

Caractéristiques reproductives à vie des loups gris



Journal of Mammalogy, 2024, XX, 1–6


<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyae042>

Advance access publication 7 May 2024

Research Article

Research Article

Lifetime reproductive characteristics of gray wolves

David E. Ausband¹ 

U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 975 West 6th Street, Moscow, ID 83844, United States

¹Corresponding author: U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 975 West 6th Street, Moscow, ID 83844, United States. Email: dausbanded@uidaho.edu

Associate Editor was Shawn Crimmins

Résumé

Les femelles et les mâles qui se reproduisent en **coopération** peuvent utiliser des stratégies différentes pour maximiser la reproduction et la fitness au cours de leur vie. Pour répondre aux questions sur la fitness chez les éleveurs en coopération, il faut des études à long terme ainsi que des données complètes sur la composition et la taille des groupes, ce qui peut être extrêmement difficile à obtenir. En utilisant un ensemble de données génétiques à long terme de pedigrees de groupes complets, j'ai cherché à savoir comment les caractéristiques reproductives à vie des loups gris (*Canis lupus*) femelles et mâles différaient. J'ai **prédit** que la parenté génétique avec les auxiliaires serait plus élevée pour les femelles que pour les mâles en raison du comportement philopatric des loups femelles, que la taille des groupes serait similaire entre ces sexes, que les femelles hériteraient des positions de reproduction au sein des groupes plus souvent que les mâles en raison des différences dans les stratégies de dispersion entre les sexes, les mâles auraient plus de partenaires à vie et produiraient plus de jeunes que les femelles en raison de la polygamie, et les femelles se reproduiraient pendant plus d'années que les mâles en raison de la probabilité que les femelles continuent à se reproduire (avec un nouveau partenaire) après la mort ou l'expulsion d'un compagnon du groupe. J'ai documenté l'histoire complète de la reproduction de 11 loups mâles et 18 loups femelles dans l'Idaho, aux États-Unis, de 2008 à 2018. La parenté génétique avec les auxiliaires, la taille du groupe, le nombre de compagnons, les petits et les années de reproduction ne différaient pas entre ces deux sexes. Les femelles, cependant, ont hérité de positions de reproduction au sein des groupes beaucoup plus souvent que les mâles. Les individus qui ont obtenu des positions de reproducteurs se sont généralement reproduits pendant deux saisons et ont souvent eu plus d'un partenaire au cours de leur vie s'ils ont pu conserver leur position de reproduction plus longtemps. L'aptitude directe varie considérablement au sein des loups reproducteurs femelles et mâles.

INTRODUCTION

Pour de nombreuses espèces vivant en groupe, les agrégations se produisent parce que les descendants retardent la dispersion, générant ainsi des groupes familiaux **très apparentés**. Lorsque la parenté génétique est élevée au sein des groupes, les descendants peuvent bénéficier du retard de la dispersion en aidant à élever les jeunes qui sont génétiquement apparentés, même s'ils ne sont pas les leurs (Hamilton 1964). Les éleveurs peuvent également bénéficier d'une parenté génétique accrue au sein des groupes parce que les aides fournissent et protègent la progéniture de la prédation (Moehlman 1979 ; Barati et al. 2018). De même, l'augmentation de la taille des groupes a été liée à un succès reproductif plus élevé et à une

meilleure aptitude des reproducteurs dans une grande variété d'espèces et de taxons (Bygott et al. 1979 ; Rood 1990 ; Balshine et al. 2001).

Les mâles et les femelles d'une même espèce peuvent utiliser différentes stratégies pour maximiser la reproduction et la fitness au cours de leur vie. Par exemple, de petits groupes de mâles de faucons des Galápagos (*Buteo galapagoensis*) partageront la reproduction avec une femelle. Les mâles peuvent bénéficier de ce comportement parce que les femelles sont plus grandes et peuvent contrôler la part relative des tentatives de reproduction, tandis que les femelles bénéficient du fait qu'une équipe de mâles défend un territoire de haute qualité et fournit des soins coopératifs aux jeunes (Faaborg et al. 1995 ; Delay et al. 1996). En revanche, les mâles qui s'assurent plusieurs partenaires (c'est-à-dire la polygamie) peuvent produire plus de descendants au cours de leur vie que les femelles.

La façon dont un individu obtient sa position de reproduction dans un groupe peut à la fois affecter et être affectée par la composition du groupe. Par exemple, un individu peut attendre son heure et finalement se reproduire dans son territoire natal où il est déjà très lié aux auxiliaires du groupe (Kokko et Ekman 2002). En revanche, l'usurpation d'un reproducteur dans un groupe peut entraîner une instabilité sociale considérable, une dispersion accrue des membres du groupe et, en fin de compte, un groupe plus petit et moins apparenté génétiquement (Whitman et al. 2004 ; Brainerd et al. 2008).

Répondre aux questions sur la fitness des éleveurs coopératifs nécessite des études à long terme ainsi que des données complètes (ou presque) sur la composition et la taille des groupes, ce qui peut être extrêmement difficile à obtenir. Les loups gris (*Canis lupus*) sont des reproducteurs coopératifs bien étudiés qui vivent et se reproduisent en groupes typiquement composés de membres de la famille (Boyd et al. 2023). Les données génétiques à long terme existantes dans l'Idaho, aux États-Unis, peuvent donner des indications sur les caractéristiques de la reproduction au cours de la vie et sur l'aptitude directe de ce reproducteur coopératif.

Chez les loups, la dispersion est souvent le fait des mâles (Boyd et al. 2023). On peut donc s'attendre à ce que les femelles héritent plus souvent que les mâles d'une position de reproduction au sein de leur groupe natal et qu'elles aient par conséquent une plus grande parenté génétique avec le groupe existant qui est composé en grande partie de frères et sœurs. En outre, les loups mâles peuvent avoir une meilleure aptitude directe au cours de leur vie que les femelles parce que les mâles peuvent s'accoupler avec plus d'une femelle dans un groupe (polygamie). En revanche, les femelles pourraient avoir une meilleure aptitude directe au cours de leur vie en raison de la probabilité qu'elles se reproduisent même lorsqu'elles sont plus âgées et sénescents ou même lorsqu'il y a une femelle reproductrice dominante dans un groupe (polygamie). **J'ai demandé en quoi les caractéristiques reproductives des loups mâles et femelles différaient au cours de leur vie.** J'ai prédit que la parenté génétique avec les auxiliaires serait plus élevée pour les femelles que pour les mâles en raison du comportement philopatride des loups femelles, que la taille des groupes serait similaire entre les sexes, que les femelles hériteraient des positions de reproduction au sein des groupes plus souvent que les mâles en raison des différences de stratégies de dispersion entre les sexes, les mâles auraient plus de partenaires à vie et produiraient plus de jeunes que les femelles en raison de la polygamie, et les femelles se reproduiraient pendant plus d'années que les mâles en raison

de la probabilité que les femelles continuent à se reproduire (avec un nouveau partenaire) après la mort d'un partenaire ou son expulsion du groupe.

METHODE

Zone d'étude

Nous (l'auteur et le personnel de terrain) avons échantillonné des loups dans 3 zones d'étude (nord, est et sud) en Idaho, États-Unis (Fig. 1). Les températures annuelles allaient de -13°C à 36°C (Western Regional Climate Center 2016), les précipitations de 30 à 130 cm et l'altitude de 646 à 3 219 m. La zone d'étude nord (3 189 km², Fig. 1) était composée de forêts de thuya géant (*Thuja plicata*), de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), d'épicéa d'Engelmann (*Picea engelmannii*) et de pin Lodgepole (*Pinus contorta*). Les zones d'étude orientale (3 388 km²; Fig. 1) et méridionale (3 861 km²; Fig. 1) étaient composées en grande partie de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*), de pins tordus, de forêts mixtes d'épicéas et de steppes de Big Sagebrush (*Artemisia tridentata*). Les loups ont été chassés et piégés pendant la majeure partie de la durée de cette étude, à partir de 2009 et chaque année par la suite. Il n'y a pas eu de chasse ni de piégeage en 2008 et 2010. La densité des loups était en moyenne de 20,3 loups/1 000 km² et variait entre 10,1 et 26,6 loups/1 000 km² au cours de mon étude.

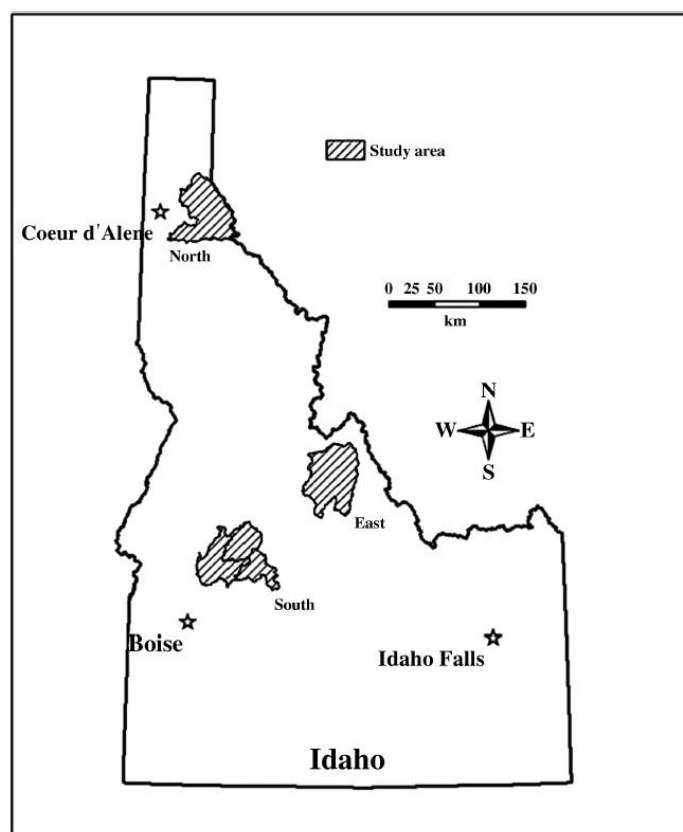


Fig. 1. Trois zones d'étude en Idaho, États-Unis, où des loups ont été échantillonnés génétiquement, de 2008 à 2018

Méthodes de terrain

Nous avons collecté des excréments de loups sur les sites d'élevage de louveteaux de juin à août, de 2008 à 2018. Lorsque cela était possible, nous avons utilisé le système de positionnement global (GPS) ou la radio-télémetrie des loups pour localiser les sites d'élevage des petits. Les loups ont été munis de colliers radio dans le cadre des efforts de surveillance de la population par le U.S. Fish and Wildlife Service, le Idaho Department of Fish and Game

et la Tribue Nez Perce. Lorsqu'il y avait des loups sans collier radio, nous avons étudié les sites historiques d'élevage des petits et les sites prédits par un modèle d'habitat qui avait une forte probabilité ($\geq 70\%$ d'adéquation) d'être un site d'élevage des petits (Ausband et al. 2010). Sur les sites de loups avec ou sans collier, les techniciens ont montré (Harrington et Mech 1982) et ont essayé de trouver un centre d'activité (zone où les petits se rassemblent) en cherchant dans la zone ou en cherchant autour des groupes GPS de loups (> 5 emplacements dans un rayon de 1 km pendant > 7 jours) et des emplacements de radio-téléométrie lorsqu'ils étaient disponibles. Une fois le centre d'activité localisé, 4 à 8 techniciens ont collecté des crottes de loups (petits et adultes) pendant 3 à 5 heures, en rayonnant à partir du centre d'activité sur les pistes de loups existantes jusqu'à 500 m pour s'assurer qu'un nombre adéquat de crottes d'adultes soit collecté (Ausband et al. 2010 ; Stenglein et al. 2010*b*). Nous avons également collecté des excréments accidentels trouvés en dehors des sites d'élevage des petits et nous avons essayé de rééchantillonner chaque groupe chaque année. Nous avons collecté 125 à 200 échantillons par groupe chaque année, ce qui a généralement permis de détecter tous les individus du groupe (Stenglein et al. 2011). L'échantillonnage a été réalisé sous l'égide de l'IACUC de l'Université du Montana (Protocole d'utilisation des animaux 008-09MMMCWRU).

Méthodes de laboratoire

Nous (l'auteur et le personnel du laboratoire) avons effectué des analyses d'ADN au Laboratoire de génétique écologique, évolutive et de conservation de l'Université de l'Idaho (Moscou, Idaho). Nous avons extrait l'ADN des échantillons de crottes avec des kits Qiagen (Qiagen, Valencia, Californie) et nous avons inclus un contrôle négatif pour tester la contamination. Nous avons d'abord examiné tous les échantillons dans le cadre d'un test d'identification des espèces en utilisant la co-amplification et l'analyse de fragments de 3 courts segments de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial pour éliminer les espèces non ciblées et les échantillons de faible qualité. Nous avons ensuite tenté de génotyper tous les échantillons identifiés lors du test de l'ADNmt comme étant des loups ou des chiens (*C. familiaris*) en utilisant 18 loci microsatellites de l'ADN nucléaire (AHT103, AHT109, AHT121, AHT200, C05.377, C09.173, C37.172, Cxx.119, Cxx.250, FH2001, FH2004, FH2010, FH2054, FH2088, FH2137, FH2611, FH2670, FH3725 ; Holmes et al. 1994 ; Breen et al. 2001 ; Guyon et al. 2003 ; Salim et al. 2007 ; Ostrander et al. 2017). Nous avons d'abord amplifié tous les échantillons deux fois pour le génotypage et exigé une amplification réussie des allèles à ≥ 5 loci pour que l'échantillon continue pour 1 à 3 PCR supplémentaires jusqu'à ce que 18 loci totaux soient amplifiés, tandis que nous avons écarté les échantillons qui se sont amplifiés à < 5 loci. Pour chaque locus, il fallait ≥ 2 amplifications PCR indépendantes pour obtenir le consensus d'un hétérozygote et ≥ 3 amplifications PCR indépendantes pour obtenir le consensus d'un homozygote. Nous avons comparé tous les génotypes consensuels et tous les génotypes uniques d'individus précédemment identifiés en utilisant le programme Genalex (Peakall et Smouse 2006) pour faire correspondre les échantillons et distinguer les génotypes uniques. Pour tenir compte des erreurs de génotypage non détectées, nous avons regroupé les échantillons ne correspondant pas par abandon allélique à seulement 1 locus (par exemple, 102, 102 *vs.* 102, 106) comme un seul individu (Adams et Waits 2007). Nous avons utilisé Reliotype (Miller et al. 2002) pour tester la précision des génotypes uniques capturés une seule fois en nous assurant que le génotype atteignait un seuil de précision de 95%. De plus amples détails concernant les méthodes de laboratoire peuvent être trouvés dans Stenglein et al. (2010*a*, 2010*b*), Stenglein et al. (2011), et Stansbury et al. (2014). Nous

avons analysé tous les échantillons collectés en 2008 et 2009. Après 2010, nous avons utilisé des analyses de raréfaction (Stenglein et al. 2011) pour sous-échantillonner l'efficacité économique et nous avons analysé 40 échantillons d'adultes et 25 échantillons de petits de chaque groupe. Si un groupe comptait plus de 2 individus détectés une seule fois, nous avons analysé des échantillons supplémentaires lorsqu'ils étaient disponibles afin d'obtenir 10 génotypes consensuels supplémentaires.

Méthodes d'analyse

En plus d'estimer l'hétérozygotie observée pour les individus et la taille du groupe à partir des génotypes obtenus, j'ai déterminé la maternité et la paternité à partir d'analyses généalogiques en utilisant Program COLONY, version 2.0.5.5 (Jones et Wang 2009). J'ai inclus tous les mâles et femelles adultes en tant que parents potentiels et tous les petits échantillonnés en tant que progéniture potentielle pour chaque année. J'ai d'abord calculé les fréquences alléliques pour l'année dans le programme COANCESTRY version 1.0.1.5 (Wang 2011), puis je les ai importées dans le programme COLONY pour les utiliser dans les analyses généalogiques. J'ai autorisé la polygamie chez les deux sexes et supposé un taux d'abandon allélique de 0,01. Enfin, j'ai utilisé le programme COANCESTRY (Wang 2011) pour estimer la parenté génétique Trio ML entre les éleveurs et les aides adultes au sein de chaque groupe pour chaque année.

Pour chaque mâle et femelle reproducteur dont je connaissais le début et la fin de la reproduction, j'ai testé les différences de parenté génétique avec les aides, la taille du groupe (c'est-à-dire le nombre d'adultes), le nombre de partenaires, le nombre de petits produits (c'est-à-dire l'aptitude directe à vie), le nombre d'années de reproduction, pour les loups mâles et femelles, à l'aide de tests-tests. Enfin, j'ai utilisé une régression logistique binomiale pour tester les différences entre les femelles et les mâles et pour savoir s'ils avaient été adoptés comme reproducteurs à l'extérieur du groupe ou s'ils avaient hérité de la position de reproducteur à l'intérieur du groupe. Les analyses ont été effectuées avec le programme R, version 4.0.4 (The R Foundation for Statistical Computing 2021).

RESULTATS

La probabilité d'identité pour les frères et sœurs (c'est-à-dire la chance que deux individus aient le même génotype) était faible et variait de $3,54 \times 10^{-4}$ à $1,18 \times 10^{-3}$. J'ai documenté l'histoire complète de la reproduction de 11 loups mâles et de 18 louves femelles au cours de leur vie (Ausband 2023). La probabilité de correspondre à une paire de parents était de 0,99 (SD = 0,03) pour l'ensemble des 29 reproducteurs. Les femelles reproductrices ont été en moyenne 4,6 ans dans la meute (de 2 à 9 ans) alors que les mâles ont été en moyenne 4,5 ans (de 2 à 6 ans). Les femelles avaient en moyenne 3,3 ans au moment de la première reproduction (écart-type = 1,3) tandis que les mâles avaient en moyenne 2,9 ans (écart-type = 0,7).

La parenté génétique entre les reproducteurs et les auxiliaires était d'environ 0,25 et ne différait pas entre les femelles et les mâles (Tableaux 1 et 2). La taille moyenne des groupes était légèrement plus importante pour les femelles (6,4, SD = 2,8) que pour les mâles (5,8, SD = 1,9), mais cela n'était pas statistiquement significatif (Tableau 2). Les femelles ont hérité des positions de reproduction au sein des groupes près de 4,5 fois plus souvent que les mâles ($P = 0,004$; Tableaux 1 et 2). Environ 28% ($n = 8$) des loups femelles et mâles ont eu plus

d'un partenaire dans leur vie, parfois au cours de la même tentative de reproduction (c'est-à-dire polyandrie et polygamie). Les loups femelles et mâles ont eu de 1 à 5 partenaires au cours de leur vie et le nombre moyen de partenaires ne diffère pas entre les sexes (Tableaux 1 et 2). Les femelles ont produit en moyenne 7,1 petits au cours de leur vie (SD = 5,5) avec une fourchette de 1 à 20 petits, alors que les mâles ont engendré 10,8 petits (SD = 7,5) avec une fourchette de 1 à 25 petits et il n'y avait pas de différence significative entre les sexes (Tableaux 1 et 2). Il n'y avait pas non plus de différence dans la durée de la reproduction (Tableau 2) ; le nombre moyen d'années de reproduction pour les femelles était de 1,7 ans (SD = 1,2), alors que les mâles avaient une moyenne de 2,4 ans (SD = 1,3). Enfin, les loups qui se sont reproduits ≥ 3 ans étaient susceptibles (71%, $n = 5$) d'avoir >1 partenaire au cours de leur vie.

Tableau 1. Caractéristiques reproductives à vie des loups gris reproducteurs femelles ($n = 18$) et mâles ($n = 11$) en Idaho, États-Unis, 2008 à 2018

	Years breeding (SD)	No. of partners (SD)	No. of pups produced (SD)	Genetic relatedness to helpers (SD)	No. of adults in group (SD)	Inherit breeding position from within group
Females	1.7 (1.2)	1.3 (0.7)	7.1 (7.5)	0.26 (0.13)	6.4 (2.8)	77.8%
Males	2.4 (1.3)	1.6 (0.8)	10.8 (7.5)	0.27 (0.12)	5.8 (1.9)	18.1%

Tableau 2. Différences entre les caractéristiques reproductives à vie des loups gris reproducteurs femelles ($n = 18$) et mâles ($n = 11$) dans l'Idaho, États-Unis, 2008 à 2018

Question	Answer
Did genetic relatedness to helpers differ between female and male breeders?	No ($T = -0.20, P = 0.84$)
Did group size differ between female and male breeders?	No ($T = 0.61, P = 0.54$)
Did females inherit breeding positions from within groups more often than males?	Yes ($Z = 2.76, P = 0.004$)
Did the number of lifetime mates differ between females and males?	No ($T = -0.72, P = 0.48$)
Did the total number of pups produced differ between females and males?	No ($T = -1.42, P = 0.17$)
Did the total number of years breeding differ between females and males?	No ($T = -1.46, P = 0.16$)

DISCUSSION

Les opportunités de reproduction dans les populations d'éleveurs coopératifs sont peu nombreuses et la plupart des individus ne deviennent pas éleveurs. Bien que dans certains cas les loups puissent avoir une longévité raisonnable (par exemple 14-15 ans ; Ausband et al. 2009), et que les individus puissent occuper les sites de reproduction pendant plusieurs années, la durée de vie était généralement courte pour les loups qui atteignaient le **statut** de reproducteur. Les loups se remettent souvent en couple avec d'autres individus après la mort ou l'expulsion d'un partenaire, certains loups se remettant en couple avec jusqu'à 5 individus au cours de leur vie. En fin de compte, l'aptitude directe variait considérablement chez les loups reproducteurs femelles et mâles.

Comme les loups dans cette étude, les femelles suricates (*Suricata suricatta*) ont montré de grandes variations dans la durée de la reproduction et la production de la vie entière (Hodge et al. 2008). Stahler et al. (2013) ont également montré une variation substantielle dans la production reproductrice des louves en fonction des influences au niveau du groupe et de la population et même de l'âge de l'individu. De même, les loups de Scandinavie montrent une variation remarquable de l'âge à la première reproduction en fonction de la taille de la population et du niveau de consanguinité estimé dans la population (Wikenros et al. 2021), bien que l'âge moyen à la première reproduction (3 ans pour les femelles, 2 ans pour les mâles) soit similaire à ce que j'ai observé pour les deux sexes.

Je rapporte l'aptitude directe (c'est-à-dire les petits produits) mais certains individus peuvent avoir bénéficié du fait d'être dans des groupes et d'aider à élever des jeunes qui n'étaient pas les leurs (c'est-à-dire **l'aptitude inclusive** ; Hamilton 1964). Dans certains cas, l'aptitude inclusive peut produire une aptitude plus élevée au cours d'une vie que la reproduction sur un territoire par soi-même (Koenig et al. 2023). Bien que je sache quand un individu est présent dans un groupe, je ne sais pas dans quelle mesure il a pu s'occuper des jeunes de ce groupe ; mes déductions se limitent donc à des mesures d'aptitude directe.

Comme en Pologne (Jędrzejewski et al. 2005), les femelles loups avaient tendance à hériter des postes de reproduction au sein de leur groupe alors que les mâles étaient souvent **adoptés à des postes de reproduction à l'extérieur du groupe**. Ausband (2022) a trouvé des résultats similaires pour les loups de l'Idaho en utilisant un échantillon d'individus plus important que celui présenté ici. Une telle dispersion basée sur le sexe a été largement documentée à travers les taxons et les espèces et dépend en partie de l'évitement de la consanguinité, de la compétition entre les parents, et des flux dans l'abondance de la nourriture ou des changements dans l'adéquation de l'habitat (Li et Kokko, 2009).

La durée de reproduction était relativement courte pour les loups de l'Idaho (environ 2 ans). En Espagne, où le braconnage des loups était courant, la durée de reproduction était étonnamment plus de deux fois plus longue, bien que cette estimation ait été dérivée de 6 reproducteurs et puisse être un artefact de la taille de l'échantillon (Blanco et Cortes 2007). La durée de reproduction dans une population de loups en Scandinavie et en Pologne où la mortalité causée par l'homme était courante (86% des événements de dissolution de paires au destin connu étaient causés par l'homme en Scandinavie ; 10% à 64% de prélèvement annuel en Pologne était similaire à l'Idaho ; Jędrzejewski et al. 2005 ; Milleret et al. 2017). Parce que la durée de reproduction chez les loups est relativement courte, nous pourrions nous attendre à ce que la disponibilité de la nourriture, la taille et la composition du groupe, et les décisions d'accouplement (par exemple, la polygamie) aient des effets profonds sur la fitness des individus.

Pourquoi les couples se dissolvent-ils ? Plusieurs hypothèses existent pour expliquer la décision de divorcer chez les couples d'oiseaux monogames, y compris l'incompatibilité, de meilleures options, et même le divorce forcé par un troisième individu (Choudhury 1995). Dans la plupart des cas, je ne savais pas quelle était la durée de vie d'un couple reproducteur. Les couples de loups accouplés en Scandinavie, cependant, se dissolvent généralement en raison de la mort de l'un des individus (Milleret et al. 2017) et je présume que c'était le cas pour la plupart des événements de dissolution de couple observés dans cette étude.

References

- Adams JR, Waits LP. 2007. An efficient method for screening faecal DNA genotypes and detecting new individuals and hybrids in the Red Wolf (*Canis rufus*) experimental population area. *Conservation Genetics* 8(1):123–131. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9154-5>
- Ausband DE. 2022. Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in gray wolves. *Ethology* 128(2):152–158. <https://doi.org/10.1111/eth.13250>
- Ausband DE. 2023. Lifetime wolf breeder data [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8422986>
- Ausband DE, Holyan J, Mack C. 2009. Longevity and adaptability of a reintroduced Gray Wolf. *Northwestern Naturalist* 90(1):44–47. <https://www.jstor.org/stable/20628113>
- Ausband DE, Mitchell MS, Doherty K, Zager P, Mack CM, Holyan J. 2010. Surveying predicted rendezvous sites to monitor Gray Wolf populations. *Journal of Wildlife Management* 74(5):1043–1049. <https://doi.org/10.2193/2009-303>
- Balshine S, Leach B, Neat F, Reid H, Taborsky M, Werner N. 2001. Correlates of group size in a cooperatively breeding cichlid fish (*Neolamprologus pulcher*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50(2):134–140. <https://doi.org/10.1007/s002650100343>
- Barati A, Andrew RL, Gorrell JC, Etezadifar F, McDonald PG. 2018. Genetic relatedness and sex predict helper provisioning effort in the cooperatively breeding noisy miner. *Behavioral Ecology* 29(6):1380–1389. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary109>
- Blanco JC, Cortes Y. 2007. Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology* 273(1):114–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x>
- Boyd DK, Ausband DE, Cluff HD, Heffelfinger JR, Hinton JW, Patterson BR, Wydeven AP. 2023. North American wolves. In: Hiller TL, Applegate RD, Bluett RD, Frey SN, Gese EM, Organ JF, editors. *Wild furbearer management and conservation in North America*. Helena (MT, USA): Wildlife Ecology Institute; p. 32.1–32.72.
- Brainerd SM, Andren H, Bangs EE, Bradley EH, Fontaine JA, Hall W, Iliopoulos Y, Jimenez MD, Jozwiak EA, Liberg O, et al. 2008. The effects of breeder loss on wolves. *Journal of Wildlife Management* 72(1):89–98. <https://doi.org/10.2193/2006-305>
- Breen M, Jouquand S, Renier C, Mellersh CS, Hitte C, Holmes NG, Chéron A, Suter N, Vignaux F, Bristow AE, et al. 2001. Chromosome-specific single-locus FISH probes allow anchorage of an 1800-marker integrated radiation-hybrid/linkage map of the domestic dog genome to all chromosomes. *Genome Research* 11(2001):1784–1795. <https://doi.org/10.1101/gr.189401>
- Bygott JD, Bertram BCR, Hanby JP. 1979. Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. *Nature* 282(5741):839–841. <https://doi.org/10.1038/282839a0>
- Choudhury S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* 50(2):413–429. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0256>
- DeLay LS, Faaborg J, Naranjo J, Paz SM, deVries T, Parker PG. 1996. Paternal care in the cooperatively polyandrous Galapagos Hawk. *The Condor* 98(2):300–311. <https://doi.org/10.2307/1369148>
- Faaborg J, Parker PG, DeLay L, deVries T, Bednarz JC, Paz SM, Naranjo J, Waite TA. 1995. Confirmation of cooperative polyandry in the Galapagos Hawk (*Buteo galapagoensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36(1995):83–90. <https://doi.org/10.1007/BF00170712>
- Guyon R, Lorentzen TD, Hitte C, Kim L, Cadieu E, Parker HG, Quignon P, Lowe JK, Renier C, Gelfenbeyn B, et al. 2003. A 1-Mb resolution radiation hybrid map of the canine genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(9):5296–5301. <https://doi.org/10.1073/pnas.0831002100>
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behavior. I. *Journal of Theoretical Biology* 7(1):1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Harrington FH, Mech LD. 1982. An analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *Journal of Wildlife Management* 46(3):686–693. <https://doi.org/10.2307/3808560>
- Hodge SJ, Manica A, Flower TP, Clutton-Brock TH. 2008. Determinants of reproductive success in dominant female meerkats. *The Journal of Animal Ecology* 77(1):92–102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01318.x>
- Holmes NG, Strange NJ, Binns MM, Mellersh CS, Sampson J. 1994. Three polymorphic canine microsatellites. *Animal Genetics* 25(3):200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.1994.tb00122.x>

- Jędrzejewski W, Branicki W, Veit C, MeĐugorac I, Pilot M, Bunevich AN, Jędrzejewska B, Schmidt K, Theuerkauf J, Okarma H, et al. 2005. Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus*. *Acta Theriologica* 50(1):3–22. <https://doi.org/10.1007/bf03192614>
- Jones O, Wang J. 2009. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10(3):551–555. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>
- Koenig WD, Barve S, Haydock J, Dugdale HL, Oli MK, Walters EL. 2023. Lifetime inclusive fitness effects of cooperative polygamy in the Acorn Woodpecker. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 120(19):e2219345120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2219345120>
- Kokko H, Ekman J. 2002. Delayed dispersal as a route to breeding: territorial inheritance, safe havens, and ecological constraints. *The American Naturalist* 160(4):468–484. <https://doi.org/10.1086/342074>
- Li XY, Kokko H. 2019. Sex-biased dispersal: a review of the theory. *Biological Reviews* 94(2):721–736. <https://doi.org/10.1111/brv.12475>
- Miller CR, Joyce P, Waits LP. 2002. Assessing allelic dropout and genotype reliability using maximum likelihood. *Genetics* 160(1):357–366. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.1.357>
- Milleret C, Wabakken P, Liberg O, Akesson M, Flagstaad O, Andreassen HP, Sand H. 2017. Let's stay together? Intrinsic and extrinsic factors involved in pair bond dissolution in a recolonizing wolf population. *Journal of Animal Ecology* 86(1):43–54. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.1.357>
- Moehlman PD. 1979. Jackal helpers and pup survival. *Nature* 277(5695):382–383. <https://doi.org/10.1038/277382a0>
- Ostrander EA, Wayne RK, Freedman AH, Davis BW. 2017. Demographic history, selection and functional diversity of the canine genome. *Nature Reviews Genetics* 18(12):705–720. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.67>
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology* 6(1):288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Rood JP. 1990. Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* 39(3):566–572. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(05\)80423-3](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(05)80423-3)
- Salim DC, Akimoto AA, Carvalho CB, Oliveira SF, Grisolia CK, Moreira JR, Klautau-Guimarães MN. 2007. Genetic variability in maned wolf based on heterologous short-tandem repeat markers from domestic dog. *Genetics and Molecular Research* 6(2):348–357.
- Stahler DR, MacNulty DR, Wayne RK, vonHoldt B, Smith DW. 2013. The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *The Journal of Animal Ecology* 82(1):222–234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02039.x>
- Stansbury CS, Ausband DE, Zager P, Mack CM, Miller CR, Pennell MW, Waits LP. 2014. A long-term population monitoring approach for a wide-ranging carnivore: noninvasive genetic sampling of Gray Wolf rendezvous sites in Idaho, USA. *Journal of Wildlife Management* 78(6):1040–1049. <https://doi.org/10.1002/jwmg.736>
- Stenglein JL, De Barba M, Ausband DE, Waits LP. 2010a. Impacts of sampling location within a faeces on DNA quality in two carnivore species. *Molecular Ecology Resources* 10(1):109–114. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02670.x>
- Stenglein JL, Waits LP, Ausband DE, Zager P, Mack CM. 2010b. Efficient noninvasive genetic sampling for monitoring reintroduced wolves. *Journal of Wildlife Management* 74(5):1050–1058. <https://doi.org/10.2193/2009-305>
- Stenglein JL, Waits LP, Ausband DE, Zager P, Mack CM. 2011. Estimating Gray Wolf pack size and family relationships using noninvasive genetic sampling at rendezvous sites. *Journal of Mammalogy* 92(4):784–795. <https://doi.org/10.1644/10-mamm-a-200.1>
- The R Foundation for Statistical Computing. 2021. Program R, version 4.0.4.
- Wang J. 2011. COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources* 11(1):141–145. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02885.x>
- Western Regional Climate Center. 2016. Historical climate information. [accessed 20 Aug 2018]. <http://www.wrcc.dri.edu>
- Whitman K, Starfield AM, Quadling HS, Packer C. 2004. Sustainable trophy hunting of African lions. *Nature* 428(6979):175–178. <https://doi.org/10.1038/nature02395>
- Wikenros C, Gicquel M, Zimmerman B, Flagstad O, Akesson M. 2021. Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society of London, B: Biological Sciences* 288(1948):20210207. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0207>