportée pendant la saison d'élevage des louveteaux consiste généralement à fournir de la nourriture et à garder les petits dans les tanières et les sites de rendez-vous (c'est-à-dire les endroits où les membres du groupe se rassemblent pendant plusieurs semaines ; Ausband et al., 2016 ; Packard, 2003). Des changements récents dans l'état et la gestion de la population ont conduit à l'ouverture d'une saison de prélèvements via la chasse au fusil et le piégeage à partir de 2009 en Idaho, aux États-Unis (Ausband, 2016). Un tel changement de gestion, passant d'une protection en vertu de la loi sur les espèces menacées à des prélèvements annuels, a fourni l'occasion d'une expérience naturelle. **En utilisant l'échantillonnage génétique avant et après les prélèvements, nous avons examiné comment la rotation des reproducteurs affectait la composition du groupe et comment la récolte, à son tour, affectait la rotation des reproducteurs.** Nous avons émis l'hypothèse que la rotation des reproducteurs serait associée à des augmentations à court terme (<1 an) de la taille des groupes en raison de la polygamie au sein des groupes, soit parce qu'un nouveau mâle non apparenté a rejoint le groupe et s'est reproduit avec plusieurs femelles, soit parce qu'une nouvelle femelle reproductrice a rejoint le groupe et n'a pas été en mesure de dissuader les femelles subordonnées de se reproduire. Nous avons également émis l'hypothèse qu'après le renouvellement d'un mâle ou d'une femelle reproductrice, il y aurait, grâce à une dispersion accrue, moins d'aides matures (≥ 2 ans) non reproducteurs et moins de petits du même sexe, car les nouveaux reproducteurs voudraient exclure les subordonnés des opportunités de reproduction dans le groupe. Enfin, nous avons émis l'hypothèse que la récolte serait associée à une augmentation de la fréquence de **rotation** des reproducteurs et influencerait positivement le nombre de reproducteurs dans un groupe. Les individus nouvellement adoptés ne seraient pas

apparentés aux membres existants du groupe et l'évitement de la consanguinité (Packard, 2003) ne limiterait plus la reproduction entre certains individus du groupe.

2 | MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 | Zone d'étude

Nous avons mené notre étude dans l'Idaho, aux États-Unis. De 2008 à 2015, nous avons recensé génétiquement 8 à 10 meutes par an dans les Game Management Units (GMU) 28 (3 388 km²), 33, 34 et 35 (trois GMU voisines totalisant 3 861 km²) du centre de l'Idaho. L'Idaho est une région montagneuse dominée par un mélange de forêts de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*), de pins tordus (*P. contorta*) et d'épicéas (*Picea engelmannii*) et de steppes d'armoise (*Artemisia tridentata*). Les précipitations annuelles varient de 89 à 178 cm et les températures vont de -34°C en hiver à 38°C en été (Western Regional Climate Center, 2014). Le prélèvement public de loups a commencé en Idaho en 2009, a temporairement cessé en 2010 et a repris en 2011 (Ausband, 2016). La plupart des prélèvements ont lieu de septembre à mars, avec un pic pendant la saison de chasse au gros gibier. Les taux annuels de récolte de la population dans nos zones d'étude en Idaho étaient en moyenne de 24% (Ausband, Stansbury, Stenglein, Struthers, & Waits, 2015). Les actions de contrôle pour répondre aux déprédations du bétail ont été rares dans nos groupes d'étude, représentant cinq animaux au cours de notre étude.

2.2 Méthodes de terrain

Nous avons collecté des excréments pour l'analyse génétique sur les sites de rendez-vous des meutes reproductives. Lorsque cela était possible, nous avons utilisé les emplacements de radiotélémétrie des loups pour localiser les sites de rendez-vous. Dans les zones qui ne contenaient pas de loups radiomarqués, nous avons effectué des relevés sur les sites de rendez-vous historiques et hautement appropriés ($\geq 70\%$) prédits par un modèle d'habitat (Ausband et al., 2010). Les techniciens ont généralement recueilli 125-200 échantillons par meute par an et ont tenté de localiser et de rééchantillonner chaque groupe chaque année. Des méthodes détaillées et des protocoles de terrain peuvent être trouvés dans Ausband et al. (2010), Stenglein, De Barba, Ausband, et Waits (2010), Stenglein, Waits, Ausband, Zager, et Mack (2010, 2011), et Stansbury et al. (2014).

2.3 Méthodes de laboratoire

Les analyses d'ADN ont été réalisées au Laboratoire de génétique écologique, évolutive et de conservation de l'Université de l'Idaho (Moscou, ID). Nous avons utilisé neuf loci microsatellites d'ADN nucléaire et des amorces d'identification du sexe pour identifier les individus et le genre (Stansbury et al., 2014). Nous avons généré des génotypes à neuf autres loci microsatellites sur le meilleur échantillon pour chaque individu unique (c'est-à-dire total = 18 loci) et pour les échantillons qui ne différaient que sur un seul locus parmi les neuf loci initiaux afin de vérifier les concordances ou les non-concordances (Stansbury et al., 2014 ; Stenglein et al., 2011). Pour 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. En 2008 et 2009, nous avons analysé tous les échantillons collectés. Après 2010, nous avons analysé 40 crottes d'adultes et 25 crottes de petits de chaque meute en nous basant en partie sur les résultats de la raréfaction concernant l'effort d'échantillonnage (Stenglein et al., 2011). Nous avons analysé des échantillons supplémentaires pour obtenir 10 génotypes consensuels de plus si une meute avait > 2 individus détectés une seule fois et si des échantillons supplémentaires collectés étaient disponibles.

Des détails supplémentaires concernant les méthodes de laboratoire utilisées peuvent être trouvés dans Stenglein, De Barba et al. (2010), Stenglein, Waits, et al. (2010), Stenglein et al. (2011) et Stansbury et al. (2014).

2.4 Méthodes d'analyse - Pedigrees

Pour chaque année, nous avons inclus tous les mâles et femelles adultes échantillonnés comme parents potentiels et tous les louveteaux échantillonnés comme progéniture potentielle, puis nous avons déterminé les reproducteurs et leur progéniture en construisant des pedigrees en utilisant le maximum de vraisemblance dans le programme COLONY version 2.0.5.5 (Jones & Wang, 2009). Nous avons calculé les fréquences alléliques pour chaque année dans le programme COANCESTRY version 1.0.1.5 (Wang, 2011), puis nous les avons importées dans le programme COLONY pour les utiliser dans les analyses de pedigrees. Nous avons pris en compte la polygamie chez les mâles et les femelles et supposé un taux d'abandon allélique de 0,01. Dans les cas où la filiation était indéterminée à partir de COLONY, nous avons examiné plus en détail les génotypes de la progéniture par rapport aux parents probables de la progéniture restante dans le groupe et nous avons autorisé un décalage de deux allèles en raison de la perte d'allèles entre le parent et la progéniture pour vérifier la filiation sur les 18 loci en utilisant des méthodes d'exclusion (Allendorf, Luikart, & Aitken, 2013).

Nous avons échantillonné les mêmes meutes sur plusieurs années consécutives et à partir des pedigrees résultants, nous avons estimé pour chaque sexe le nombre de reproducteurs, de non reproducteurs d'un an, de non reproducteurs ≥ 2 ans, de louveteaux, de louveteaux vivants à 15 mois et d'individus adultes d'âge inconnu. Nous avons documenté la rotation des reproducteurs (c'est-à-dire la perte d'une position de reproduction par décès, expulsion ou usurpation) entre les années et estimé le nombre d'adultes présents dans le groupe lorsque les petits étaient âgés de 3 mois et de 15 mois (Données disponibles auprès du Dryad Digital Repository : <https://doi.org/10.5061/dryad.vc6p9>). Le moment du renouvellement des reproducteurs peut affecter la capacité d'un groupe à remplacer et à récupérer de telles pertes avant la saison de reproduction suivante (Brainerd et al., 2008). Bien que de telles données temporelles étaient disponibles pour certains de nos loups échantillonnés, elles n'étaient pas disponibles pour tous les événements de renouvellement des reproducteurs et nous n'avons pas pu inclure le moment de la rotation dans nos analyses. L'âge des louveteaux a été estimé en supposant une date de naissance moyenne du 15 avril et une date d'échantillonnage moyenne du 15 juillet (âge = 3 mois) avec une moyenne de 362 jours jusqu'à l'échantillonnage suivant (âge = 15 mois ; Ausband et al., 2015). Nous avons défini les adultes comme tout individu non-louveteau (c'est-à-dire les **aides** ; les femelles et les mâles non reproducteurs, et les reproducteurs). Pour chaque louveteau échantillonné, nous avons déterminé s'il était vivant ou mort 15 mois après sa naissance. **Moins de 4% des loups se dispersent au cours de leur première année dans notre population d'étude** (Jimenez et al., 2017) et nous avons supposé que l'absence à 15 mois signifiait la mort. Nous notons que nous avons examiné les génotypes des loups récoltés dans tout l'État dans le cas où les loups se seraient dispersés tôt et auraient été récoltés (aucun petit, disperseur précoce, n'a été découvert de cette façon).

2.5 Méthodes d'analyse - Modèles prédictifs

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) pour examiner l'influence du renouvellement des reproducteurs sur la composition des groupes et pour explorer les effets ultérieurs de la récolte sur le renouvellement des reproducteurs. Les modèles

comprenaient le renouvellement des reproducteurs (par sexe, mâle et femelle) comme variable explicative mais avaient différentes variables de réponse (nombre de reproducteurs, de recrues, de mâles et de femelles matures non reproducteurs, taux de renouvellement des reproducteurs et taille du groupe) selon la question posée (Tableau 1). Nous avons inclus des effets aléatoires pour la meute et l'année dans chaque modèle. Pour les variables de réponse qui étaient binaires (par exemple, le renouvellement des femelles reproductrices, les petits vivants à 15 mois), nous avons utilisé des GLMM avec une distribution binomiale et une fonction de liaison logit.

Pour vérifier si la récolte affecte le renouvellement des reproducteurs, nous avons également utilisé des modèles GLMM avec une distribution binomiale et une fonction de lien logit. La récolte (binaire = présente, absente) était une variable explicative du renouvellement des mâles et des femelles reproducteurs ainsi que du nombre de reproducteurs par groupe. Nous avons utilisé les package lme4 et glm du programme R (version 3.3.0, R Core Team 2016) pour nos analyses. Nous avons considéré que les variables étaient influentes lorsque l'IC à 90% de leurs odds ratios prédits ($OR = e^{\beta}$) ne chevauchait pas 1,0.

3 | RÉSULTATS

Toutes les meutes étudiées ont connu un prélèvement de ≥ 2 individus (fourchette = 0-9 annuellement). Le nombre maximum d'individus prélevés a été enregistré au cours de la saison 2011-2012 (données disponibles sur le site Dryad Digital Repository : <https://doi.org/10.5061/dryad.vc6p9>). La **rotation des femelles reproductrices, mais pas des mâles reproducteurs**, a été associée à un nombre accru de petits par groupe pendant la période de **parturition suivant la rotation** ($OR = 3,95$; 1,81-28,48, IC à 90% ; Tableau 1). L'augmentation du nombre de recrues potentielles (c'est-à-dire le nombre de jeunes nés par groupe) était associée à une augmentation du nombre de femelles reproductrices par groupe pendant la période de parturition suivant le renouvellement des femelles reproductrices ($OR = 1,71$; 1,35-2,18, IC à 90% ; Tableau 1). **Cependant, le renouvellement des femelles reproductrices n'a pas prédit la taille du groupe un an plus tard** (Tableau 1). **Le nombre d'aides matures non reproducteurs par groupe n'a pas été affecté par le renouvellement des reproducteurs** (Tableau 1). L'absence d'association entre le renouvellement des reproducteurs et le nombre d'auxiliaires matures non reproducteurs est restée inchangée même dans les cas où le nouveau reproducteur était un adopté non apparenté ($OR = 0,46$, 0,14-1,46, IC à 90% pour prédire le nombre de femelles non reproductives ; $OR = 0,50$, 0,18-1,37, IC à 90% pour prédire le nombre de mâles non reproductifs). **La rotation des mâles reproducteurs, cependant, a conduit à une baisse du nombre de petits femelles** ($OR = 0,26$; 0,11-0,60, IC à 90% ; Tableau 1) mais pas des petits mâles recrutés pendant la période de parturition suivante. Il n'y avait pas de différence dans le nombre de petits mâles et femelles recrutés pendant la période de parturition après le renouvellement des femelles reproductrices. Pour les groupes qui ont connu un renouvellement des mâles reproducteurs et une réduction du nombre de recrues femelles (c'est-à-dire le nombre qui a survécu jusqu'à l'âge de 15 mois) sous le nouveau mâle, **les rapports des sexes des années suivantes n'étaient pas biaisés en faveur des femelles pour compenser ces pertes** (recrues potentielles = 22 femelles / 27 mâles ; recrutés = 13 femelles / 18 mâles).

La taille moyenne des groupes est passée de 9,2 adultes (SE = 0,97) avant la récolte à 5,2 adultes (SE = 0,46) à la fin de notre étude (Figure 1). La récolte, cependant, n'a pas été associée à une

augmentation de la fréquence de renouvellement des reproducteurs et le nombre de reproducteurs par groupe n'a pas augmenté dans les années qui ont suivi la récolte (Tableau 2).

TABLEAU 1. Résultats des modèles à effets mixtes répondant aux questions (Q) concernant les effets du renouvellement des reproducteurs sur la composition des groupes de loups gris, Idaho, États-Unis (2008-2015). Les caractères gras indiquent les variables influentes pour lesquelles les intervalles de confiance (IC) à 90 % des rapports de cotes ne se chevauchent pas 1,0

Variable	Coefficient	Odds ratio (90% CI)	n
Q: Does breeder turnover increase the number of pups per group?			
Breeding Female turnover	1.37	3.95 (1.81-28.48)	43
Breeding Male turnover	-0.62	0.56 (0.15-2.50)	43
Q: Are there multiple breeding females per group after breeding female turnover?			
Breeding Female turnover	0.54	1.71 (1.35-2.18)	43
Q: Are there short-term increases in group size due to polygamy after breeding female turnover?			
Breeding Female turnover	0.03	1.03 (0.20-6.89)	43
Q: Are there fewer mature nonbreeding male helpers after breeding male turnover?			
Breeding Male turnover	0.27	1.31 (0.66-2.62)	43
Q: Are there fewer mature nonbreeding female helpers after breeding male turnover?			
Breeding Male turnover	0.46	1.59 (0.81-3.20)	43
Q: Are there fewer male pups recruited after breeding male turnover?			
Breeding Male turnover	-0.46	0.63 (0.28-1.43)	105
Q: Are there fewer female pups recruited after breeding male turnover?			
Breeding Male turnover	-1.36	0.26 (0.11-0.60)	102
Q: Are there fewer mature nonbreeding female helpers after breeding female turnover?			
Breeding Female turnover	-0.19	0.83 (0.40-1.73)	43
Q: Are there fewer mature nonbreeding male helpers after breeding female turnover?			
Breeding Female turnover	0.32	1.38 (0.67-2.80)	43
Q: Are there fewer female pups recruited after breeding female turnover?			
Breeding Female turnover	0.03	1.03 (0.47-2.30)	102
Q: Are there fewer male pups recruited after breeding female turnover?			
Breeding Female turnover	0.79	2.20 (0.97-5.31)	105

TABLEAU 2. Résultats des modèles à effets mixtes répondant aux questions (Q) sur les effets des prélèvements sur la rotation des reproducteurs chez les loups gris, Idaho, USA (2008-2015)

Variable	Coefficient	Odds ratio (90% CI)	n
Q: Does the frequency of breeding female turnover increase after harvest?			
After harvest	-0.06	0.94 (0.32-2.83)	43
Q: Does the frequency of breeding male turnover increase after harvest?			
After harvest	-0.25	0.78 (0.26-2.37)	43
Q: Does the number of breeders per group increase after harvest?			
After harvest	-0.10	0.90 (0.68-1.20)	44

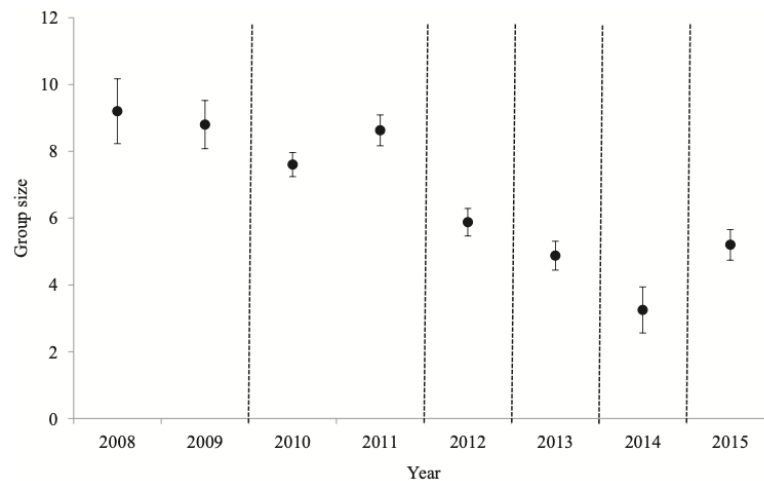


FIGURE 1. Nombre moyen d'adultes pour les groupes d'étude de loups gris en Idaho, États-Unis (2008-2015). Les lignes pointillées indiquent quand le prélèvement a eu lieu. Il n'y a pas eu de prélèvement avant 2009. Les barres d'erreur représentent le *SE*

4 | DISCUSSION

Le renouvellement des reproducteurs a eu des effets marqués sur les possibilités de reproduction des subordonnés et sur le nombre et le sex-ratio des portées suivantes de petits. **Le renouvellement des reproducteurs a entraîné des changements dans les hiérarchies de reproduction au sein des groupes et les changements qui en ont résulté dans la composition des groupes étaient très variables et dépendaient du sexe du reproducteur perdu.** La récolte, cependant, n'a pas eu d'effet sur la fréquence du renouvellement des reproducteurs. Cela suggère que même dans les populations de loups non exploitées, le renouvellement des reproducteurs est courant.

Notre **hypothèse** selon laquelle le renouvellement des reproducteurs serait associé à des augmentations à court terme (<1 an) de la taille du groupe dues à la polygamie a été **confirmée**. Les années où il y a eu un renouvellement des reproductrices, plusieurs femelles se sont reproduites et le nombre de recrues potentielles nées dans les groupes a augmenté pendant la période de parturition suivante. **Nos résultats suggèrent qu'il existe un seuil de polygynie** (Orians, 1969) chez les loups gris où les femelles choisissent la polygamie plutôt que la dispersion, mais seulement lorsque les contraintes comportementales (c'est-à-dire la suppression de la reproduction) sont supprimées. La disponibilité de plusieurs femelles reproductrices est en partie fonction de la taille du groupe et nous ne nous attendons pas à ce que les petits groupes présentent toujours des schémas similaires de polygamie. **L'augmentation de la taille du groupe due à la polygamie a cependant été de courte durée, car la taille du groupe n'a pas été affectée un an après le renouvellement des reproducteurs.** Nous ne connaissons pas le mécanisme à l'origine de la courte durée apparente des augmentations de la taille du groupe, mais nous pensons qu'il peut être lié à la disponibilité de la nourriture et à la concurrence entre les membres de la meute pour des ressources limitées. **La rotation des mâles reproducteurs n'était pas associée à une augmentation de la polygamie, ce qui suggère que dans les groupes de loups gris, les opportunités de reproduction sont régulées par la femelle reproductrice.** Les suricates femelles reproductrices (*Suricata suricatta*), par exemple, peuvent monopoliser la reproduction dans les groupes en se comportant de manière agressive envers les femelles subordonnées qui sont les plus susceptibles de se reproduire (Young et al., 2006). Chez certaines espèces, l'infanticide par les reproducteurs peut annuler la reproduction par les subordonnés (Clutton-Brock et al., 1998). Si les femelles subordonnées dans les groupes de loups sont toutes simplement immatures sexuellement, nous n'aurions dû trouver aucune preuve

d'une augmentation de la polygamie après le renouvellement des femelles reproductrices. Or, nous avons constaté une augmentation de la polygamie après le renouvellement des femelles reproductrices, et il semble que les subordonnées sexuellement matures (toutes ne le sont pas) soient activement découragées de se reproduire par les femelles reproductrices dominantes. Les contraintes physiologiques sur la reproduction par les subordonnés sont peu probables chez les loups gris (Packard, 2003) mais le mécanisme (i.e. interférence comportementale directe, infanticide) par lequel la suppression de la reproduction se produit dans nos zones d'étude est inconnu.

Notre hypothèse selon laquelle les nouveaux reproducteurs diminueraient le nombre de non reproducteurs de même sexe dans le groupe n'a pas été confirmée. Cela est resté vrai même lorsque le nouveau reproducteur était un adopté non apparenté. Ce résultat est conforme à la théorie de l'augmentation du groupe (Kokko et al., 2001), selon laquelle les reproducteurs s'efforcent de maintenir une grande taille de groupe, même si les individus du groupe ne sont pas apparentés à eux. La taille du groupe chez de nombreux carnivores sociaux tels que les loups gris peut influencer positivement la défense du territoire et le succès de la chasse (Cassidy, MacNulty, Stahler, Smith, & Mech, 2015 ; Creel & Creel, 1995 ; MacNulty, Tallian, Stahler, & Smith, 2014) ; ce qui procure des avantages aux subordonnés et aux nouveaux reproducteurs dans les groupes. Au cours de notre étude (c'est-à-dire en 2009), la population de loups était à son maximum (U.S. Fish and Wildlife Service [USFWS], Nez Perce Tribe, National Park Service, Montana Fish, Wildlife and Parks, Blackfoot Nation, Confederated Salish and Kootenai Tribes, 2010) car les loups ont été réintroduits en Idaho en 1995-1996 (Bangs & Fritts, 1996) et les opportunités de reproduction ont pu être limitées. Dans une population saturée, les loups subordonnés peuvent rester dans leur groupe natal indépendamment de leur lien de parenté avec les reproducteurs, car ils attendent qu'une place de reproducteur se libère (Mech & Boitani, 2003).

Notre hypothèse selon laquelle le recrutement des louveteaux mâles et femelles serait biaisé après le renouvellement des reproducteurs mâles et femelles, respectivement, n'a pas été confirmée. Pour le renouvellement des mâles reproducteurs, nous avons trouvé le contraire de notre prédiction - le recrutement des louveteaux femelles était plus faible dans la portée de petits du nouveau mâle reproducteur. Chez les loups gris, il a été démontré que les femelles aident plus que les mâles pendant certaines parties de la saison d'élevage des petits (Ausband et al., 2016) et cette aide différentielle par le sexe philopatric est prédite par la théorie de l'augmentation du groupe (Kokko et al., 2001). On pourrait raisonnablement s'attendre à ce que chez les loups gris, les reproducteurs souhaitent recruter au moins quelques futures aides femelles. Les pertes de recrues femelles, cependant, n'ont pas été compensées par des rapports de sexe biaisés des portées ni par une survie biaisée des recrues femelles l'année suivante. Nous postulons que les femelles non reproductrices qui restent dans un groupe après le remplacement du mâle reproducteur peuvent ne pas aider à élever les femelles de la portée du nouveau mâle parce que ses jeunes sont plus éloignés d'elles, en particulier s'il y a eu un remplacement récent des femelles reproductrices. Un manque de coopération dans l'éducation des petits de femelles non apparentées peut diminuer la compétition pour les futures opportunités de reproduction avec le nouveau mâle. Bien que les loups évitent généralement l'inceste (Smith et al., 1997), cela se produit (Packard, 2003 ; Stenglein et al., 2011), et nous suggérons que les femelles non reproductrices se comportent d'une manière qui réduit finalement le nombre de concurrents pour l'accouplement avec le nouveau mâle ou avec de futurs mâles non apparentés si le renouvellement se produit à nouveau. Certains oiseaux qui se reproduisent de manière coopérative prennent soin et produisent davantage d'individus du sexe qui

les aidera davantage à l'avenir, ce que l'on appelle « l'hypothèse du remboursement de l'aide » (Emlen et al., 1986 ; Gowaty & Lennartz, 1985). **Nos résultats ne soutiennent pas l'hypothèse du remboursement de l'aide.** Nous postulons que la **rotation** des reproducteurs et ses effets sur les opportunités de reproduction présentes et futures dans les groupes familiaux hautement apparentés ajoutent de la complexité aux hiérarchies reproductives et affectent la décision d'un individu de rester ou de partir.

Contrairement à nos hypothèses, la récolte n'a pas été associée à une augmentation du renouvellement des reproducteurs et n'a pas affecté les taux de polygamie dans nos groupes d'étude.

Ce résultat soutient les interprétations récentes d'une étude qui n'a trouvé aucun effet de la récolte sur la perte de reproducteurs et la persistance du groupe chez les loups d'Alaska (Borg, Brainerd, Meier, & Prugh, 2017). Bien que la taille du groupe ait diminué après le début de la récolte, la **fréquence de renouvellement** des reproducteurs n'a pas été affectée dans notre étude. Le prélèvement chez les lions d'Afrique a considérablement augmenté la fréquence de renouvellement des reproducteurs, mais le prélèvement a été ciblé de manière disproportionnée sur les grands mâles qui détiennent généralement les clans et engendrent les lionceaux de plusieurs femelles résidentes du groupe (Loveridge et al., 2010). Le prélèvement chez les loups gris semble être opportuniste (Ausband, 2016) et les taux globaux dans notre étude peuvent avoir été suffisamment bas (c. 24% ; Ausband et al., 2015) pour que la fréquence de renouvellement des reproducteurs ne dépasse pas les niveaux observés dans les populations naturellement régulées (c'est-à-dire la plupart des données de Brainerd et al. (2008), Idaho avant le prélèvement).

Nous montrons que la polygamie est probablement limitée par des mécanismes comportementaux, que le recrutement sexué après le changement de reproducteur peut être le résultat de la protection par les subordonnés des futures opportunités de reproduction pour eux-mêmes, et que les subordonnés ne montrent pas une dispersion accrue après le changement de reproducteur. La combinaison de ces résultats suggère que les opportunités de reproduction et les territoires de haute qualité sont limitatifs ; ainsi, les influences de l'aide et de la reproduction coopérative sur la condition physique à vie des loups gris ne doivent pas être ignorées. Nous émettons l'hypothèse que des taux de prélèvement plus élevés que ceux que nous avons observés pourraient conduire à un changement de stratégie d'histoire de vie où les subordonnés aident moins et se dispersent davantage lorsque des opportunités de reproduction se présentent en raison de la mortalité due au prélèvement. Si c'est le cas, la reproduction coopérative peut exister chez certaines espèces comme un continuum finalement influencé par les effets de la récolte au niveau de la population.