

Effets des prélèvements et du groupe sur la survie des petits d'un reproducteur coopératif

Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder

David E. Ausband^{1,†}, Michael S. Mitchell², Carisa R. Stansbury³,
Jennifer L. Stenglein³ and Lisette P. Waits³

¹Montana Cooperative Wildlife Research Unit, and ²US Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT, USA

³Department of Fish and Wildlife Sciences, University of Idaho, Moscow, ID, USA

Proc. R. Soc. B 284 : 20170580. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0580>

Résumé

Le recrutement chez les reproducteurs coopératifs peut être affecté négativement par des changements dans la taille et la composition du groupe. La majorité des études sur l'élevage coopératif n'ont pas évalué les prélèvements humains ; par conséquent, les effets des prélèvements annuels récurrents et des caractéristiques des groupes sur la survie des petits sont mal connus. Nous avons évalué comment les prélèvements et les groupes affectent la survie des petits en utilisant un échantillonnage génétique et des pedigrees de loups gris en Amérique du Nord. Nous avons émis **l'hypothèse** que la récolte réduit la survie des petits en raison (i) de la réduction de la taille du groupe, (ii) de l'augmentation du renouvellement des reproducteurs et/ou (iii) de la réduction du nombre de femelles auxiliaires. Alternativement, l'exploitation peut augmenter la survie des petits, probablement en raison de l'augmentation de la disponibilité de nourriture par individu, ou elle peut être compensée par d'autres formes de mortalité. La récolte semble être **additive** car elle réduit à la fois la survie des petits et la taille du groupe. En plus de la récolte, la **rotation** des mâles reproducteurs et la présence de mâles plus âgés non reproducteurs ont également réduit la survie des petits. Les grands groupes et la stabilité des reproducteurs ont cependant augmenté la survie des petits en cas de récolte. Les inférences concernant l'effet de la récolte sur le recrutement nécessitent de connaître le taux de récolte des jeunes ainsi que les effets indirects associés aux changements dans la taille et la composition du groupe, comme nous le montrons. Le nombre de jeunes récoltés est une mauvaise mesure de l'effet de la récolte sur le recrutement chez les reproducteurs coopératifs.

1. CONTEXTE

La vie en groupe a évolué dans un large éventail de taxons et d'espèces. De nombreuses espèces qui vivent en groupe présentent un comportement de **reproduction coopérative**. La reproduction coopérative se réfère généralement à la prise en charge partagée de jeunes apparentés, ou même non apparentés, par des **auxiliaires** (c'est-à-dire des individus non reproducteurs) au sein d'un groupe [1]. Chez les mammifères, des études de manipulation et d'observation ont montré que la présence **d'auxiliaires** peut être déterminante pour la santé des reproducteurs et la persistance du groupe [1-5].

Le nombre d'auxiliaires dans un groupe peut influencer positivement le recrutement (c'est-à-dire le nombre de jeunes élevés jusqu'à maturité [1,6,7]), mais la composition du groupe (c'est-à-dire le nombre de classes d'âge et de sexe différentes) peut également avoir une influence importante sur le recrutement et la croissance de la population chez les reproducteurs coopératifs. Par exemple, l'élimination sélective des lions africains mâles (*Panthera leo*, Linnaeus) a entraîné une baisse du recrutement en raison de l'augmentation des infanticides [8]. Le renouvellement des reproducteurs (c'est-à-dire la mort ou l'expulsion d'un reproducteur) peut entraîner une réduction du recrutement et de la survie du groupe [9]. De plus, les changements dans la composition du groupe qui conduisent à une réduction de la parenté génétique au sein des groupes peuvent conduire à une réduction du comportement d'aide et donc du recrutement [1,10,11]. **La composition du groupe peut également être importante car toutes les classes d'âge et de sexe n'apportent pas la même aide au sein d'un groupe.** Les individus des groupes de loups gris (*Canis lupus*, Linnaeus), par exemple, varient considérablement dans leur comportement de protection des petits [12,13]. Étant donné l'importance de la garde des petits pour le recrutement chez les chiens sauvages africains [4] (*Lycyaon pictus*, Temminck 1820), **les groupes qui présentent des classes de sexe et d'âge différentes peuvent également compter des auxiliaires adultes expérimentés qui contribuent davantage à l'élevage des jeunes que les jeunes auxiliaires** [14] et qui, en fin de compte, améliorent la *fitness* des reproducteurs. De nombreux canidés sociaux sont territoriaux et les individus vivant en grands groupes ont souvent plus de succès lors des confrontations intraspécifiques que ceux des petits groupes [15,16]. Alors que la taille d'un groupe peut augmenter en raison de **l'aptitude inclusive** (c'est-à-dire que les aides ont une aptitude accrue en élevant des jeunes apparentés), un avantage de la taille accrue du groupe soutiendrait également les prédictions de la théorie de l'augmentation du groupe [17], où les individus, en particulier ceux qui sont philopatriques, aident à élever les jeunes parce que la taille accrue du groupe est bénéfique pour l'aptitude future. De plus, lorsque la dispersion est biaisée par le sexe, la théorie de l'augmentation du groupe prédit que le sexe philopatrique (c'est-à-dire les femelles relativement plus philopatriques chez les loups gris) peut aider davantage car elles peuvent hériter d'une position de reproduction dans leur meute natale [18]. La démographie des groupes chez les canidés sociaux peut également s'expliquer par la disponibilité de la nourriture et la dynamique liée à la **dépendance à la densité**. Par exemple, une augmentation de la disponibilité de la nourriture après des événements à forte mortalité (c'est-à-dire un contrôle) peut conduire à une augmentation du recrutement au niveau de la population chez certains canidés [19] (par exemple les coyotes, *Canis latrans*, Say 1823). Nous avons utilisé le loup gris comme espèce focale pour étudier les relations entre les prélèvements (c'est-à-dire la mortalité régulée induite par l'homme), la taille et la composition du groupe et la survie des petits chez ce reproducteur coopératif en raison de sa structure sociale complexe [20], de la défense territoriale qui repose en partie sur la taille du groupe [16] et de l'exposition à des prélèvements persistants (c'est-à-dire annuels).

Les groupes de loups qui ne sont pas exposés à des taux de mortalité élevés sont généralement constitués d'un couple reproducteur et de deux à trois générations de descendants qui restent dans leur groupe natal et aident à prendre soin de la progéniture suivante [20]. Dans les Montagnes Rocheuses aux États-Unis, les loups ne se dispersent généralement pas de leur groupe natal avant l'âge de 3 ans, même s'ils sont matures sur le plan reproductif à 22 mois [21]. Si la sélection a favorisé les loups reproducteurs pour qu'ils conservent leur progéniture au sein de leur groupe, la survie des petits peut être affectée négativement par des événements qui réduisent la taille du groupe. **Les effets de l'exploitation sur le recrutement peuvent se combiner.** Par exemple, il a été démontré que le nombre d'adultes dans un groupe influençait positivement la survie des petits dans

une population protégée de loups, alors que les prélèvements, en particulier le piégeage, visaient de manière disproportionnée les petits, bien que des données récentes provenant de l'Idaho, aux États-Unis, indiquent que cela ne s'applique pas aux populations que nous avons étudiées [5,22,23]. Des groupes de loups gris de l'Idaho, aux États-Unis, ont connu une baisse significative du recrutement des petits après le début des prélèvements publics, mais le nombre de petits prélevés ne pouvait pas entièrement expliquer la baisse du recrutement (18 à 38% dus à la mortalité directe des prélèvements), **ce qui suggère des effets directs et indirects des prélèvements** [22]. Les **effets indirects** de l'exploitation (c'est-à-dire la réduction de la taille du groupe, le renouvellement des reproducteurs) peuvent expliquer les changements observés dans le recrutement qui vont au-delà du nombre de petits exploités. En général, les études sur l'élevage coopératif n'ont pas évalué la récolte humaine ; par conséquent, les effets de la récolte annuelle récurrente sur les caractéristiques du groupe et le recrutement chez les reproducteurs coopératifs sont mal compris.

Notre étude a utilisé, en partie, une expérience naturelle pour fournir des informations sur les effets indirects des prélèvements et des groupes sur la survie des petits chez un carnivore social à reproduction coopérative. Ausband et al. [22] ont suggéré que les prélèvements avaient des effets indirects sur le recrutement des louveteaux, et nous avons utilisé les données de leurs zones d'étude pour tenter d'identifier ces effets indirects. En outre, nous avons évalué si l'exploitation semblait être une source **additive** de mortalité en comparant les taux de survie des petits dans les populations de loups exploitées et non exploitées, et en exploitant une expérience naturelle (c'est-à-dire une manipulation par l'exploitation humaine) mesurant la survie des petits et la taille des groupes avant et après l'exploitation. Au départ, l'une des populations que nous avons échantillonnées n'était pas exploitée et nous avons supposé que la survie des petits serait similaire à celle d'une deuxième population non exploitée. Après le début de l'exploitation, cependant, nous avons prédit que la survie des petits serait similaire à celle d'une troisième population de loups exploitée. Les loups peuvent **compenser** la mortalité due à l'exploitation de plusieurs façons : augmentation de l'immigration dans le groupe, modification des autres taux vitaux et augmentation de la taille des portées. Cependant, les déclinés du recrutement et de la taille du groupe suggèrent que les mécanismes de compensation ne suivent pas le rythme des prélèvements. Nous avons utilisé un échantillonnage génétique non invasif et 18 loci microsatellites pour identifier les individus, construire des pedigrees de groupe et estimer la probabilité de survie des loups gris sous trois régimes de gestion différents, allant d'une exploitation intensive à une protection totale. Nous avons émis l'hypothèse que le prélèvement réduit la survie des petits en raison **(i)** de la réduction de la taille du groupe, **(ii)** de l'augmentation du renouvellement des reproducteurs et/ou **(iii)** de la réduction du nombre de femelles auxiliaires. Alternativement, l'exploitation peut augmenter la survie des petits, peut-être en raison d'une plus grande disponibilité de nourriture par individu, ou elle peut être compensée par d'autres formes de mortalité.

2. ZONES D'ETUDE

Nous avons mené notre étude en Idaho, dans le sud-ouest de l'Alberta (Canada) et dans le parc national de Yellowstone (Wyoming). Les trois zones d'étude représentaient un large éventail de mortalité d'origine humaine, allant d'une exploitation intensive et contrôlée par les agences (c'est-à-dire des loups tués pour déprédation du bétail ; sud-ouest de l'Alberta et centre de l'Idaho) à une protection totale (parc national de Yellowstone). Les prélèvements publics en Idaho et en Alberta commencent généralement à l'automne et se poursuivent tout au long de l'hiver suivant (environ septembre-mars [23] ; matériel supplémentaire électronique, S1). Dans l'Idaho, la récolte est

largement opportuniste, les petits ne sont pas plus vulnérables à la récolte que les adultes et les mâles adultes sont plus récoltés que les femelles pendant la saison du fusil [23].

De 2008 à 2014, nous avons recensé génétiquement 8 à 10 meutes chaque année dans les Game Management Units (GMU) 28 (zone du saumon), 33, 34 et 35 (zone de Sawtooth) dans le centre de l'Idaho. Le prélèvement public de loups a commencé en Idaho en 2009, a temporairement cessé en 2010 et a repris en 2011 [23]. Les taux annuels d'abattage de la population dans nos zones d'étude de l'Idaho sont en moyenne de 24% [22]. Les actions de contrôle pour répondre aux déprédations du bétail sont rares dans nos groupes d'étude en Idaho et ont représenté moins de six animaux tués par le personnel de l'agence au cours de notre étude.

Au cours des étés 2012-2014, nous avons également échantillonné des loups dans cinq à six groupes du parc national de Yellowstone. Les loups existent à des densités relativement élevées et il n'y a pas de chasse humaine à l'intérieur du parc national de Yellowstone. Bien que certains loups soient prélevés lors de déplacements à l'extérieur du parc national de Yellowstone, leur nombre est généralement faible (moins de cinq individus par an).

Enfin, au cours des étés 2012-2014, nous avons également échantillonné des loups dans deux groupes du sud-ouest de l'Alberta. Le sud-ouest de l'Alberta est un paysage très diversifié où les forêts montagneuses rencontrent la région des prairies sèches à herbes courtes. On pense que les densités de loups sont maintenues à de faibles niveaux dans le sud-ouest de l'Alberta. Il y avait une prime au loup, des actions de contrôle de la déprédation du bétail et des prélèvements ; nous avons donc supposé que la mortalité globale était plus élevée dans le sud-ouest de l'Alberta que dans les zones d'étude de l'Idaho. Les estimations de population et les taux de prélèvement n'étant pas disponibles pour l'Alberta, nous avons évalué l'influence du prélèvement comme étant présente ou absente (c'est-à-dire binaire).

3. METHODES

(a) Méthodes de terrain...

(b) Méthodes de laboratoire...

(c) Méthodes d'analyse...

(d) Différences entre les zones d'étude...

(e) Survie des petits avec et sans récolte...

(f) Effets de la composition du groupe sur la survie des petits les années avec récolte...

4. RESULTATS

(a) Différences entre les zones d'étude

La probabilité d'identité pour les frères et sœurs (c'est-à-dire la probabilité que deux individus aient le même génotype) variait de $3,54 \times 10^{-4}$ à $1,18 \times 10^{-3}$. Nous avons détecté 279 adultes et 193 petits par génotypage dans 10 meutes en Idaho entre 2008 et 2014. Nous avons détecté 31 adultes et 35 petits dans 2 groupes en Alberta, et 85 adultes et 47 petits dans 4 groupes dans le parc national de Yellowstone entre 2012 et 2014. La taille des portées à l'âge de trois mois était de 5,0 (écart-type = 0,47), 5,8 (écart-type = 0,95) et 4,1 (écart-type = 0,40) pour l'Idaho, l'Alberta et le parc national de Yellowstone, respectivement (Figure 1). Les hypothèses d'une distribution de Poisson utilisant des données de comptage de la taille de la portée étaient généralement satisfaites ($\bar{x} = 4,6$, s.d. = 2,8) et la taille de la portée n'était pas significativement différente (plage de $p = 0,22-0,50$) entre les trois

zones. La **taille moyenne** des groupes a diminué après le début de la récolte en Idaho, passant de 10,45 (écart-type = 3,1) à 6,97 (écart-type = 3,3) adultes par groupe ($t = 6,39$, $p < 0,0001$). Le nombre d'adultes à 3 et 15 mois n'était pas fortement corrélé ($r = -0,19$), pas plus que le renouvellement des mâles reproducteurs et des femelles reproductrices ($r = -0,28$) ; toutes les variables ont donc été conservées dans les modèles. Nous n'avons trouvé aucune preuve que la **probabilité de survie** d'un petit différait entre le parc national de Yellowstone et l'Idaho avant la récolte (0,62 contre 0,67 ; $p = 0,66$). Toutefois, nous avons trouvé des preuves que les taux de survie des petits différaient après le début de la récolte en Idaho (0,67 avant contre 0,37 après ; $p = 0,003$). La probabilité qu'un louveteau survive en Alberta (0,13) était plus faible qu'en Idaho (0,37) même après le début de la récolte ($p = 0,04$). Dans l'ensemble, nous avons trouvé des preuves que le nombre de louveteaux recrutés (ayant survécu jusqu'à 15 mois) par groupe a diminué en Idaho les années où les loups ont été exploités (3,69 contre 1,65 louveteaux par groupe ; $p < 0,0001$).

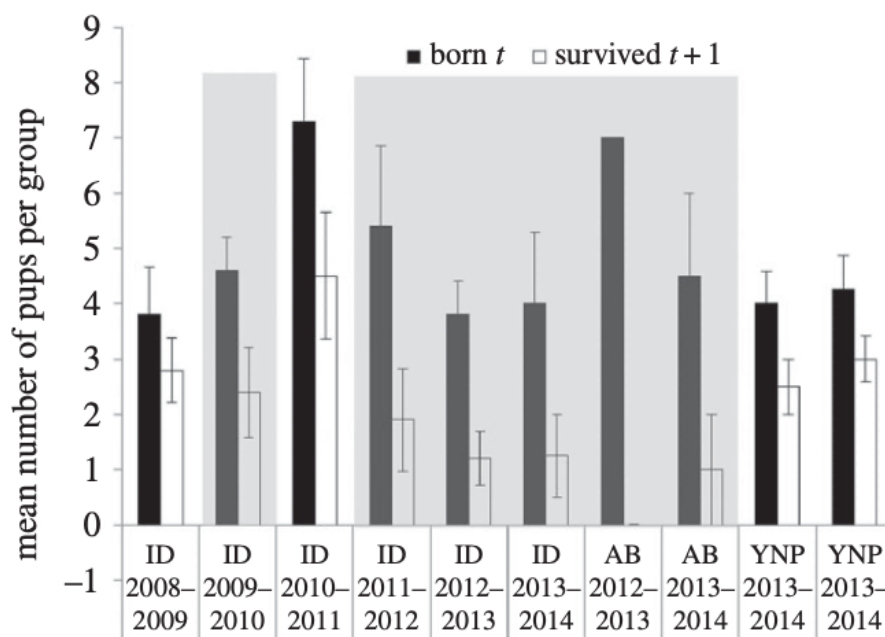


Figure 1. Nombre moyen de petits nés et ayant survécu jusqu'à l'âge de 15 mois en Alberta (AB, 2012-2014), en Idaho (ID, 2008-2014) et dans le parc national de Yellowstone (YNP, 2012-2014). Les barres d'erreur représentent l'e.s., les zones grises indiquent les années de récolte

(b) Survie des petits avec et sans récolte

Dans toutes les zones et années d'étude, la récolte a été associée à une diminution plus de six fois supérieure de la probabilité de survie des petits jusqu'à l'âge de 15 mois (odds ratio (OR) = 0,14 ; 0,06-0,33, IC 95% ; Figure 2). L'ajout de chaque reproducteur dans un groupe (qui peut ou non avoir été les parents d'origine) a été associé à un doublement de la probabilité que les louveteaux atteignent l'âge de 15 mois (OR = 2,19 ; 1,32 - 3,63, IC 95% ; Figure 2). Le nombre de mâles non reproducteurs supérieurs ou égaux à 2 ans lorsque les louveteaux atteignaient l'âge de 15 mois était associé à un effet négatif sur la probabilité de survie (Figure 2). La présence de femelles non reproductrices plus âgées (plus de 2 ans) n'était pas corrélée à une augmentation de la survie des petits. La région n'a pas eu d'influence significative sur la survie des petits (Idaho $\beta = 0,69$, e.s. = 0,76 ; Yellowstone $\beta = 0,35$, e.s. = 0,93 ; Alberta = catégorie de référence) et l'inclusion de la meute comme effet aléatoire n'a pas eu d'influence ($p = 0,34$).

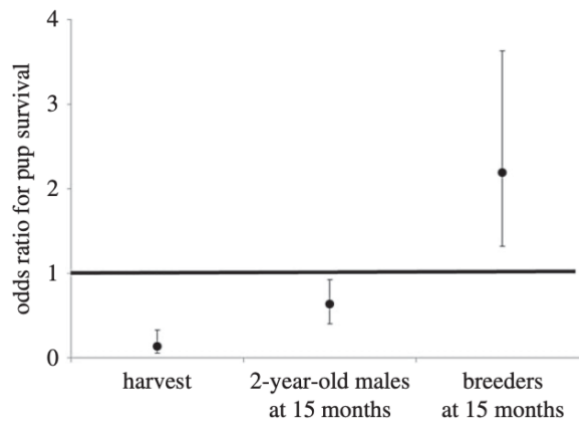


Figure 2. Odds ratios pour les variables influentes du modèle des classes de sexe et d'âge des groupes de loups prédisant la probabilité de survie des petits (c'est-à-dire de 3 à 15 mois) en Alberta (2012-2014), en Idaho (2008-2014) et dans le parc national de Yellowstone (2012-2014). Les variables inférieures à 1,0 ont eu un effet négatif sur la survie des petits, tandis que celles supérieures à 1,0 ont eu un effet positif

(c) Effets de la composition du groupe sur la survie des louveteaux les années de prélèvement

Les modèles concurrents de la taille du groupe et de la rotation des reproducteurs expliquant les effets indirects de l'exploitation sur la survie des petits loups dans l'Idaho étaient indiscernables (Tableau 1). Au cours des années avec prélèvement, l'effet moyen d'un adulte supplémentaire lorsque les petits étaient âgés de trois mois était associé à une augmentation de 1,14 fois (Figure 3) de la probabilité que les petits atteignent l'âge de 15 mois, bien que l'IC à 95% chevauche 1,0 (0,97 - 1,36). La rotation des mâles reproducteurs, cependant, a été associée à une diminution plus de trois fois (0,09 - 0,87 ; OR IC 95% ; Figure 3) de la probabilité de survie pendant les années de récolte.

Tableau 1. Log-vraisemblance (-2LL), nombre de paramètres (K), valeur du critère d'information d'Akaike (AIC), variation (Δ) de la valeur de l'AIC et poids d'Akaike (w_i) des modèles de régression logistique multiple prédisant la probabilité de survie des louveteaux (c'est-à-dire vivants à 15 mois) les années où il y a eu des prélèvements publics, Idaho (2009, 2011-2014). BF, femelle reproductrice ; BM, mâle reproducteur. Rotation des reproducteurs = perte d'une position de reproduction par décès, expulsion ou usurpation comportementale

model	-2LL	K	AIC	Δ AIC	w_i
breeder turnover (BF turnover + BM turnover)	137.4	4	145.4	0.0	0.40
global (group size _(t=3 months) + group size _(t=15 months) + BF turnover + BM turnover)	133.6	6	145.5	0.1	0.38
group size (group size _(t=3 months) + group size _(t=15 months))	138.6	4	146.6	1.2	0.22

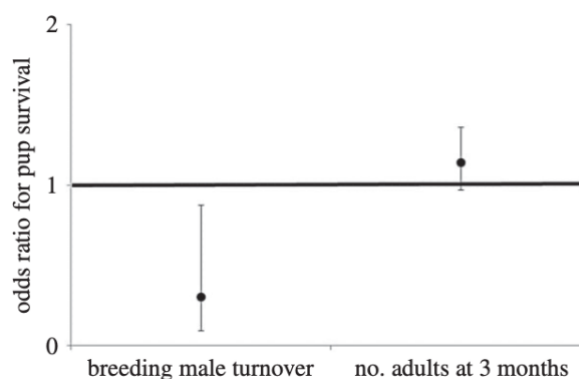


Figure 3. Rapports de cotes pour les variables influentes des modèles de compétence à support égal prédisant la probabilité de survie des louveteaux (c'est-à-dire de 3 à 15 mois) au cours des années de récolte en Idaho (2009, 2011-2014). Les variables inférieures à 1,0 ont eu un effet négatif sur la survie des petits, tandis que celles supérieures à 1,0 ont eu un effet positif

En évaluant les effets sur la survie des petits de chaque sexe et de chaque classe d'âge pendant les années de récolte, nous avons constaté que chaque **mâle non reproducteur** supplémentaire de plus de 2 ans ou égal à 2 ans présent lorsque les petits atteignaient l'âge de 15 mois était associé à une **diminution** presque triple (0,13 - 0,84 ; OR 95% CI ; Figure 4) de la probabilité de survie des petits. Une augmentation de 1 unité dans le nombre de **reproducteurs** présents à 15 mois, était associée à une **augmentation** presque quadruple (1,45 - 10,9 ; OR 95% CI ; Figure 4) de la probabilité de survie pendant les années de récolte.

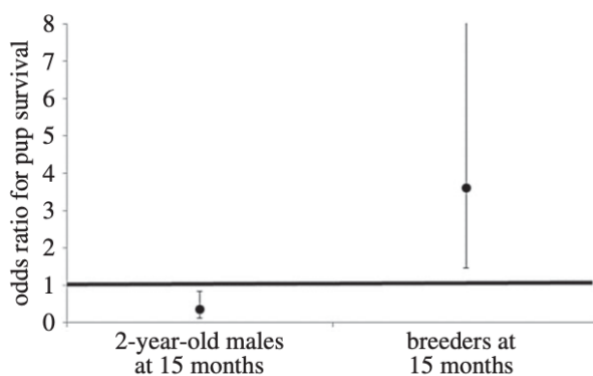


Figure 4. Odds ratios pour les variables influentes du modèle des classes de sexe et d'âge des groupes de loups prédisant la probabilité de survie des louveteaux (c'est-à-dire de 3 à 15 mois) en Idaho pendant les années avec prélèvement (2009, 2011-2014). Les variables inférieures à 1,0 ont eu un effet négatif sur la survie des petits, tandis que celles supérieures à 1,0 ont eu un effet positif

5. DISCUSSION

L'augmentation de la taille du groupe lorsque les petits sont jeunes (trois mois) est associée à une **augmentation de la survie des petits**. Lorsque les petits sont relativement jeunes (c'est-à-dire moins de six mois), les individus non reproducteurs peuvent les aider en adoptant des comportements d'approvisionnement et de garde [12,36], deux comportements qui peuvent être particulièrement importants au début du développement des petits. L'effet positif de la taille du groupe sur le recrutement a été constaté pour des groupes de loups dans des populations non exploitées [5] ainsi que pour d'autres canidés ayant des stratégies d'histoire de vie similaires (par exemple, les chiens sauvages africains [3] ; les chacals à dos noir, *Canis mesomelas*, Schreber [37]). La récolte a généralement eu lieu lorsque les louveteaux étaient âgés de 6 à 15 mois. **La taille du groupe au début de la première année de vie des petits (c'est-à-dire à l'âge de trois mois) peut avoir influencé la survie des petits par un effet de dilution (c'est-à-dire que plus d'individus dans un groupe dilue le potentiel de mortalité par récolte d'un seul individu).**

Le nombre de reproducteurs présents lorsque les petits atteignaient l'âge de 15 mois était un facteur prédictif important de la survie des petits dans toutes les zones et années d'étude. Cela peut être dû au fait que, dans certains cas, les aides non reproducteurs ont changé de statut au cours de l'année et sont devenus des reproducteurs lorsque les petits ont atteint l'âge de 15 mois. La mortalité peut créer des postes de reproduction vacants où les auxiliaires peuvent contribuer davantage à l'élevage des jeunes s'ils peuvent acquérir une position de reproduction dans le groupe pendant la première année de vie des petits. On s'attend à ce que ces individus aident davantage et augmentent ainsi potentiellement le recrutement, comme le prédit la théorie de l'augmentation du groupe [17]. **On a constaté que la rotation des reproducteurs réduisait la survie des jeunes chez les reproducteurs coopératifs [8,9,11], et nous avons constaté que la rotation des mâles reproducteurs en particulier avait des effets négatifs sur la survie des petits les années de récolte.** Les postes vacants de mâles

étaient souvent occupés par des mâles adoptés à l'extérieur du groupe (71,4%, $n = 14$), et ces mâles n'avaient aucun lien de parenté avec les autres membres du groupe et peuvent avoir moins aidé en conséquence. De plus, l'adoption de mâles non apparentés peut conduire à des âges de dispersion plus précoces et le recrutement plus faible peut être un artefact de notre échantillonnage. Ausband et al. [22], cependant, ont trouvé peu de preuves de dispersion pendant la première année des petits (4% ou moins d'un loup échantillonné par an) dans les zones d'étude de l'Idaho. Les mâles nouvellement adoptés peuvent être désavantagés par rapport aux anciens mâles résidents car ils n'ont pas eu le temps d'établir des hiérarchies sociales stables et de développer une connaissance du territoire du groupe et de ses habitudes de chasse. En revanche, les postes vacants causés par les pertes de femelles reproductrices ont généralement été occupés par des femelles non reproductrices au sein du groupe (78,9%, $n = 19$).

Si l'augmentation de la taille du groupe a généralement eu un effet positif sur la survie des petits, toutes les classes d'individus n'ont pas eu des effets positifs sur la survie des petits. La présence de mâles non reproducteurs plus âgés (plus de 2 ans) au cours de la première année de vie des petits était associée à une réduction de la survie des petits. Les individus tels que les mâles âgés non reproducteurs peuvent éviter d'aider (c'est-à-dire tricher) pour augmenter les avantages de la vie en groupe pour eux-mêmes ; ce comportement a été largement documenté [38,39]. Les loups femelles dans nos zones d'étude étaient philopatriques et les mâles non reproducteurs plus âgés n'ont peut-être pas participé autant que les femelles à l'approvisionnement ou à la garde des jeunes, au moins pendant certaines parties de la saison d'élevage des petits [7,22]. Les aides mâles non reproducteurs plus âgés (plus de 2 ans) peuvent augmenter leur *fitness* en se dispersant plutôt que d'attendre d'hériter d'une position de reproduction dans leur groupe natal comme le font généralement les femelles [18]. Étant donné la faible probabilité d'hériter d'une position de reproduction dans leur groupe natal, on pourrait s'attendre à ce que les mâles soient égoïstes (c'est-à-dire qu'ils améliorent leur *fitness* individuelle en grandissant et en aidant moins). Bien qu'ils puissent contribuer à augmenter les taux d'acquisition de proies, les mâles adultes non reproducteurs plus âgés peuvent également s'alimenter davantage sur les carcasses en raison de leur grande taille [40,41]. Inversement, les mâles adultes peuvent être expulsés du groupe en raison des effets négatifs que les mâles sexuellement matures ont sur la *fitness* des reproducteurs, comme nous l'avons mesuré.

Contrairement à notre hypothèse, nous n'avons pas trouvé de preuve que la présence de femelles non reproductrices plus âgées (plus de 2 ans) était associée à une augmentation de la survie des petits (odds ratio supérieur à 1). Néanmoins, étant donné que l'effet négatif des mâles non reproducteurs plus âgés était si fort, notre modèle prédit que pendant les années de récolte, les petits des groupes avec deux reproducteurs et seulement deux aides mâles adultes avaient une probabilité de 0,12 de survivre jusqu'à 15 mois, alors que les petits des groupes avec deux reproducteurs et seulement deux aides femelles adultes avaient une probabilité de 0,33 de survivre aussi longtemps (en utilisant l'Alberta comme catégorie de référence). Si les mâles relativement grands et âgés sont essentiels lors des conflits intergroupes et du maintien du territoire [16], les résultats de notre modèle suggèrent que l'approvisionnement et l'aide, et non la compétition directe entre les groupes, peuvent être le mécanisme de recrutement. Nos résultats suggèrent également que la sélection pourrait favoriser les groupes qui expulsent les mâles adultes et recrutent des femelles adultes. Nous avons trouvé des preuves que les mâles se sont dispersés plus tôt que les femelles, peut-être en raison de l'expulsion. Parmi les aides qui sont restés avec leur meute natale pendant au moins 3 ans, 29% étaient des mâles et 71% des femelles. Cette philopatrie basée sur le sexe a permis aux aides femelles d'obtenir une position de reproduction dans 10 cas, alors que les

aides mâles ne se sont reproduits dans leur meute natale que quatre fois. Bien qu'il existe certaines preuves que ce type d'héritage reproductif peut conduire à la consanguinité [29], les mâles reproducteurs se renouvellent régulièrement et la consanguinité ne semble pas répandue, du moins dans notre zone d'étude de l'Idaho où de telles données sont disponibles. Nous n'avons trouvé aucune preuve que la survie des petits augmente après la récolte, comme cela a été constaté dans une population de coyotes fortement contrôlée [19]. Il se peut que les loups de nos zones d'étude n'aient pas subi de stress alimentaire ou que les prélèvements aient été suffisamment importants pour diluer tout effet positif potentiel d'une disponibilité alimentaire accrue à des densités de loups plus faibles après les prélèvements. Nos analyses se sont concentrées sur les groupes reproducteurs parce qu'ils pouvaient être échantillonnés de manière adéquate et fiable lorsque les individus se rassemblaient sur les sites de rendez-vous. Ainsi, les années où les groupes n'ont pas eu de petits n'ont pas été incluses dans nos analyses. Nous sous-estimons donc probablement l'effet de la récolte sur le recrutement au niveau de la population parce que certaines années, de petits groupes n'ont pas réussi à se reproduire ou n'existaient plus après le début de la récolte et ils ne sont pas représentés dans notre échantillon. Enfin, comme nous n'avons pas échantillonné de louveteaux néonataux (âgés de moins de 3 mois), il est possible que nous ayons manqué la mortalité en début de saison de cette classe d'âge. Cependant, la taille des portées que nous avons mesurée dans notre étude est similaire à celle rapportée pour les populations de loups ailleurs [20] et nous pensons que la survie des nouveau-nés était similaire.

La récolte illégale peut avoir des effets importants sur la croissance de la population [42]. Nous avons supposé que nos résultats relatifs à la mortalité étaient dus à la récolte, bien qu'il soit plausible que des résultats similaires puissent être observés si la mortalité était due à la récolte illégale. Nous avons évalué a posteriori le sort connu de 278 loups porteurs de colliers émetteurs suivis dans tout l'Idaho pendant les années de notre étude ; en combinant les mortalités illégales connues avec toutes les mortalités inconnues de loups porteurs de colliers (librement supposées « illégales »), nous avons constaté que seulement 10 loups porteurs de colliers émetteurs par an étaient tués illégalement dans tout l'État (8,2% de la population par an). Si les loups radiocalisés constituent un échantillon représentatif, il est peu probable que des loups tués illégalement produisent les effets que nous avons mesurés dans nos zones d'étude.

Il semble que l'introduction de l'abattage dans l'Idaho ait représenté une nouvelle source de mortalité qui était au moins partiellement additive (c'est-à-dire non compensée par l'immigration ou l'augmentation d'autres taux vitaux) car la survie des petits et la taille des groupes ont diminué de manière significative. La survie des petits dans l'Idaho avant la récolte était similaire aux niveaux mesurés dans le parc national de Yellowstone non exploité, mais elle était nettement inférieure après le début de la récolte. En Alberta, les taux de survie des petits étaient beaucoup plus faibles qu'en Idaho (après la récolte) ou dans le parc national Yellowstone. La taille des échantillons était limitée pour l'Alberta (deux groupes sur 3 ans), mais la **rotation** au sein des meutes en Alberta était élevée pour toutes les classes d'âge. Seulement 22% des 41 loups échantillonnés qui étaient disponibles pour la recapture en Alberta ont été détectés à nouveau l'année suivante et seulement 1 loup a été détecté pendant les 3 années de notre étude malgré des probabilités de détection raisonnablement élevées en utilisant nos méthodes d'échantillonnage [26,28]. Ces animaux peuvent s'être dispersés hors de la zone d'étude et ne pas être morts, mais le changement résultant dans la composition du groupe entre les années est le même. Il est difficile de discerner les facteurs autres que la récolte qui influencent la survie des petits en Alberta, bien que la disponibilité des proies et la densité d'autres carnivores sympatriques puissent également avoir une influence. Compte tenu

des très faibles niveaux de survie des petits que nous avons mesurés dans le sud-ouest de l'Alberta, il semble que cette population de loups soit susceptible de dépendre de l'immigration pour sa persistance.

Le recrutement, bien qu'important, n'est qu'un élément parmi d'autres pour mesurer la valeur adaptative chez les carnivores à reproduction coopérative. Des comportements tels que la recherche de nourriture et le maintien du territoire contribuent à la fois à la survie et au recrutement, et affectent donc indirectement la *fitness*. Par exemple, chez les carnivores vivant en groupe et dont la survie dépend de la capture de grandes proies, les individus peuvent remplir différents rôles pendant la recherche de nourriture [40,41]. Le maintien de diverses classes de sexe et d'âge dans un groupe peut améliorer le succès de la recherche de nourriture et conduire à une meilleure condition et à une plus grande taille corporelle chez les reproducteurs, ce qui a un effet positif sur la condition physique. La taille du groupe peut également influencer sur le maintien et la défense du territoire [15,16], entraînant une amélioration de la *fitness* des reproducteurs. Les prélèvements peuvent influencer la taille et la composition des groupes, qui à leur tour affectent le recrutement, le succès de la recherche de nourriture, ainsi que le maintien et la défense du territoire. Déterminer comment la mortalité persistante due à la récolte influence également les avantages de la vie en groupe, tels que la défense du territoire et le succès de la recherche de nourriture, peut améliorer la compréhension de l'évolution et du maintien de la vie en groupe dans les populations gérées de reproducteurs coopératifs.

Si les modèles que nous avons observés sont représentatifs, il y a des implications pour la conservation des loups. Comme le prélèvement semble additif, on peut s'attendre à ce que le recrutement joue un rôle majeur dans la façon dont les populations de loups réagissent au prélèvement. L'exploitation des petits peut réduire le recrutement, mais il existe également des effets indirects de l'exploitation (par exemple, la réduction de la taille du groupe, le renouvellement des reproducteurs) qui réduisent davantage la survie des jeunes [22]. Les déductions concernant l'effet de la récolte sur le recrutement nécessitent une connaissance du taux de récolte des jeunes qui intègre les effets indirects de la récolte dus aux changements dans la taille et la composition du groupe. Le nombre de jeunes récoltés est à lui seul une mauvaise mesure de l'effet de la récolte sur le recrutement.

Si l'objectif est de maintenir une récolte durable dans le temps, les gestionnaires peuvent concevoir des saisons et des quotas pour s'assurer que certains groupes de la population augmentent en taille et disposent d'adultes non reproducteurs pour aider à l'élevage des petits au printemps, lorsque ceux-ci sont jeunes. De plus, le fait de concevoir les saisons de chasse de manière à ce qu'elles ne chevauchent pas la saison de reproduction des loups pendant de longues périodes permettrait de minimiser la perte de reproducteurs, dont nous avons montré qu'elle avait un effet négatif important sur la survie des petits.