

L'inceste est-il courant dans les meutes de loups gris ?

Behavioral Ecology Vol. 8 No. 4: 384-391

Is incest common in gray wolf packs?

Deborah Smith,^a Thomas Meier,^b Eli Geffen,^c L. David Mech,^d John W. Burch,^b Layne G. Adams,^e and Robert E. Wayne^a

^aDepartment of Biology, University of California, Los Angeles, CA 90095, USA, ^bDenali National Park and Preserve, PO Box 9, Denali Park, AK 99755, USA, ^cInstitute for Nature Conservation Research, Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Ramat Aviv 69978, Israel, ^dU. S. National Biological Service, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD 20708, USA, and ^eNational Biological Service, Alaska Science Center, 1011 E. Tudor Road, Anchorage, AK 99508, USA

Résumé

Les meutes de loups sont généralement composées d'un couple reproducteur et de sa progéniture mature qui aide à nourrir et à protéger les jeunes de la meute. Comme la durée de la reproduction chez les loups est souvent courte, la progéniture en âge de se reproduire peut remplacer les parents, ce qui entraîne des accouplements entre frères et sœurs ou entre parents et progéniture. Pour déterminer l'ampleur des **accouplements incestueux**, nous avons mesuré la parenté en nous basant sur la variabilité de 20 loci microsatellites de paires accouplées, de paires parents-enfants et de frères et sœurs dans deux populations de loups gris. Les 16 paires accouplées que nous avons échantillonnées avaient des valeurs de parenté qui ne chevauchaient pas celles des dyades connues de parents, de progénitures ou de frères et sœurs, ce qui est cohérent avec le fait qu'elles n'étaient pas apparentées ou qu'elles avaient une parenté éloignée. Ces résultats suggèrent que les frères et sœurs à part entière ou un parent et sa progéniture s'accouplent **rarement** et que **l'évitement de l'inceste est une contrainte importante de l'écologie comportementale du loup gris.**

INTRODUCTION

Les loups gris (*Canis lupus*) vivent en meutes qui contiennent généralement un couple reproducteur et sont constituées d'une ou plusieurs femelles (Mech, 1970 ; Murie, 1944). En outre, les meutes dans la nature peuvent comprendre des frères et sœurs ou des descendants antérieurs de l'un des couples reproducteurs (Mech et Nelson, 1990). Certaines meutes peuvent contenir, au moins temporairement, des individus non apparentés (Mech, 1991 ; Meier et al, 1995 ; Messier, 1985 ; Peterson et al, 1984 ; VanBallenberghe, 1983). Récemment, une étude de génétique moléculaire a montré que 8% et 44% des meutes de loups du Minnesota et de Denali, respectivement, comprenaient des individus non apparentés à la paire reproductrice et à leur progéniture (Lehman et al, 1992 ; Meier et al, 1995). Cependant, les éléments communs à toutes les meutes de loups établies de longue date sont le couple reproducteur et sa progéniture.

L'origine et les relations génétiques du couple reproducteur ont fait l'objet de conjectures. De nombreux couples sont formés à partir d'individus qui se sont dispersés à partir de différentes meutes, se sont rencontrés et se sont liés par paires (Rothman et Mech, 1979). D'autres voies peuvent être suivies pour former un couple reproducteur : (1) un loup solitaire remplace l'un des membres du couple reproducteur qui s'est dispersé ou qui est mort (Fritts et Mech, 1981 ; Mech et Hertel 1983) ; (2) un petit remplace l'un des parents (Mech, 1995 ; Mech et Hertel 1983) ; (3) les parents se reproduisent avec leurs petits ; et (4) les frères et

sœurs s'accouplent entre eux. Des accouplements incestueux entre parents et petits ou entre frères et sœurs ont été enregistrés chez des loups en captivité (Medjo et Mech, 1976 ; Packard et al, 1983) et sur l'île Royale, Michigan, où les loups n'ont pas d'autre choix que de s'accoupler avec des parents proches en raison de l'absence d'immigration en provenance du continent (Wayne et al., 1991).

Bien qu'il y ait eu quelques spéculations, la fréquence des accouplements incestueux dans la nature est inconnue. Haber (1977 : 246) pense « qu'il y a un haut degré d'isolement génétique entre les meutes de loups non exploitées dans la nature, qu'il y a une intense consanguinité et donc une homozygotie accrue à l'intérieur des meutes ». Peterson et al (1984), Shields (1985) et Theberge (1985) supposent que la consanguinité est courante chez les loups, bien qu'ils ne soient pas d'accord sur son importance ou sur le degré auquel elle serait préjudiciable. Mech (1987) a soutenu que la fréquence élevée de la dispersion des loups contribuerait à assurer un niveau élevé de reproduction dans les meutes de loups, mais que la dispersion occasionnelle dans des meutes voisines entraînerait quelques accouplements entre cousins et cousines. Chez les loups en captivité, les accouplements incestueux peuvent conduire à une dépression de la consanguinité (Laikre et Ryman, 1991), mais ce n'est pas toujours le cas (U. S. Fish and Wildlife Service, 1982). Dans la nature, la consanguinité peut persister pendant des décennies sans qu'il y ait extinction de la population, bien que certains chercheurs pensent qu'elle peut être la raison pour laquelle les petites populations n'augmentent pas (Peterson et Page, 1988 ; Wayne et al, 1991).

Les loups matures non reproducteurs aident généralement à nourrir et à protéger les jeunes (Haber, 1977 ; Mech, 1988 ; Murie, 1944) et comme la durée de la reproduction chez les loups est souvent courte (Meier et al, 1995), les loups **auxiliaires** ont une grande chance de se reproduire, éventuellement au sein de leur meute natale. Par conséquent, en raison de l'incertitude sur l'origine des couples de loups reproducteurs et pour mieux comprendre le rôle de la consanguinité dans le comportement social des loups, nous avons évalué la parenté génétique des couples accouplés dans les populations de loups dont la mortalité est peu affectée par l'homme. Pour ce faire, nous avons utilisé des loci hypervariables à répétition simple, ou **microsatellites** (voir les revues dans Bruford et Wayne, 1993 ; Queller et al, 1993). Les loci microsatellites ont été utilisés pour évaluer la paternité (par exemple, Amos et al, 1995 ; Hagelberg et al, 1991 ; Morin et al, 1994 ; Schlotterer et al, 1992), pour mesurer la différenciation des populations (Paetkau et Strobeck, 1994 ; Roy et al, 1994) et pour évaluer la parenté des individus au sein des groupes sociaux (Macdonald et al, 1994).

Comme les microsatellites sont abondants dans le génome des mammifères, de nombreux loci peuvent être étudiés et utilisés pour mesurer avec précision la parenté (Chakraborty et al, 1988). Dans cette étude, nous avons étudié 20 loci microsatellites dans deux populations de loups et calculé la parenté entre les parents et la progéniture, entre les frères et sœurs et entre les paires accouplées. Nous avons prédit que si l'évitement d'une consanguinité étroite est une contrainte importante sur le comportement des loups, alors les accouplements incestueux devraient être peu fréquents et peu de paires accouplées devraient être aussi proches que les parents et leur progéniture ou les frères et sœurs.

AIRE D'ETUDE

Le parc national et la réserve de Denali (« Denali ») s'étendent sur 24 400 km² dans le centre de l'Alaska, aux États-Unis. La population de loups de Denali a augmenté au cours de cette étude de quatre à huit loups pour 1000 km² dans les parties du parc et de la réserve habitées par des loups. La taille des meutes variait de 2 à 29 et la taille moyenne du territoire était d'environ 1000 km² (Meier et al, 1995). Les loups de Denali s'attaquent aux élan (*Alces alces*), aux caribous (*Rangifer tarandus*), aux mouflons de Dall (*Ovis dalli*) et aux castors (*Castor canadensis*). Les loups étaient légalement protégés contre l'abattage par l'homme dans 9200 km² de parc, tandis qu'un abattage limité était autorisé dans les 15 200 km² entourant la zone protégée. Seuls huit loups ont été tués par l'homme dans cette zone tampon au cours des huit années de l'étude.

La zone d'étude de la Superior National Forest (SNF) comprend 2060 km² dans le nord-est du Minnesota, avec des altitudes de 325 à 700 m. La végétation est un mélange de forêts de conifères et de feuillus et est habitée par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), l'orignal et le castor, qui sont les principales proies des loups. La densité de loups est restée relativement stable à environ 25 loups par 1000 km² (Mech et Goyal, 1995). La taille des meutes varie de 2 à 15 et celle des territoires de 80 à 400 km² (Mech, 1986, données non publiées). Bien que les loups soient légalement protégés dans le Minnesota, quelques-uns sont encore tués illégalement chaque année.

MATERIEL ET METHODE

Nous avons échantillonné 130 loups de 25 meutes à Denali de 1986 à 1994 et 33 loups de 6 meutes dans la SNF de 1988 à 1993. Les meutes échantillonnées représentent un petit sous-ensemble de la population du Grand Denali qui fait partie d'un réseau largement continu de populations reliant les deux localités d'échantillonnage (Mech, 1970). Dans 10 meutes du Denali et dans toutes les meutes de la SNF, on a échantillonné des couples de loups ou des couples reproducteurs. Nous avons anesthésié les loups en les tirant d'un hélicoptère (Denali) ou par injection hypodermique lorsqu'ils étaient pris dans des pièges (SNF). Les loups ont été équipés de colliers radio et de marques auriculaires, et 5-10 ml de sang ont été prélevés par ponction veineuse dans des tubes héparinés. Les loups ont été localisés par télémétrie aérienne à des intervalles d'environ une semaine et observés (Mech, 1974). La plupart des observations ont été faites d'octobre à mars (SNF) ou jusqu'en mai (Denali). Les colliers radio individuels ont fonctionné jusqu'à 4 ans. Nous avons essayé de recapturer les loups et de remplacer les colliers radio périmés autant de fois que nécessaire pour maintenir un suivi continu pendant l'étude.

Nous avons isolé les globules blancs de l'humeur entière en laboratoire, puis nous les avons congelés jusqu'à ce que nous en ayons besoin. L'ADN a été extrait des globules blancs par des méthodes standard (Sambrook et al, 1989). Les populations de Denali et de SNF ont été précédemment analysées pour la variabilité de 10 loci microsattellites et se sont avérées similaires dans les niveaux d'hétérozygotie, de diversité des allèles et dans la stabilité des fréquences des allèles (Roy et al, 1994). Par conséquent, les estimations des différentes catégories de parenté devraient être similaires dans les deux populations.

Dans chaque population, nous avons défini trois groupes sociaux sur la base de critères comportementaux : les mères et leur progéniture, les frères et sœurs et les couples accouplés.

Une paire accouplée a été définie comme un mâle et une femelle radio-marqués âgés de plus de 2 ans qui ont voyagé ensemble pendant au moins quelques semaines. La plupart des loups accouplés étaient également des couples reproducteurs car ils sont restés seuls ensemble, pendant la saison de reproduction et ont donné naissance à des petits. Dans les meutes plus importantes, même lorsque d'autres adultes étaient présents dans la meute, nous avons identifié les paires accouplées par des attributs comportementaux tels que la conduite conjointe de la meute lors des déplacements, une association étroite entre eux, et la présence conjointe aux tanières.

Nous avons défini les individus comme étant la mère et sa progéniture si les jeunes étaient observés avec la femelle du couple accouplé défini ci-dessus et si aucune autre femelle adulte n'était présente dans la meute. Nous avons défini les frères et sœurs comme des jeunes nés ensemble dans une meute où il n'y a qu'un seul couple connu d'adultes accouplés. Cependant, la femelle reproductrice apparente aurait pu être un remplacement récent de la mère réelle de la progéniture de la meute, et le père putatif aurait pu être incorrectement assigné en raison de la possibilité de copulations extra-paire. Des copulations extra-paires ont été documentées par des techniques de génétique moléculaire chez une grande variété de vertébrés, même chez des espèces que l'on croyait monogames d'après des observations comportementales (par exemple Burke et Bruford, 1987 ; Creel et Waser, 1994 ; Gotteffi et al, 1994). Par conséquent, nous avons déterminé si l'un ou l'autre des couples accouplés pouvait être exclu en tant que parent en documentant la présence d'allèles uniques dans leur progéniture supposée (Bruford et al., 1992). Nous avons calculé la probabilité d'exclusion par locus (PE_1) en suivant Chakraborty et al. (1988) :

$$PE_1 = (1 - \delta - \beta)^2,$$

avec δ et β étant les fréquences des allèles trouvés dans une descendance. La combinaison des probabilités pour tous les loci (Chakraborty et al., 1988) est la suivante :

$$PE(C) = 1 - \Pi(1 - PE_1),$$

a donné la proportion d'adultes choisis au hasard dans la population dont on peut s'attendre à ce qu'ils soient génétiquement exclus en tant que père ou mère d'une progéniture donnée.

Populations captives

Pour déterminer la correspondance entre les estimations génétiques moléculaires de la parenté et la parenté connue, nous avons obtenu des échantillons de sang comme ci-dessus de deux populations de loups captifs avec des généalogies documentées, la meute Julian et la colonie de Forest Lake. La meute Julian est située à Julian, en Californie, aux États-Unis, et a été fondée à partir de deux individus capturés dans la nature et supposés provenir de différents endroits du centre de l'Alaska. Nous avons obtenu des échantillons de l'unique paire accouplée et de leurs neuf descendants de différentes années. La colonie de Forest Lake est située près de Forest Lake, au Minnesota, et comprend des individus d'un grand pedigree de loups (Packard et al, 1983) avec des relations allant de frères et sœurs consanguins à des individus non apparentés. Les 20 individus que nous avons choisis pour l'analyse sont un

sous-ensemble limité des loups de la colonie de Forest Lake, ayant des valeurs de parenté (r) allant de 0 à 0,5 calculées à partir du pedigree (Falconer, 1983).

Analyse des microsatellites

Nous avons utilisé 20 loci microsatellites polymorphes $GT_{(n)}$ identifiés à partir d'une bibliothèque génomique de chiens domestiques (Ostrander et al, 1993). La détection des allèles microsatellites à partir de l'ADN génomique a été réalisée en marquant la fin d'une amorce par une réaction standard ^{32}P -ATP (Amersham) et T_4 polynucléotide kinase (Sambrook et al., 1989) et en effectuant 28 cycles d'amplification par réaction en chaîne polymérique dans un volume de réaction de 25 μ l en utilisant 50 ng d'ADN cible, 2 mM $MgCl_2$, et 0,8 U d'ADN polymérase Taq (Promega). Les conditions de réaction étaient la dénaturation à 94°C pendant 45 s, recuit à 50°C ou 55°C pendant 45 s, et l'extension à 72°C pendant 60 s. Nous avons ensuite mélangé 3 μ l de chaque produit avec 2 μ l de colorant de chargement formamide et l'avons chauffé à 94°C pendant 5 min avant de le charger sur un gel de séquençage à 6% contenant 50% (w/v) d'urée. Une région de contrôle M13 a été placée à côté des échantillons afin de fournir un marqueur de taille absolue pour les allèles microsatellites. Les gels ont ensuite été autoradiographiés pendant une nuit.

Analyse statistique

Les données généalogiques n'étant pas connues pour les loups capturés dans la nature, nous avons utilisé l'indice de parenté (R) de Queller et Goodnight (1989) pour estimer la parenté. Cet indice pondère chaque allèle inversement à sa fréquence dans la population, de sorte que les allèles rares ont un poids relativement plus élevé. Si un échantillon représente de manière adéquate une population en équilibre de Hardy-Weinberg, les valeurs de l'indice obtenues pour le parent et la progéniture ou pour les frères et sœurs complets devraient approcher 0,5. Dans l'ensemble, les valeurs de l'indice varient entre -1 et 1. L'indice de parenté de Queller et Goodnight a été calculé pour deux individus (dyades) comme suit :

$$R = \frac{\sum \sum (P_y - P^*)}{\sum \sum (P_x - P^*)}$$

L'équation est additionnée pour tous les loci et allèles. P^* est la fréquence de chaque allèle dans la population, à l'exclusion des individus comparés. P_x et P_y sont les fréquences de chaque allèle chez les individus comparés, respectivement (i.e., 0,5 ou 1 selon que l'individu est hétérozygote ou homozygote). Cet indice n'est pas symétrique, de sorte que les comparaisons réciproques ne sont pas censées être égales entre elles (P_y/P_x). Pour tenir compte de cet écart, nous avons calculé les valeurs du dénominateur et du numérateur pour chaque combinaison (P_y/P_x et P_x/P_y) et les avons additionnées avant la division. Cette procédure permet d'obtenir une estimation moyenne de la parenté entre les deux individus comparés. Les écarts-types des valeurs de parenté ont été estimés par jack-knifing sur tous les loci (Queller et Goodnight, 1989).

En raison de limitations techniques, tous les individus n'ont pas pu être typés pour les 20 loci microsatellites. Par conséquent, nous avons estimé le nombre de loci nécessaires pour estimer la parenté de manière adéquate par une analyse de raréfaction (par exemple, Lehman et Wayne, 1991). Nous avons sélectionné un locus au hasard, calculé la valeur de parenté de

Queller et Goodnight, puis sélectionné un autre locus sans remplacement et recalculé la parenté sur la base de ces deux loci. L'échantillonnage a été répété sans remplacement jusqu'à ce que les 20 locus aient été sélectionnés. Nous avons ensuite exprimé la différence entre les échantillonnages consécutifs en fonction du nombre total de gîtes tirés au sort. Nous avons répété cette procédure 100 fois et calculé les valeurs moyennes des différences (Figure 1). Les statistiques descriptives sont données sous forme de valeurs moyennes \pm 1 SD.

RESULTATS

L'analyse de la raréfaction a montré que les estimations de la parenté variaient peu après l'échantillonnage d'environ 10 locis (Figure 1). Par exemple, les valeurs diffèrent en moyenne de moins de 4% si 10 locis plutôt que 11 locis sont utilisés pour calculer R . Par conséquent, aussi peu que 10 locis fournissent des mesures cohérentes de la parenté, les dyades évaluées pour cette étude ont en moyenne 16 locis sur un total possible de 20 comparés. Seules 4 dyades sur 500 ont été comparées à moins de 10 locis.

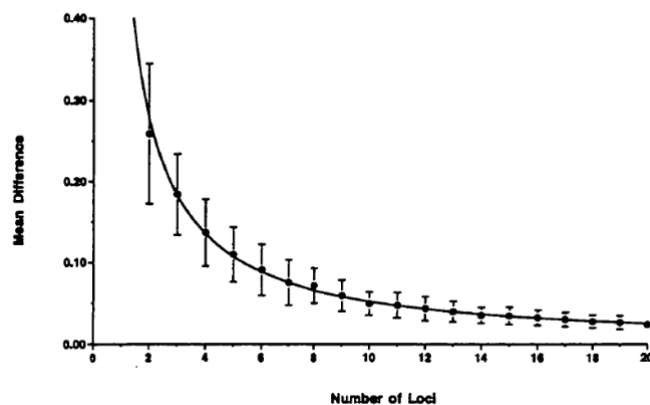


Figure 1. La diminution de la différence moyenne entre les estimations de parenté consécutives en fonction du nombre de loci microsatellites analysés. La courbe est décrite par l'équation suivante : différence moyenne = $0,831 (\text{nombre de loci})^{-1,41}$, $r = 0,998$. Les bandes d'erreur indiquent 1 SD au-dessus ou au-dessous de la valeur moyenne

Pour déterminer la correspondance entre la parenté connue et la parenté estimée, nous avons d'abord analysé les loups dont la parenté génétique était connue dans les deux populations de loups en captivité. Dans la population Julian, toutes les comparaisons ont été faites entre parents et descendants ou entre frères et sœurs ($r = 0,5$), à l'exception des deux adultes reproducteurs, qui ne sont probablement pas apparentés. Dans la colonie de Forest Lake, les comparaisons ont porté sur les parents et leur progéniture et les frères et sœurs ($r = 0,5$), les cousins germains et les cousins au second degré ($r = 0,21$ en moyenne) et les individus non apparentés ($r = 0,0$). Les valeurs moyennes de Queller et Goodnight estimator, R , pour chacune de ces catégories de parenté, $0,50 \pm 0,09$, $0,20 \pm 0,27$, et $-0,09 \pm 0,09$, respectivement, se situent dans une fourchette d'environ 1 SD de la valeur moyenne de r correspondante (Figure 2). Les valeurs moyennes des individus non apparentés ($r = 0$) et des groupes de frères et sœurs ou de parents et descendants ($r = 0,5$) sont significativement différentes, mais dans aucune des 1000 permutations aléatoires, la différence de moyenne n'a égalé ou excédé la différence observée. L'éventail des valeurs R pour les dyades parent-parent ou frère-frère est limité ; seules 2 dyades sur 65 ont des valeurs $R < 0,25$ (Figure 3). Cependant, la présence de quelques dyades non apparentées avec des valeurs R élevées était inattendue et peut refléter des erreurs dans la généalogie ou dans l'étiquetage des échantillons d'ADN.

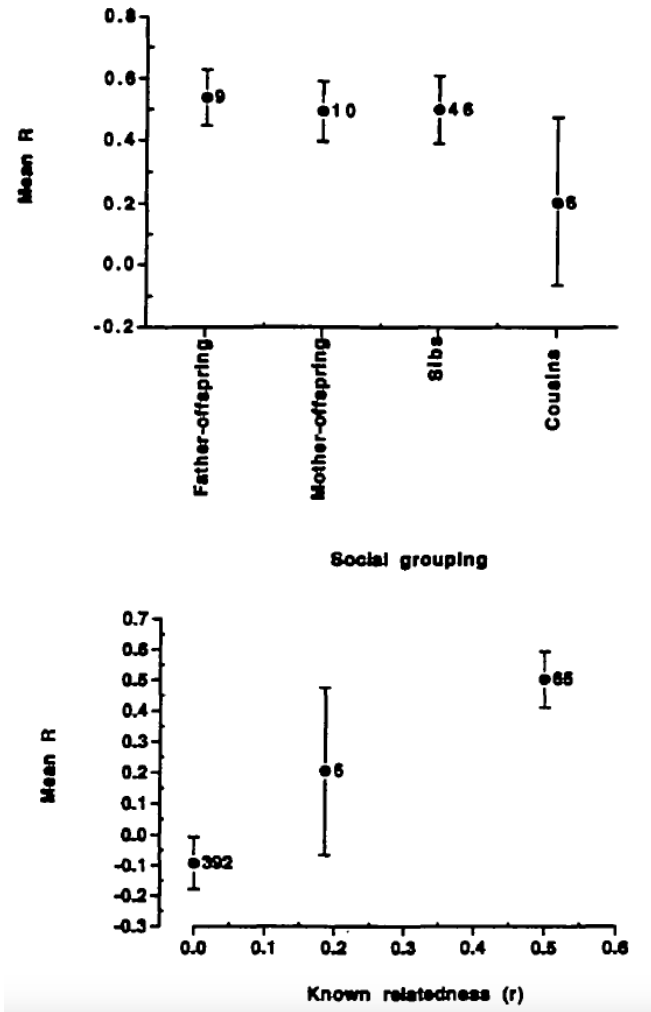


Figure 2. Relation moyenne (R) et écart-type pour différentes catégories de relations chez les loups en captivité. (Panneau supérieur) R pour les dyades mère-fille, père-fille, frères et sœurs, premier et deuxième cousin. (Panneau inférieur) R pour trois catégories de parenté basées sur une généalogie connue. Le nombre de dyades de chaque catégorie est indiqué à côté de la valeur moyenne. Les barres d'erreur indiquent 1 écart-type au-dessus ou au-dessous de la valeur moyenne

Dans la population sauvage de la SNF, nous avons identifié cinq dyades mère-enfant qui remplissaient les critères comportementaux et génétiques spécifiés pour une relation parent-enfant. De même, nous avons identifié 10 dyades de frères et sœurs trouvés dans les mêmes portées et dont les allèles n'excluaient aucun des parents supposés. Tous les autres individus échantillonnés ont été exclus en tant que parents. La probabilité moyenne d'exclusion dans les populations de SNF et de Denali était supérieure à 0,999 et, par conséquent, la probabilité de tirer au sort un autre individu de la population entière qui était cohérent en tant que mère pour une progéniture donnée était inférieure à 1 sur 1000. Enfin, dans la population de SNF, nous avons identifié six paires accouplées sur la base des données comportementales et de l'absence d'allèles d'exclusion (Tableau 1). Dans la population de Denali, nous avons identifié 5 dyades mère-petit, 1 dyade de frères et sœurs et 10 paires accouplées en utilisant des données comportementales et la présence d'allèles d'exclusion (Tableau 2).

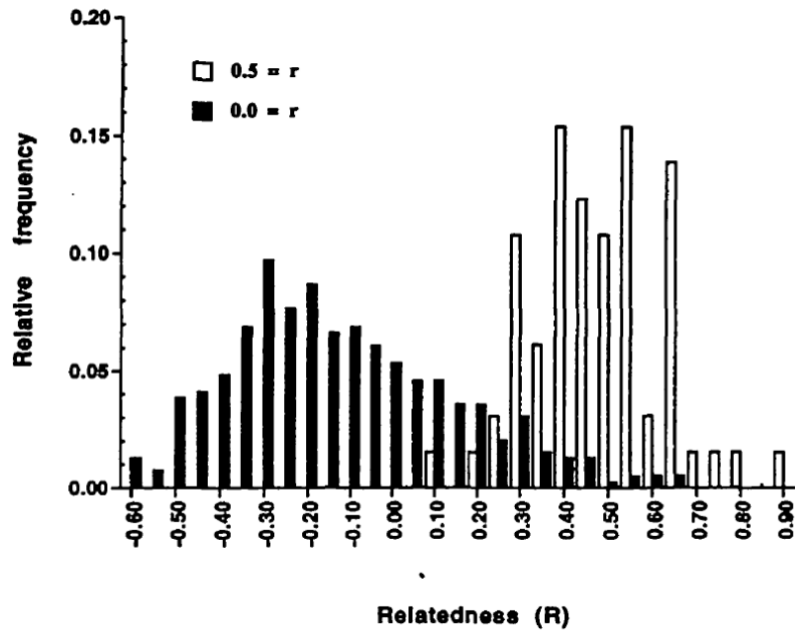


Figure 3. Distribution de fréquence des valeurs R pour les loups captifs non apparentés ($r = 0,0$, $N = 392$) et fortement apparentés ($r = 0,0$, $N = 65$)

Les valeurs de R de Queller et de Goodnight pour les dyades mère-parent et frère-frère que nous avons identifiées chez les loups sauvages étaient proches de la valeur prédite de $r = 0,5$ (Figure 4). Les paires accouplées avaient des valeurs proches de zéro, la valeur attendue pour les dyades non apparentées. Dans la population de Denali, le R moyen des dyades mère-fils et frères et sœurs était respectivement de $0,57 \pm 0,04$ (intervalle, 0,51-0,63) et $0,54$. Ces valeurs sont légèrement plus élevées que les valeurs correspondantes de $0,50 \pm 0,10$ (intervalle, 0,40-0,55) et $0,45 \pm 0,08$ (intervalle, 0,22-0,72) dans la population de SNF. Pour déterminer si les valeurs de R pour ces catégories connexes différaient entre les deux populations, nous avons sélectionné au hasard des dyades à partir des données regroupées afin de créer des échantillons de la même taille que ceux réellement observés. Les populations simulées présentaient des valeurs R moyennes pour la mère et la descendance et pour les frères et sœurs qui différaient d'une quantité égale ou supérieure à celle observée dans 117 et 366 des 1000 permutations aléatoires, respectivement. Par conséquent, les valeurs R ne sont pas significativement différentes dans les deux populations.

La valeur R moyenne de 6 paires accouplées dans la SNF était de $-0,054 \pm 0,14$ et celle de 10 paires accouplées dans Denali était de $0,05 \pm 0,11$ (Tableaux 1 et 2). Ces valeurs moyennes ne sont pas significativement différentes parce que les valeurs moyennes de R entre les paires accouplées dans les populations simulées diffèrent d'une quantité égale ou supérieure à celle observée dans 134 des 1000 permutations aléatoires. Les valeurs de R des paires accouplées se situent à moins de 1 écart-type de la valeur observée chez les loups captifs non apparentés et sont inférieures de plus de 2 écarts-types à la moyenne pour les loups apparentés en tant que descendants de la mère ou en tant que frères et sœurs (Figures 2 et 4). Aucune des valeurs de R pour les paires accouplées à Denali ou à SNF ne dépasse celles des dyades mère-enfant ou des dyades de frères et sœurs dans ces deux populations. Cependant, certaines paires alpha peuvent être légèrement apparentées si l'on considère la grande variance des valeurs de parenté de Queller et Goodnight chez les loups captifs ayant des valeurs r connues de 0,2 (Figure 2).

Tableau 1. Histoires et liens de parenté des couples de loups liés dans la Superior National Forest, Minnesota, USA

Male no.	Female no.	R^2	Duration ^b	Pack	Pupa?	Together (%) ^c	Fate
75	6755	.12	Aug '89–Nov '89	BL	No	11/15 (85)	6755 shot
75	257	.11	Oct '90–Mar '92	BL	Yes	69/100 (69)	75 left
75	313	-.23	Mar '92–May '92	LL	No	27/34 (79)	313 signal lost
95	313	-.08	Dec '91–Mar '92	KL	No	14/17 (82)	95 killed by wolf
255	275	-.17	Sep '90–Apr '95	FL	Yes	87/120 (73)	275 signal lost
453	451	-.08	July '93–July '94	FR	Yes	49/81 (60)	453 signal lost

^a Voir Queller et Goodnight (1989).

^b Période pendant laquelle les loups étaient ensemble et munis de colliers radio.

^c Pourcentage de localisations radio lorsque le couple était ensemble.

Tableau 2. Histoires et liens de parenté des couples de loups liés dans le parc national de Denali, Alaska, États-Unis

Male no.	Female no.	R^2	Duration ^b	Pack	Pupa?	Together (%) ^c	Fate
511	501	.12	Mar '93–Oct '94	SV	Yes	12/15 (80)	511 shot
225	227	.05	July '86–Jan '89	CW	Yes	157/187 (73)	225 killed by wolf
363	361	.19	Mar '89–Dec '89	CW	Yes	21/42 (50)	363 died, cause unknown
4520	529	.00	Mar '93–Oct '93	TU	No	15/27 (56)	529 killed by wolf
515	467	.12	Mar '93–Jan '95	EF	Yes	14/20 (70)	515 died, cause unknown
441	495	.19	Mar '92–Sep '92	FO	Yes	4/6 (67)	441 died, cause unknown
251	307	-.01	Feb '88–Nov '93	HQ	Yes	182/206 (88)	251 capture mortality
351	349	-.01	Oct '88–Feb '90	ST	Yes	59/64 (92)	Both killed by avalanche
515	499	-.24	Mar '93–Jan '94	TF	Yes	16/17 (94)	515 killed by avalanche
455	475	.12	Mar '92–present	ST	Yes	13/13 (100)	Active

^a Voir Queller et Goodnight (1989).

^b Période pendant laquelle les loups étaient ensemble et munis de colliers radio.

^c Pourcentage de localisations radio lorsque le couple était ensemble.

DISCUSSION

Comme les loups vivent en meutes qui sont avant tout des **unités familiales**, il y a beaucoup d'opportunités d'accouplements incestueux et de succession reproductive par des auxiliaires. La plupart des loups adolescents se dispersent de leur meute natale à l'âge de ≤ 3 ans (Gese et Mech, 1991 ; Mech, 1987), mais certains restent plus longtemps ou se dispersent seulement sur une courte distance vers des meutes voisines (Lehman et al., 1992 ; Mech, 1987 ; Meier et al., 1995). Par conséquent, des accouplements incestueux sont possibles, surtout si l'un des membres du couple meurt. Au lieu de se disperser, un jeune loup pourrait tenter de disputer à un parent les droits de reproduction. En fait, chez d'autres carnivores, les sous-dominants qui sont exclus de la population par le mâle dominant ou dont la reproduction est supprimée par les hormones peuvent produire une progéniture occasionnelle par des accouplements séquestrés ou après la mort d'un individu dominant ou un changement dans la hiérarchie de dominance (revue dans Gompper et Wayne, 1996). Une stratégie de reproduction viable chez les loups pourrait impliquer que les auxiliaires sous-dominants renoncent à la dispersion au profit de la possibilité d'une reproduction directe au sein de leur meute natale (« bidens » ; Packard et Mech, 1980). Cependant, les accouplements incestueux observés chez les loups se produisent principalement lorsque les loups sont empêchés de se reproduire, comme en captivité ou sur l'île Royale (Medjo et Mech, 1976 ; Packard et al, 1983 ; Wayne et al, 1991).

Ces observations **suggèrent** que les loups ne peuvent se reproduire de façon incestueuse que lorsque les possibilités de dispersion sont limitées dans l'espace.

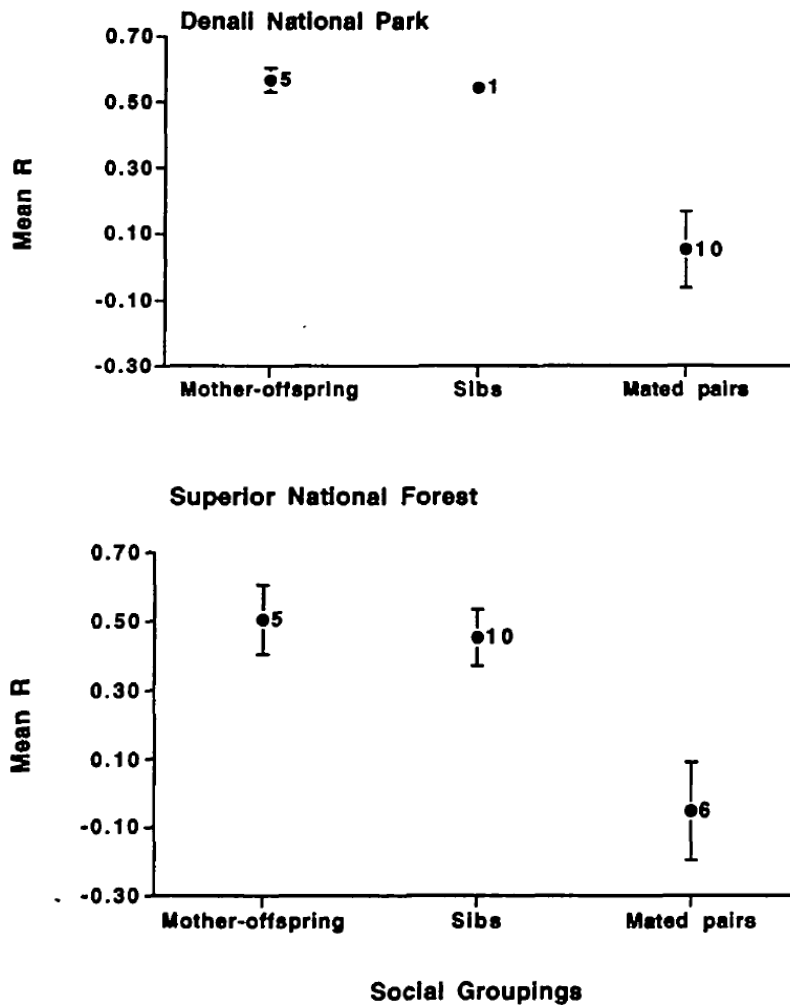


Figure 4. Relation moyenne (R) et écart-type pour différentes catégories de relations chez les loups sauvages. Le nombre de dyades examinées pour chaque catégorie est indiqué à côté de la valeur moyenne. Les barres d'erreur indiquent l'écart-type au-dessus ou au-dessous de la valeur moyenne

Aucune des valeurs R entre les membres de 16 paires accouplées ne recoupe celles des dyades de frères et sœurs ou de mères et descendants, et la valeur moyenne de la parenté, si, pour les loups accouplés était $> 2SDs$ en dessous de la moyenne R des dyades de frères et sœurs et de mères et descendants (Figures 2-4). **En fait, le loup 75 de SNF a eu trois compagnons différents pendant la période de l'étude, à chaque fois il s'est accouplé avec un individu non apparenté plutôt qu'avec des compagnons de meute apparentés** (Tableau 1). Cependant, un plus grand échantillonnage de paires accouplées pourrait révéler que certaines d'entre elles sont fortement apparentées. La probabilité binomiale qu'un échantillon de 16 paires accouplées ne produise aucune paire fortement apparentée si leur fréquence dans la population est de 20% n'est que de 0,03, mais elle est de 0,19 si leur fréquence n'est que de 10% dans la population. **Par conséquent, la formation de paires fortement apparentées doit être relativement rare, mais nous ne pouvons pas exclure sa possibilité ou la possibilité d'accouplements incestueux d'individus plus éloignés.**

Ces résultats impliquent une aversion pour les accouplements incestueux car les loups ont beaucoup plus d'occasions de se reproduire avec un frère ou une sœur ou un parent qu'avec un individu non apparenté. Ces opportunités incluent le remplacement d'un des membres du couple reproducteur ou l'établissement de nouvelles meutes par des frères et sœurs. La durée

de reproduction est courte ; une estimation préliminaire de la durée moyenne de reproduction des loups de la population de Denali est de 4 ans (Meier et al, 1995, en préparation). Nos résultats suggèrent que la progéniture adulte remplace rarement un parent lorsque le parent de sexe opposé est présent. **On peut supposer que les conséquences négatives des accouplements incestueux ne sont pas compensées par les avantages reproductifs directs de l'accouplement avec un parent ou un frère ou une sœur.**

Nous ne pouvons pas exclure d'autres moyens possibles par lesquels la progéniture consanguine peut être produite dans les meutes de loups. Par exemple, la consanguinité pourrait résulter d'une paternité multiple due à l'union de la femelle reproductrice, de son compagnon et d'un fils, d'un accouplement isolé entre les parents et leur progéniture, ou d'un accouplement entre frères et sœurs. Ces accouplements incestueux seraient difficiles à détecter s'ils impliquaient la femelle et son fils. En revanche, l'insémination par un mâle à la fois de sa compagne et de ses filles ou les accouplements entre frères et sœurs donneraient lieu à des portées multiples. Dans la SNF, les **portées multiples** n'ont été observées que rarement et la taille des meutes est faible (Mech, 1986), ce qui suggère qu'il s'agit d'une source peu commune de progéniture consanguine. Dans le Denali, les meutes sont plus grandes et nous avons observé des **portées multiples** dans certaines meutes dont la paternité était incertaine (Meier et al, 1995), ce qui laisse ouverte la possibilité d'accouplements père-fille ou frère-fille dans les grandes meutes de loups. Cependant, dans une étude préliminaire, aucune des 10 dyades adultes accouplées provenant de grandes meutes ne semble être apparentée en tant que frère ou sœur ou en tant que parent et progéniture (Meier et al., en préparation).

En résumé, nos résultats montrent qu'au sein des meutes de loups, les loups accouplés sont rarement apparentés en tant que frères et sœurs ou en tant que parents et descendants. Cette observation suggère qu'en général, les meutes de loups sont établies par des loups non apparentés ou plus éloignés les uns des autres. **Les descendants ne remplacent pas souvent, voire jamais, l'un ou l'autre des parents, à moins que le parent de sexe opposé ne soit d'abord remplacé par un loup non apparenté, et les frères et sœurs à part entière ne deviennent pas souvent le couple reproducteur.** Bien que l'occasion soit fréquente, la reproduction incestueuse n'est pas un moyen courant d'atteindre le succès reproductif.

L'évitement de la consanguinité peut être l'une des principales motivations des individus à se disperser (Pusey, 1987, 1996), bien que les facteurs écologiques et de parenté influencent de façon critique la probabilité de dispersion (par exemple, Creel et Waser, 1994 ; Koenig et al, 1992). Chez les loups gris du Minnesota, les agressions entre meutes sont la plus grande source de mortalité en dehors de celle causée par l'homme (Mech, 1991). Par conséquent, les risques liés à la dispersion et à la défense d'un nouveau territoire à proximité de loups hostiles pourraient être une raison suffisante pour que les loups en pleine maturité restent dans leur meute natale où ils ont une chance de se reproduire avec un proche parent. Au fil des générations, les meutes de loups deviendraient consanguines et la paire alpha serait génétiquement plus proche que les individus connus pour ne pas être apparentés. Chez les rats-taupes nus, aucune immigration n'est tolérée dans les colonies et celles-ci sont entièrement consanguines (Reeve et al., 1990). L'appariement fréquent de loups non apparentés que nous avons observé garantit l'hétérogénéité génétique au sein des meutes et suggère que l'évitement de la consanguinité peut être l'une des principales raisons de la dispersion à partir des meutes natales.

REFERENCES

- Amos B, Twiss S, Pomeroy P, Anderson S, 1995. Evidence for mate fidelity in the gray seal. *Science* 268:1897-1899.
- Bruford MW, Hanotte O, Brookfield JFY, Burke T, 1992. Single-locus and multilocus DNA fingerprinting. In: Molecular genetic analysis of populations: a practical approach. (Hoezel AR, ed). Oxford: IRL Press; 223-269.
- Bruford MW, Wayne RK, 1993. Microsatellites and their application to population genetic studies. *Curr Biol* 3:939-943.
- Burke T, Bruford MW, 1987. DNA fingerprinting in birds. *Nature* 327: 139-144.
- Chakraborty R, Meagher TW, Smouse PE, 1988. Parentage analysis with genetic markers in natural populations. I: The expected proportion of offspring with unambiguous paternity. *Genetics* 118:527-536.
- Creel SR, Waser PM, 1994. Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongooses. *Behav Ecol* 5:339-348.
- Falconer DS, 1983. Introduction to quantitative genetics. London: Longman Press.
- Fritts SH, Mech LD, 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl Monogr* 80.
- Gese EM, Mech LD, 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in north-eastern Minnesota, 1969-1989. *Can J Zool* 69:2946-2955.
- Gompper ME, Wayne RK, 1996. Genetic relatedness among individuals within carnivore societies. In: Carnivore behavior, ecology and evolution, vol. 2. (Gittleman JL, ed). Ithaca, New York: Cornell University Press; 492-492.
- Gottelli DC, Sillero-Zubiri C, Applebaum G, Roy MS, Girman DJ, Garcia-Moreno J, Ostrander EA, Wayne RK, 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf, *Canis simensis*. *Mol Ecol* 3:301-312.
- Haber GC, 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem (PhD thesis). Vancouver, Canada: University of British Columbia.
- Hagelberg E, Gray IC, Jeffreys AJ, 1991. Identification of the skeletal remains of a murder victim by DNA analysis. *Nature* 352:427-429.
- Koenig WD, Pitelka FA, Carmen WJ, Mumme RL, Stanback MT, 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Q Rev Biol* 67:111-150.
- Laikre L, Ryman N, 1991. Inbreeding depression in a captive wolf (*Canis lupus*) population. *Conserv Biol* 5:33-40.
- Lehman N, Wayne RK, 1991. Analysis of coyote mitochondrial DNA genotype frequencies: estimation of the effective number of alleles. *Genetics* 128:405-416.
- Lehman N, Clarkson P, Mech LD, Meier TJ, Wayne RK, 1992. A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behav Ecol Sociobiol* 30:83-94.
- Macdonald DB, Potts WK, Wayne K, 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science* 266:1030-1032.
- Mech LD, 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. New York: Doubleday.
- Mech LD, 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. Stockholm. Proceedings of the XIth International Congress of Game Biologists; 315-322.
- Mech LD, 1986. Wolf numbers and population trends in the Superior National Forest, 1967-1985. Research Paper NC-270. St. Paul, Minnesota: U. S. Dept of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Mech LD, 1987. Age, season, distance, direction, and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack. In: Mammalian dispersal patterns. (Diane Chepko-Sade B, Tang Halpin Z, eds). Chicago: University of Chicago Press; 55-74.
- Mech LD, 1988. The arctic wolf: living with the pack. Stillwater, Minnesota: Voyageur Press.
- Mech LD, 1991. The way of the wolf. Stillwater, Minnesota: Voyageur Press.
- Mech LD, 1995. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. *Arctic* 48: 329-332.
- Mech LD, Hertel H, 1983. An eight-year demography of a Minnesota wolf pack. *Acta Zool Fennica* 174:249-250.
- Mech LD, Nelson ME, 1990. Non-family wolf, (*Canis lupus*) packs. *Can Field Nat* 104:482-483.
- Mech LD, Goyal S, 1995. Effects of canine parvovirus on a wolf population in Minnesota. *J Wildl Manage* 59(3):565-570.
- Medjo DC, Mech LD, 1976. Reproductive activity in nine and ten month old wolves. *J Mamm* 57: 406-408.
- Meier T, Burch JW, Mech LD, Adams LG, 1995. Pack structure and genetic relatedness among wolf packs in a naturally regulated population. Edmonton, Canada. Proceedings of the 2nd North American Symposium on Wolves; 293-302.
- Messier F, 1985. Solitary living and extra-territorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can J Zool* 63:239-245.
- Morin PA, Wallis J, Moore J, Woodruff DS, 1994. Paternity exclusion in a community of wild chimpanzees using hypervariable simple sequence repeats. *Mol Ecol* 3:469-478.
- Murie A, 1944. The wolves of Mount McKinley. U. S. National Park Service Fauna Series No. 5. Washington, DC: US Government Printing Office.
- Ostrander EA, Sprague GF, Rine J, 1993. Identification and characterization of dinucleotide repeat (CA) markers for genetic mapping in dog. *Genomics* 16:207-213.
- Packard J, Mech LD, 1980. Population regulation in wolves. In: Biosocial mechanisms of population regulation (Cohen MN, Malpass RS, Klein HG, eds). New Haven, Connecticut: Yale University Press; 135-150.
- Packard J, Mech LD, Seal US, 1985. Social influences on reproduction in wolves. In: Proceedings of the Canadian Wolf Workshop (Carbyn L, ed). Ottawa: Canadian Wildlife Service; 78-85.
- Paetkau D, Strobeck C, 1994. Microsatellite analysis of genetic variation in black bear populations. *Mol Ecol* 3:489-495.
- Peterson RO, Woolington JD, Bailey TN, 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl Monogr* 88.
- Peterson RO, Page RE, 1988. The rise and fall of the Isle Royale wolves. *J Mamm* 69:89-99.
- Pusey AE, Wolf M, 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol Evol* 11:201-206.
- Pusey AE, 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 2:295-299.
- Queller DC, Goodnight KF, 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43:258-275.
- Queller DC, J.E. Strassmann, C.R. Hughes, 1995. Microsatellites and kinship. *Trends Ecol Evol* 8:285-292.
- Reeve HK, Westmeat DF, Noon WA, Sherman PW, Aquadro CF, 1990. DNA fingerprinting reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole rat. *Proc Natl Acad Sci USA* 87:2496-2500.
- Rothman RJ, Mech LD, 1979. Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim Behav* 27:750-760.
- Roy MS, Geffen E, Smith D, Ostrander EA, Wayne RK, 1994. Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Mol Biol Evol* 11: 555-570.
- Sambrook J, Fritsch EF, Maniatis T, 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Schlötterer CB, Amos B, Tautz D, 1992. Conservation of polymorphic simple sequence loci in cetacean species. *Nature* 354:63-65.