

Remplacement d'un reproducteur chez les loups gris (*Canis lupus*) : Trois mâles usurpent la position de reproduction et l'élevage des petits d'une meute voisine dans le parc national de Yellowstone

PLOS ONE

RESEARCH ARTICLE

Breeding displacement in gray wolves (*Canis lupus*): Three males usurp breeding position and pup rearing from a neighboring pack in Yellowstone National Park

Jeremy SunderRaj^{1*}, Jack W. Rabe^{1,2}, Kira A. Cassidy¹, Rick McIntyre¹, Daniel R. Stahler¹, Douglas W. Smith¹

1 Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, United States of America, **2** Department of Fisheries, Wildlife, and Conservation Biology, University of Minnesota, St. Paul, Minnesota, United States of America

* j.sunderraj@hotmail.com



PLoS ONE 17(11): e0256618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256618>

Résumé

Les loups gris (*Canis lupus*) sont des carnivores territoriaux qui vivent en groupe, dans des meutes composées généralement d'un couple reproducteur dominant et de sa progéniture. Les périodes de reproduction sont relativement courtes et compétitives, les postes vacants se produisant généralement après la mort d'un reproducteur, et sont souvent occupés par des immigrants non apparentés ou par des parents du reproducteur précédent. La fréquence et les conditions des déplacements de reproducteurs actifs sont mal connues. Les changements de position dans la hiérarchie de dominance sont courants mais rarement documentés en détail. Nous décrivons un **remplacement** de position de reproducteur mâle dans une meute de loups par des mâles d'une meute voisine au milieu de l'été 2016 dans le parc national de Yellowstone. En l'espace de deux mois, trois mâles de la meute de Mollie ont **remplacé le mâle reproducteur de la meute voisine de Wapiti Lake, ont rejoint les deux femelles adultes de la meute et ont ensuite élevé les quatre louveteaux d'environ trois mois du mâle précédent.** Au cours des cinq années qui ont suivi le déplacement (2017 à 2021), au moins un des mâles intrus s'est reproduit avec succès avec la femelle dominante et la plupart des années avec une femelle subordonnée (qui faisait partie des petits au moment du déplacement). La meute a élevé des petits jusqu'à l'âge adulte chaque année. Les **remplacements** des mâles reproducteurs sont probablement influencés par la compétition entre mâles et par le choix de la femelle comme partenaire. Ces changements sont le résultat de la compétition entre individus pour améliorer la position de reproduction et peuvent conduire à une stabilité accrue de la meute et à un plus grand succès reproductif. Nous rapportons en détail le comportement d'un **remplacement** d'un reproducteur observé de près et nous discutons des avantages adaptatifs de ce changement.

INTRODUCTION

L'opportunité de se reproduire est un facteur important dans le comportement de toutes les espèces, y compris les grands mammifères [1]. Cependant, de nombreuses espèces de mammifères ont une durée de vie relativement courte, ce qui se traduit par une période de reproduction plus limitée [2]. L'accès aux opportunités de reproduction est donc souvent confronté à des conflits et à une compétition reproductive [3]. Par conséquent, les postes de reproduction chez les mammifères sociaux présentent souvent des taux de renouvellement élevés [4]. La compétition reproductive est observée dans un large éventail de taxons (par exemple, les carnivores sociaux, les primates, les ongulés et les pinnipèdes), avec un déséquilibre reproductif résultant de la rivalité des individus pour la dominance afin de maximiser le succès reproductif [5]. Des changements dans le statut reproducteur des mammifères peuvent se produire lorsqu'un mâle en usurpe un autre, car la compétition intrasexuelle tend à être plus sévère chez les mâles que chez les femelles ; cependant, les femelles sont souvent le sexe limitant et le choix du partenaire par la femelle peut finalement décider du succès de la compétition mâle-mâle et est déterminé par des indices physiques, génétiques, comportementaux et situationnels [6]. On pense que la préférence pour le partenaire profite aux individus les plus susceptibles d'apporter la plus grande aptitude directe et indirecte à la progéniture [5]. La compétition pour la reproduction et, peut-être paradoxalement, la socialité, peuvent être très avantageuses et essentielles à la survie des membres du groupe, avec des avantages allant de la chasse aux conflits territoriaux en passant par la reproduction coopérative, conduisant à la diversité génétique et à la stabilité de la meute [7-10].

Les loups (*Canis lupus*) sont des animaux sociaux qui peuvent présenter des hiérarchies de dominance complexes et dynamiques, allant de structures linéaires simples à des structures graduées selon le sexe et l'âge [11]. Dans certaines régions, les loups font preuve de stratégies de reproduction spécifiques au sexe, les femelles étant plus susceptibles d'obtenir des positions de reproduction par le biais de la philopatrie natale (reproduction dans la meute dans laquelle elles sont nées, soit par héritage positionnel d'un parent du même sexe, soit en devenant un reproducteur subordonné), tandis que les mâles deviennent typiquement des reproducteurs par le biais de la dispersion (en comblant une vacance de reproducteur, en usurpant un reproducteur dominant) et d'affiliations temporaires de femelles hors meute [6]. Ces **stratégies**, où les mâles sont plus susceptibles de se disperser et les femelles de rester dans leur meute natale, peuvent conduire à des structures de meute matrilineaires [12]. Par conséquent, la plupart des meutes de loups sont composées d'un mâle et d'une femelle adultes qui n'ont aucun lien de parenté entre eux, de leur progéniture d'une ou plusieurs années, et parfois d'autres adultes qui sont apparentés au mâle ou à la femelle dominante [13]. Les individus les plus hauts placés dans les meutes de loups se reproduisent généralement. L'obtention d'une position de reproducteur, en particulier dans les meutes où il y a plusieurs reproducteurs, peut conduire à une compétition agressive [10, 14, 15]. En captivité, de vieux mâles dominants ont été tués par leur progéniture mâle [14, 16], mais une telle agression est relativement rare dans la nature [15, 17].

La plupart des études qui font état d'une compétition intense pour la dominance de la reproduction chez les loups sont issues d'observations en captivité [14, 16]. La compétition **intra** meute pour les positions dominantes de reproduction dans la nature semble être

minime, car la plupart des structures de meute impliquent des groupes familiaux proches, les parents conservant naturellement la dominance sur leur progéniture [10, 15] ; cependant, la compétition **inter** meute peut être féroce. Au Québec, un mâle intrus a assumé la position de reproducteur au moment de la mort de l'ancien mâle reproducteur [18]. Dans le parc national de Denali, un conflit entre deux meutes a conduit deux membres de la meute attaquante à utiliser la tanière de l'autre meute avec deux loups inconnus, ce qui pourrait être un exemple de **remplacement** [19].

Depuis la réintroduction des loups dans le YNP en 1995, des événements tels qu'un changement de position de reproduction ont été observés souvent en raison de la visibilité exceptionnelle de plusieurs meutes de loups chaque année [20]. Dans certains cas, les mâles dominants ont été tués par une meute voisine et, par la suite, un ou plusieurs des attaquants ont occupé le poste de reproduction vacant. Dans d'autres cas, les mâles reproducteurs ont été remplacés de leur position hiérarchique mais sont restés dans la meute en tant que subordonnés. La plupart de ces cas impliquent des mâles apparentés. Les mâles reproducteurs ont également été déplacés de leur position hiérarchique et se sont ensuite dispersés. Nous observons ici un tel événement en détail. Nous discutons de l'importance de cet événement pour le succès à long terme de la meute. Nous discutons également du choix de la femelle en tant que principal facteur conduisant à des déplacements réussis de la position de reproduction d'un mâle, tout en reconnaissant que la compétition entre mâles peut influencer ce choix.

Les deux meutes impliquées dans cet événement étendu étaient la meute de Mollie et la meute du lac Wapiti et toutes deux vivaient dans le YNP. La lignée de la meute de Mollie a été initialement réintroduite dans le YNP en 1995 et a continué à vivre à l'intérieur du parc jusqu'au moment de la publication [6]. La meute du lac Wapiti s'est formée à l'intérieur du parc en 2014, bien que la femelle dominante soit née dans la région et y réside depuis 2010. Les territoires des deux meutes étaient adjacents dans certaines zones et se **chevauchaient même légèrement** (Fig. 1). Depuis la formation de la meute du lac Wapiti en 2014, la proximité de leur territoire avec celui de la meute de Mollie a contribué à des rencontres occasionnelles agressives entre meutes et les deux meutes connaissaient certainement bien les odeurs et les hurlements de l'une et l'autre au fil des années.

Le mâle reproducteur dominant du lac Wapiti 755M a été **remplacé** au cours de l'été 2016 par trois mâles adultes de la meute de Mollie. Cet événement a probablement été le résultat d'une interaction complexe entre la compétition entre mâles et le choix du partenaire par les femelles [21, 22]. Plusieurs facteurs ont probablement influencé la compétition et le choix du partenaire dans ce cas, notamment l'âge du mâle, le nombre de mâles, la taille du mâle, le lien de parenté entre les femelles adultes et les mâles adultes, et la présence de petits dépendants. Le but de cet écrit était de rapporter une observation unique et détaillée du **remplacement** du mâle dominant chez les loups gris et de discuter des implications qui en découlent. Comme nous le montrerons, cet événement unique et stochastique a eu un impact significatif sur l'avenir non seulement des deux meutes concernées, mais aussi sur la structure des meutes et la structure génétique de toute la zone d'étude des loups du YNP.

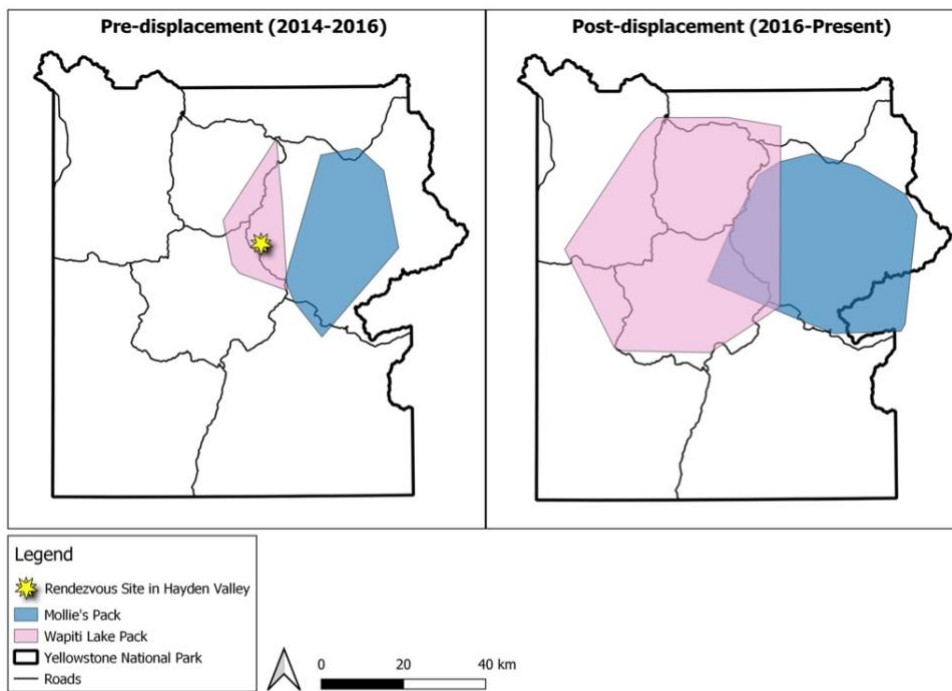


Fig. 1. Carte du territoire de la meute de loups avant et après le **remplacement**. Polygones convexes minimums à 95% des domaines vitaux de la meute du lac Wapiti et de la meute de Mollie avant (2014-2016) le déplacement du mâle reproducteur 755M du lac Wapiti (à gauche) et après (2016 à aujourd'hui) le déplacement (à droite) dans le parc national de Yellowstone. La proximité des territoires des deux meutes a probablement contribué au déplacement du mâle reproducteur 755M, comme décrit dans cet écrit. Cependant, les meutes de loups du parc national de Yellowstone ont fréquemment des territoires qui jouxtent ou même chevauchent de manière significative. Les **remplacements** de reproducteurs ayant été assez rares, il est peu probable que la proximité des territoires explique le déclenchement de cet événement, elle a plutôt contribué à la facilité des contacts entre les meutes

METHODES

Système d'étude

Les observations ont eu lieu dans le YNP, la majorité dans la vallée de Hayden (44,6886°N, 110,4655°W) entre le 7 juillet 2016 et le 12 août 2016, près du site de rendez-vous (foyer d'élevage des petits) de la meute du lac Wapiti [23]. La vallée est principalement ouverte avec un certain couvert forestier de conifères et plusieurs plans d'eau, dont la rivière Yellowstone. L'ouverture permet une observation facile dans la vallée de Hayden. De plus, la zone d'étude est traversée par la route du parc, qui fournit un accès aux visiteurs et aux chercheurs et sert de plateforme principale pour l'observation des loups. L'altitude dans le YNP varie de 1500 à 2400 mètres, la vallée de Hayden se situant à environ 2300 mètres d'altitude [24]. La végétation de la zone d'étude se compose de sapins de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) de l'écorégion montagnarde de basse altitude, de la grande armoise du Wyoming (*Artemisia tridentata*) et de prairies dominées par *Festuca* sp. et de pins tordus (*Pinus contorta*) et de sapins subalpins (*Abies lasiocarpa*) au couvert plus dense.

La zone d'étude abrite également une faune abondante, notamment des ongulés tels que le bison d'Amérique (*Bison bison*) et le wapiti d'Amérique (*Cervus canadensis*), et de grands carnivores, comme le grizzly (*Ursus arctos*) et l'ours noir d'Amérique (*Ursus americanus*). La principale proie des loups dans la zone d'étude est le wapiti [25]. L'abondance de wapitis et d'autres proies, dont le bison, permet une forte densité de loups dans le YNP (en moyenne 56 loups/ 1000 km² avec des fluctuations entre 20 et 98 loups/ 1000 km² [10]). Au cours de

la dernière décennie, les densités de loups sont restées relativement constantes, oscillant autour de 40 loups/ 1000 km² [26].

Déclaration d'éthique...

Suivi par colliers téléométriques

Le Yellowstone Wolf Project surveille les loups à l'aide de colliers téléométriques déployés par hélicoptère de capture en hiver, l'objectif étant de maintenir un nombre suffisant de colliers pour suivre chaque meute. Le Wolf Project surveille les loups de façon constante par radiolocalisation aérienne et terrestre et par observation. Au moment de la capture, les loups nouvellement munis d'un collier se voient attribuer un identifiant unique (un code numérique suivi d'un identifiant de sexe, par exemple 755M), qui est utilisé ci-dessous pour distinguer les loups munis d'un collier des loups sans collier. Des colliers GPS et des colliers VHF sont déployés, et les loups sont généralement localisés depuis les airs ou le sol en utilisant les signaux VHF environ cinq fois par semaine. Les colliers GPS effectuent généralement des repérages toutes les quatre heures et des téléchargements toutes les douze heures. La téléométrie a été utilisée pour localiser les loups et des lunettes de visée et des jumelles ont été utilisées pour l'observation.

Observations

Les notes d'observation ont été enregistrées sur un enregistreur vocal, puis transcrites sur des formulaires de données et dans un journal. Plusieurs personnes ont été impliquées dans le processus d'observation et ont collaboré pour résumer le comportement des loups. Tous les loups adultes impliqués étaient reconnaissables individuellement par des observateurs expérimentés grâce à la couleur et au motif de leur pelage, à leur taille et à leur type de collier. Les trois louveteaux gris se ressemblaient tous et n'étaient pas reconnaissables individuellement (Fig. 2).








	Wolf ID	Pack	Gender	Age	Color
	1014M	Mollie's	Male	3	Black (White Box on Collar)
	1015M	Mollie's	Male	2	Black (Black Collar)
	Mollie's Male	Mollie's	Male	2	Black
	755M	Wapiti Lake	Male	8	Silver/ Blue
	Wapiti Lake Dominant Female	Wapiti Lake	Female	5	Light gray, turning white
	Wapiti Lake Yearling	Wapiti Lake	Female	1	Gray
	Wapiti Lake Pups (4 pups)	Wapiti Lake	3 Female, 1 Male	<1	3 Gray, 1 Black

Fig. 2. Loups notables impliqués dans le déplacement. Loups notables impliqués dans le déplacement du mâle reproducteur du lac Wapiti 755M par des mâles de la meute de Mollie au cours de l'été 2016. Notez les différences d'âge entre les mâles de la meute de Mollie et 755M. Les loups adultes étaient identifiables individuellement. Graphiques par Kira Cassidy

RESULTATS

Les deux meutes impliquées dans la rencontre étaient la meute du lac Wapiti et la meute de Mollie. Ces meutes occupaient des territoires adjacents dans le centre du YNP, et les **incursions** territoriales de la meute de Mollie dans le territoire de la meute du lac Wapiti étaient courantes (Fig. 1). Au moment du **remplacement**, la meute du lac Wapiti était composée de sept loups, dont le mâle reproducteur dominant 755M, une femelle reproductrice dominante blanche, une femelle grise d'un an, trois petits gris et un petit noir (Fig. 2). La meute de Mollie était composée de seize loups adultes et de quatre louveteaux. **Cependant, toute la meute de Mollie n'a pas été impliquée dans cette rencontre.** Il s'agissait plutôt de trois membres de cette meute, dont le mâle 1014M âgé de trois ans, le mâle 1015M âgé de deux ans, et un mâle noir âgé de deux ans qui sera plus tard identifié par un collier sous le nom de 1155M. La première rencontre connue entre la meute de Mollie's et la meute du lac Wapiti a été observée le 7 juillet 2016. La dernière observation a eu lieu le 12 août 2016, lorsque 755M a été observé près de la meute du lac Wapiti pour la dernière fois. **Il y avait une variation considérable dans la taille et l'âge entre les loups mâles impliqués dans cette rencontre.** Au moment de la capture, les mâles Mollie's munis de colliers émetteurs pesaient 56 kg et 58 kg à 2 et 3 ans respectivement, et 755M âgé de huit ans pesait 40 kg (Tableau 1). Chez les loups mâles, la masse corporelle tend à **diminuer** avec l'âge après cinq ans, ce qui indique que 755M était probablement encore plus petit que son poids de capture, qui était deux ans avant la capture des mâles de Mollie [23]. En revanche, les trois mâles intrus approchaient de leur taille corporelle maximale. En utilisant un pedigree de population génétiquement dérivé [27], nous avons estimé qu'il y avait peu de différence dans la parenté des mâles avec la femelle dominante non échantillonnée, déterminée par leur relation avec sa parenté (Fig. 3). Il y avait une grande différence dans la parenté avec la femelle grise d'un an. Nous discuterons plus tard de la façon dont ces facteurs ont pu contribuer à l'issue de cette rencontre.

Coefficients of relatedness							
Wolf ID	Wapiti Dominant Female		1091F	755M	1014M	1015M	1155M
	712M (Father)	1093F (Mother)					
755M	0.0301	0.1527	0.4854	NA	0.0647	0.0628	0.0444
1014M	0.0610	0.0000	0.0731	0.0647	NA	0.5669	0.5181
1015M	0.1032	0.0122	0.0718	0.0628	0.5669	NA	0.5088
1155M	0.1061	0.0000	0.0539	0.0444	0.5181	0.5088	NA

Produced in R version 4.1.2 using the gt package

Fig. 3. Coefficients de parenté pour les loups génétiquement échantillonnés impliqués dans le déplacement du mâle dominant 755M de Wapiti Lake dans le parc national de Yellowstone. Les couleurs des cellules vont du blanc (valeur de parenté de 0, indiquant qu'une paire n'est absolument pas apparentée) au rouge (valeur de parenté la plus élevée de 0,5669, appartenant à la paire de frères et sœurs 1014M et 1015M). Un degré de parenté d'environ 0,5 indique une relation de parenté complète entre frères et sœurs ou entre parents et progéniture. Le mâle noir sans collier de la meute de Mollie's a été capturé plus tard et on lui a attribué le numéro 1155M. La femelle grise d'un an a également été capturée plus tard et on lui a attribué le numéro 1091F. Le Yellowstone Wolf Project n'a pas échantillonné génétiquement la femelle reproductrice dominante du lac Wapiti, c'est pourquoi les coefficients de parenté de ses parents (712M et 1093F) sont inclus ici. Voir vonHoldt et al. 2020 pour les méthodes de génotypage utilisées pour estimer la parenté [27]

Tableau 1. Poids des loups mâles notables

Male Wolf ID	Pack	Weight (kg)	Capture Date	Age at Capture
755M	Wapiti Lake	40	17 January 2014	6
1014M	Mollie's	56	26 January 2016	3
1015M	Mollie's	58	26 January 2016	2
1155M	Mollie's	50	11 December 2018	5

Poids des loups mâles notables équipés de colliers émetteurs impliqués dans le déplacement du mâle reproducteur 755M du lac Wapiti. Notez les différences de taille entre les deux mâles de la meute de Mollie et le mâle 755M du lac Wapiti. En plus d'être en infériorité numérique, 755M était beaucoup plus petit que les trois mâles envahisseurs. Les loups mâles ont tendance à perdre de la masse en vieillissant [23], ce qui indique que 755M était probablement plus petit à la date du déplacement qu'à celle de sa capture

Résumés des observations quotidiennes : du 7 juillet au 12 août

7 juillet 2016 : Le matin, sept loups de la meute de Mollie, dont 1014M, qui était un mâle noir de trois ans, ont été observés près du site de rendez-vous de la meute du lac Wapiti dans la vallée de Hayden.

10 juillet 2016 : À 5h43, trois loups noirs de la meute de Mollie, dont 1014M et 1015M, ont poursuivi le mâle reproducteur 755M du lac Wapiti et la femelle reproductrice. À partir de ce jour, nous avons reconnu les trois loups noirs impliqués, qui étaient des frères. Les quatre autres loups de Mollie sont retournés sur leur propre territoire et n'ont plus participé à cette rencontre. Le couple du lac Wapiti s'est séparé et les mâles intrus ont poursuivi la femelle. Le couple reproducteur de la meute du lac Wapiti s'est regroupé avec la femelle d'un an du lac Wapiti et les trois mâles de la meute de Mollie ont disparu. À 13 heures, les points GPS indiquaient 1014M au sud du lieu de rendez-vous de la meute du lac Wapiti. À 16h, la femelle reproductrice du lac Wapiti et deux petits ont été vus de retour au site de rendez-vous de la meute.

11 juillet 2016 : Vers 12h00, 1014M et un autre loup noir ont été vus sur le site de rendez-vous avec la femelle reproductrice et le yearling femelle de la meute du lac Wapiti. C'est le premier jour où les femelles de Wapiti ont été vues interagir avec les mâles de Mollie de manière amicale. Les loups se sont reniflés, les femelles ont sauté sur les mâles et ont posé leur tête sur leur dos. Il s'agit d'un comportement de cour typique des loups. Ce comportement a également été observé en soirée. Le mâle reproducteur de Wapiti Lake, 755M, a été vu à 22h30 à quelques kilomètres du lieu de rendez-vous. Aucun petit de Wapiti Lake n'a été vu.

13 juillet 2016 : À 11h50, deux mâles de la meute de Mollie et deux femelles de la meute du lac Wapiti ont été vus à Cascade Meadows (44,7336°N, 110,5093°W), une zone de chasse régulière pour la meute du lac Wapiti. À 12h56, 755M a été vu en train de tenter de traverser la route près du site de rendez-vous. Il a réussi à traverser à 15h30. Il a ensuite été vu près du site de rendez-vous avec les quatre louveteaux de la meute du lac Wapiti. Les points GPS ont indiqué que 1014M se trouvait dans le territoire traditionnel de la meute de Mollie's dans la soirée.

14 juillet 2016 : Le matin, 755M a été vu sur le site de rendez-vous. À 14h30, les deux mâles de la meute de Mollie et les deux femelles de la meute du lac Wapiti ont été vus sur le site de rendez-vous. Ils ont été vus dans la même zone dans la soirée. Le sang sur le visage de la femelle reproductrice indiquait que les loups avaient fait une mise à mort. Cela pourrait être

une indication que les femelles avaient fait leur choix concernant les mâles avec lesquels rester, car l'attention était de nouveau portée sur la vie régulière des loups (par exemple, la chasse) plutôt que sur les mâles intrus.

15 juillet 2016 : À 8h10, 755M et la femelle d'un an du lac Wapiti ont été vus au sud du site de rendez-vous. À 11h, les deux mâles de Mollie ont été vus en train de poursuivre 755M. La poursuite s'est faite à un rythme lent. Les femelles du lac Wapiti ont suivi les mâles de la meute de Mollie. Les quatre loups poursuivants ont disparu derrière une colline et n'ont pas été revus. Après s'être retourné, 755M a disparu de la vue. En 2015, la femelle reproductrice et deux mâles de la meute de Mollie's ont été vus au sud du site de rendez-vous.

16 juillet 2016 : Vers 9h00, les deux femelles de Wapiti ont été vues près du site de rendez-vous avec trois mâles de Mollie's, dont 1014M, 1015M et le jeune noir de deux ans sans collier. L'enfant d'un an du lac Wapiti a été vu en train de passer sa tête sur le dos de 1014M et 1015M. La femelle reproductrice a fait de même avec 1014M. Il a ensuite mis sa tête sur le dos de la femelle. Elle s'est amusée à se jeter sur lui et à le mordre. Les trois mâles urinent en levant la patte, ce qui indique qu'ils sont dominants, et les deux femelles marquent avec eux, ce qui indique un lien de couple [28-30]. Les loups ont commencé à se déplacer vers le sud. Ils ont rencontré une harde de wapitis à 14h39. La poursuite s'est terminée hors de vue mais a été couronnée de succès. La femelle reproductrice a été vue seule portant une patte de cerf au nord du site de rendez-vous en début de soirée. Elle était probablement en train de nourrir les petits. À 21h43, la femelle reproductrice et les trois mâles de Mollie ont été vus près de la carcasse.

20 juillet 2016 : À 9h30, les deux femelles du lac Wapiti et les trois mâles de la meute de Mollie ont été vus près du site de rendez-vous. A 19h30, les cinq loups ont ensuite été vus avec les quatre louveteaux de Wapiti Lake, engendrés par 755M, près du site de rendez-vous. Il s'agit de la première observation directe des mâles de Mollie's avec les louveteaux du lac Wapiti.

21 juillet 2016 : À 6h56, les cinq loups adultes (deux femelles de Wapiti Lake et trois mâles de Mollie) ont été vus avec les quatre louveteaux. Au cours de la matinée, tous les adultes ont été vus saluant les louveteaux. A 08h47, 755M a été brièvement observé à 300 mètres à l'est des autres loups. A 16h30, les loups ont été vus à nouveau. Un des mâles de Mollie a joué avec un petit.

22 juillet 2016 : À 7h36, les cinq adultes et les quatre petits ont été vus près du site de rendez-vous. Lorsque 1014M s'est approché des petits, ceux-ci se sont précipités pour le saluer. La femelle d'un an a joué avec deux des mâles de Mollie. Les trois mâles ont joué avec les petits. A 17h57, 755M a été vu près des autres loups. Bien qu'il se soit approché, ni 755M ni la meute principale ne semblaient être conscients l'un de l'autre. Plus tard dans la soirée, les trois mâles de Mollie ont vu et poursuivi 755M au trot.

23 juillet 2016 : Après 07h00, les cinq adultes et les quatre louveteaux ont été vus près du site de rendez-vous. A 11h50, 755M a été vu à l'est des autres loups. Un des mâles de Mollie munis d'un collier l'a lentement chassé hors de vue. Dans la soirée, 755M a été vu seul sur le

site de rendez-vous. Les cinq autres adultes ont été vus au sud en train de poursuivre des cerfs.

24 juillet 2016 : À 8h01, on a brièvement vu la femelle grise d'un an et quelques petits sur le site de rendez-vous. Les louveteaux sont sortis et ont joué tandis que le yearling a disparu de la vue. A 10h15, 755M est apparu et s'est couché près des petits qui jouaient avant de s'approcher d'eux. Ils l'ont salué. A 12h15, 755M est parti et a traversé la route vers l'ouest. À 14h05, les cinq adultes sont revenus au site de rendez-vous par le sud. Les trois mâles de Mollie ont senti la zone et l'ont marquée à l'odeur. Les cinq adultes ont été aperçus brièvement dans la soirée.

26 juillet 2016 : A 7h52, deux des petits ont été vus. Vers 09h00, les cinq adultes et deux autres petits ont été vus près du site de rendez-vous. Peu de temps après, 755M est apparu dans la zone et a marché près de la femelle reproductrice. Ils ne semblaient pas conscients l'un de l'autre car aucun ne regardait dans la direction de l'autre. Il s'est déplacé hors de vue à 09h30. Plus tard, les trois mâles de Mollie ont suivi son odeur dans les arbres. Les mâles de Mollie réapparaissent dans un trou dans les arbres avec deux des petits et la femelle d'un an. Ils se sont salués à 9h44. La femelle reproductrice a suivi leur odeur. À 9h46, 755M est réapparu dans la direction opposée. Il est passé devant tous les autres loups sans être remarqué. A 9h55, il avait la queue repliée, les oreilles plates, et regardait dans toutes les directions. Il s'est déplacé hors de vue. Les autres loups sont apparus sur la même piste, se déplaçant rapidement dans sa direction. Ils se déplacent hors de vue dans la même zone où 755M a disparu. Ils reviennent à la vue et retournent vers le site de rendez-vous. Le mâle Mollie's sans collier a senti la zone où se trouvait 755M avec une queue levée à 10h56. A 11h00, 755M a été vu traversant la route en s'éloignant du site de rendez-vous. Dans la soirée, les petits et cinq adultes ont été vus sur le site de rendez-vous.

27 juillet 2016 : Vers 8h42, les cinq adultes ont été vus à l'ouest de la route depuis le site de rendez-vous. Ils ont disparu de la vue en se déplaçant vers l'ouest. Il y a eu de brèves observations des petits sur le site de rendez-vous. À 16h15, 755M a été vu sur le site de rendez-vous avec la femelle reproductrice et au moins trois de ses petits. Le jeune d'un an et les trois mâles de Mollie n'ont pas été vus.

28 juillet 2016 : À 8h52, trois louveteaux et la femelle d'un an ont été vus sur le site de rendez-vous. Un vol de suivi aérien de loups a trouvé 755M à environ trois miles au nord du site de rendez-vous. À 13h15, la femelle reproductrice a traversé la route depuis l'ouest et s'est rendue sur le site de rendez-vous. Elle a nourri et joué avec les quatre louveteaux. A 14h00, la femelle d'un an et les trois mâles de Mollie's ont tenté sans succès de traverser la route par l'ouest. A 20h37, la femelle reproductrice, la femelle d'un an, les petits et le 755M ont été vus sur le site de rendez-vous. Les trois mâles de Mollie n'ont pas été vus.

29 juillet 2016 : A 7h00, les trois mâles de Mollie, la femelle reproductrice, la femelle d'un an et les quatre louveteaux ont été vus sur le site de rendez-vous. Un louveteau gris a salué 1014M. Les loups se sont déplacés hors de vue. Vers 19h05, les adultes ont chassé un veau de bison. Les petits ont été vus sur le site de rendez-vous. A 19h45, 755M est sorti des arbres et les petits l'ont salué. Il était visiblement nerveux, montrant une queue repliée et des oreilles aplaties, mais il est resté avec les petits jusqu'à la nuit.

31 juillet 2016 : Avant 08h00, les neuf loups ont été vus dans la zone de rendez-vous. À 09h24, 1014M et 1015M ont commencé à courir vers quelque chose. L'ancien mâle reproducteur 755M est sorti d'un ravin mais a rapidement battu en retraite alors que les deux mâles de Mollie couraient vers lui. Les deux mâles de Mollie ont disparu derrière lui. Tous les loups ont finalement disparu de cette zone. Vers 19h08, 755M apparaît, mais il est chassé par les trois mâles alors que la femelle est allée vers les petits. Le mâle sans collier était moins intéressé, mais 1014M et 1015M ont continué la poursuite. Soudain, 755M s'est arrêté et a tenu bon. Bien qu'un contact aurait pu être établi, aucun n'a été observé. Les mâles se sont retirés et tous les loups se sont couchés à environ 50 mètres de 755M.

2 août 2016 : A 7h51, les cinq adultes ont été vus sur le site de rendez-vous. Les petits ont fini par apparaître. L'ancien mâle reproducteur 755M est apparu et deux des mâles de Mollie ont commencé à trotter vers lui. Il s'est couché et a hurlé. Les mâles de la Mollie se sont également couchés. À 8h03, 755M s'est levé et s'est éloigné, en se retournant souvent. Les mâles de la Mollie se sont levés et l'ont suivi avant de se coucher à nouveau. Il a continué à monter. Il s'est couché à 8h13. Il s'est levé et s'est déplacé hors de vue à 8h32. Il est revenu à 09h10 et a regardé les autres loups. Il s'est couché et a continué à les observer. Il s'est finalement levé et a disparu après avoir roulé dans une zone que les autres loups avaient marquée de leur odeur. A 19h00, 755M a été vu sortant des arbres et il s'est ensuite couché sur le site de rendez-vous. Les autres adultes sont apparus, et il s'est rapidement éloigné. Deux des louveteaux ont couru vers lui. Un des mâles de la Mollie l'a chassé lentement. Les petits et les adultes se sont retournés et ont disparu dans les arbres. Il les a suivis à distance.

3 août 2016 : Vers 7h52, les neuf loups ont été vus sur le site de rendez-vous. Les adultes se sont déplacés vers une carcasse de bison à proximité. A 9h27, 755M est apparu au nord des autres loups. Il a disparu de la vue. A 18h00, 755M a été vu sur le site de rendez-vous avec la femelle d'un an et les louveteaux. Les quatre autres adultes arrivent de l'est et 755M se lève et s'approche d'eux. Un noir a lentement poursuivi 755M. La poursuite s'est rapidement terminée, et tous les loups se sont couchés. Les trois mâles de Mollie et 755M se sont couchés à environ 75 mètres les uns des autres à 20h20.

4 août 2016 : À 8h14, les quatre louveteaux ont été observés en train de jouer. La femelle d'un an et 755M étaient couchés à proximité en les observant. Les loups ont disparu à 11h25. A 19h40, les louveteaux sont sortis des arbres. La femelle d'un an et 755M réapparaissent également. Soudainement, 755M a levé sa queue et a couru vers les louveteaux d'une manière agressive. Les louveteaux courent dans les arbres, mais reviennent rapidement et lèchent le museau de 755M en quête de nourriture. Les petits se sont ensuite dirigés vers la femelle d'un an et lui ont léché le museau. Les deux adultes se sont couchés, et les petits ont joué. Ils se sont déplacés hors de vue vers 20h22. A 21h45, la femelle reproductrice a traversé la route et est retournée au site de rendez-vous. Les trois mâles de la meute de Mollie n'ont pas pu traverser à cause du trafic.

5 août 2016 : Tôt le matin, les cinq adultes et les quatre petits ont été vus dans la zone de rendez-vous. À 9h10, 755M a été vu près de la route. Il avait des marques de morsures fraîches dans sa cuisse et sa fourrure était couverte de sang. Il boitait, mais la blessure n'était pas grave. Il s'est déplacé hors de vue à 10h25. Les neuf autres loups ont été vus sur le site de rendez-vous dans la soirée.

12 août 2016 : À 7h08, les quatre petits ont été vus sur le site de rendez-vous. Un vol a repéré 755M se déplaçant vers le site de rendez-vous. Après avoir vérifié la zone, les louveteaux l'ont vu et ont couru vers lui. Ils l'ont salué, cherchant de la nourriture. À 10h15, les petits et 755M se sont à nouveau salués. Ils se sont déplacés hors de vue. À 10h59, les autres adultes se sont approchés du site de rendez-vous. Les petits sont sortis pour les saluer. À 11h50, 755M a traversé Alum Creek à la nage et a traversé la route loin des autres loups. Seuls les quatre petits ont été vus sur le site de rendez-vous dans la soirée. L'ancien mâle reproducteur 755M n'a plus été vu avec la meute du lac Wapiti.

Le loup 755M n'a pas été revu avec la meute du lac Wapiti. Il a été observé deux fois à Hayden Valley après son déplacement, le 26 août 2016 et le 4 septembre 2016, mais n'a pas été observé en interaction avec d'autres loups. À l'hiver 2016-2017, 755M a rejoint la meute de Beartooth (à environ 60 kilomètres au nord-ouest de Hayden Valley), a été observé en train de se reproduire au sein de la meute et a peut-être engendré une portée de louveteaux avant de disparaître au printemps 2017. Les trois mâles de la meute de Mollie sont restés avec les femelles et les petits de la meute du lac Wapiti. 1015M est devenu le mâle reproducteur dominant et s'est accouplé avec la femelle dominante et la femelle d'un an en 2017 et avec la femelle dominante et une autre femelle d'un an en 2018. La meute a produit douze louveteaux en deux portées en 2017 et sept louveteaux en deux portées en 2018, pour un total d'au moins dix-neuf louveteaux, avant que 1015M ne se disperse et ne rejoigne une autre meute (avec le mâle sans collier). Le mâle subordonné 1014M est alors devenu le reproducteur dominant au lac Wapiti et s'est accouplé avec la femelle dominante et une autre femelle adulte en 2019 et 2020. La meute a produit neuf louveteaux en deux portées en 2019, huit louveteaux en deux portées en 2020, et au moins dix louveteaux en deux portées en 2021. Ce déplacement a permis de produire au moins quarante-six louveteaux au moment de cette publication.

DISCUSSION

Les événements de déplacement de reproducteurs chez les carnivores sociaux sont rarement observés, et la plupart des observations de déplacement se traduisent par la mortalité ou l'expulsion de l'individu reproducteur dans un court laps de temps. **Ce cas est unique pour de multiples raisons. Premièrement**, la durée du déplacement a été exceptionnellement longue et complète à notre connaissance. Cependant, comme les loups ne sont pas toujours dans des champs de vision observables et qu'ils peuvent être actifs la nuit, il y a probablement eu plusieurs interactions qui n'ont pas été observées. **Deuxièmement**, le remplacement a été relativement amical. Aucune attaque physique n'a été observée, et les poursuites n'ont pas été de grande intensité. La seule indication d'une possible rencontre violente était des marques de morsures observées sur la cuisse de 755M au début du mois d'août. Après les quelques semaines initiales, 755M s'est même couché jusqu'à 75 mètres des mâles intrus. **Troisièmement**, la présence de jeunes a rarement été documentée lors d'événements de déplacement.

En moyenne, environ 32% des loups du YNP sont des reproducteurs chaque année (données non publiées, Yellowstone Wolf Project), et lorsqu'il y a une vacance de reproducteur, la position est généralement remplie rapidement. Cette rencontre décrit une stratégie différente de loups forçant une vacance de reproduction dans une meute et les femelles de la meute changeant leur allégeance aux mâles. Cet événement peut avoir été influencé par la proximité

des territoires de la meute du lac Wapiti et de la meute de Mollie, donnant aux mâles intrus un accès facile au site de rendez-vous de la meute du lac Wapiti. Bien que cette proximité ait probablement contribué à ce cas de **remplacement**, elle n'est probablement pas le seul facteur responsable. La présence d'un seul mâle par rapport à trois mâles, la différence de taille et d'âge des mâles et le choix des deux femelles ont probablement contribué à ce remplacement et aux résultats qui en découlent. Cet événement s'est produit pendant l'été, période où l'agressivité entre les meutes est généralement faible [17, 26] et a donc probablement été fortement influencé par la présence de petits et peut-être par des hormones différentes de celles des mois d'hiver [31].

La présence de petits dans cet événement de déplacement fournit également un contexte important car elle peut avoir influencé la probabilité que l'événement se produise et son résultat. Au moment de la première rencontre, les quatre petits du lac Wapiti avaient environ 11 semaines et pesaient entre 12 et 16 kg selon le sexe [23, 32]. A cet âge, les louveteaux avaient été récemment sevrés du lait mais avaient encore des dents de lait. Ils dépendaient des loups adultes pour régurgiter ou leur apporter de la viande, et leur mobilité était limitée à l'intérieur et autour du site de rendez-vous, se déplaçant rarement à plus de quelques kilomètres du site de rendez-vous. **Ce remplacement de la reproduction, qui s'est traduit par l'échange d'un vieux mâle contre trois grands mâles d'âge mûr, peut avoir eu des implications importantes pour ces petits pendant une période critique de leur croissance et de leur développement, car trois mâles d'âge mûr pouvaient fournir plus de nourriture et de protection qu'un seul mâle âgé.** Les quatre petits de la meute du lac Wapiti ont été nourris par 755M et la femelle reproductrice au cours des premières étapes du **remplacement** mais ont été rapidement acceptés par les mâles intrus, bien que nous n'ayons jamais enregistré les mâles régurgitant ou apportant de la nourriture aux petits.

Les mâles intrus de la meute de Mollie ont poursuivi 755M à plusieurs reprises en juillet et août. Les poursuites étaient de faible intensité et peu agressives (par exemple, ils couraient seulement au trot ou au lope), probablement parce que les mâles envahisseurs savaient que 755M ne représentait pas une menace, étant donné qu'il était beaucoup plus petit et plus âgé que les mâles de la meute de Mollie (Tableau 1). **Cette réponse relativement passive pourrait être attendue si les loups étaient apparentés, cependant, ils n'étaient pas significativement proches** (Fig. 3). Les vieux loups sont également connus pour leur importance dans les conflits territoriaux, probablement en raison de leurs connaissances pour éviter les situations dangereuses [10] et le mâle reproducteur 755M a peut-être survécu à ces rencontres grâce à son âge et son expérience. Au total, six poursuites ont été observées. Dans deux cas, 755M est resté près des autres loups après la poursuite (Tableau 2). Dans un cas, il s'est couché près d'eux. Il y a également eu cinq fois où 755M est entré sur le site de rendez-vous et a salué ses petits et son ancienne compagne alors que les mâles de Mollie n'étaient pas présents.

Le comportement de chacun des loups impliqués a changé au cours de l'événement de remplacement. Au départ, la femelle reproductrice du Wapiti Lake a été poursuivie par les mâles intrus. Une semaine après la poursuite, les deux femelles du lac Wapiti ont montré un comportement de cour avec les mâles et ont réussi à tuer avec eux. Les quatre petits du lac Wapiti ont accepté les mâles intrus dès le début de l'interaction. Au début, les mâles intrus ont poursuivi 755M fréquemment, mais au fur et à mesure des événements, les poursuites sont devenues moins intenses (Tableau 2). L'ancien mâle reproducteur du lac Wapiti 755M

a initialement fui les mâles intrus, mais lors des dernières rencontres du déplacement, il s'est couché à proximité d'eux. Cependant, il a finalement quitté la meute de Wapiti car les femelles semblaient préférer les mâles de Mollie's et rester dans la meute avec trois mâles non apparentés n'était probablement pas une option confortable ou sûre.

Tableau 2. Rencontres agressives entre 755M et le mâle intrus de la meute de Mollie

Date	Encounter Details	Mollie's Wolves Present	Wapiti Lake Wolves Present	Interaction Outcome
10 July 2016	Three Mollie's males chase the Wapiti breeding pair	1014M, 1015M	755M, Breeding Female	Wapiti wolves regrouped
15 July 2016	Two Mollie's males chase 755M	1014M, 1015M	755M	755M fled
22 July 2016	Three Mollie's males chase 755M	1014M, 1015M, Black Male	755M	755M fled
23 July 2016	One Mollie's male chases 755M	1014M or 1015M	755M	755M fled
31 July 2016	Three Mollie's males chase 755M	1014M, 1015M, Black Male	755M	755M bedded near Mollie's males
2 August 2016	Mollie's males chase 755M	Two black wolves	755M	755M bedded near Mollie's males, then followed them

Rencontres agressives observées lors de son déplacement en tant que mâle reproducteur de la meute de Wapiti Lake par trois mâles de la meute de Mollie au cours de l'été 2016 dans le parc national de Yellowstone. Initialement, 755M s'est enfui lorsque les mâles intrus l'ont poursuivi, mais vers la fin de l'événement de déplacement, il était suffisamment à l'aise pour se coucher près des mâles, et lors de la dernière rencontre, il les a même suivis. Malgré ce comportement, il s'est finalement dispersé et n'est pas revenu dans la meute

L'infanticide est très inhabituel chez les loups [17, 33], contrairement à ce qui se passe chez les mâles nouvellement dominants du lion d'Afrique (*Panthera leo*), qui tuent les lionceaux [6, 34]. Étant donné que les loups ne se reproduisent qu'une fois par an et que les femelles n'ont pas d'œstrus spontané après la perte de leur progéniture, les mâles de Mollie's n'étaient probablement pas motivés pour tuer les petits dépendants dans cet événement. Il est possible que les petits aient été laissés en vie parce qu'ils augmentaient la taille de la meute et que la taille de la meute est importante pour de nombreux aspects du succès à long terme de la meute [7, 8, 26, 35]. De plus, le fait de laisser vivre les petits Wapiti pourrait être une stratégie pour trouver de futurs partenaires de reproduction (trois des petits étaient des femelles). En fait, l'un des petits gris s'est accouplé avec au moins un des mâles intrus en 2018, 2019, 2020 et 2021.

Dans deux cas, 755M est resté près des autres loups après avoir été poursuivi. On l'a également vu se tenir debout et s'approcher des autres mâles lors de ces rencontres. Il s'agissait peut-être d'une tentative de rejoindre la meute en tant que membre subalterne.

Dans un autre cas, 755M a visité le site de rendez-vous et a poursuivi les louveteaux du lac Wapiti de manière agressive avant de réaliser qu'il s'agissait de ses propres louveteaux. On a observé des loups ne reconnaissant pas momentanément leurs compagnons de meute lors de conflits territoriaux, ce qui a pu se produire dans ce cas. Ce comportement pourrait indiquer que 755M attendait qu'un des autres mâles soit seul avant de tenter de regagner sa position par l'agression. Bien que la raison pour laquelle 755M est resté dans la zone aussi longtemps soit incertaine, il y a des indications qu'il cherchait soit à regagner sa position de reproducteur, à rejoindre la meute à nouveau dans un rôle subordonné, ou à continuer à subvenir aux besoins de sa progéniture.

En général, les mâles **remplacés** sont soit violemment **remplacés** par la mortalité, soit violemment **remplacés** par l'expulsion de la meute. Dans de rares cas, des mâles ont été autorisés à rester avec la meute après avoir été **remplacés**. Dans le YNP, ces cas impliquent

fréquemment des loups apparentés. Dans le cas du lac Wapiti, 755M n'était pas apparenté aux mâles intrus de la meute de Mollie, et c'est peut-être la raison pour laquelle ils ne lui ont pas permis de rester avec la meute.

Le choix des femelles est un autre aspect important de la réussite du **remplacement**, car le comportement des femelles du lac Wapiti montrait clairement qu'elles préféraient les mâles de Mollie's à ceux de 755M au quatrième jour, lorsqu'elles ont montré un comportement enjoué envers eux et ont commencé à passer la plupart de leur temps avec les nouveaux mâles plutôt qu'avec 755M. La relation entre la compétition entre mâles et le choix du partenaire par la femelle est mal comprise, et l'interaction entre les deux est un sujet de débat continu [21]. **Le choix de la femelle est également peu étudié chez les espèces de mammifères [22] et est probablement adaptatif du point de vue de l'évolution.** Dans ce cas, la meute du lac Wapiti est passée d'un adulte mâle à trois adultes mâles. En plus du nombre de mâles, leur taille et leur âge peuvent avoir été un facteur. Les trois mâles de Mollie's munis de colliers émetteurs étaient plus grands (à la capture) que 755M (Tableau 1). Ils étaient également plus jeunes et au meilleur âge pour chasser de grandes proies (deux et trois ans), alors que 755M avait dépassé l'âge de la chasse à huit ans [36]. Ce changement a probablement permis un meilleur succès de la reproduction et la protection des ressources et des membres de la meute. Le succès des conflits entre meutes dépend largement du nombre relatif de loups dans une meute, du nombre d'individus âgés dans une meute et du nombre de grands mâles dans la meute [10]. Par conséquent, la meute du lac Wapiti avec les trois mâles de Mollie avait l'avantage sur un scénario où 755M restait le seul mâle. Cependant, 755M était plus âgé que les trois mâles. Ce facteur est important car les conflits intraspécifiques, où les meutes avec des loups plus âgés ont plus de succès, sont la principale cause de mortalité des loups dans le YNP [12]. La production de petits loups est maximale lorsqu'une meute atteint huit loups [9] et l'échange de trois mâles a rapproché la meute de Wapiti de cette taille idéale. **Les grands mâles sont également importants pour maîtriser les grandes proies, telles que les cerfs wapitis et les bisons [36], et la survie des portées est positivement corrélée à l'augmentation du nombre de mâles de premier âge (2-6 ans) [6].** En choisissant trois grands mâles d'âge mûr, la femelle reproductrice a pu s'assurer que sa meute aurait l'avantage dans les conflits territoriaux, l'élevage des petits et la chasse aux grandes proies, favorisant ainsi la survie. Pendant l'été, la saison au cours de laquelle cet événement de déplacement s'est produit, la densité et la composition des proies sont généralement homogènes dans la vallée de Hayden, se composant principalement de wapitis et de bisons. Cependant, en hiver, la plupart des animaux proies migrent vers des altitudes plus basses dans la partie nord du parc. Pour cette raison, la densité et la position des proies n'ont probablement pas influencé le choix de la femelle reproductrice de rester à Hayden Valley, mais plutôt la tradition de son territoire, la présence de ses petits et les avantages supplémentaires de la taille de la meute. Chez la plupart des espèces de mammifères, les conflits entre groupes sont plutôt le fait des mâles, mais cela n'exclut pas la participation des femelles. Les femelles de plusieurs espèces sociales participent aux conflits intergroupes, et le choix des femelles est probablement adapté à l'évolution dans de tels conflits [37].

De plus, l'acceptation par les femelles des mâles intrus a probablement été influencée par la compétition entre mâles, les trois mâles de Mollie étant agressifs envers 755M et restant dans le territoire de la meute du lac Wapiti. Il est possible que les femelles aient subi une certaine pression pour accepter les nouveaux mâles si elles voulaient rester dans leur territoire

multigénérationnel ainsi que protéger et élever leurs petits non mobiles. À une autre période de l'année, sans progéniture fixe, elles auraient peut-être fait un choix différent. Cependant, tous les comportements des femelles indiquaient qu'au quatrième jour, elles traitaient avec enthousiasme les mâles de Mollie comme des compagnons de meute et de futurs partenaires de reproduction (par exemple, en jouant, en jouant à la corde, en se sautant dessus en remuant la queue, etc.)

Le choix des trois mâles de Mollie's a probablement entraîné un plus grand succès reproductif pour les femelles de la meute du lac Wapiti. Les loups femelles supportent des coûts de reproduction plus importants que les mâles, ce qui pousse probablement les femelles à choisir leurs compagnons avec plus de soin [6]. Les trois mâles n'étaient pas apparentés à la fois à la femelle reproductrice et à la femelle d'un an, ce qui a donné aux deux femelles la possibilité de se reproduire et de produire des petits. Les loups évitent généralement de se reproduire avec des parents proches [13] et 755M était le père de la femelle grise d'un an. Par conséquent, la seule femelle avec laquelle 755M pouvait se reproduire était la femelle dominante, ce qui est la situation typique de reproduction dans une meute de loups moyenne. Cependant, dans la nouvelle structure de meute, la femelle d'un an et les trois petits femelles (une fois qu'ils ont atteint leur maturité sexuelle) pouvaient se reproduire avec n'importe lequel des trois nouveaux mâles de la meute et n'avaient pas à se disperser ou à trouver une compagne temporaire pendant la saison de reproduction.

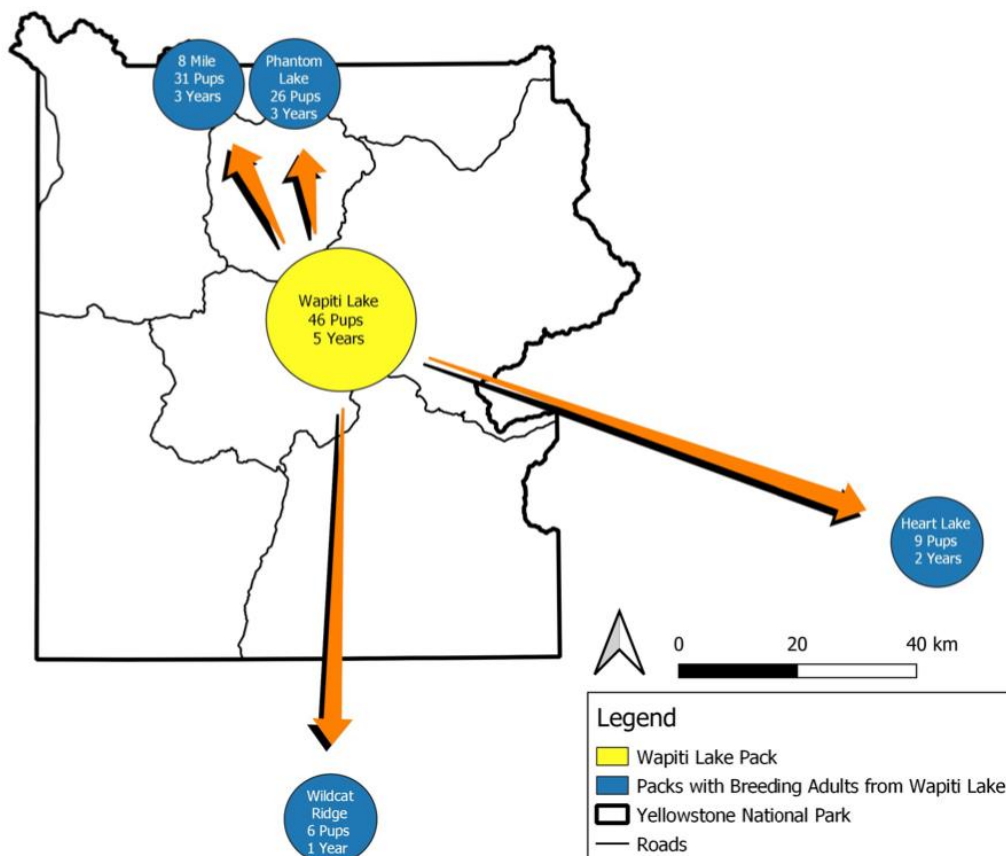


Fig. 4. Carte de la meute de loups résultante. Meutes de loups gris dans le Greater Yellowstone Ecosystem avec des individus reproducteurs descendant de la meute du lac Wapiti après le **remplacement** du mâle dominant 755M à l'été 2016. En 2021, au moins quatre meutes de l'écosystème avaient des individus reproducteurs dominants qui descendaient d'une des femelles du lac Wapiti et d'un des mâles de Mollie. Les louveteaux produits après le déplacement sont indiqués entre parenthèses sous les noms des meutes. Ces chiffres sont des louveteaux cumulés sur cinq ans d'effort de reproduction (2017-2021)

Les petits du lac Wapiti de 2016 ont été acceptés dans la meute à long terme, et à partir de 2021, au moins une des femelles grises reste avec la meute comme femelle bêta. Elle a depuis été observée en train de se reproduire et a produit des louveteaux. Les trois autres louveteaux ont vécu avec la meute jusqu'à au moins 20 mois, puis leur sort est resté inconnu. En 2017, les deux femelles adultes de la meute du lac Wapiti ont produit des portées qui ont été engendrées par au moins un des trois mâles de la meute de Mollie. Entre les deux femelles, douze louveteaux sont nés et ont survécu jusqu'à la fin de l'année. **La meute du lac Wapiti est devenue la plus grande meute du YNP, avec vingt et un individus.** Plusieurs louveteaux produits en 2017 ont rejoint ou formé leurs propres meutes une fois qu'ils ont atteint l'âge de la dispersion, transmettant ainsi les gènes des femelles reproductrices de Wapiti et des mâles de Mollie. **En 2021, cinq meutes de l'écosystème du Grand Yellowstone ont des membres reproducteurs qui sont nés dans la meute du lac Wapiti après l'événement de remplacement de 2016** (Fig. 4) **une propagation rare et exceptionnellement réussie des gènes.** À l'inverse, sur les huit louveteaux produits par 755M pendant ses deux années en tant que mâle dominant de la meute du lac Wapiti, seuls cinq ont survécu jusqu'à leur premier hiver, et aucun n'est connu pour avoir formé de nouvelles meutes. La seule progéniture de 755M (du lac Wapiti) à s'être reproduite est la femelle grise d'un an qui s'est accouplée avec un mâle de Mollie en 2017.

En 2021, la meute de Wapiti Lake a produit au moins 46 louveteaux depuis le remplacement de 2016, tous ayant probablement été engendrés par l'un des trois mâles de Mollie. Jusqu'à la fin de 2021, 44 des 46 louveteaux ont survécu jusqu'à la fin de l'année civile au cours de laquelle ils sont nés, soit un taux de survie de 95,7%. **En 2017, les douze louveteaux produits ont survécu, en 2018, six des sept louveteaux produits ont survécu, en 2019, les neuf louveteaux produits ont survécu, et en 2020, les huit louveteaux produits ont survécu.** En 2021, la meute a produit au moins dix petits, et neuf ont survécu jusqu'à la fin de l'année. **En comparaison, le taux de survie typique des jeunes loups au milieu de l'hiver dans le YNP est d'environ 70%** [12]. Ce succès reproductif n'aurait probablement pas été observé si 755M était resté le mâle reproducteur de Wapiti durant ces mêmes années. Si 755M était resté avec la meute, seule la femelle reproductrice aurait été susceptible de se reproduire et de produire des petits. Dans le cas très improbable où 755M aurait vécu cinq ans de plus, il aurait pu produire une portée moyenne de 4-5 louveteaux par an [9], soit environ 23 louveteaux. Avec une meute plus petite pour les nourrir et les protéger, la survie aurait probablement été moyenne au mieux, pour environ 16 louveteaux recrutés (en comparaison avec les 44 louveteaux recrutés par Wapiti). **Les mâles intrus pouvaient se reproduire et produire des petits avec la femelle reproductrice, la femelle d'un an et les trois petits femelles.** Par conséquent, les mâles intrus ont également bénéficié du **remplacement**, passant d'un rôle subordonné dans leur meute natale à un rôle plus dominant. En raison de cette situation favorable, ils n'ont pas été observés en train d'interagir avec d'autres meutes dans le YNP pendant le **remplacement**. Cependant, les loups plus âgés peuvent parfois avoir un impact positif plus important sur leur meute en raison de leur expérience et des connaissances qu'ils ont accumulées, notamment lors de combats entre meutes [10], et 755M aurait donc été précieux pour la meute d'une certaine manière.

Les causes et les conséquences de la compétition reproductive et du choix du partenaire chez les loups ne sont pas bien comprises mais constituent un aspect important de la condition physique et de l'évolution des loups. Les périodes de reproduction sont souvent courtes, et

étant donné que les loups ont une vie courte, la sélection pour les traits qui aident à atteindre les positions de reproduction devrait être forte [6]. L'observation détaillée du **remplacement des reproducteurs**, de l'élevage ultérieur de la progéniture et de la formation de nouveaux couples reproducteurs décrite ici fait progresser notre compréhension du cycle de vie des loups et des stratégies de choix du partenaire parmi les autres mammifères sociaux. Au fur et à mesure que les observations de loups et d'autres animaux sauvages se poursuivent, d'autres conclusions pourront être tirées sur les stratégies d'accouplement et la compétition pour les postes de reproduction. Des recherches plus approfondies sur les nuances des **remplacements** de reproduction, telles que les ramifications de ces événements sur la stabilité de la meute, le choix des partenaires et le succès de la reproduction, contribueront à combler une importante lacune dans notre compréhension de la dynamique sociale chez les carnivores territoriaux et sociaux. Enfin, ce **remplacement** met en évidence le rôle important mais parfois négligé des événements stochastiques dans le façonnement de l'avenir des populations animales, même si ces événements peuvent initialement ou apparemment n'affecter qu'un petit sous-ensemble d'une population.