

## La reproduction plurielle dans les meutes de loups gris (*Canis lupus*) : à quelle fréquence ?

### The Canadian Field-Naturalist

#### Plural breeding in Gray Wolf (*Canis lupus*) packs: how often?

L. DAVID MECH

U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, Jamestown, North Dakota 58401 USA; email: mechx002@umn.edu

Mech, L.D. 2024. Plural breeding in Gray Wolf (*Canis lupus*) packs: how often? Canadian Field-Naturalist 138(1): 58–62. <https://doi.org/10.22621/cfn.v138i1.3271>

#### Résumé

L'occurrence de plus d'une femelle reproductrice dans les meutes de loups gris d'Amérique du Nord (*Canis lupus*), c'est-à-dire la reproduction plurielle, est bien connue, mais son incidence n'a pas été estimée depuis 1982. En utilisant la taille des meutes hivernales comme indice de la reproduction plurielle chez les loups, j'ai passé en revue la littérature des populations nord-Américaines les moins exploitées par l'homme afin d'évaluer l'incidence générale de la reproduction plurielle. En général, les meutes hivernales >15 individus ont été associées à des cas de reproduction multiple. Les meutes de loups qui s'attaquent principalement au cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et qui se trouvent au sud du 52<sup>ème</sup> degré de latitude nord dépassent rarement 10 à 15 individus. La reproduction plurielle s'est produite dans les meutes qui s'attaquaient principalement aux grands ongulés dans les régions situées principalement au-dessus de 52° de latitude Nord. L'incidence estimée de la reproduction plurielle dans l'ensemble de la population de loups était <15% et peut-être <10%, ce qui est inférieur à une estimation de 1982 d'au moins 20-40%. Je discute des raisons pour lesquelles la reproduction plurielle est associée à des proies plus grandes.

**Mots clés :** *Canis lupus* ; Loup gris ; reproduction multiple ; taille de la meute ; reproduction plurielle ; reproduction ; Yellowstone

#### INTRODUCTION

La restauration du loup gris (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone (YNP), aux États-Unis, a fait prendre conscience de l'existence d'une quantité considérable de reproduction plurielle dans certaines meutes de loups du parc. La reproduction plurielle est documentée depuis longtemps (Murie 1944), et Harrington et al. (1982) ont conclu qu'elle pouvait se produire dans 20-40% des meutes de loups ou plus. **Cependant**, cette évaluation était basée sur des données provenant de seulement 27 années de meutes de loups en liberté et seulement de l'île de Bathurst au Canada, du parc national de Denali en Alaska et de cinq pistes de reproduction disséquées en Alaska pendant la saison de reproduction. (Note : Harrington et al. ne fournissent des données qu'en termes d'années de meutes, sans les diviser en années et en meutes). L'étude n'incluait aucune meute provenant de zones où la reproduction plurielle n'avait pas été signalée. L'estimation est donc fortement biaisée vers le haut et ne s'applique pas nécessairement aux loups vivant à des latitudes plus basses.

On pense que la condition nécessaire à la reproduction plurielle est une surabondance de nourriture, ce qui permettrait aux femelles qui arrivent à maturité de rester plus longtemps dans leur meute natale au lieu de se disperser (Mech et al. 1998 ; Mech et Boitani 2003). Une grande partie de la littérature sur la **structure sociale** des meutes de loups indique que la meute de base habituelle comprend un seul couple accouplé et leur progéniture immature, qui se disperse au fur et à mesure de leur maturation (Mech 1970 ; Harrington et al. 1982 ; Mech et Boitani 2003). **Dans les meutes à reproduction plurielle, cependant, les filles qui restent dans leur meute natale s'accouplent avec des beaux-pères, des mâles immigrés, ou rarement avec des pères, et produisent leurs propres portées** (vonHoldt et al. 2008). Dans le cas le plus extrême, en 2008, une meute du YNP comprenait six femelles gestantes, produisant au moins quatre portées (Smith et al. 2020a).

La population de loups de Yellowstone et les recherches qui y sont associées ont favorisé la publication de certains des ouvrages scientifiques et populaires les plus remarquables sur les meutes de loups à reproduction multiple. Les loups de Yellowstone : Science and Discovery in the World's First National Park (Smith et al. 2020b) synthétise la littérature scientifique sur les loups du PNY, et les récits populaires de McIntyre (2019, 2020, 2021, 2022) ont éclairé le public à leur sujet.

Il est donc naturel que des questions se posent sur la fréquence de la reproduction plurielle dans les meutes de loups. L'apparente nouveauté de ces cas a encouragé les chercheurs à les rapporter, et plusieurs d'entre eux l'ont fait en plus de ceux mentionnés ci-dessus (voir Mech et Boitani 2003 pour un résumé). **Cependant**, personne depuis Harrington et al. (1982) n'a tenté d'estimer l'incidence de ce phénomène dans la population de loups en général. Mon objectif était de déterminer quelle proportion de la reproduction dans les meutes de loups d'Amérique du Nord implique une reproduction plurielle en examinant des données provenant d'une grande variété de lieux en Amérique du Nord.

## METHODE

---

Malgré plusieurs rapports sur la reproduction plurielle, la plupart des études ne sont pas suffisamment étendues ou longues pour évaluer avec précision la proportion de reproduction plurielle. **Cependant**, un échantillon suffisamment large peut être étudié pour permettre une estimation générale en utilisant un indice de la proportion de meutes à reproduction plurielle réussie. Un indice pratique est la taille des meutes en hiver, une caractéristique communément rapportée dans la plupart des études et méta-analyses sur les loups (Mech 1970 ; Ballard et al. 1987 ; Mech et Boitani 2003 ; Wydeven et al. 2009 ; Smith et al. 2020b).

La taille de la meute est un indicateur approprié de la reproduction plurielle car, avec des tailles moyennes de portées de loups de cinq à six (Mech 1970), la taille de la meute hivernale comprendra généralement environ plus de 10 individus si de nombreux petits de plus d'une seule femelle survivent. Par exemple, dans le PNY, les meutes à reproduction plurielle ont compté jusqu'à 37 membres (Stahler et al. 2020). La distinction entre les meutes de plus et de moins de 10 membres n'indique pas toujours une reproduction plurielle ou l'absence d'une telle reproduction. Les grandes meutes se divisent parfois en sous-groupes, et il arrive que la survie des petits et des yearlings soit élevée et que les yearlings ne se dispersent pas, ce qui fait que ces meutes sont plus grandes que d'habitude. De plus, le taux de survie des petits

dans une meute à reproduction plurielle peut être anormalement bas, laissant cette meute avec moins de 10 individus. Par exemple, trois meutes du PNY ont pratiqué la reproduction plurielle en 1997, mais une seule d'entre elles comptait plus de 10 loups au milieu de l'hiver (Smith 1998).

Je me suis efforcé d'obtenir une estimation brute générale de la reproduction plurielle en examinant les données sur la taille des meutes provenant d'autant d'études publiées que possible sur les populations de loups les moins exploitées (**Tableau 1**), c'est-à-dire celles provenant de parcs ou d'autres zones où les loups sont légalement protégés ou, dans un cas, où la zone d'étude était peu fréquentée par l'homme.

**Tableau 1.** Proportion de meutes de loups gris (*Canis lupus*) de taille moyenne >10 ou >15, comme estimation générale de la reproduction plurielle. Les caractères gras indiquent les endroits où la reproduction plurielle a été documentée. Une meute se reproduisant pendant un an correspond à une année de meute, une meute se reproduisant pendant deux ans correspond à deux années de meute, quatre meutes se reproduisant pendant deux ans correspond à huit années de meute, etc.

Location (N latitude) years of study	Pack years	Primary prey	% pack years >10 (>15)	Reference
Superior National Forest (48°), 1966–67 to 1984–85	78	Deer	2 (0)	Mech 1986
Superior National Forest (48°), 1985–86 to 2006–07	315	Deer	7 (0)	Mech 2009
Superior National Forest east (48°), 1971–72 to 1972–73	13	Deer	0	Van Ballenberghe 1972
Wisconsin (46°), 1980–2007	1092	Deer	11 (0)*	Wydeven <i>et al.</i> 2009
Northwestern Minnesota (48°), 1972–73 to 1976–77	24	Deer	7 (0)	Fritts and Mech 1981
Voyageurs National Park (48°), 1987–88 to 1990–91	23	Deer	4 (0)	Gogan <i>et al.</i> 2004
Denali National Park (63°), 1986–94	106	Moose/Caribou	29 (11)	Mech <i>et al.</i> 1998
Yellowstone National Park (45°)†, 1998–2021	282	Elk	39 (16)	YNP Wolf Project 1995–2021
Isle Royale National Park (48°), 1971–91	50	Moose	24 (6)	Thurber and Peterson 1993
North-central Minnesota (48°) 1980–86	35	Deer	14 (0)	Fuller 1989
Algonquin Park (46°), 2002	14	Deer/Moose	0	Patterson <i>et al.</i> 2004
Northern Ontario (52°), 2009–10 to 2011–12	42	Moose	2 (0)	Kittle <i>et al.</i> 2015

\*Basé sur la proportion d'années au cours desquelles la taille des meutes a dépassé 10 ; toutes les entrées, sauf celle-ci, sont basées sur le pourcentage d'années avec meutes. Cette entrée a dû être basée uniquement sur le pourcentage d'années (et non de meutes) en raison de la manière dont les auteurs ont fourni leurs données.

†Loups fondateurs transplantés à partir de 52° et 56°N.

## RESULTATS ET DISCUSSION

Sur le long terme, environ 25% des meutes du PNY comprenaient plusieurs reproducteurs (Smith *et al.* 2020*b*) ; dans 39% des années de meute, les meutes comptaient plus de 10 membres et dans 16% plus de 15 membres (**Tableau 1** ; une meute se reproduisant pendant un an correspond à une année de meute, une meute se reproduisant pendant deux ans correspond à deux années de meute, quatre meutes se reproduisant pendant deux ans correspondent à huit années de meute, etc.) De même, six (19%) des 32 meutes de Denali ont produit plusieurs portées et, pendant 29% des années de meutes de Denali, la taille des meutes a dépassé 10 individus et 11% ont dépassé 15 (Mech *et al.* 1998). Ainsi, bien que la taille des meutes ne soit pas un indice parfait, elle constitue un indicateur raisonnable des populations qui pratiquent la reproduction plurielle et fournit une estimation générale de la proportion de ces meutes.

La reproduction plurielle a également été signalée dans plusieurs autres régions où les populations de loups étaient exploitées ou pour lesquelles les données sur la taille des meutes étaient insuffisantes (Tableau 2). Bien que ces rapports fournissent des informations utiles et pertinentes, les populations étudiées étaient soumises à des perturbations anthropogéniques. Les données sur la taille des meutes ont donc pu être compromises, et j'ai évalué ces études séparément. J'inclus le pourcentage de meutes de plus de 10 membres dans le Tableau 1 uniquement comme une évaluation à sens unique du pourcentage maximum de reproduction plurielle. En effet, étant donné que les meutes de plus de 10 individus peuvent représenter plusieurs reproducteurs, même si elles peuvent être composées d'un seul reproducteur avec un taux de survie élevé des petits et/ou des jeunes d'un an, elles n'indiquent toujours pas un taux élevé de reproduction plurielle.

**Tableau 2.** Diverses preuves de reproduction plurielle dans les meutes de loups gris (*Canis lupus*)

Area (N latitude)	Primary prey	Proportion of plural breeding	Remarks	Reference
Baffin Island, Canada (69°)	Muskoxen, Caribou	1 (9%) of 11 pack years		Clark 1971
Kenai, Alaska (61°)	Moose	1 (20%) of 5 packs	50% of pack years >10; 22% >15	Peterson <i>et al.</i> 1984
South-central Alaska (63°)	Moose/Caribou	7–10% of 13 packs	Largest pack = 20 (fall)	Ballard <i>et al.</i> 1987
South-central Alaska (63°)	Moose/Caribou	1 pack	20	Van Ballenberghe 1983
Northwest Territories, Canada (63°)	Caribou	At least 1 pack of several during 4 or 5 years		Frame <i>et al.</i> 2004
Ellesmere Island, Canada (80°)	Muskoxen	2 (9%) of 22 pack years	Largest pack = 20	Anderson <i>et al.</i> 2019
Idaho (45°)	Elk	2 (3%) of 70 pack years	Population founders transplanted from 52° and 56°N	Ausband 2018

Parmi les sites listés dans le Tableau 1, la reproduction plurielle n'a été documentée que dans les parcs nationaux de Yellowstone et de Denali, qui abritent des proportions relativement importantes de meutes >15. C'est également dans ces parcs que l'on trouve le plus grand nombre de meutes >10. Le seul autre site du Tableau 1 qui comprenait des meutes >15 était le parc national de l'Isle Royale. **Cependant**, malgré plus de 60 ans d'études (Mech 1966 ; Peterson *et al.* 1984 ; Hedrick *et al.* 2019), la reproduction plurielle n'a pas été documentée. Compte tenu de l'absence de grandes meutes dans les lieux énumérés dans le Tableau 1, il est raisonnable de conclure qu'aucune n'hébergeait de meutes à reproduction plurielle, ce qui concorde avec l'absence de reproduction plurielle documentée dans ces régions.

La reproduction plurielle a été documentée dans cinq autres localités (Tableau 2) où l'on ne disposait pas d'informations sur la taille des meutes. Dans aucune de ces localités, il n'a été démontré que l'incidence de la reproduction plurielle était supérieure à 20%. Cette information, combinée avec l'incidence connue de 19% à Denali (Mech *et al.* 1998), l'incidence connue de 25% à Yellowstone, l'absence totale de reproduction plurielle connue dans les autres zones listées dans le Tableau 1, et le faible pourcentage de reproduction plurielle possible dans les meutes de >10 ou >15 dans le Tableau 1, contredit fortement la conclusion de Harrington *et al.* (1982). **Au contraire**, dans l'ensemble de la population de loups, je conclus que l'incidence approximative de la reproduction plurielle semble être <15% et peut-être <10%.

Il est également évident, d'après les données existantes, que les meutes de loups qui comprennent des reproducteurs pluriels ont tendance à vivre dans des zones où leurs proies principales sont de grande taille, c'est-à-dire des cerfs wapitis (*Cervus canadensis*), des caribous (*Rangifer tarandus*), des orignaux (*Alces americanus*) et des bœufs musqués (*Ovibos moschatus*), plutôt que des cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*).

La raison pour laquelle les meutes à reproduction multiple ont tendance à être beaucoup plus grandes que celles à reproduction unique peut être double. **Tout d'abord**, les reproducteurs supplémentaires sont généralement des filles de la femelle reproductrice initiale qui n'ont pas réussi à se disperser (vonHoldt et al. 2008). Dans ces cas, la raison pour laquelle la progéniture est restée avec la meute au lieu de se disperser est supposée être une surabondance de nourriture, résultant en une moindre compétition pour la nourriture (Mech et al. 1998 ; Mech et Boitani 2003). Une autre explication est que les membres de la meute seraient plus enclins à rester avec leur meute natale lorsque l'habitat devient saturé (Sells et al. 2022). **Cependant**, le surplus de nourriture semble mieux expliquer l'existence des grandes meutes de Yellowstone dans les trois ans suivant la réintroduction, alors que la population n'était pas encore saturée (Smith et al. 1999).

Le fait que les proies soient plus grandes là où les meutes peuvent comprendre plusieurs reproducteurs ne signifie pas nécessairement que l'approvisionnement en nourriture est plus important. De même, les loups ne se dispersent pas toujours lorsque les proies sont plus grandes. Par exemple, à Denali, la reproduction plurielle n'a été constatée que lorsque l'approvisionnement en nourriture augmentait (Mech et al. 1998) et sur l'île Royale où la seule proie importante est l'orignal, il n'y a pas de documentation sur la reproduction plurielle (Tableau 1).

La **taille des proies** pourrait cependant être un facteur de reproduction plurielle, par le biais de la compétition sociale. Murie (1944 : 45) a suggéré ce qui suit à propos de la limitation de la taille des meutes : une meute peut être si grande que, lorsque les membres les plus forts ont fini de se nourrir d'une proie, il ne reste que peu ou rien pour les autres. Dans une telle situation, les plus affamés partiraient chasser à nouveau et les plus forts, déjà nourris, resteraient sur place. Il pourrait donc en résulter une division naturelle d'une bande trop nombreuse pour fonctionner avantageusement pour tous ses membres.

En d'autres termes, la taille de la proie pourrait dicter la taille de la meute, de telle sorte qu'avec des proies plus grandes, plus de loups peuvent se nourrir simultanément sur les différents animaux tués avec moins de concurrence qu'avec des carcasses plus petites. Environ 13 loups peuvent se tenir simultanément autour d'une carcasse d'orignal femelle adulte (Mech 1966), mais beaucoup moins autour d'un cerf de Virginie.

**Non seulement la compétition serait réduite autour de carcasses plus grandes, mais une autre considération concernant la taille des carcasses pourrait entrer en ligne de compte.** En général, les loups n'ont pas besoin de chasser aussi souvent les grosses proies que les petites. Pour une quantité donnée de nourriture, les loups doivent trouver, attraper et tuer plus de cerfs, par exemple, que d'orignaux. **L'effort supplémentaire** des meutes qui doivent chasser des proies plus petites pourrait nécessiter plus de temps et d'énergie en fonction du degré de

**compromis** avec la plus faible densité et la plus grande défense des proies plus grandes. Si c'est le cas, l'effort plus important requis pourrait conduire à une compétitivité accrue entre les membres de la meute pour les bénéfices qui en résultent. L'inverse de ce schéma pourrait être que des proies plus grandes se traduisent alors par une moindre compétition, qui à son tour conduit à une diminution de la pression sociale pour se disperser.

Une autre association avec la reproduction plurielle qui mérite d'être mentionnée est que les cas de reproduction plurielle se sont produits à des latitudes de 61°N ou plus, à l'exception de ceux de Yellowstone et de l'Idaho (45°N), mais ces loups étaient des descendants de ceux qui avaient été transférés de 52° à 56°N (Fritts et al. 2020). Aucun cas de reproduction plurielle n'a été trouvé dans les latitudes comprises entre 46° et 52°N. Cette association latitudinale pourrait simplement refléter les zones où les proies sont plus nombreuses.

En résumé, il semble que la reproduction plurielle se produise dans <15% et peut-être <10% des meutes de loups d'Amérique du Nord (une proportion plus faible que celle rapportée précédemment) et que le phénomène soit associé à des meutes plus importantes, à des proies plus grandes et à des latitudes plus élevées.

#### Literature Cited

- Anderson, M., D.R. MacNulty, H.D. Cluff, and L.D. Mech. 2019. High Arctic wolf ecology: final report 2014–2018. Government of Nunavut, Wildlife Research Section, Igloodik, Nunavut, Canada.
- Ausband, D.E. 2018. Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. *Journal of Mammalogy* 99: 836–844. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy051>
- Ballard, W.B., J.S. Whitman, and C.L. Gardner. 1987. Ecology of an exploited wolf population in southcentral Alaska. *Wildlife Monographs* 98: 3–54.
- Clark, K.R.F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin Island. Ph.D. thesis, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada.
- Frame, P.F., D.S. Hik, H.D. Cluff, and P.C. Paquet. 2004. Long foraging movement of a denning tundra wolf. *Arctic* 57: 196–203. <https://doi.org/10.7939/R34864>
- Fritts, S.H., and L.D. Mech. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 1–79.
- Fritts, S.H., R.J. Watters, E.E. Bangs, D.W. Smith, and M.K. Phillips. 2020. How wolves returned to Yellowstone. Pages 13–25 in *Yellowstone Wolves: Science and Discovery in the World's First National Park*. Edited by D.W. Smith, D.R. Stahler, and D.R. MacNulty. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Fuller, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 3–41.
- Gogan, P.J.P., B. Route, E.M. Olexa, N. Thomas, D. Kuehn, and K.M. Prodrunzy. 2004. Gray wolves in and adjacent to Voyageurs National Park, Minnesota: research and synthesis 1987–1991. Technical report NPS/MWR/NRTR/2004-01. National Park Service, Denver, Colorado, USA. <https://doi.org/10.13140/rg.2.1.2717.0640>
- Harrington, F.H., P.C. Paquet, J. Ryon, and J.C. Fentress. 1982. Monogamy in wolves: a review of the evidence. Pages 209–222 in *Wolves of the World: Perspectives on Behaviour, Ecology and Conservation*. Edited by F.H. Harrington and P.C. Paquet. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- Hedrick, P.W., J. Robinson, R.O. Peterson, and J.A. Vucetich. 2019. Genetics and extinction and the example of Isle Royale wolves. *Animal Conservation* 22: 302–309. <https://doi.org/10.1111/acv.12479>
- Kittle, A.M., M. Anderson, T. Avgar, J.A. Baker, G.S. Brown, J. Hagens, E. Iwachewski, S. Moffatt, A. Mosser, B.R. Patterson, D.E.B. Reid, A.R. Rodgers, J. Shuter, G.M. Street, I.D. Thompson, L.M. Vander Vennen, and J.M. Fryxell. 2015. Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. *Journal of Animal Ecology* 84: 1177–1186. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12366>
- McIntyre, R. 2019. *The Rise of Wolf 8: Witnessing the Triumph of Yellowstone's Underdog*. Greystone Books, Vancouver, British Columbia, Canada.
- McIntyre, R. 2020. *The Reign of Wolf 21: the Saga of Yellowstone's Legendary Druid Pack*. Greystone Books, Vancouver, British Columbia, Canada.
- McIntyre, R. 2021. *The Redemption of Wolf 302: from Renegade to Yellowstone Alpha Male*. Greystone Books, Vancouver, British Columbia, Canada.
- McIntyre, R. 2022. *The Alpha Female Wolf: the Fierce Legacy of Yellowstone's 06*. Greystone Books, Vancouver, British Columbia, Canada.
- Mech, L.D. 1966. *The Wolves of Isle Royale*. Fauna of the National Parks of the United States, Fauna Series 7. United States Government Printing Office, Washington, DC, USA.

- Mech, L.D.** 1970. *The Wolf: the Ecology and Behavior of an Endangered Species*. Natural History Press, Doubleday, New York, New York, USA.
- Mech, L.D.** 1986. Wolf population in the Central Superior National Forest, 1967–1985. Research paper NC-270. United States Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, Minnesota, USA. <https://doi.org/10.2737/nc-rp-270>
- Mech, L.D.** 2009. Long-term research on wolves in the Superior National Forest. Pages 15–34 in *Recovery of Gray Wolves in the Great Lakes Region of the United States: an Endangered Species Success Story*. Edited by A.P. Wydeven, T.R. Van Deelen, and E.J. Heske. Springer, New York, New York, USA. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-85952-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-0-387-85952-1_2)
- Mech, L.D., L.G. Adams, T.J. Meier, J.W. Burch, and B.W. Dale.** 1998. *The Wolves of Denali*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA.
- Mech, L.D., and L. Boitani.** 2003. Wolf social ecology. Pages 1–34 in *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. Edited by L.D. Mech and L. Boitani. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Murie, A.** 1944. *The Wolves of Mount McKinley*. Fauna of the National Parks of the United States, Fauna Series 5. United States Government Printing Office, Washington, DC, USA.
- Patterson, B.R., W.W. Norman, E. Quinn, F. Becker, and D.B. Meier.** 2004. Estimating wolf densities in forested areas using network sampling of tracks in snow. *Wildlife Society Bulletin* 32: 938–947. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[0938:ewdifa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[0938:ewdifa]2.0.co;2)
- Peterson, R.O., R.E. Page, and K.M. Dodge.** 1984. Wolves, moose, and the allometry of population cycles. *Science* 224: 1350–1352. <https://doi.org/10.1126/science.224.4655.1350>
- Sells, S.N., M.S. Mitchell, K.M. Podruzny, D.E. Ausband, D.J. Emlen, J.A. Gude, T.D. Smucker, D.K. Boyd, and K.E. Loonam.** 2022. Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size. *Journal of Wildlife Management* 86: e22193. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22193>
- Smith, D.W.** 1998. *Yellowstone Wolf Project: annual report, 1997*. YCR-NR98-2. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, USA.
- Smith, D.W., K.A. Cassidy, D.R. Stahler, D.R. MacNulty, Q. Harrison, B. Balmford, E.E. Stahler, E.E. Brandell, and T. Coulson.** 2020a. Population dynamics and demography. Pages 77–92 in *Yellowstone Wolves: Science and Discovery in the World's First National Park*. Edited by D.W. Smith, D.R. Stahler, and D.R. MacNulty. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Smith, D.W., K.M. Murphy, and D.S. Guernsey.** 1999. *Yellowstone Wolf Project: annual report, 1998*. YCR-NR-99-1. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, USA.
- Smith, D.W., D.R. Stahler, and D.R. MacNulty.** 2020b. *Yellowstone Wolves: Science and Discovery in the World's First National Park*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. <https://doi.org/10.1080/08941920.2022.2105462>
- Stahler, D.R., D.W. Smith, K.A. Cassidy, E.E. Stahler, M.C. Metz, R. McIntyre, and D.R. MacNulty.** 2020. Ecology of family dynamics in Yellowstone wolf packs. Pages 42–45 in *Yellowstone Wolves: Science and Discovery in the World's First National Park*. Edited by D.W. Smith, D.R. Stahler, and D.R. MacNulty. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. <https://doi.org/10.7208/9780226728483-011>
- Thurber, J.M., and R.O. Peterson.** 1993. Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *Journal of Mammalogy* 74: 879–889. <https://doi.org/10.2307/1382426>
- Van Ballenberghe, V.** 1972. *Ecology, movements and population characteristics of timber wolves in northeastern Minnesota*. Ph.D. thesis, University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota, USA.
- Van Ballenberghe, V.** 1983. Two litters raised in one year by a wolf pack. *Journal of Mammalogy* 64: 171–172. <https://doi.org/10.2307/1380774>
- vonHoldt, B.M., D.R. Stahler, D.W. Smith, D.A. Earl, J.P. Pollinger, and R.K. Wayne.** 2008. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Molecular Ecology* 17: 252–274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03468.x>
- Wydeven, A.P., J.E. Wiedenhoef, R.N. Schultz, R.P. Thiel, R.L. Jurewicz, B.E. Kohn, and T.R. Van Deelen.** 2009. History, population growth, and management of wolves in Wisconsin. Pages 87–194 in *Recovery of Gray Wolves in the Great Lakes Region of the United States*. Edited by A.P. Wydeven, T.R. Van Deelen, and E.J. Heske. Springer, New York, New York, USA. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-85952-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-0-387-85952-1_6)
- Yellowstone Wolf Project.** 1995–2021. *Annual reports*. National Park Service, Yellowstone National Park, Wyoming, USA. Accessed 14 March 2023. <https://www.nps.gov/yell/learn/nature/wolf-reports.htm>

Received 10 October 2023  
 Accepted 28 August 2024  
 Associate Editor: G.J. Forbes