

# Les loups gris reproducteurs sont plus vulnérables aux prélèvements pendant la saison de reproduction


Received: 27 December 2023 | Revised: 15 June 2024 | Accepted: 1 July 2024

DOI: 10.1002/wsb.1553



## RESEARCH ARTICLE

# Gray wolf breeders are more vulnerable to harvest during the breeding season

Peter F. Rebholz<sup>1</sup>  | Lisette P. Waits<sup>2</sup> | David E. Ausband<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 975 West 6th Street, Moscow, ID 83844, USA

<sup>2</sup>Department of Fish and Wildlife Sciences, University of Idaho, 875 Perimeter Drive MS1136, Moscow, ID 83844-1136, USA

<sup>3</sup>U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 875 Perimeter Drive, MS 1141, Moscow, ID 83844, USA

### Correspondence

Peter F. Rebholz, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 975 West 6th Street, Moscow, ID 83844, USA.

Email: [prebholz@uidaho.edu](mailto:prebholz@uidaho.edu) and [prebholz02@gmail.com](mailto:prebholz02@gmail.com)

## Résumé

Chez les carnivores qui se reproduisent en coopération, les reproducteurs sont essentiels à la perpétuation du groupe ; la mort ou l'élimination d'un reproducteur individuel peut affecter considérablement la composition du groupe, le contenu génétique et la croissance à court terme de la population. La compréhension du nombre de reproducteurs récoltés et du moment de la récolte peut améliorer notre connaissance de la façon dont la mortalité affecte les groupes de reproducteurs coopératifs. Les loups gris (*Canis lupus*) de l'Idaho, aux États-Unis, sont exposés à une récolte annuelle et constituent une espèce idéale pour étudier les effets de la récolte sur le renouvellement des reproducteurs. Nous avons combiné des génotypes provenant d'échantillons de tissus de loups prélevés avec des analyses de parenté et des âges d'anneau de ciment et nous avons estimé quand et combien de loups reproducteurs ont été prélevés. Nous avons génotypé et vieilli 229 adultes et 203 louveteaux en utilisant des échantillons de tissus et de dents de loups prélevés entre 2014 et 2016. Nous avons identifié un nombre minimum de 33 reproducteurs dans la récolte et avons constaté qu'ils ont été récoltés de manière **disproportionnée** plus pendant la saison de reproduction. Nous avons estimé qu'un minimum de ~14,5% des loups adultes récoltés chaque année, soit environ 1 sur 7, étaient des reproducteurs. Nous supposons que leur comportement pendant la saison de reproduction peut augmenter leur **vulnérabilité** au prélèvement. En établissant un lien entre l'histoire de vie de l'animal et sa vulnérabilité à la mortalité causée par l'homme, nous montrons que les gestionnaires pourraient structurer les saisons de chasse de manière à ce qu'il y ait moins de chevauchement avec la saison de reproduction des loups s'ils sont préoccupés par les conséquences démographiques de la chasse aux reproducteurs.

**MOTS CLÉS** : éleveur, *Canis lupus*, élevage coopératif, loup gris, prélèvement, chasse, piégeage

## INTRODUCTION

Certaines espèces ont évolué pour vivre en groupe, en partie parce que cela réduit la charge de travail liée à l'élevage des jeunes et augmente la fitness (Solomon et French 1997). Ces espèces à **reproduction coopérative** vivent en groupes dans lesquels un ou plusieurs membres non reproducteurs (les assistants) aident les reproducteurs (c'est-à-dire les individus qui ont produit les jeunes de l'année) à élever et à protéger leurs jeunes en défendant leur territoire, en leur fournissant de la nourriture et en leur enseignant des compétences fondamentales pour leur survie à long terme (Solomon et French 1997, Clutton-Brock 2006). Les stratégies comportementales varient d'une espèce à l'autre et sont influencées par des facteurs environnementaux, génétiques et démographiques. Par exemple, la taille et la composition d'un groupe sont des facteurs dynamiques qui peuvent affecter la persistance d'un groupe car la quantité d'effort qu'un individu contribue au groupe peut varier en fonction des différents rôles qu'il joue ainsi que de son sexe et de sa classe d'âge (Russell 2004, Ausband et al. 2015, Ausband et al. 2017a, Downing et al. 2021).

Les reproducteurs, en particulier, peuvent avoir une **influence disproportionnée** sur la persistance du groupe et la croissance de la population (Brainerd et al. 2008). Chez certaines espèces à **reproduction coopérative**, les mâles et les femelles reproducteurs passent plus de temps que les autres membres du groupe à aider directement et indirectement à l'élevage des jeunes. Par exemple, dans les meutes de loups gris (*Canis lupus*), les mâles et les femelles reproducteurs s'occupent davantage des petits que les autres membres de la meute au cours du **premier mois** suivant leur naissance (Mech et Boitani 2003). Les femelles reproductrices s'occupent directement des petits et les nourrissent au cours des premiers mois suivant la naissance, et le mâle reproducteur contribue indirectement aux soins apportés aux petits en fournissant de la nourriture à la mère allaitante et en défendant son territoire (Mech et Boitani 2003, Boyd et al. 2023). De même, les individus non reproducteurs peuvent également contribuer à l'élevage des jeunes par des comportements tels que le ravitaillement et la garde des petits (Packard 2003, Ausband et al. 2016). Des études sur les loups gris et les loups rouges (*C. rufus*) montrent que le retrait d'individus de certaines classes de sexe et d'âge d'un groupe peut avoir des conséquences directes et indirectes pour une population en diminuant le recrutement et la taille du groupe après la mort des reproducteurs (Brainerd et al. 2008, Sparkman et al. 2017).

Les carnivores vivant en groupe ont été établis comme espèces modèles pour étudier le rôle que **chaque individu** joue au sein d'un groupe social de reproduction coopérative et la façon dont certains rôles sont essentiels à la fitness des reproducteurs et à la **persistance** du groupe (Loveridge et al. 2007 ; Ausband et al. 2017a, b ; Sparkman et al. 2017 ; Tanaka et al. 2018). Chez de nombreux carnivores vivant en groupe, les reproducteurs sont essentiels à la perpétuation du groupe, et la mort ou le retrait d'un reproducteur individuel peut grandement affecter la composition du groupe, le contenu génétique et la croissance à court terme de la population (Ausband et al. 2015, Bohling et Waits 2015). Le prélèvement de lions africains (*Panther leo*) a augmenté la fréquence de renouvellement des reproducteurs, car le prélèvement visait de manière disproportionnée les grands mâles qui généraient généralement les petits de plusieurs femelles résidentes dans le groupe (Loveridge et al. 2007). La mortalité causée par l'homme peut avoir des **effets cumulés** sur les loups vivant en groupe.

Des études ont montré que le prélèvement a des effets directs (retrait d'un individu d'une population) et indirects sur la fitness et le recrutement des loups au niveau des individus et des groupes (Ausband et al. 2017*a, b*). Les **effets indirects** du prélèvement peuvent réduire la fitness en limitant la durée des liens de couple et la taille du groupe et en augmentant le renouvellement des reproducteurs, tous facteurs qui ont été corrélés avec les performances d'un groupe en matière d'aloparentalité, d'évitement des prédateurs, de chasse et de recrutement des petits (Clutton-Brock 2006).

Dans l'Idaho, aux États-Unis, les loups gris sont chassés chaque année et les saisons de chasse **chevauchent** les périodes de reproduction, de dispersion et d'élevage des petits. Les loups défendent les territoires établis, les groupes et les positions de reproduction par des hurlements, des marquages olfactifs ou même des conflits directs (Mech et Boitani 2003, Boyd et al. 2023). Ces comportements (par exemple, les hurlements) peuvent être exploités par les chasseurs et les piégeurs et peuvent conduire à un biais en faveur de certaines classes de sexe et d'âge dans la récolte de loups. Par exemple, les reproducteurs peuvent être plus sensibles aux leurres auditifs ou olfactifs utilisés par les chasseurs et les piégeurs pendant la saison de reproduction. **De même, les adultes en dispersion à la recherche de partenaires peuvent également être particulièrement vulnérables** (Nichols et al. 2014). Par conséquent, les adultes en dispersion peuvent ignorer plus de risques que les autres classes d'âge et groupes sociaux de loups dans la région (Pusey 1987). La façon dont le moment de l'exploitation coïncide avec ces étapes du cycle de vie et leur influence sur le comportement individuel et la vulnérabilité à l'exploitation est mal comprise. Bien que la gestion du loup gris dans le nord-ouest des États-Unis fasse l'objet de vifs débats (Gude et al. 2012), les effets du comportement du loup sur sa vulnérabilité à la chasse et au piégeage ne sont pas bien compris. En outre, malgré certaines déductions sur la façon dont le retrait des reproducteurs d'un groupe affecte la démographie de la population, on sait peu de choses sur les **schémas temporels** de la **vulnérabilité** des reproducteurs au prélèvement public réglementé et sur la période de l'année où ils sont susceptibles d'être prélevés dans les populations établies. De nombreuses espèces se reproduisant en coopération ne sont pas soumises à des prélèvements annuels récurrents, de sorte qu'une grande partie de la littérature existante ne permet pas de tirer de telles conclusions sur leur vulnérabilité (Ausband et al. 2024).

Nous avons cherché à estimer la fréquence relative des reproducteurs (c'est-à-dire les individus qui ont produit les jeunes de l'année) dans les prélèvements de loups en Idaho, et à vérifier si les reproducteurs étaient prélevés de manière disproportionnée pendant la saison de reproduction. Dans l'Idaho, l'État exige que les loups soient enregistrés après leur capture. Le personnel de l'Idaho Department of Fish and Game (IDFG) peut alors enregistrer le sexe de l'individu et prélever des échantillons pour déterminer l'âge et obtenir un échantillon génétique pour l'identification de l'individu. En utilisant ces échantillons et les données associées, les génotypes multilocus peuvent être utilisés pour reconstruire les pedigrees et estimer la parenté entre les individus, ce qui peut ensuite être utilisé pour étudier les systèmes d'accouplement et les relations entre les individus récoltés (Stenglein et al. 2011, Clendenin et al. 2020, Shimozuru et al. 2022). De telles approches génétiques peuvent permettre aux biologistes de savoir si le fait de savoir qui meurt dans un groupe et à quel moment a une incidence sur la persistance du groupe et le succès de la reproduction (Ausband et al. 2017*b*). Ici, nous avons utilisé des données génétiques et une analyse de la parenté pour développer

une méthode utile pour estimer le nombre de reproducteurs dans la récolte de loups et pour déterminer quand les reproducteurs étaient les plus vulnérables à la récolte.

Nous avons supposé qu'en utilisant des analyses de filiation et des échantillons de tissus prélevés, nous pouvions estimer la fréquence des reproducteurs prélevés parce que les loups de toutes les classes d'âge sont prélevés chaque année et qu'il y aurait plusieurs individus prélevés dans le même groupe familial. Nous avons **prédit** qu'un nombre suffisant de meutes auraient à la fois des reproducteurs et des petits récoltés pour déterminer la fréquence des reproducteurs dans les récoltes. **Nous avons également émis l'hypothèse que les reproducteurs seraient plus vulnérables au prélèvement pendant la saison de reproduction** (c'est-à-dire de janvier à début février en Idaho) parce qu'ils seraient concentrés sur la recherche d'un partenaire ou la défense de leur position en tant que reproducteur et moins concentrés sur les menaces présentées par les chasseurs, et donc plus susceptibles d'examiner les indices auditifs et olfactifs montrés par les chasseurs. Nous avons prédit que les reproducteurs seraient les plus susceptibles d'être capturés pendant la saison de reproduction.

## MATERIEL ET METHODE

---

### Zone d'étude

Notre zone d'étude comprenait l'Idaho, aux États-Unis (216 632 km<sup>2</sup>), et incluait une grande variété de paysages, notamment des forêts montagneuses, des arbustes désertiques, des prairies et des vallées ouvertes. Les altitudes dans l'État varient de 217 m à plus de 3 859 m. Les forêts publiques et les exploitations forestières privées sont dominées par le thuya géant (*Thuja plicata*), la pruche occidentale (*Tsuga heterophylla*), le douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*). Le prélèvement public de loups a commencé en Idaho en 2009, a temporairement cessé en 2010 et a repris en 2011. Au cours de la période 2014-2016 (la période d'étude), la plupart des prélèvements ont eu lieu entre septembre et mars, avec un pic pendant la saison de chasse au gros gibier (septembre-décembre ; Ausband 2016). Le piégeage des loups (au pied et au collet ; représentait 66% de la récolte en décembre) a également eu lieu pendant les 3 années d'étude dans les 13 zones de gestion des loups créées par l'IDFG.

### Échantillonnage

Le personnel de l'Idaho Department of Fish and Game a prélevé des échantillons de tissus lors de l'enregistrement obligatoire des loups capturés et a extrait des échantillons de dents prémolaires pour déterminer l'âge des loups à l'aide de l'analyse du ciment (Mason's Laboratory, Manhattan, MT, USA). Le personnel de l'Idaho Fish and Game a également enregistré le lieu, la date du prélèvement, les moyens utilisés, l'état de l'animal et a apposé une étiquette sur la peau de l'animal. Les données sur les loups échantillonnés ont été réparties entre les années de prélèvement 2014-2015 et 2015-2016 (**Tableau 1**). Nous avons considéré tout loup né entre le 1<sup>er</sup> juin et le 10 avril d'une année biologique donnée (2014-2015 ou 2015-2016) comme un petit de cette année biologique et tout adulte prélevé pendant cette période comme un parent potentiel.

### Méthodes de laboratoire

Nous avons extrait l'ADN d'échantillons de tissus de 20 mg à l'aide des kits Qiagen DNeasy Blood and Tissue (Qiagen, Inc., Valencia, CA, USA). Pour chaque série d'extraction d'ADN,

nous avons inclus un contrôle négatif d'extraction d'ADN afin de contrôler la contamination. Nous avons combiné 18 loci microsatellites de l'ADN nucléaire marqués au colorant en 2 multiplexes de réaction en chaîne par polymérase (PCR) avec une taille de produit de <300 paires de bases. Nous avons génotypé les échantillons en double avec 9 loci microsatellites et des amorces d'identification du sexe pour identifier les individus et le sexe (Stansbury et al. 2014, Clendenin et al. 2020). Pour vérifier les correspondances ou les non-correspondances pour les échantillons qui ne diffèrent que par 1 locus et pour obtenir suffisamment de données pour les analyses de filiation, nous avons généré des génotypes en double exemplaire, nous avons généré des génotypes en double à 9 loci microsatellites supplémentaires pour chaque individu (total = 18 loci ; AHT103, AHT109, AHT121, AHT200, CO5.377, C09.173, C37.172, Cxx.119, Cxx.250, FH2001, FH2001, FH2004, FH2010, FH2054, FH2088, FH2137, FH2611, FH2670, FH3725 ; Stansbury et al. 2014, Clendenin et al. 2020). Nous avons utilisé une machine capillaire Applied Biosystems 3130xl (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) pour séparer les produits PCR et le logiciel Genemapper 5.0 (Applied Biosystems) pour noter les génotypes. Nous avons exigé 2 amplifications indépendantes pour un consensus d'hétérozygotes et d'homozygotes à chaque locus et avons effectué des réplifications PCR supplémentaires si nécessaire pour résoudre les incohérences. Nous avons inclus un contrôle positif et un contrôle négatif pour chaque amplification PCR. Chaque individu s'est vu attribuer un numéro d'identification de loup unique qui a pu être mis en correspondance avec le numéro d'étiquette de peau unique donné par l'ID au moment du rapport de récolte.

**TABLEAU 1.** Dénombrement des loups gris abattus dans l'Idaho, États-Unis, 2014-2016. Les loups ont été assignés par classe d'âge en utilisant le vieillissement du cément à partir d'échantillons de dents collectés par l'Idaho Department of Fish and Game. L'année de récolte provient des métadonnées collectées auprès des chasseurs lors de l'enregistrement obligatoire de la récolte par l'Idaho Department of Fish and Game. Les reproducteurs identifiés ( $n = 33$ ) et les loups expédiés par les services de la faune sauvage ( $n = 5$ ) sont inclus dans les adultes dans la récolte.

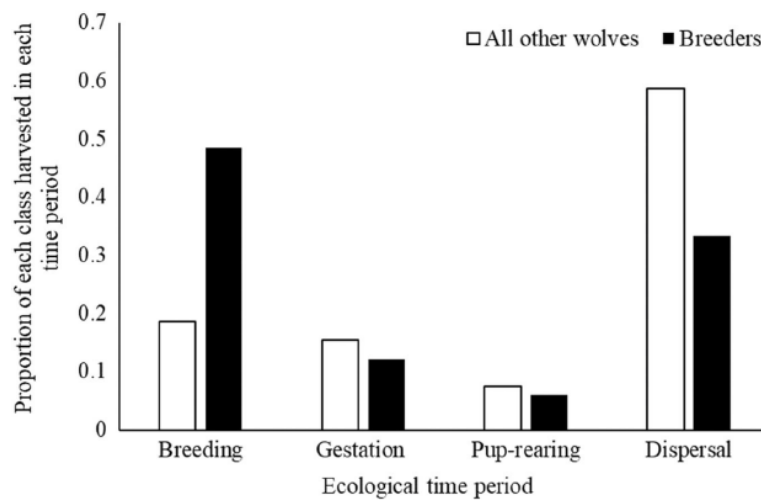
	2014-2015	2015-2016
Adults	276	314
Pups	98	105
Total	374	419

### Méthodes d'analyse - filiation

Nous avons adopté une approche conservatrice et n'avons utilisé que des échantillons qui avaient >16 loci confirmés, et nous avons exclu tous les loups âgés d'un an de l'analyse de la filiation, parce que les loups <2 ans sont très peu susceptibles d'avoir acquis une position de reproducteur dans le groupe (Ausband 2022). Nous avons inclus tous les mâles et femelles adultes ( $\geq 2$  ans) comme parents potentiels et tous les louveteaux échantillonnés comme progéniture potentielle ; les échantillons ont été exclus s'il manquait des données sur l'âge. Nous avons étendu l'ensemble d'échantillons et les techniques de Clendenin et al. (2020) pour la reconstruction des liens de parenté en estimant un nombre minimum de reproducteurs. Une fois les génotypes consensuels obtenus pour 17-18 loci, nous les avons importés dans le programme COLONY (version 2.0.6.8 ; Jones et Wang 2009, Wang 2011) pour calculer les fréquences alléliques et effectuer des analyses de filiation. Nous avons utilisé les données démographiques (âge et sexe) et connexes (date de récolte) pour séparer les individus en groupes basés sur l'année de récolte, l'âge et le sexe, puis nous avons entré les

données génétiques de ces groupes dans COLONY pour générer une taille de population minimale de reproducteurs qui ont été récoltés au cours de la saison de récolte annuelle de chaque année (Clendenin et al. 2020). Nous avons autorisé la polygamie chez les deux sexes et supposé un taux d'abandon allélique de 0,01 et d'autres taux d'erreurs génétiques (y compris les mutations) de 0,01 et déterminé la parenté résultante en utilisant le maximum de vraisemblance.

Le programme COLONY utilise des méthodes de vraisemblance par paire pour déduire la filiation entre les individus à partir de génotypes multilocus tout en tenant compte de l'abandon allélique et des faux allèles dans les génotypes. La probabilité d'identité pour les frères et sœurs (c'est-à-dire la chance que deux individus aient le même génotype) était très faible en utilisant les 18 loci et variait de  $3,54 \times 10^{24}$  à  $1,18 \times 10^{23}$  (Ausband et al. 2017a, b). Si la parenté était indéterminée dans COLONY, nous avons examiné les génotypes de la descendance par rapport aux parents probables de la descendance restante dans le groupe pour permettre une non-concordance allant jusqu'à 2 allèles en raison de l'abandon allélique entre le parent et la descendance pour vérifier la parenté sur les 18 loci (Allendorf et al. 2013). Nous n'avons accepté les relations entre parents et descendants produites par COLONY que lorsque  $P \geq 0,90$ . Nous avons divisé le nombre total de reproducteurs détectés par le nombre total d'adultes génotypés avec succès pour estimer le pourcentage minimum de reproducteurs dans la récolte annuelle.



**FIGURE 1.** Proportion estimée de loups prélevés pendant les périodes biologiquement significatives en Idaho, États-Unis, 2014-2016. Les loups ont été attribués en fonction de leur statut de reproduction et de la période de temps où ils ont été prélevés. Les périodes étaient les suivantes : Janvier-février = **saison de reproduction**, mars-avril = **gestation**, mai-septembre = **élevage des petits**, octobre-décembre = **dispersion**

Pour tester la validité des assignations de parenté, nous avons comparé les lieux de récolte des reproducteurs et de leurs petits pour voir s'ils étaient géographiquement proches les uns des autres, comme on peut s'y attendre pour les reproducteurs et les petits au cours de leur première année de vie. Nous avons utilisé les métadonnées fournies par les chasseurs pour évaluer le moment de la récolte et nous avons séparé les reproducteurs des loups non reproducteurs. Les échantillons pour lesquels les dates de prélèvement étaient manquantes ont été exclus de l'analyse. Nous avons comparé la proportion observée de reproducteurs trouvés dans les prélèvements pour chaque période écologique (janvier-février = **saison de**

**reproduction**, mars-avril = **gestation**, mai-septembre = **élevage des petits**, octobre-décembre = **dispersion**) à la proportion observée de non reproducteurs prélevés dans l'ensemble de l'État pour chaque période écologique. Nous avons ensuite utilisé un test d'égalité des proportions à deux échantillons avec correction de continuité dans le programme R (version 4.3.3 ; R Core Team 2020) pour comparer les proportions observées de reproducteurs et de non-reproducteurs récoltés dans chaque période biologiquement significative afin de tester notre hypothèse sur la relation entre la vulnérabilité des reproducteurs et le moment de la récolte (Figure 1).

## RESULTATS

Nous avons génotypé 229 adultes en âge de se reproduire et 203 petits des saisons de récolte 2014-2015 et 2015-2016 en Idaho (Tableau 2). Nous avons documenté 33 reproducteurs dans la récolte entre les 2 années de récolte et la probabilité moyenne de parenté était de 0,99 (SD = 0,01 ; Tableau S1, disponible dans Supporting Information). Le nombre minimum de reproducteurs récoltés chaque année était de 15 individus (9 femelles et 6 mâles) en 2014-2015 et de 18 (10 femelles et 8 mâles) lors de la saison 2015-2016 (Tableau 2). Nous avons estimé qu'environ 1 loup adulte récolté sur 7 (14,4%) était un reproducteur.

**TABLEAU 2.** Adultes et louveteaux génotypés avec succès à 17-18 loci microsatellites et nombre minimum de reproducteurs estimés à partir des analyses de parenté des loups gris prélevés dans l'Idaho, États-Unis, 2014-2016. Les estimations du statut de reproduction sont basées sur les affectations de parenté dans le programme COLONY et l'âge provient des métadonnées collectées auprès des chasseurs lors de l'enregistrement obligatoire de la récolte par l'Idaho Department of Fish and Game

	2014-2015	2015-2016
Adult males successfully genotyped	46	71
Adult females successfully genotyped	61	51
Pups successfully genotyped	98	105
Female breeders	9	10
Male breeders	6	8

Les emplacements des reproducteurs potentiels et de leur progéniture identifiée dans nos **analyses de filiation** se trouvaient généralement dans la même unité de gestion du gibier (UGG) et les progénitures ont généralement été récoltées le même jour que leur parent identifié, ce qui suggère que nos analyses de filiation étaient exactes. Parmi les paires appariées observées de reproducteurs et de leur progéniture, 94% (31 sur 33) des reproducteurs ont été récoltés dans la même GMU que leur progéniture, tandis que 2 adultes ont été récoltés dans une GMU adjacente à celle où se trouvait le reproducteur (Tableau S1). Nous avons également comparé les reproducteurs identifiés à partir de l'analyse des récoltes aux pedigrees provenant de nos données d'échantillonnage des sites de rendez-vous d'été et nous avons identifié 1 paire mutuelle de reproducteurs et de petits de la même année (c.-à-d. SZC8 ; Tableau S1). Sur les 33 reproducteurs récoltés, 16 l'ont été pendant la saison de reproduction (48% ; Figure 1). **Les reproducteurs ont été récoltés de manière disproportionnée et plus que prévu (48,5% des reproducteurs contre 18,7% de tous les autres loups) pendant la saison de reproduction** ( $\chi^2_{(df)} = 15,79$ ,  $P < 0,0001$ ). En revanche, les reproducteurs étaient significativement moins vulnérables que prévu (33,3% des reproducteurs contre 58,5% de tous les autres loups ; Figure 1) au prélèvement pendant la saison de dispersion ( $\chi^2_{(df)} = 7,22$ ,  $P = 0,007$  ; Figure 1). Nous avons également identifié 5 reproducteurs supplémentaires qui

n'ont pas été inclus dans l'analyse parce qu'ils ont été prélevés par le Service de la faune du Département de l'agriculture des États-Unis (U.S. Department of Agriculture). Deux de ces individus ont été identifiés comme une paire reproductrice qui partageait les deux mêmes progénitures et qui a été récoltée le même jour (Tableau S1).

## DISCUSSION

Nous avons trouvé des preuves que les loups reproducteurs étaient régulièrement prélevés et qu'ils étaient plus vulnérables au prélèvement pendant la saison de reproduction (janvier-février dans l'Idaho, États-Unis). En outre, nous avons constaté une diminution contrastée de la vulnérabilité des reproducteurs au prélèvement pendant la saison de dispersion par rapport aux autres loups non reproducteurs de la population. Les non-reproducteurs sont généralement les individus qui se dispersent dans une population de loups, et les reproducteurs peuvent donc être moins vulnérables au prélèvement que les loups non reproducteurs qui se déplacent dans des habitats inconnus pendant la période de dispersion. Nous montrons que le nombre minimum de reproducteurs prélevés peut être identifié de manière précise et fiable à partir d'analyses de parenté utilisant des échantillons prélevés. Notre approche est utile pour identifier le nombre minimum de reproducteurs récoltés dans une population et pour identifier quand les reproducteurs sont plus susceptibles d'être récoltés.

Les loups gris continuent de recoloniser leur aire de répartition historique dans les 48 États inférieurs et les agences d'État sont et seront chargées de fixer des quotas de prélèvement si elles lancent des saisons de piégeage et de chasse au loup. Les agences pourraient envisager de mettre en place des contrôles obligatoires des prises où le personnel de l'agence de l'État peut collecter des données pertinentes (par exemple, des échantillons génétiques, des échantillons de dents pour l'âge, la date de la prise et le lieu de la prise). La collecte de données biologiques pertinentes et l'utilisation de notre méthode pour créer des **pedigrees** à partir des loups prélevés permettront aux agences de protection de la nature d'utiliser des données opportunistes et d'informer la gestion et la conservation des populations de loups. Les loups adultes non reproducteurs et reproducteurs sont souvent impossibles à distinguer physiquement. Notre travail fournit aux gestionnaires un outil permettant d'identifier la reproduction et le statut social des individus prélevés dans une population. La création de pedigrees et la détermination de la parenté à partir des données de prélèvement peuvent permettre aux agences de localiser les zones où des meutes de loups reproducteurs viennent de s'établir et d'identifier un nombre minimum de reproducteurs prélevés, ainsi que le moment où les reproducteurs sont susceptibles d'être prélevés. En connaissant le nombre de reproducteurs récoltés et le moment où ils le sont, les agences peuvent adapter les réglementations et les saisons artisanales afin de modifier la pression de chasse ou de piégeage pour cette cohorte. Le renouvellement des reproducteurs dans une population de reproducteurs coopératifs peut influencer la croissance de la population et affecter le recrutement de la progéniture (Clutton-Brock 2006, Ausband et al. 2017b). Un examen approfondi des facteurs influençant les stratégies de reproduction coopérative est opportun pour les régions où les loups commencent à recoloniser et où les saisons de chasse ne sont pas encore en place (par exemple, Californie, Colorado). Compte tenu de l'influence disproportionnée que les reproducteurs peuvent avoir sur la démographie de la population, les gestionnaires préoccupés par les conséquences démographiques de la récolte des



reproducteurs pourraient structurer les saisons de récolte de manière à ce qu'il y ait moins de chevauchement avec la saison de reproduction des loups.

Des recherches antérieures ont montré que les reproducteurs des espèces vivant en groupe ont une **influence disproportionnée** sur la persistance du groupe et la croissance de la **population** (Whitman et al. 2004 ; Brainerd et al. 2008 ; Ausband et al. 2017*a, b* ; Sparkman et al. 2017). Le retrait d'un reproducteur de ces groupes qui se reproduisent une fois par an peut affecter directement (la taille de la population diminue de 1) et indirectement (la population diminue parce que la meute ne se reproduit pas) la taille de la population et le recrutement qui s'ensuit. **Les perturbations dues au renouvellement des reproducteurs et à la période de l'année où un reproducteur est retiré d'un groupe peuvent amener les membres restants du groupe à ne pas se reproduire, voire à se dissoudre** (Brainerd et al. 2008). Les reproducteurs sont **plus vulnérables** pendant la saison de reproduction en raison de leurs comportements innés qui sont exploités par les techniques de chasse et de piégeage. En revanche, pendant la saison de dispersion, les petits se déplacent pour la première fois avec la meute en dehors de leurs sites de rendez-vous et peuvent être naïfs face aux dangers présentés par les chasseurs et les piégeurs (Packard 2003). En outre, certains adultes non reproducteurs d'un groupe se disperseront et utiliseront les routes et les sentiers pour parcourir de plus longues distances pendant la saison de chasse et de piégeage (Fritts 1983, Pusey 1987, Mech et Boitani 2003). Les reproducteurs, en revanche, ne sont pas censés se disperser et ne rencontrent donc pas les conditions auxquelles sont confrontés les loups qui se dispersent.

Pour évaluer la **vulnérabilité** des loups reproducteurs et non reproducteurs, nous avons utilisé des données facilement accessibles aux gestionnaires de la faune sauvage par le biais de l'enregistrement obligatoire des récoltes (IDFG, agence de la faune sauvage de l'État) et une combinaison d'échantillons de récoltes, de génotypage, de vieillissement de l'anneau cémentaire et d'analyses de filiation à l'aide d'un logiciel gratuit. En raison de l'échec des échantillons pour cause de dégradation, de la dépendance à l'égard de la récolte du petit et du reproducteur la même année pour l'identification du reproducteur, de l'exclusion d'échantillons en raison de l'absence de données sur l'âge et le mois de la récolte, et de l'acceptation uniquement d'échantillons de loups âgés de plus de 2 ans avec plus de 16 loci confirmés, il est fort possible que nous ayons sous-estimé le nombre de reproducteurs prélevés chaque année. Compte tenu de notre approche conservatrice, des reproducteurs supplémentaires ont pu être retirés de l'analyse parce qu'ils ne répondaient pas à nos critères stricts.

Nous avons estimé le pourcentage minimum d'individus récoltés qui étaient des reproducteurs chaque année en Idaho et nos méthodes peuvent être utilisées pour déterminer le nombre de reproducteurs récoltés dans d'autres populations à condition que le nombre total d'individus récoltés soit connu. Aux taux de prélèvement que nous avons observés, près d'un loup adulte sur sept prélevé annuellement en Idaho était un reproducteur, et ce ratio était plus élevé pendant la saison de reproduction. Si le nombre moyen de loups dans un groupe est de 12, on peut s'attendre à ce qu'environ 1 loup sur 6 soit un reproducteur.

## REFERENCES

- Allendorf, F. W., G. Luikart, and S. N. Aitken. 2013. Conservation and the genetics of populations. John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey, USA.
- Ausband, D. E. 2022. Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in a social carnivore. *Ethology* 128:152–158.
- Ausband, D. E. 2016. Gray wolf harvest in Idaho. *Wildlife Society Bulletin* 40:500–505.
- Ausband, D. E., C. R. Stansbury, J. L. Stenglein, J. L. Struthers, and L. P. Waits. 2015. Recruitment in a social carnivore before and after harvest. *Animal Conservation* 18:415–423.
- Ausband, D. E., M. S. Mitchell, S. B. Bassing, A. Morehouse, D. W. Smith, D. Stahler, and J. Struthers. 2016. Individual, group, and environmental influences on helping behavior in a social carnivore. *Ethology* 122:963–972.
- Ausband, D. E., M. S. Mitchell, C. R. Stansbury, J. L. Stenglein, and L. P. Waits. 2017a. Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:1855.
- Ausband, D. E., M. S. Mitchell, and L. P. Waits. 2017b. Effects of breeder turnover and harvest on group composition and recruitment in a social carnivore. *Journal of Animal Ecology* 86:1094–1101.
- Ausband, D. E., P. F. Rebholz, and L. Petrillo. 2024. The effects of human-caused mortality on mammalian cooperative breeders: a synthesis. *Biol Reviews*. in press.
- Bohling, J. H., and L. P. Waits. 2015. Factors influencing red wolf–coyote hybridization in eastern North Carolina, USA. *Biological Conservation* 184:108–116.
- Boyd, D. K., D. E. Ausband, H. D. Cluff, J. R. Heffelfinger, J. W. Hinton, B. R. Patterson, and A. P. Wydeven. 2023. North American wolves. Pages 32.1–32.68 in T. L. Hiller, R. D. Applegate, R. D. Bluett, S. N. Frey, E. M. Gese, and J. F. Organ, editors. *Wild furbearer management and conservation in North America*. Wildlife Ecology Institute, Helena, Montana, USA.
- Brainerd, S. M., H. Andrén, E. E. Bangs, E. H. Bradley, J. A. Fontaine, W. Hall, Y. Iliopoulos, M. D. Jimenez, E. A. Jozwiak, O. Liberg et al. 2008. The effects of breeder loss on wolves. *The Journal of Wildlife Management* 72:89–98.
- Clendenin, H. R., J. R. Adams, D. E. Ausband, J. A. Hayden, P. A. Hohenlohe, and L. P. Waits. 2020. Combining harvest and genetics to estimate reproduction in wolves. *The Journal of Wildlife Management* 84:492–504.
- Clutton-Brock, T. H. 2006. Cooperative breeding in mammals. Pages 173–190 in P. M. Kappeler and C. P. van Schaik, editors. *Cooperation in primates and humans: mechanisms and evolution*. Springer, Berlin, Germany.
- Downing, P. A., A. S. Griffin, and C. K. Cornwallis. 2021. Hard-working helpers contribute to long breeder lifespans in cooperative birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 376:1823.
- Fritts, S. H. 1983. Record dispersal by a wolf from Minnesota. *Journal of Mammalogy* 64:166–167.
- Gude, J. A., M. S. Mitchell, R. E. Russell, C. A. Sime, E. E. Bangs, L. D. Mech, and R. R. Ream. 2012. Wolf population dynamics in the US Northern Rocky Mountains are affected by recruitment and human-caused mortality. *The Journal of Wildlife Management* 76:108–118.
- Jones, O., and J. Wang. 2009. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10:551–555.
- Loveridge, A. J., A. W. Searle, F. Murindagomo, and D. W. Macdonald. 2007. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biological Conservation* 134:548–558.

- Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Nichols, H. J., M. A. Cant, J. I. Hoffman, and J. L. Sanderson. 2014. Evidence for frequent incest in a cooperatively breeding mammal. *Biology Letters* 10:12.
- Packard, J. M. 2003. Wolf behavior: reproductive, social, and intelligent. Pages 35–65 in L. D. Mech and L. Boitani, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Pusey, A. E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 2:295–299.
- Russell, A. F. 2004. Mammals: comparisons and contrasts. Pages 210–227 in W. D. Koenig and J. L. Dickinson, editors. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Shimozuru, M., M. Jimbo, K. Adachi, K. Kawamura, Y. Shirane, Y. Umemura, T. Ishinazaka, M. Nakanishi, M. Kiyonari, M. Yamanaka, et al. 2022. Estimation of breeding population size using DNA-based pedigree reconstruction in brown bears. *Ecology and Evolution* 12:e9246.
- Solomon, N. G., and J. A. French. 1997. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, New York, NY, USA.
- Sparkman, A. M., M. Blois, J. Adams, L. Waits, D. A. W. Miller, and D. L. Murray. 2017. Evidence for sex-specific reproductive senescence in monogamous cooperatively breeding red wolves. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71: 1–11.
- Stansbury, C. R., D. E. Ausband, P. Zager, C. M. Mack, C. R. Miller, M. W. Pennell, and L. P. Waits. 2014. A long-term population monitoring approach for a wide-ranging carnivore: noninvasive genetic sampling of gray wolf rendezvous sites in Idaho, USA. *The Journal of Wildlife Management* 78:1040–1049.
- Stenglein, J. L., L. P. Waits, D. E. Ausband, P. Zager, and C. M. Mack. 2011. Estimating gray wolf pack size and family relationships using noninvasive genetic sampling at rendezvous sites. *Journal of Mammalogy* 92:784–795.
- Tanaka, H., M. Kohda, and J. G. Frommen. 2018. Helpers increase the reproductive success of breeders in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus obscurus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72:1–9.
- Wang, J. 2011. Coancestry: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources* 11:141–145.
- Whitman, K., A. M. Starfield, H. S. Quadling, and C. Packer. 2004. Sustainable trophy hunting of African lions. *Nature* 428: 175–178.

How to cite this article: Rebholz, P. F., L. P. Waits, and D. E. Ausband. 2024. Gray wolf breeders are more vulnerable to harvest during the breeding season. *Wildlife Society Bulletin* e1553.  
<https://doi.org/10.1002/wsb.1553>