

Philopatrie des mâles, copulations extra-meute et évitement de la consanguinité chez les loups Ethiopiens (*Canis simensis*)

Behav Ecol Sociobiol (1996) 38 : 331–340

© Springer-Verlag 1996

C. Sillero-Zubiri · D.W. Macdonald (✉)
Wildlife Conservation Research Unit, Department of Zoology,
South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK

D. Gottelli
Institute of Zoology, The Zoological Society of London,
Regent's Park, London NW1 4RY, UK

Claudio Sillero-Zubiri · Dada Gottelli · David W. Macdonald

Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*)

Résumé

Les couples monogames ont été considérés comme l'unité sociale fondamentale chez toutes les espèces de canidés, y compris celles vivant en meute. Chez les loups Ethiopiens, cependant, la saturation de l'habitat limite la dispersion, ce qui soulève la question de savoir s'ils évitent la consanguinité et, si oui, par quel mécanisme. Dans deux zones d'étude, les meutes de loups Ethiopiens avaient des effectifs stables. Chaque meute comprenait deux à huit mâles adultes, une à trois femelles adultes, y compris un individu clairement dominant de chaque sexe, ainsi qu'un à six jeunes d'un an et jusqu'à six petits ($n = 9$ meutes). Les mâles restent dans leur meute natale, apparemment toute leur vie. Certaines femelles n'ont pas réussi à se disperser tandis que d'autres se sont dispersées au cours de leur deuxième ou troisième année et sont devenues **flottantes**. Les femelles dominantes ont monopolisé la reproduction, et ont été remplacées soit par leurs filles les plus dominantes (trois cas), soit par des flottants (deux cas). Dans le premier cas, il existe un potentiel d'inceste ; cependant, 70% des 30 copulations observées étaient entre la femelle dominante d'une meute et un mâle d'une meute voisine. Chez les loups d'Éthiopie, dans des conditions où la dispersion est limitée et où le potentiel de consanguinité est élevé, les accouplements hors meute (et la paternité multiple associée) entraînent une surpopulation. Nous soulevons la possibilité que les copulations extra-paires puissent être répandues dans les sociétés de canidés et que la monogamie supposée fondamentale pour la famille puisse être plus sociologique que génétique.

INTRODUCTION

Les canidés sont typiquement monogames et territoriaux (Kleiman et Eisenberg 1973 ; Kleiman 1977). Les preuves de cette monogamie fondamentale comprennent les liens de couple à long terme, les soins coopératifs aux jeunes et l'hostilité intra-sexuelle (par exemple, Mochlman 1983, 1986). De telles observations, non étayées par des preuves génétiques, pourraient être qualifiées de monogamie comportementale. Cela a été interprété comme une preuve de fidélité à vie (par exemple Kleiman et Malcolm 1981 ; Mochlman 1983) ; en effet, la théorie prédit que l'exclusivité de l'accouplement et l'investissement paternel seront liés. Cependant, Trivers (1972) a souligné que la monogamie n'excluait pas a priori les **copulations extra-paires** (EPC). En effet, chez plusieurs espèces de carnivores, les mâles tentent également de s'accoupler avec des femelles autres que leur partenaire « monogame » (Macdonald 1992, p. 244). Par conséquent, l'hypothèse selon laquelle les canidés apparemment monogames sur le plan comportemental sont également monogames sur le plan génétique peut être injustifiée. Des **copulations extra-paires** et des fécondations ont été rapportées chez des oiseaux « monogames » (revue par Westneat et al. 1990) et chez plusieurs mammifères tels que les tamarins à selle *Saguinus fuscicollis* (Terborgh et Goldizen 1985), les humains

Homo sapiens (Small 1992), les siamangs *Hylobates syndactylus* (Palombit 1994), et les loups-araignées *Proteles cristatus* (Richardson 1987). Jusqu'à présent, cependant, à part les déductions pour les loups gris *Canis lupus* (Lehman et al. 1992 ; Gompper et Wayne sous presse), les preuves obtenues sont insuffisantes pour rejeter la monogamie stricte chez les canidés.

Les **copulations extra-paires** peuvent être particulièrement importantes dans les sociétés où les possibilités de dispersion sont limitées et où, par conséquent, les membres du sexe opposé résident dans le même groupe. Cela peut s'appliquer à de nombreux oiseaux et mammifères chez lesquels le manque de possibilités de reproduction est largement cité comme une cause de la vie en groupe et de la reproduction coopérative (Stacey et Koenig 1990 ; Jennions et Macdonald 1994 ; Creel et Macdonald 1995). Les individus peuvent rester sur leur territoire natal parce que les possibilités de dispersion et de reproduction ultérieure sont limitées (hypothèse de la saturation de l'habitat - Selander 1964 ; Brown 1987 ; Emlen 1982).

Le loup d'Éthiopie (*Canis simensis*) est un canidé de taille moyenne vivant en meutes familiales dans les hautes terres d'Éthiopie et s'attaquant exclusivement aux rongeurs afro-alpins (Sillero-Zubiri et Gottelli 1994, 1995a). La dispersion semble être limitée par la distribution des proies ; la biomasse des rongeurs varie plusieurs fois entre les différents habitats, et l'abondance de ces proies est étroitement corrélée à celle des loups, qui semblent utiliser tous les habitats appropriés (Sillero-Zubiri et al. 1995a, b). Les opportunités de dispersion sont sévèrement limitées, et la philopatrie natale peut être la règle pour les deux sexes, offrant ainsi un potentiel de consanguinité (Sillero-Zubiri 1994). Des cas d'accouplement père/fille et frère/sœur ont été rapportés chez les chiens sauvages africains (Reich 1981), et la consanguinité chez les loups gris est considérée comme courante (Packard et al. 1985 ; Mech 1987). Une façon d'éviter la consanguinité est de procéder à des copulations supplémentaires. Ici, nous présentons des données soutenant cette suggestion chez les loups Ethiopiens, et nous abordons la question qui en découle, à savoir comment ces loups parviennent à la consanguinité. Nous présentons des données, sur : (1) la composition des meutes et les relations au sein de celles-ci et entre elles ; (2) le modèle de dispersion ; (3) le système d'accouplement et (4) l'occurrence de la paternité multiple.

MATERIEL ET METHODES

Espèce étudiée

Le loup Ethiopien est un canidé rare, endémique à quelques reliques isolées de l'habitat afro-alpin Ethiopien (Gottelli et Sillero-Zubiri 1992). Les loups d'Éthiopie vivent en groupes d'effectifs stables, composés de proches parents, de 2 à 13 adultes, et demeurent dans des territoires à l'année, formant une mosaïque de territoires occupant tout l'habitat disponible (Sillero-Zubiri et Gottelli 1995b). Les limites des territoires sont maintenues par des patrouilles communautaires régulières, des marques olfactives et des vocalisations (Sillero-Zubiri 1994). Malgré leur sociabilité, les membres de la meute s'alimentent de manière solitaire sur un territoire commun, se nourrissant de rats taupiers et de rats herbivores diurnes (Sillero-Zubiri et Gottelli 1995a). La femelle dominante de la meute se reproduit une fois par an. Tous les membres de la meute gardent la tanière, chassent les prédateurs potentiels et régurgitent ou transportent des rongeurs pour nourrir les petits. Les femelles subordonnées peuvent nourrir la progéniture de la femelle dominante (Sillero-Zubiri 1994).

Méthodes

La population étudiée était composée de 18 meutes de loups Ethiopiens provenant de trois zones d'étude dans les montagnes de Bale. La densité de la population adulte variait d'une zone d'étude à l'autre : la vallée de Web et le plateau de Sanetti, représentant la prairie afro-alpine, abritaient une densité de loups d'environ 1,2 loup/km², et Tullu Deemtu, une zone de broussailles naines à *Helichrysum*, abritait environ 0,25 loup/km² (Sillero-Zubiri et Gottelli 1994).

Les données comportementales ont été recueillies de mars 1988 à mars 1992 en localisant et en observant des individus reconnaissables. Des informations préliminaires ont été recueillies lors d'une visite en novembre 1987 et par J.C. Hillman (communication personnelle). Soixante-sept animaux ont été capturés et marqués à l'oreille, et 19 ont été équipés de colliers émetteurs (Biotrack, Dorset, UK). Soixante-quatre autres ont été identifiés par des différences de pelage (et observés pendant au moins 6 mois). Les observations démographiques sont présentées pour six meutes dans la vallée du Web et trois meutes sur le plateau de Sanetti. Tous les individus ($n = 111$) de chacune de ces meutes étaient reconnaissables et ont fait l'objet d'une observation intensive. Nous les appellerons dorénavant les meutes focales. En outre, neuf autres meutes ont été étudiées de manière moins intensive : deux à Web, trois à Sanetti et quatre à Tullu Deemtu.

Les animaux étaient habitués et faciles à observer à l'aide de jumelles 7×42 , à pied ou à cheval, à 20-500 m en terrain ouvert. A chaque rencontre avec un loup ou une meute, nous avons noté le nombre d'individus et leur identité. Nous avons ensuite sélectionné un animal central et enregistré son comportement alimentaire et social jusqu'au crépuscule ou jusqu'à une autre interruption. Nous avons recueilli un total de 946 heures d'observations, provenant de 427 sessions focales distinctes (gamme = 9-630 min ; moyenne $2,2 \pm 1,9$ h). De plus, l'identité des individus, la composition des groupes, le comportement et la localisation ont été enregistrés pour plus de 5 200 observations indépendantes de loups. La radiotélémetrie n'a été utilisée que pour localiser ou relocaliser les individus pendant les observations. Les animaux ont été classés en quatre catégories d'âge : les louveteaux, jusqu'à 4 mois ; les juvéniles, de 4 mois à 1 an ; les subadultes, de 1 à 2 ans ; et les adultes. Nous avons identifié les disperseurs comme des loups dont le territoire natal était connu et dont le mouvement de dispersion était bien documenté. Nous avons fait la distinction entre la mortalité (animaux vus morts) et la disparition (animaux non comptabilisés). Le nombre d'individus connus encore vivants à la fin de chaque période de six mois, divisé par le nombre d'individus vivants au début, a permis d'estimer la survie (White et Garrot 1990).

Des échantillons de sang ont été prélevés sur 41 individus provenant de neuf meutes (cinq à Web et quatre à Sanetti) pour une analyse de la variabilité génétique par microsatellite à un seul locus d'ADN afin d'évaluer le degré de parenté au sein des meutes et l'incidence des copulations hors meute. La variation de neuf loci microsatellites GT(n), identifiés à partir d'une bibliothèque génomique de chiens domestiques et connus pour être polymorphes chez les canidés de type loup, a été examinée (Ostrander et al. 1993). Pour une description détaillée des techniques de laboratoire utilisées, voir Gottelli et al. (1994).

Les comparaisons à deux échantillons appariés et non appariés ont été effectuées à l'aide du test t de Student et du test de Mann-Whitney, les tableaux de contingence ont été analysés avec le χ^2 et les corrélations par le coefficient de corrélation de rang de Spearman et la corrélation linéaire simple. Les biais dans les rapports de sexe ont été testés avec un test de qualité d'ajustement du χ^2 . Tous les tests statistiques sont conformes à Zar (1984) et ont été effectués à l'aide de

Minitab Release 8 (Minitab 1991). Pour comparer les effets du statut individuel des mâles et de la dominance sur le choix d'accouplement des femelles, nous avons utilisé l'analyse log-linéaire de la table de contingence à trois voies telle qu'appliquée par PROC CATMOD (SAS Institute 1988).

RESULTATS

Composition des meutes

La taille des meutes varie de 2 à 13 adultes et subadultes (> 1 an). La taille moyenne (\pm SE) des meutes dans les prairies afro-alpines, mesurée annuellement pendant la saison de reproduction pour huit meutes de Web et six de Sanetti, était de $5,9 \pm 0,5$. Les meutes de Web Valley étaient significativement plus grandes que celles de Sanetti, avec une moyenne de $6,7 \pm 0,7$ et $4,9 \pm 0,3$ respectivement ($t = 2,42$, $df = 9$, $P = 0,039$). Les groupes de Tullu Deemtu étaient significativement plus petits que les premiers (2-4 adultes), avec une moyenne de $2,6 \pm 0,4$ (test de Kruskal-Wallis, $H = 10,5$, $df = 2$, $P = 0,005$). Le sex-ratio des adultes dans les neuf meutes focales était biaisé par les mâles $2,61 : 1$ (\pm SD $0,20$, $n = 4$ ans ; $\chi^2 = 28,8$, $df = 1$, $P < 0,001$). En revanche, le sex-ratio des adultes dans les meutes de Tullu Deemtu était de $1,23 : 1$ (\pm SD $0,16$, $\chi^2 = 0,16$, $df = 1$, $P = 0,9$).

Le sex-ratio des adultes dans les neuf meutes focales contrastait avec celui des portées totalement ou partiellement sexées dans les 4 semaines suivant l'émergence des petits (3-7 semaines) ; le sex-ratio des petits était de $1,04 : 1$ (47 mâles : 45 femelles ; $n = 26$ portées ; $\chi^2 = 0,04$, $df = 1$, $P > 0,9$). Le sex-ratio des subadultes était de $1,33 : 1$ ($n = 28$ mâles : 21 femelles). Le sex-ratio est donc passé d'une parité approximative chez les louveteaux, à $1,3 : 1$ chez les subadultes, à $2,6 : 1$ chez les adultes ($\chi^2 = 12,94$, $df = 2$, $P < 0,005$).

Les compositions des neuf meutes focales étaient généralement stables, 50% (33/66) des individus identifiés pour la première fois en 1988 restant dans les mêmes meutes jusqu'à la fin de l'étude en 1992. Les mâles étaient plus susceptibles d'être vivants et dans la même meute après quatre ans que les femelles, bien que cette différence ne soit pas statistiquement significative (53% des mâles, $n = 69$, contre 43% des femelles, $n = 30$, $\chi^2 = 0,31$, $df = 1$, $P > 0,05$).

Dynamique de la meute

Recrutement dans la meute natale

Les naissances et les décès ont prédominé sur les transferts entre groupes comme principaux processus influençant la taille et la composition des meutes focales. En moyenne, 2,0 individus sont morts, 0,3 se sont dispersés et 0,5 n'ont pas été comptabilisés dans chaque meute chaque année. Le recrutement annuel moyen impliquait la naissance de 2,3 petits mais seulement 0,1 immigrant. Ces immigrants étaient soit des flottants, soit des femelles provenant de meutes adjacentes ($n = 34$ meutes-années). L'écart entre les ajouts et les pertes était une conséquence d'une croissance négative de la population pendant l'étude.

Les mâles nés dans une meute ont atteint la maturité sexuelle à 2 ans, mais ne se sont pas dispersés (Tableau 1). La dispersion d'un seul mâle subadulte connu n'a pas été expliquée et aucun mâle n'a immigré dans les meutes focales. En revanche, 63% des femelles nées au cours de notre étude se sont dispersées à l'âge de la maturité sexuelle, ou peu avant, à 2 ans. Cette différence entre les sexes est hautement significative ($\chi^2 = 20,16$, $df = 2$, $P < 0,001$). Trois de ces femelles ont immigré dans d'autres meutes d'étude.

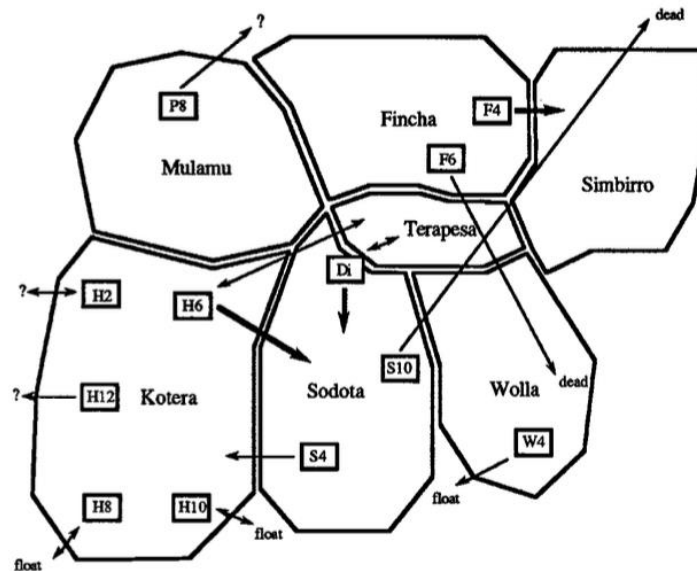


Fig. 1. Modèles de dispersion des femelles dans la vallée du Web. Les polygones indiquent les territoires schématisés des meutes. Les flèches lourdes indiquent les femelles qui ont émigré dans une meute. Les flèches minces indiquent une dispersion qui s'est traduite par un flottage, une mort ou une disparition. Les flèches dans les deux directions se réfèrent à des flotteurs qui ont rejoint leur meute natale ou qui ont échoué dans une tentative de prise de contrôle

Tableau 1. Le devenir des loups Ethiopiens subadultes, mesuré par la survie de 1 à 2 ans. Nombre d'individus qui étaient vivants à l'âge de 1 an et qui sont restés dans leur meute natale après l'âge de 2 ans, qui se sont dispersés et sont devenus flottants ou qui se sont dispersés et ont disparu

Fate	Males	Females	Total
Remained	28	6	34
Dispersed	0	7	7
Disappeared	1	3	4
Total	29	16	45

Dispersion des femelles

Quatorze femelles subordonnées ont émigré ou disparu des meutes suivies (Tableau 2 ; Fig. 1), tandis que seulement quatre ont intégré une autre meute et deux sont retournées dans leur groupe natal, **ce qui suggère qu'environ 57% des femelles qui se sont dispersées sont mortes ou n'ont pas trouvé de résidence dans notre population.** Les émigrations ont eu lieu 2-3 mois avant la saison des amours ($n = 6$ sur 11 chez Web ; $n = 3$ chez Sanetti). Les cinq femelles restantes qui se sont dispersées dans Web l'ont fait pendant la saison de reproduction ; quatre de ces dispersions ont été provoquées par une réorganisation de la meute déclenchée par une épidémie de rage à la fin de 1991, et deux ont été trouvées mortes à 1,2 et 7,5 km de leur domaine natal (Sillero-Zubiri, et al. sous presse). Les femelles subadultes qui se sont dispersées étaient des membres actifs de leur meute natale, sept d'entre elles avaient aidé, lorsqu'elles étaient jeunes, à garder et à nourrir la portée de la femelle dominante (Sillero-Zubiri 1994). Dans la Web Valley, les femelles subordonnées se sont dispersées uniquement lorsqu'au moins une ($n = 7$) ou deux ($n = 4$) autres femelles subordonnées étaient présentes dans la meute (Tableau 2). En revanche, trois dispersions enregistrées à Sanetti se sont produites en l'absence d'autres femelles subordonnées.

Chaque femelle reproductrice était clairement dominante sur ses filles. Le rang de dominance a été déterminé par la position dominante dans les cérémonies de salutation et le déclenchement d'interactions agressives (poursuites, menaces et morsures). Dans toutes les meutes avec plus d'une femelle subordonnée où nous avons établi le rang de dominance ($n = 4$), la femelle de rang inférieur

a quitté le groupe à l'âge de 18-28 mois. Dans cinq cas d'expulsion apparente, la femelle subordonnée a tenté de rester en marge du territoire de la meute et a été chassée à plusieurs reprises par la femelle reproductrice, souvent aidée par d'autres femelles. Trois cas d'agression menant à la dispersion éventuelle d'une subordonnée impliquaient des frères et sœurs complets, le frère ou la sœur dominant(e) aidant la femelle reproductrice à expulser l'autre.

Trois femelles flottantes occupaient des domaines vitaux plus grands que ceux des loups résidents, chevauchant largement les domaines de plusieurs meutes (Sillero-Zubiri et Gottelli 1995b). Cinq autres flotteurs occupaient des domaines étroits dans les interstices entre les territoires des meutes, chevauchant parfois les zones peu utilisées par la meute résidente. Ces **flotteurs interstitiels** ont été localisés moins souvent que les autres loups résidents, ce qui suggère qu'ils peuvent parcourir de plus grandes zones que celles observées.

Sur 14 femelles dispersées connues avant la dispersion, 10 se sont installées en tant que flotteurs à côté de leur territoire natal. Quatre femelles qui ont disparu sont mortes ou ont quitté la zone d'étude. Les femelles qui se sont dispersées le plus loin ou qui ont disparu soudainement ($n = 4$) étaient significativement plus jeunes que celles qui se sont dispersées dans des meutes adjacentes ou qui ont flotté à proximité ($n = 10$; $15,7 \pm SE 0,75$ mois contre $23,8 \pm SE 2,2$ mois ; Mann-Whitney $U = 12,5$, $P = 0,0146$).

Tableau 2. Sort des femelles qui ont quitté leur meute natale pour devenir des flottants à proximité, se sont dispersées plus loin ou ont rejoint d'autres meutes. Âge de la dispersion, présence d'autres femelles subordonnées dans la meute natale, temps passé jusqu'à ce qu'elles rejoignent l'autre meute ou disparaissent, tentatives connues de rejoindre d'autres meutes. La femelle *Di* était déjà un flotteur au début de l'étude

ID	Dispersal age (mo)	Other females?	Float for (mo)	Next door?	Join pack?	Breeding activity
Web Valley						
S10	15	2	–	–	no	no
F6	15	1	2	–	no	no
P8	18	2	?	–	?	?
W4	18	1	32	Y	?	no
H6	18	2	5	Y	Sodota	help/nurse
H10	20	1	12	Y	own	help/nurse
F4	24	1?	3	Y	Simbirro	?
H12	26	1	?	Y	?	?
S4	28	1	?	Y	Kotera	?
H8	39	1	9	Y	?	mating
H2	30+	2	12	Y	own	–
Di	?	?	≥46	?	Sodota	breed
Sanetti Plateau						
N8	15	no	?	–	?	?
B4	17	no	12	Y	?	?
N4	18	no	9	Y	?	?

Émigration et héritage

L'ascension des femelles au statut de reproductrice, soit par immigration, soit par héritage, ne s'est produite qu'après la mort d'une dominante. Cinq femelles dominantes sur dix ont conservé le statut de reproductrice tout au long des 4 années de l'étude (Tableau 3). Une moyenne de $0,125 \pm SD 0,096$ ouvertures de reproduction a eu lieu pour les femelles par an et par meute. Une moyenne annuelle de $6,5 \pm SD 2,5$ femelles adultes non reproductrices (subordonnées résidentes et flottantes) était présente dans la vallée du Web. Une moyenne annuelle de $6,5 \pm SD 2,5$ femelles adultes non reproductrices (subordonnées résidentes et flottantes) était présente dans la Web Valley, et $2,0 \pm SD 0,8$ à Sanetti, soit 1,18 et 0,67 femelles adultes non reproductrices par an et par meute, respectivement. Ainsi, les chances qu'une femelle obtienne un jour une position de reproduction étaient faibles.

Tableau 3. Durée d'occupation de la position de reproduction des femelles dans dix meutes de loups Ethiopiens au cours de l'étude de 4 ans, indiquant l'historique des femelles de remplacement. L'ancienneté est mesurée comme le nombre minimum de saisons de reproduction pendant lesquelles une femelle était connue pour occuper une position de reproduction (* femelles en position de reproduction au début de l'étude, + femelles reproductrices en vie à la fin de l'étude)

Pack	Breeder	Tenure	Replaced by	Status
Web Valley				
Kotera	H4	4*	?	
Sodota	S2	4*	Di	floater
Wolla	W2	2*	W6	daughter
Terapesa	M2	1*	M4	daughter?
Fincha	F2	4* ^a		
Mulamu	P2	1*	P4	daughter
Simbirro	T2	3*	F4	floater
Sanetti Plateau				
BBC	B2	4+	–	
Crane	C2	2*	C4	daughter
Nyala	N2	4+	–	

^a Pack collapsed as a consequence of a rabies epizootic

L'obtention du statut de dominant était le seul moyen pour une femelle de se reproduire avec succès. Lors de 28 tentatives de reproduction observées ($n = 9$ meutes), seule une femelle par meute s'est reproduite (Sillero-Zubiri 1994). Dans 17 des 34 années de meute, une ou deux autres femelles sexuellement matures étaient également présentes, mais n'ont pas élevé de petits. Dans au moins un cas, une subordonnée a donné naissance à des petits, mais n'a pas réussi à les élever. De même, une femelle flottante a mis-bas en dehors d'un groupe, et a montré des signes d'allaitement, mais n'a pas élevé de petits. Dans le premier cas, il y avait des preuves circonstancielles d'infanticide par la femelle dominante.

Trois femelles reproductrices ont été remplacées par leurs filles après leur mort (Tableau 3). Dans un quatrième cas, la dominante a été remplacée par une femelle subordonnée résidente après sa mort, mais la maternité n'a pas pu être établie. Sur quatre femelles immigrées, seules deux ont obtenu la position dominante dans leur nouvelle meute.

Les femelles résidentes peuvent avoir un avantage sur les flotteurs lors des concours pour une position de reproduction ; en 34 années de meute, aucun flotteur n'a réussi à rejoindre un groupe contenant plus d'une femelle résidente, mais deux flotteurs ont rejoint une meute avec une seule femelle résidente. Alternativement, une femelle flottante peut retourner dans son aire de nidification et aider à la tanière pendant la saison de reproduction ($n = 2$; Fig.1).

Disparition et développement de nouvelles meutes

Aucune nouvelle meute ne s'est formée pendant la période d'étude. Terapesa, la plus petite des six meutes étudiées sur le Web et vivant dans le plus petit territoire observé, coïncée entre trois autres meutes, a disparu à la fin de l'année 1989. La mort de la femelle dominante, apparemment à la suite d'une violente bagarre, a été suivie de la disparition inexplicable du mâle β . Deux mois seulement après avoir pris la position de reproduction, la nouvelle femelle s'est mariée ou a perdu une jeune portée, puis a disparu, ainsi que les trois mâles restants. Le territoire vacant a été immédiatement assimilé par les trois meutes voisines.

Bien que nous n'ayons jamais trouvé de mâles transitoires à Web ou Sanetti, cela ne signifie pas nécessairement que toutes les disparitions de mâles correspondaient à des décès non détectés. En 1989, après l'effondrement de la meute de Terapesa, trois mâles ont été portés disparus et n'ont

plus jamais été aperçus. En 1991, après l'effondrement de la meute de Wolla dû à la rage, un mâle de 5 ans a été relocalisé 70 jours plus tard, apparemment en bonne santé, à 17 km de son territoire natal. C'est le seul cas de dispersion d'un mâle, mais comme ce mâle n'a jamais été relocalisé, son sort est inconnu.

La formation de nouvelles meutes n'est pas claire, puisqu'il n'y avait pas d'aires inoccupées dans un habitat approprié. L'observation d'une tentative de division d'une meute par une femelle subordonnée suggère un mécanisme possible. Une femelle flottante qui avait rejoint la meute de Sodota un an auparavant (voir Tableau 2, Fig. 1), a été observée gestante en octobre 1990 et préparant une tanière en marge de son domaine d'adoption, accompagnée de deux mâles résidents et de deux femelles d'un an, qu'elle avait aidé à élever l'année précédente. Pendant au moins 2 semaines, la femelle et ses compagnons ont utilisé une section marginale du territoire de Sodota et ont été vus en train de se marquer à l'odeur et de se reposer ensemble près de la nouvelle tanière. Elle a montré des signes de lactation pendant 2 jours, mais a ensuite disparu de son territoire habituel et a été vue pour la dernière fois à 3 km de là. Les quatre autres loups ont rejoint la femelle dominante et l'ont aidée dans sa tanière. Deux semaines plus tard, la femelle dominante a mené une patrouille jusqu'à la tanière de la femelle subordonnée, dont elle a abondamment marqué l'entrée de son odeur, ce qui laisse penser qu'elle avait déjà visité cette tanière auparavant et qu'elle avait probablement tué la portée de la subordonnée, mettant ainsi fin à la tentative de fusion de la meute.

Reproduction

Saisonnalité de la reproduction

L'habitat afro-alpin est caractérisé par des saisons humides et sèches prononcées (avril-septembre et octobre-mars, respectivement), avec des pics de pluie en avril-mai et septembre-octobre. Les populations de loups Ethiopiens des montagnes de Bale ont une seule saison de reproduction par an, qui coïncide avec la fin de la saison des pluies. Toutes les portées enregistrées sont nées de fin août à fin décembre ($n = 37$). Au sein de cette large saison de « naissance », les meutes d'une population donnée se sont reproduites de manière synchrone, toutes les naissances d'une année étant concentrées en $2,2 \pm \text{SD } 1,3$ semaines (plage de 1 à 5 semaines, $n = 9$). En 1991, les six portées de la vallée du Web sont nées en moins d'une semaine (Tableau 4). Un test de permutation a révélé la faible probabilité que toutes les naissances aient lieu au cours d'une seule période de 3 semaines parmi les 16 semaines au cours desquelles des naissances ont eu lieu (Tableau 4).

Bien que la reproduction soit étroitement synchronisée au sein de chaque population de trois à huit meutes, il existe des différences nettes entre elles en ce qui concerne le début de la reproduction. Les trois zones d'étude étaient séparées par moins de 20 km, Tullu Deemtu n'étant qu'à 10 km de Sanetti, et toutes les populations étudiées faisaient partie d'une seule **métapopulation** (Gottelli et al. 1994). Néanmoins, la distribution des naissances différait significativement entre les trois zones d'étude (Kruskall-Wallis $H = 14,03$, $df = 2$, $P = 0,001$).

Comportement de parade nuptiale

La parade nuptiale et l'accouplement ont été observés dans la vallée de Web en 1989 et 1991, et sur le plateau de Sanetti en 1990. La seule indication circonstancielle de la femelle de l'imminence de l'œstrus était une tendance à passer plus de temps près des frontières territoriales et à marquer plus souvent à l'odeur ; cependant, aucune de ces tendances n'était statistiquement significative.

Tableau 4. Saisonnalité des dates de naissance des loups Ethiopiens pour 37 portées dans trois zones d'étude. Les dates de naissance sont extrapolées à partir des preuves de gestation, de mise-bas ou d'émergence des petits. Pour une année donnée, les naissances dans une zone sont regroupées sur une courte période, mais ne concordent pas avec celles des autres zones, ce qui suggère l'existence d'un mécanisme de synchronisation de la reproduction au niveau local. La saison des « naissances » (période pendant laquelle les portées sont nées), est définie ici comme les 16 semaines de fin août à fin décembre pendant lesquelles toutes les naissances enregistrées ont eu lieu ($n = 37$)

Week	September				October				November				December				Litters $n = 37$	P
	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51		
Web Valley																		
1988						4											4	0.023
1989						1	3		1	1							6	0.019
1990					1	4											5	0.006
1991																	6	0.002
Tullu deemtu^d																		
	1	1			1												3	
Sanetti Plateau																		
1987									2	1	1						4	0.023
1988													1	1	1	1	3	0.086
1989													1	2			3	0.086
1990									1								1	
1991		2															2	

The probability was calculated for the likelihood that the observed number of litters would occur within the same 3 weeks of the 16 week "births" season, or for the likelihood that:

^a For 4 litters to be born within 1 week $P = 0.00023$

^b For 6 litters to be born within 1 week $P = 0.0000001$

^c For 2 litters to be born within 1 week $P = 0.063$

^d One litter born in each of 3 years 1989, 1990, and 1991

Les mâles suivaient constamment les femelles en œstrus, posant le menton sur leurs épaules et leur mordillant le cou et le corps. La femelle répondait occasionnellement par des gémissements et des gazouillis. Un à quatre mâles adultes se sont entretenus simultanément avec chaque femelle (moyenne $1,8 \pm SE 0,18$; $n = 32$). La femelle semblait avoir le choix du moment et du mâle avec lequel elle s'accouplait. Les mâles présents suivaient la femelle, s'arrêtant quand elle le faisait et se couchant près d'elle quand elle se reposait. Au moins pendant les premiers jours, il n'y avait pas d'agressions manifestes entre eux. Finalement, un ou plusieurs mâles se tenaient à côté de la femelle, posant son menton sur son épaule, et tentaient de la monter. Jusqu'à ce qu'elle soit prête à s'accoupler, elle repoussait les tentatives de montée des mâles en faisant des bonds latéraux et en poussant de brefs glapissements, en s'éloignant, en grognant et même en mordant. En 30 occasions, impliquant 12 femelles, cette séquence s'est terminée par une copulation avec pénétration. Douze copulations ont abouti à une cravate, d'une durée de 10 à 940 s (moyenne $335 \pm SE 86$ s) ; les copulations sans cravate étaient significativement plus courtes ($t = 3,16$, $df = 12$, $P = 0,008$; moyenne $53 \pm SE 23$ s). Pendant la copulation, un à trois autres mâles se tenaient parfois à côté du couple. Le mâle en consort avec la femelle excluait parfois les autres mâles de son voisinage immédiat en utilisant des menaces légères.

Pour 7 des 12 femelles observées en train de s'accoupler, nous avons ensuite observé une gestation et / ou une mise-bas. Deux femelles subordonnées observées en train de s'engager dans un comportement de pré-accouplement, et une troisième qui semblait être gestante, ont toutes par la suite allaité les portées des femelles dominantes (Sillero-Zubiri 1994).

Copulations en meute versus en meute supplémentaire

Un total de 76 cas d'accouplement a été observé ($n = 12$ femelles de 8 meutes). Neuf de ces femelles étaient dominantes. Sur 30 cas d'accouplement avec copulation, seuls 9 (30%) ont eu lieu avec des mâles de la meute de la femelle, alors que les 21 autres (70%) ont impliqué des mâles d'autres meutes (Fig. 2a, b).

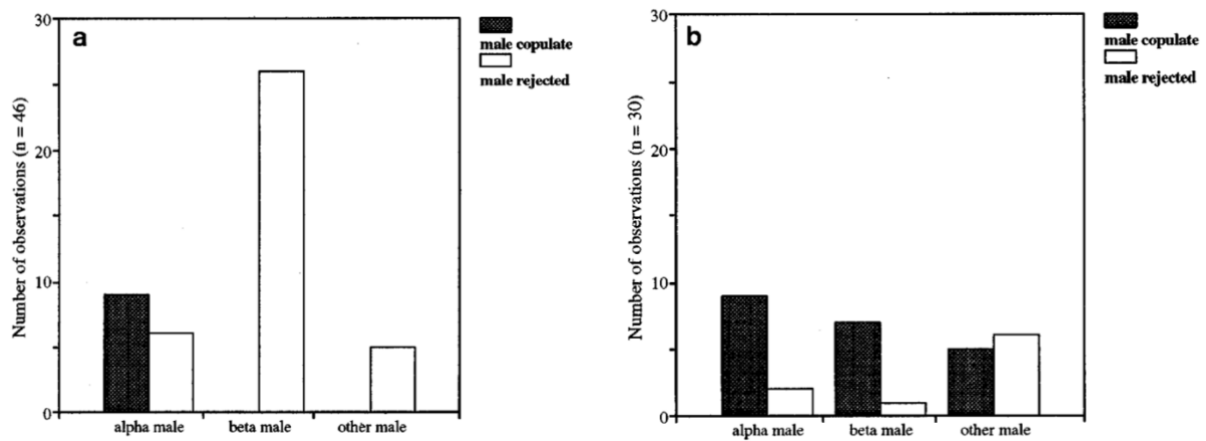


Fig. 2. Fréquence à laquelle les femelles loups Ethiopiens ont été observées dans des rencontres sexuelles : a avec des mâles de leur meute ou b de meutes voisines

L'association entre le succès de l'accouplement (mâle copulant ou rejeté) et la dominance du mâle (statut) différait significativement selon que l'accouplement avait lieu avec des mâles de la meute ou des mâles hors meute (rapport de vraisemblance $\chi^2 = 9,95$, $df = 2$, $P = 0,0069$). Au sein des meutes, les femelles copulaient uniquement avec le mâle α et rejetaient toutes les tentatives d'accouplement des mâles β ($n = 26$) et des autres mâles de rang inférieur ($n = 5$) (rapport de vraisemblance $\chi^2 = 25,29$, $df = 2$, $P < 0,0001$). En revanche, le choix d'accouplement en fonction du statut du mâle (copulation ou rejet) n'était pas apparent lorsqu'une femelle courtisait et s'accouplait avec des mâles extérieurs (rapport de vraisemblance $\chi^2 = 5,03$, $df = 2$, $P = 0,081$). Cependant, lorsque les femelles s'accouplaient avec des mâles extérieurs α , β et même de rang inférieur (9, 7 et 5 copulations respectivement), elles discriminaient les subordonnés extérieurs, rejetant davantage de leurs tentatives d'accouplement (Fig. 2b).

Pendant la courte saison d'accouplement, tous les groupes de mâles, jusqu'à quatre individus, se sont aventurés au-delà de leur territoire, apparemment à la recherche de femelles réceptives. Bien que toutes les copulations extra-meute aient été précédées par des approches initiées par les mâles impliqués, la femelle a également joué un rôle en les facilitant : (1) en se maintenant à proximité de la frontière territoriale où un mâle ou un groupe de mâles d'un groupe voisin pourrait obtenir un accès sexuel, se déplaçant parfois vers le(s) mâle(s), et (2) en n'évitant pas un groupe de mâles qui l'approchait. Dans un cas, la femelle résidente est restée en arrière pendant une patrouille frontalière. Elle a été interceptée et a copulé avec un groupe de trois mâles intrus, alors que les mâles résidents étaient à moins de 2 km. Les intrus ont été chassés par la meute résidente, interrompant l'accouplement.

Aucune différence dans la taille du groupe n'a été observée entre les groupes de mâles engagés dans des accouplements inter- ou intra-meute ($t = 0,06$, $df = 22$, $P = 0,96$). La durée des liens était similaire pour les deux catégories d'accouplement ($t = 0,98$, $df = 5$, $P = 0,37$).

Paternité, inceste et preuves de paternité multiple

Des niveaux élevés de philopatrie augmentent les possibilités d'appariement entre parents et progéniture ou d'inceste. Si nous avons supposé que le mâle α de la meute était toujours le père de la portée, alors nous aurions pu conclure que les parents putatifs étaient père et fille dans la meute de Wolla en 1990. Le potentiel d'inceste mère-fils s'est également présenté dans la meute BBC en 1991, lorsque la femelle reproductrice et son fils ont élevé une portée de six petits. Une occasion

non équivoque d'inceste entre frères et sœurs s'est présentée dans la meute Crane en 1991, lorsque le seul mâle s'est accouplé avec son frère aîné. Aucun accouplement ou reproduction n'a été observé cette année-là.

L'analyse de l'ADN par microsatellite a confirmé la présence de paternité multiple dans deux portées. Trois rejetons de la portée de Wolla pack de 1987 présentaient un total de quatre allèles à un locus pour lequel la mère était homozygote. Par conséquent, en supposant qu'aucune mutation de la lignée germinale ne s'était produite, la portée devait avoir deux pères. Les loups Ethiopiens s'hybrident avec les chiens domestiques : sept individus testés dans la vallée de Web portaient des allèles de chien (17% de la population adulte de Web en 1991 ; Sillero-Zubiri et al. 1994). La présence d'allèles chiens chez l'un des descendants de W2 peut expliquer l'identité du père supplémentaire. Le mâle S5, un mâle β porteur d'allèles chien d'une meute voisine, était le seul individu échantillonné qui ne pouvait être exclu comme père de ce juvénile.

La présence d'allèles de chien dans une deuxième portée a fourni une preuve indirecte d'un cas supplémentaire de paternité multiple. Trois des quatre individus nés de W6 en 1990 présentaient des allèles de chien dans un locus pour lequel elle était homozygote, mais le quatrième membre de la fratrie ne présentait pas d'allèles de chien. Par conséquent, cette portée peut avoir eu deux pères, l'un étant un loup et l'autre, un chien domestique ou un hybride chien-loup. W6 s'était accouplé avec son père putatif, le mâle α W1, et avec F1, le mâle α d'une meute voisine.

DISCUSSION

Deux points saillants ressortent de nos résultats. **Premièrement**, les loups Ethiopiens montrent des taux de dispersion très faibles, apparemment parce que leur habitat est saturé. **Deuxièmement**, ce faible taux de dispersion crée un grand potentiel de consanguinité. Nos preuves suggèrent que les loups évitent la consanguinité par des taux élevés de copulations extra-meute. Ces résultats ont une incidence sur trois sujets que nous aborderons brièvement : les modèles de **philopatrie et de dispersion**, les **copulations extra-meute** et **l'évitement de la consanguinité**.

Philopatrie des mâles et dispersion des femelles

La dispersion peut être motivée par l'évitement de la consanguinité (Pusey 1987) ou la compétition pour les ressources (Macdonald 1983). Si cette dernière explication s'appliquait aux loups Ethiopiens, nous aurions pu nous attendre à voir le harcèlement des plus subordonnés par les membres plus dominants, alors que nous ne nous serions pas attendus à une dispersion dans des circonstances où la taille du groupe était manifestement inférieure à la capacité de charge du territoire (par exemple, suite à des décès). La compétition peut porter sur le statut de reproducteur ou sur les ressources. Si la compétition pour le statut de reproducteur était primordiale dans la cause de la dispersion, alors elle pourrait se produire plus souvent lorsqu'un reproducteur du même sexe est présent, alors que si la reproduction était le motif, la dispersion pourrait se produire plus souvent lorsqu'un reproducteur apparenté du sexe opposé est présent (voir Wolff 1993). Nos observations de l'agression du même sexe avant la dispersion des femelles (voir ci-dessous) soutiennent l'hypothèse de la compétition pour le statut de reproduction.

Bien que la dispersion soit rare, celle qui a eu lieu était biaisée par le sexe : les femelles se dispersaient alors que les mâles ne le faisaient pas. Ce biais sexuel pourrait être une adaptation pour éviter la compétition reproductive avec les adultes (Dobson 1982) ou pour éviter la consanguinité dans les

groupes de parenté (Harvey et Ralls 1986 ; Wolff 1992). Comme pour les hypothèses concernant la cause de la dispersion elle-même, il est généralement difficile de distinguer entre les explications d'un tel biais sexuel car les prédictions d'hypothèses opposées ne sont souvent pas mutuellement exclusives (voir Greenwood 1980 ; Pusey 1987). Cependant, si la compétition pour les postes de reproduction était la cause principale de la dispersion, on pourrait s'attendre à ce qu'elle soit précédée par le harcèlement du futur disperseur par un reproducteur du même sexe. Alors que cette attente est assombrie par la possibilité que l'inégalité de statut puisse pousser le jeune à se disperser en prévision du harcèlement, nous avons observé cinq cas d'expulsion apparente de femelles, les frères et sœurs femelles dominants aidant souvent la mère à expulser une femelle subordonnée.

La probabilité qu'une femelle subordonnée se disperse peut dépendre des circonstances à l'intérieur et à l'extérieur de sa propre meute. Macdonald et Carr (1989) ont simulé la manière dont ces deux ensembles de variables peuvent fonctionner dans un groupe coopératif, de telle sorte que les stratégies de la mère et des filles peuvent être conditionnées par la taille du groupe. Tout d'abord, au sein de la meute, la tendance d'une subordonnée à se disperser, peut être affectée par le nombre de ses sœurs, son rang relatif et la longévité probable de sa mère. Dans une meute de loups avec une fille, la femelle α - et la fille (β) peuvent toutes deux bénéficier du fait que cette dernière, reste. La reproductrice maximisera sa *fitness inclusive* totale, en étant remplacée par sa parente. Au fur et à mesure que le nombre de femelles β - augmente, le bénéfice pour la mère des filles supplémentaires qui restent peut décroître plus lentement que celui qui revient en moyenne à chaque fille, avec pour résultat un conflit d'intérêt entre le parent et la progéniture. Dans les trois (peut-être quatre) cas observés de mères remplacées par des filles, aucune autre femelle β n'était présente. Ceux qui se retirent ou sont forcés de flotter ont une très faible chance de trouver une meute sans femelles β en attente (deux cas). Nous avons observé ce qui semble être une stratégie alternative : les flotteurs retournaient occasionnellement chez eux pour aider. Ces visites peuvent leur permettre de réévaluer leur position parmi les autres aspirants dans la file d'attente pour hériter du statut de reproducteur. Une stratégie similaire a été rapportée pour les renards mangeurs de crabes (*Cerdocyon thous*), où les mâles émigrants retournent dans leur aire de nidification et s'occupent de la prochaine génération de petits de leurs parents (Macdonald et Courtenay, sous presse).

Deuxièmement, le comportement des femelles β sera conditionné par les circonstances qui prévalent en dehors de leur meute, ainsi que celles qui prévalent à l'intérieur (voir également Emlen 1984 ; Vehrencamp 1983). Par exemple, les différentes probabilités d'atteindre le statut de reproductrice après la dispersion affecteront la probabilité de dispersion. Cela peut expliquer pourquoi, sur le plateau de Sanetti, trois femelles β qui se sont dispersées l'ont fait en l'absence de femelles β - supplémentaires, reflétant peut-être le fait que sur Sanetti, il y avait la moitié du nombre de femelles non reproductrices par meute (femelles β et flottantes) que dans la vallée de Web, où la dispersion était une option encore plus mauvaise.

Copulations extra-paires

Les copulations extra-paires pourraient être une adaptation visant à s'assurer la meilleure qualité de partenaire (par exemple, Orians 1969) ou à éviter la consanguinité dans les groupes de parenté (Pusey 1987 ; Pusey et Packer 1987). Si la consanguinité, plutôt que la qualité du partenaire, était le motif des copulations extra-paires, nous nous attendrions à ce que (1) les copulations au sein d'une meute (dans laquelle tous les mâles sont apparentés) soient plus rares que celles entre meutes

voisines (entre lesquelles la parenté est minimale), et (2) que le choix du partenaire dans les copulations en dehors de la meute soit dissocié du statut (dans la mesure où celui-ci est un indice de qualité). Bien sûr, il est possible que les femelles choisissent leurs compagnons sur la base à la fois de la parenté et du statut, et dans ce cas, les prédictions claires sont confondues. **Cependant, en fait, les deux conditions de l'hypothèse de l'outbreeding ont été confirmées chez les loups Ethiopiens. Premièrement, 70% des copulations observées impliquaient des mâles d'autres meutes. Deuxièmement, alors que les femelles ne copulaient qu'avec le mâle α résident, le choix du statut du mâle n'apparaissait pas lorsqu'une femelle s'accouplait avec des mâles extérieurs.**

L'immigration était rare dans les groupes de loups Ethiopiens ; tous les membres de la meute étaient potentiellement des parents proches. Cependant, le potentiel d'inceste était contrecarré par les copulations hors meute, dans la mesure où celles-ci étaient plus nombreuses que les copulations intra-meute. Les femelles ont montré des différences nettes dans le choix du partenaire entre les copulations extra et intra meute. Cela soulève la question de savoir pourquoi les femelles ne choisissent pas de s'accoupler uniquement avec les mâles dominants lorsqu'elles établissent des liaisons au-delà de leur meute, s'assurant ainsi les avantages de la qualité des mâles et de la reproduction. Une possibilité est que les femelles ne connaissent pas le statut de ces mâles, mais nous considérons cela comme peu plausible. Une autre possibilité est que les occasions de se reproduire soient suffisamment rares pour que la femelle ne puisse pas se permettre d'être sélective. Compte tenu de la fréquence à laquelle de telles rencontres ont été observées, nous estimons également que cette explication est peu probable. Enfin, il est possible que la dominance, bien que cruciale pour les relations entre mâles, soit un phénomène quelque peu transitoire (déterminé en grande partie par l'âge et le hasard chez les loups Ethiopiens) et donc un mauvais indicateur de la qualité du mâle du point de vue de la femelle.

Évitement de la consanguinité

La longue durée de la dominance chez les loups Ethiopiens, combinée à la rareté de l'immigration réussie, dépeint une organisation sociale dans laquelle le potentiel de consanguinité était élevé, et nous avons rapporté au moins trois cas de ce type ; d'autres ont été rapportés chez les chiens sauvages africains (Reich 1981) et les loups gris (Packard et al. 1985 ; Mech 1987). **Cependant, ce potentiel élevé de consanguinité ne s'est pas réalisé, puisque 70% des accouplements observés impliquaient des mâles d'autres meutes.** Des preuves génétiques ont confirmé que l'accouplement avec plus d'un mâle a conduit à une paternité multiple dans deux cas d'EPC (Gottelli et al. 1994). **La vue fréquente de mâles faisant des excursions dans des territoires voisins pendant la saison des amours (Sillero-Zubiri et Gottelli 1995b) suggère qu'il s'agit d'une tactique importante pour les loups Ethiopiens mâles.**

Nos résultats suggèrent que les loups femelles peuvent exploiter les avantages des copulations supplémentaires afin d'éviter la consanguinité sans perdre la sécurité de la vie en groupe dans un territoire stable de haute qualité tout au long de l'année. Une **hypothèse alternative**, selon laquelle les femelles s'accouplent de manière multiple pour confondre la paternité afin que les mâles ne tuent pas leur progéniture plus tard, ne peut être exclue. Cependant, si cette explication devait s'appliquer, il faudrait que ce risque de mâles infanticides provienne en grande partie de meutes voisines. Mais pourquoi les mâles α n'investissent-ils pas plus de temps dans la garde de la femelle avec laquelle ils sont liés ? L'explication la plus probable est que les mâles α sont eux-mêmes occupés à chercher des copulations supplémentaires dans la meute. Les saisons des amours étaient synchronisées au sein de nos populations d'étude, mais pas entre elles. Bien que nous ne puissions

pas exclure la possibilité que cela soit une conséquence des différences locales dans le régime des précipitations, nous pensons qu'il est plus probable que la synchronisation des accouplements soit une adaptation des femelles reproductrices pour réduire la capacité des mâles dominants à combiner leur monopolisation avec des copulations extra-meute.

Nos observations sur les loups Ethiopiens indiquent qu'il est injustifié de supposer une congruence génétique avec les systèmes d'élevage observés (Gompper et Wayne, sous presse). Des études récentes ont décrit des tactiques d'accouplement similaires impliquant de fréquentes copulations extra-paires (par exemple, le loup-araignée, Richardson 1987 ; le lagopède alpin *Lagopus mutus*, Brodsky 1988 ; le troglodyte mignon *Malurus splendens*, Brooker et al. 1990 ; le blaireau européen *Meles meles*, Woodroffe et al. 1995). De même, les globicéphales *Globicephala melas* vivent dans de grands groupes de mâles et de femelles étroitement liés, mais les mâles ne s'accouplent pas au sein de leur groupe natal (Amos et al. 1993).

La dispersion a traditionnellement été considérée comme le principal mécanisme de la reproduction excessive (Chepko-Sade et Halpin 1987). **Sur la base de nos résultats, nous proposons que l'infidélité et la paternité multiple peuvent rivaliser en importance avec la dispersion comme mécanisme de reproduction dans les situations où les contraintes de l'habitat empêchent la dispersion.** La signification adaptative du comportement observé nous amène à spéculer que des phénomènes similaires peuvent s'appliquer chez d'autres canidés, mais n'ont pas été remarqués en raison des difficultés générales à faire des observations, et qu'il peut y avoir un décalage entre les bases sociales et génétiques des systèmes d'élevage tels que la monogamie.