Lien entre l'âge et le statut social des éleveurs coopératifs et leur vulnérabilité tout au long de la saison des récoltes

Received: 11 October 2023 | Revised: 24 January 2025 | Accepted: 26 February 2025
DOI: 10.1002/jwmg.70024
THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT
THE WILDLIFE SOCIETY
RESEARCH ARTICLE

Linking age and social status of cooperative breeders to vulnerability throughout the harvest season

Peter F. Rebholz[1] | Sarah B. Bassing[1] | Lisette P. Waits[2] | David E. Ausband[3]

Résumé

Les comportements individuels sont influencés par des facteurs environnementaux, génétiques et démographiques. Certains animaux choisissent de vivre en groupe et de se reproduire de manière coopérative, et leurs comportements peuvent changer en fonction de facteurs dynamiques tels que la taille et la composition du groupe, qui influent sur la persistance du groupe. Dans l'Idaho, aux États-Unis, les loups gris (*Canis lupus*) sont chassés chaque année, ce qui permet d'étudier les effets de la chasse et des comportements saisonniers sur une population d'animaux se reproduisant de manière coopérative. Ces saisons annuelles de chasse et de piégeage coïncident avec les périodes de dispersion et de reproduction des loups, et nous ne savons pas comment la chasse affecte la vulnérabilité des différentes classes d'âge et de sexe pendant ces périodes biologiques importantes. Nous avons utilisé 9 années (2009-2018) de données génétiques, d'âge et de chasse provenant de loups chassés pour étudier comment les comportements (dispersion et reproduction) et les facteurs biologiques pourraient influencer la vulnérabilité des loups à la chasse. Nous avons créé des pedigrees à partir des génotypes d'excréments collectés de manière non invasive afin d'estimer la proportion attendue de la population de loups composée de trois classes d'âge différentes : les louveteaux, les loups d'un an et les loups sexuellement matures ou âgés ≥ deux ans. Nous les avons ensuite comparés au nombre observé de chaque classe d'âge chassée pendant les périodes biologiquement significatives (c'est-à-dire la dispersion et la reproduction). Nous avons constaté que les **petits** étaient plus vulnérables à la chasse en décembre, lorsque la chasse au loup s'est largement orientée vers le piégeage (qui représente 66% des prises), et avons trouvé des preuves que les **adultes** étaient plus vulnérables à la chasse pendant leur saison de reproduction en janvier et février. **En revanche**, nous n'avons constaté aucune différence entre le nombre prévu et le nombre observé de loups âgés ≥ 2 ans dans les prises pendant la saison de dispersion maximale (décembre), ni entre le nombre prévu et le nombre observé de loups d'un an dans les prises pendant les mois de septembre et octobre, lorsque les petits sont mobiles et que les groupes de loups abandonnent les sites

d'élevage des petits. Certaines classes d'âge ont été chassées de manière disproportionnée pendant certaines périodes pour des années spécifiques, mais cela n'a pas été constant d'une année à l'autre, ce qui suggère qu'il reste encore beaucoup à apprendre sur la vulnérabilité des différentes classes d'âge à la chasse. Nous avons constaté que la chasse peut affecter de manière disproportionnée certaines classes démographiques d'individus en fonction de l'année, de la période biologique et du type de chasse. Alors que les loups continuent de recoloniser leurs anciens territoires, notre approche peut être utile aux gestionnaires et aux études futures visant à identifier comment la chasse interannuelle affecte les groupes de loups.

MOTS-CLÉS : *Canis lupus*, reproduction coopérative, loup gris, chasse, piégeage

INTRODUCTION

La reproduction **coopérative** désigne généralement le partage des soins prodigués aux petits, qu'ils soient apparentés ou non, par des aides (c'est-à-dire des individus qui ne participent pas à la reproduction) au sein d'un groupe (Solomon et French 1997). De nombreuses espèces vivant en groupe sont des reproducteurs **coopératifs**, et les structures sociales complexes de ces groupes peuvent influencer le comportement des individus au sein du groupe (Solomon et French 1997). Ces comportements sont influencés par le rôle que joue chaque membre du groupe, et ces rôles sont essentiels à la réussite du groupe. Par exemple, les couples reproducteurs empêcheront les autres adultes du groupe (par des manifestations physiques, olfactives et vocales) de participer à la reproduction ; **cependant**, ces individus non reproducteurs s'occuperont directement et indirectement des petits des reproducteurs, ce qui est essentiel pour le succès reproductif et la stabilité du groupe (Solomon et French 1997, Gobush et al. 2008). La mortalité causée par l'homme chez les espèces qui se reproduisent en coopération peut affecter directement et indirectement le succès de ces groupes sociaux, et le choix des individus qui meurent dans le groupe et le moment où ils meurent peut influencer la persistance du groupe (Ausband et al. 2017, 2025 ; Ausband 2019).

Dans les groupes qui se reproduisent de manière **coopérative**, les hiérarchies sociales peuvent influencer le comportement individuel et la stabilité du groupe. Par exemple, les jeunes mâles et femelles restent généralement non reproducteurs lorsqu'ils restent dans leur groupe natal (Solomon et French 1997). **De plus**, pour les adultes matures non reproducteurs, obtenir une chance de se reproduire peut être difficile et coûteux, et cela se fait généralement en quittant leur groupe natal pour rejoindre un autre groupe. Dans les groupes de vertébrés qui se reproduisent en coopération, tels que les suricates (*Suricata suricatta*), les cichlidés (*Neolamprologus obscurus*) et les lycaons (*Lycaon pictus*), un nombre accru **d'assistants** (membres non reproducteurs du groupe) peut augmenter le recrutement, la survie individuelle et la condition physique (Tardif et al. 1984, Clutton-Brock et al. 1999, Clutton-Brock 2006, Tanaka et al. 2018, Downing et al. 2021). Les **aides** de ces espèces aident le groupe en entretenant le territoire (garde) et en fournissant de la nourriture, et tous les membres du groupe peuvent bénéficier de la vie en groupe, mais la participation varie entre les membres du groupe (Ausband et al. 2017, Ausband 2019). Par exemple, lors de la chasse, certains membres d'un groupe coopèrent de manière égale en s'engageant et en améliorant leurs capacités de chasse contre des proies plus grandes et dangereuses, tandis que d'autres individus ne fournissent aucun effort (MacNulty et al. 2014). **De plus**, Jarvis (1981) a montré que la taille et l'âge des aides au sein des colonies de reproduction

coopérative des rats-taupes nus (*Heterocephalus laber*) déterminaient leur participation à la défense ou au maintien du territoire.
De plus, les périodes d'importance biologique (par exemple, la saison de reproduction, l'élevage des petits, la période de dispersion maximale) peuvent modifier davantage le comportement des individus. Les loups gris (*Canis lupus*) parcourent de vastes territoires ; la distance et la fréquence des déplacements des individus depuis le lieu de rendez-vous (endroit où les membres du groupe de loups se rassemblent pendant plusieurs semaines) dépendent de la période de l'année, de l'âge, du sexe et du rôle de l'individu au sein du groupe. À mesure que les petits grandissent et deviennent plus indépendants, les soins prodigués par les aides peuvent changer (Thornton et Clutton-Brock 2011, Ausband et al. 2016). Après la mise-bas de la femelle, le groupe déplace les petits vers des lieux de rendez-vous pendant les 8 à 20 semaines suivantes (juin-août). Comme d'autres carnivores qui se reproduisent en coopération, tels que les chacals à dos argenté (*Lupulella mesomelas*) et les lycaons (Moehlman 1979, Malcolm et Marten 1982), les loups adultes non reproducteurs (généralement âgés de 1 à 2 ans) sont chargés de garder les petits et le lieu de rendez-vous en tant que baby-sitters pendant que le couple reproducteur chasse (Mech et Boitani 2003, Packard 2003, Ruprecht et al. 2012). Les louveteaux, comme les petits d'autres espèces qui se reproduisent en **coopération**, telles que les suricates, passent leur temps sur le site familial à développer des compétences fondamentales pour la protection du territoire et l'obtention de nourriture grâce à l'apprentissage social et à l'enseignement au sein du groupe (Clutton-Brock et al. 1999). À la mi-septembre, les louveteaux auront atteint une taille proche de celle des adultes et pourront voyager avec eux, quittant leur lieu de rendez-vous pour rejoindre la meute lors des chasses (Packard 2003). **Cependant**, à ce stade, ils peuvent être particulièrement vulnérables à la chasse (chasse et piégeage) et à la prédation, car ils sont encore naïfs face à leur environnement et aux risques qui existent en dehors de leur lieu de rendez-vous. Les loups adultes sont peut-être plus conscients de ces dangers, mais ils peuvent être plus vulnérables à certaines périodes de l'année importantes sur le plan biologique. Par exemple, les adultes augmentent leurs déplacements quotidiens lorsqu'ils se dispersent (c'est-à-dire lorsqu'ils quittent leur groupe familial natal et leur territoire) et peuvent être plus enclins à emprunter des voies de déplacement plus risquées (par exemple, les routes et les sentiers utilisés par les chasseurs et les trappeurs) et à explorer les sons et les odeurs inconnus pendant la saison de reproduction. Les trappeurs de loups piègent généralement les loups sur des routes et des sentiers aménagés, où ils déposent des appâts naturels et artificiels imitant l'urine et la charogne de loup. Harrington et Asa (2003) rapportent que les loups marquent leur territoire et explorent les odeurs étrangères beaucoup plus fréquemment pendant la saison de reproduction. Les adultes peuvent être plus vulnérables à la chasse à cette période de l'année, car les trappeurs utilisent couramment les odeurs de loup comme appâts.

Chez les reproducteurs coopératifs, les individus peuvent jouer différents rôles qui peuvent influencer les décisions comportementales prises tout au long de l'année. Il existe des preuves que des facteurs sociaux et environnementaux tels que la taille du groupe, sa composition, l'abondance de nourriture et le risque de prédation peuvent influencer la décision d'un individu d'aider ou de rester au sein du groupe (Clutton-Brock 2006). Chez les espèces qui se reproduisent en coopération, comme les loups gris, les individus se dispersent tout au long de l'année, mais la dispersion atteint son **pic** lorsque la compétition sociale et les facteurs environnementaux influencent la disponibilité de la nourriture (Mech et Boitani 2003). Par exemple, la dispersion atteint son pic à l'automne et au début de l'hiver, lorsque la

compétition sociale et l'agressivité liées à la reproduction au sein d'un groupe de loups sont maximales (Rabbet al. 1967, Zimen 1976, Mech et Boitani 2003). Dans le même temps, les jeunes de l'année des proies ongulées sont plus mobiles et difficiles à attraper, ce qui ajoute une pression supplémentaire sur les groupes de loups, car les louveteaux ont presque atteint la taille adulte et commencent à voyager avec les adultes, ce qui nécessite davantage de nourriture. Les loups mâles et femelles peuvent se disperser sur plus de 850 km pour trouver un partenaire ou une meute réceptive leur offrant la possibilité de se reproduire (Fritts et al. 1983, Girman et al. 1993, Mech et Boitani 2003). **Cependant**, quitter le groupe et voyager seul est risqué ; l'exposition à des paysages inconnus peut augmenter les risques de famine et de prédation (Pusey 1987). Ces risques peuvent augmenter dans les zones où la chasse est pratiquée chaque année, où la population est faible et où l'habitat est fragmenté, où les risques de mortalité sont plus élevés ou où les chances de rejoindre des meutes établies sont plus faibles.

On **ignore** actuellement comment la vulnérabilité des loups est liée au calendrier de la saison de chasse et aux périodes biologiques concomitantes où des changements dans le comportement individuel se produisent. La gestion du loup gris dans le nord-ouest des États-Unis suscite un vif intérêt public et fait l'objet d'un débat intense, mais les données empiriques concernant les effets de la chasse et du piégeage sur le comportement des loups sont rares (Gude et al. 2009). Les loups de l'Idaho, aux États-Unis, sont gérés comme une espèce de gros gibier et sont chassés de manière opportuniste, tous sexes et tous âges confondus. **De plus**, les saisons de chasse coïncident avec les périodes de reproduction, de dispersion et d'élevage des petits. Cela offre une occasion idéale d'étudier le lien entre les comportements de reproduction coopératifs observés pendant ces trois périodes biologiquement importantes et la **vulnérabilité** à la chasse. Les loups défendent leur territoire, leur groupe et leur position reproductive (Mech et Boitani 2003). Les chasseurs et les trappeurs peuvent exploiter les comportements défensifs et communicatifs (par exemple, les hurlements) qui peuvent être **biaisés** en faveur de certaines classes de sexe et d'âge chez les loups. Par exemple, un mâle ou une femelle reproducteur dominant peut être plus attiré ou plus réceptif aux appâts auditifs ou olfactifs utilisés par les chasseurs et les trappeurs pendant la saison de reproduction. Les mâles adultes en dispersion à la recherche d'une partenaire peuvent réagir de manière similaire à cette période ; concentrés sur la recherche d'une partenaire, ils peuvent ignorer davantage les risques que les autres classes d'âge et groupes sociaux de loups de la région.

Notre **objectif** était de déterminer comment la complexité des structures sociales et des comportements des loups affecte leur vulnérabilité à la chasse. Nous avons utilisé des données génétiques à long terme pour créer des pedigrees de loups et avons testé comment la vulnérabilité des différentes classes d'âge à la chasse pouvait être affectée par différentes périodes biologiquement significatives tout au long de l'année. Nous avons émis **l'hypothèse** que les loups sexuellement matures (≥2 ans) seraient plus vulnérables à la chasse pendant les périodes de pointe de dispersion et de reproduction. Nous avons prédit que les loups sexuellement matures seraient représentés de manière disproportionnée dans les prises entre janvier et février pendant la saison de reproduction, et qu'ils seraient également représentés de manière disproportionnée dans les prises en décembre, lorsque la dispersion est importante, que la saison de piégeage commence (représentant 66% des prises) et que la saison de reproduction approche (Tableau 1). Nous avons également émis l'hypothèse que

les louveteaux et les jeunes de moins d'un an (< 16 mois) seraient plus vulnérables à la chasse pendant l'automne, car ils sont naïfs face aux dangers que représentent les chasseurs de septembre à octobre dans leur environnement en dehors de leur territoire. Nous avons prédit que les louveteaux et les jeunes de moins d'un an seraient représentés de manière disproportionnée dans les prises de septembre à octobre. Nous avons émis l'hypothèse que les petits seraient plus vulnérables en décembre, car ils seraient plus naïfs face aux dangers représentés par les trappeurs au début de la saison de piégeage. Nous avons prédit que les petits seraient disproportionnellement représentés dans les prises en décembre (Tableau 1).

TABLEAU 1. Prévisions concernant la vulnérabilité des différentes classes d'âge des loups aux méthodes et aux saisons de chasse dans l'Idaho, aux États-Unis. Les prévisions correspondent aux saisons de chasse et de piégeage dans l'Idaho et aux périodes biologiquement importantes pour les loups

Period	Age class with increased vulnerability	Rationale
Jan-Feb	Sexually mature (>2 years)	Breeding season (Pusey 1987)
Dec	Pups and sexually mature	First exposure to trapping and increased dispersal for sexually mature individuals (Rabb et al. 1967, Zimen 1976, Pusey 1987, Mech and Boitani 2003)
Sep-30 Oct	Pups and yearlings (<16 months)	Naïve to the dangers outside of rendezvous sites (Packard 2003, Thornton and Clutton-Brock 2011)

ZONE D'ÉTUDE

Toutes les zones d'étude se trouvaient dans des régions montagneuses appartenant principalement au Service forestier des États-Unis (USFS). Les températures annuelles variaient de -13°C en hiver à 36°C en été (Western Regional Climate Center 2020). Les précipitations annuelles variaient de 30 cm à 130 cm (Western Regional Climate Center 2020). L'altitude variait entre 646 m et 3 219 m. La zone d'étude la plus élevée (GMU 4 : 3 189 km²) bénéficie d'un climat maritime et est dominée par le cèdre rouge de l'Ouest (*Thuja plicata*), le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmanni*) et le pin tordu (*Pinus contorta*). Les zones d'étude Est (GMU 28 : 3 388 km²) et sud (GMU 33-35 : 3 861 km²) ont un climat continental et sont dominées par le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*), le pin tordu, les forêts mixtes d'épicéas et la steppe d'armoise (*Artemisia tridentate*) (Mack et al. 2010). Nous avons collecté des excréments de loups dans trois zones d'étude (nord, sud, est) couvrant cinq unités de gestion (GMU) du département de la pêche et de la chasse de l'Idaho (IDFG) dans l'Idaho (GMU 4, 28, 33-35 ; Figure 1).

Nous avons également utilisé des échantillons de tissus prélevés sur des loups abattus dans tout l'Idaho (216 632 km²) et dans une grande variété de paysages, notamment des forêts montagneuses, des arbustes désertiques, des prairies et des vallées ouvertes. L'altitude dans l'État varie de 217 m à plus de 3 859 m. Les forêts publiques et les propriétés forestières privées dominées par le cèdre rouge de l'Ouest, la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*), le sapin de Douglas et le pin ponderosa couvrent la plupart des zones. La chasse publique au loup a commencé dans l'Idaho en 2009, a été temporairement suspendue en 2010, puis a repris en 2011. La plupart des prélèvements ont eu lieu entre septembre et mars, avec un pic pendant la saison de chasse au gros gibier à l'arme à feu (Ausband 2016). Le piégeage des loups (pièges à mâchoires et collets, représentant plus de 50% des prélèvements en décembre) a également eu lieu pendant les trois années d'étude dans les 13 zones de gestion des loups créées par l'IDFG.

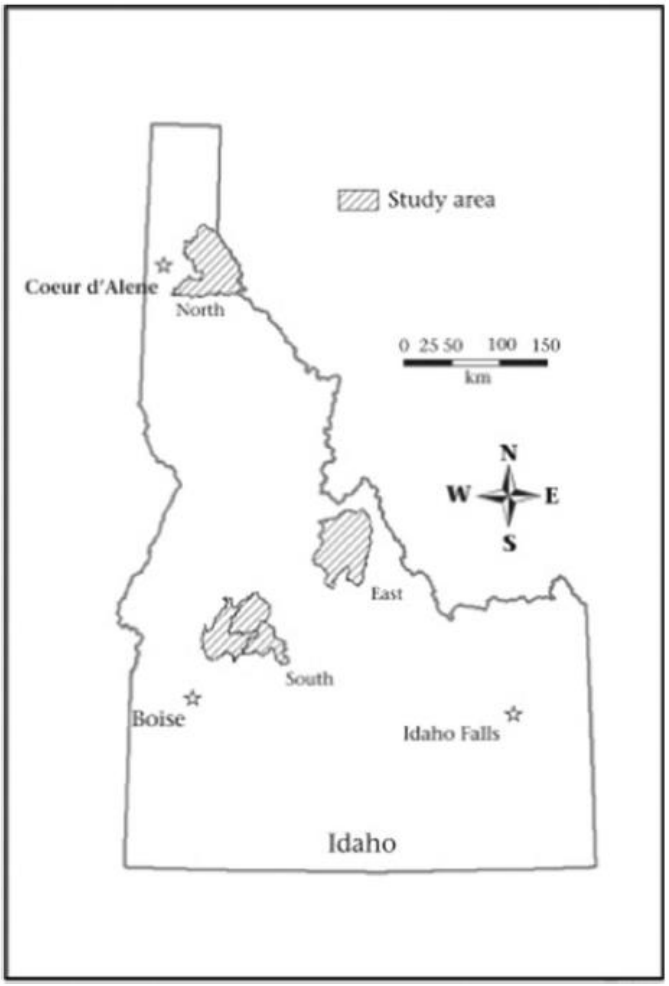

FIGURE 1. Zones d'étude à long terme sur le loup gris dans l'Idaho, aux États-Unis, utilisées pour évaluer les proportions attendues de loups dans les prises, 2009-2018

METHODES

Méthodes de terrain

Afin d'obtenir des échantillons d'excréments et de générer des génotypes pouvant être utilisés pour estimer la proportion attendue de chaque classe d'âge dans la récolte, chaque année (2009-2018), six techniciens ont recensé les mêmes 10 à 18 meutes de loups résidant dans trois zones d'étude. Nous avons recensé les loups à l'aide d'un modèle d'habitat prédictif et avons prélevé des échantillons génétiques sur les meutes de loups à l'aide de méthodes non invasives mises au point depuis 2007. **En bref**, chaque année, entre juin et août, nous avons collecté des excréments à des fins d'analyse génétique sur les sites de rendez-vous actifs des mêmes groupes de loups reproducteurs. Dans ces zones, les techniciens ont recensé les sites de rendez-vous historiques et hautement appropriés prédits par un modèle d'habitat (Ausband et al. 2010). Ce modèle utilisait l'indice de végétation par différence normalisée (verdure), la rugosité et la courbure pour prédire les zones très susceptibles (≥70% d'adéquation) d'être des sites de rendez-vous. Nous avons localisé les sites de rendez-vous actifs pendant les enquêtes en émettant une série de hurlements et en triangulant l'emplacement de la meute par des appels et des réponses, ou en suivant les traces et les signes des loups (Ausband et al. 2010). Une fois le lieu de rendez-vous localisé, nous avons tenté de trouver un centre d'activité (zone où les louveteaux se rassemblent) en remontant la piste des loups (traces, excréments, poils, **jouets à mâcher** ; Harrington et Mech 1982).

Après avoir trouvé le centre d'activité, 4 à 8 techniciens ont collecté des excréments de loups (petits et adultes) pendant 3 à 5 heures et ont effectué des recherches en rayonnant à partir du centre d'activité sur les sentiers de loups existants jusqu'à 500 m afin de s'assurer que nous collections un échantillon suffisant d'excréments d'adultes. Les techniciens ont généralement recueilli 125 à 200 échantillons (environ 60% d'échantillons d'adultes et 40% de louveteaux), ce qui a permis de détecter tous les individus du groupe (Stenglein et al. 2011). Nous avons considéré que les échantillons de crottes de plus de 2,5 cm de diamètre provenaient de loups adultes (Weaver et Fritts 1979) et ceux de moins de 2,5 cm de diamètre provenaient de louveteaux. Nous avons tenté de localiser et de rééchantillonner chaque groupe chaque année, ce qui nous a permis de déterminer l'âge des individus détectés lors d'échantillonnages répétés au cours des années suivantes (Ausband et al. 2010, Stenglein et al 2010, Stenglein et al. 2011). Pour plus d'informations sur les procédures de terrain, veuillez, vous reporter à Ausband et al. (2010).

Nous avons utilisé les génotypes provenant d'échantillons de tissus prélevés sur des loups abattus et l'âge du cément dentaire pour calculer le nombre observé de loups abattus par classe d'âge. Au cours des saisons de chasse 2009-2010 et 2011-2018, le personnel de l'IDFG a prélevé des échantillons de tissus et de dents lors du contrôle obligatoire des loups abattus dans tout l'État de l'Idaho. Les échantillons de dents prélevés par le personnel de l'ID ont été envoyés au laboratoire Matson (Manhattan, MT, États-Unis) pour une analyse du cément afin de déterminer l'âge des loups abattus. Le personnel de l'IDFG a également enregistré le sexe, la date d'abattage, le moyen de capture, le lieu et l'état de l'animal, et a apposé une étiquette sur la peau de l'animal. Les données sur les loups échantillonnés ont été enregistrées par le personnel de l'IDFG, et nous les avons classées en fonction de l'année et du mois d'abattage, ainsi que de l'âge.

Méthodes de laboratoire : excréments et tissus

Nous avons extrait l'ADN des échantillons d'excréments à l'aide de kits Qiagen (Qiagen, Valencia CA, États-Unis) dans une installation dédiée à l'ADN de faible qualité au laboratoire de génétique écologique, évolutive et de conservation (LEECG) de l'université de l'Idaho à Moscow, dans l'Idaho. Pour chaque série d'échantillons d'excréments, nous avons utilisé des contrôles négatifs afin de surveiller la contamination. Nous avons utilisé **9 loci microsatellites** et des amorces d'identification du sexe pour identifier les individus et leur sexe (Stansbury et al. 2014). Afin de vérifier les correspondances ou les discordances, nous avons généré 9 loci microsatellites supplémentaires sur le meilleur échantillon de chaque individu unique (18 lock : AHT103, AHT109, AHT121, AHT200, CO5.377, C09.173, C37.172, Cxx.119, Cxx.250, FH2001, FH2004, FH2010, FH2054, FH2088, FH2137, FH2611, FH2670, FH3725 et des échantillons qui ne différaient qu'à un seul locus sur les 9 loci d'origine (Stansbury et al. 2014, Clendenin et al 2019). Nous avons attribué à chaque individu unique un numéro d'identification unique. Nous avons utilisé un appareil capillaire (3130 ; Applied Biosystems, Foster City, CA, États-Unis) pour séparer les produits de la réaction en chaîne par polymérase (PCR) ; nous avons effectué au moins deux amplifications indépendantes pour obtenir un consensus hétérozygote et au moins trois amplifications pour obtenir un consensus homozygote à chaque locus. Nous avons inclus un contrôle positif et un contrôle négatif pour chaque amplification PCR. Nous avons analysé 40 excréments d'adultes et 25 excréments de petits de chaque meute ; si un groupe comptait plus de deux

individus détectés une seule fois, nous avons analysé des échantillons supplémentaires afin d'obtenir 10 génotypes consensuels supplémentaires (si des échantillons supplémentaires étaient disponibles). Pour plus de détails sur les méthodes de laboratoire, voir Stenglein et al. (2010, 2011) et Stansbury et al. (2014).

Pour les échantillons de tissus, nous avons attribué à chaque individu un numéro d'identification unique qui pouvait être associé au numéro unique de marque attribué par l'IDFG au moment du rapport de chasse. Des détails supplémentaires sur les méthodes de laboratoire sont fournis par Stenglein et al. (2010, 2011), Stansbury et al. (2014) et Clendenin et al. (2019).

Analyse

Après chaque saison d'échantillonnage des sites de rendez-vous estivaux, nous avons génotypé les excréments provenant du site de rendez-vous de chaque meute que nous avons localisé au cours de cette année biologique. Nous avons calculé la probabilité cumulative d'identité sur la base des frères et sœurs dans GenAlEx version 6.2 (Peakall et Smouse 2012). Une fois que nous avons obtenu des génotypes consensuels à 18 loci, nous les avons importés dans COLONY (Jones et Wang 2010) pour calculer les fréquences alléliques et effectuer des analyses généalogiques. Après avoir importé les fréquences alléliques et les génotypes de chaque individu, nous avons pris en compte la polygamie chez les deux sexes et avons supposé un taux de perte allélique de 0,01 et d'autres taux d'erreur génétique (y compris les mutations) de 0,01, puis nous avons déterminé les pedigrees résultants en utilisant la vraisemblance maximale. Lorsque la filiation n'était pas déterminée par COLONY, nous avons examiné plus en détail les génotypes des descendants par rapport aux parents probables des autres descendants du groupe afin de tenir compte d'une incompatibilité de deux allèles due à la perte allélique entre le parent et le descendant, afin de vérifier la filiation sur les 18 loci (Allendorf et al. 2013). À partir des pedigrees obtenus, nous avons estimé le nombre d'individus dans chaque classe d'âge pour chaque groupe (femelles âgées d'un an, femelles âgées de 22 ans, mâles âgés d'un an, mâles âgés ≥ 2 ans, femelles d'âge inconnu, mâles d'âge inconnu, petits femelles, petits mâles).

Nous avons utilisé 9 années de données de chasse collectées par le personnel de l'ID (date de chasse, échantillons de tissus et échantillons de dents ; 2009-2018) provenant de loups gris capturés dans tout l'État de l'Idaho. Le nombre de loups capturés chaque année variait entre 2009-2010 (n = 65-200) et 2012-2018 (n = 262-362) en raison des quotas saisonniers fixés par l'IDFG.

Nous ne disposions pas d'ADN provenant des prises correspondant à l'ADN des excréments précédemment collectés (c'est-à-dire les recaptures) pour chaque année, mais entre 2013 et 2018, le taux de recapture des loups échantillonnés via leurs excréments en été et détectés par la suite dans les échantillons d'ADN provenant des prises était de 0,15 (n = 479 loups échantillonnés via leurs excréments). Pour chaque année, nous avons séparé les individus capturés par classe d'âge (petits, jeunes d'un an et adultes sexuellement matures ≥ 2 ans) et par mois, puis nous avons calculé le nombre observé dans les captures pour chaque classe d'âge. Nous avons retiré de l'analyse les loups capturés illégalement ou éliminés de la population par une agence de gestion dans le cadre du contrôle des prédateurs.

Nous avons utilisé les pedigrees des meutes à partir des données génétiques recueillies à partir d'échantillons de crottes de meutes de loups reproducteurs pendant les étés 2009-2018 pour calculer le nombre prévu d'individus par classe d'âge dans la chasse (Figure 2). Nous avons génotypé 955 loups-années individuels représentant 501 individus uniques grâce à la collecte de crottes et à l'analyse des pedigrees. Les nouveaux individus (c'est-à-dire les **adoptés**) étaient rares ; parmi ces 955 génotypes individuels de loups-années, 10% (n = 103) avaient un âge inconnu. Pour obtenir le nombre prévu, nous avons d'abord séparé les données généalogiques des meutes par année et par meute, puis nous avons totalisé les individus pour chaque cohorte d'âge (par exemple, le nombre de loups âgés d'un an). Si l'âge d'un individu était inconnu (en raison de nouveaux individus adultes échantillonnés dans une meute ou de nouvelles meutes échantillonnées), nous avons estimé son âge en utilisant la proportion existante d'âge et de sexe adultes dans la population de cette année-là. Nous avons multiplié la proportion d'individus dans chaque classe d'âge issue des pedigrees des meutes par le nombre de loups abattus cette année-là afin de générer le nombre mensuel attendu de loups pour chaque classe d'âge. Nous avons multiplié le nombre d'individus obtenu dans chaque classe d'âge par un taux de survie mensuel de 0,98 pour les loups âgés d'un an ou plus (Smith et al. 2010) et de 0,96 pour les louveteaux (Ausband et al. 2015, Ausband 2016) afin de tenir compte de la mortalité naturelle pour chaque mois précédant la période biologique d'intérêt. **De plus**, nous avons soustrait tous les individus prélevés au cours des mois précédant la période biologique d'intérêt afin d'obtenir la valeur attendue corrigée pour chaque classe d'âge chaque mois.

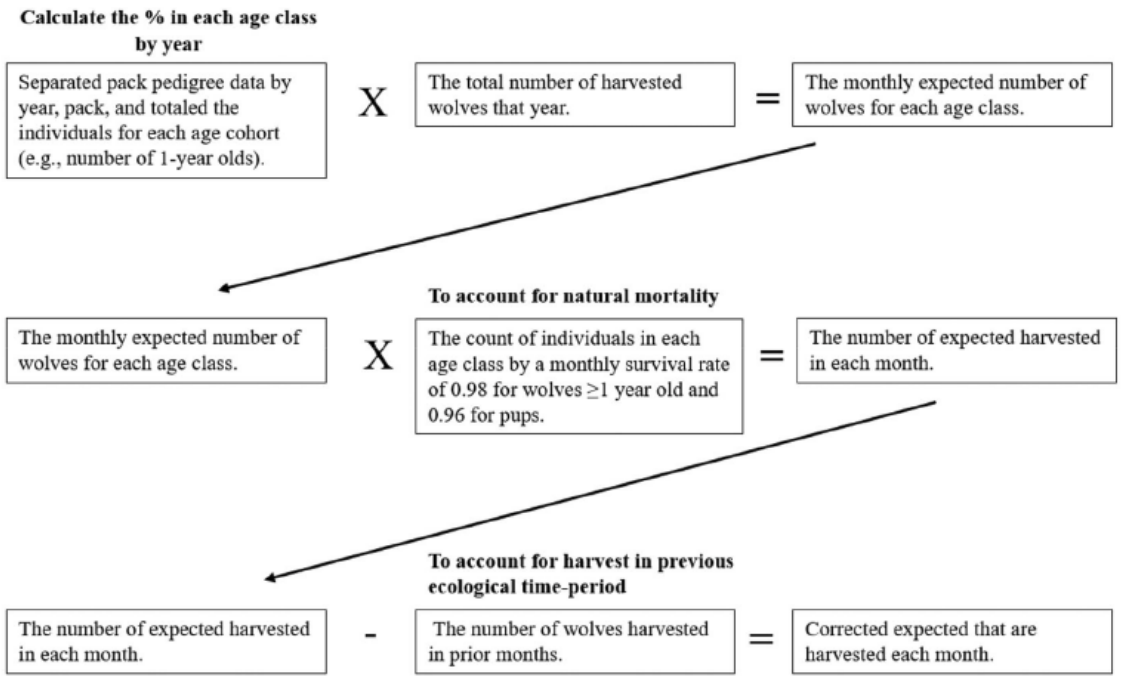

FIGURE 2. Description de la manière dont les excréments collectés sur les lieux de rassemblement des loups sont utilisés pour calculer le nombre prévu de loups abattus chaque mois dans l'Idaho, aux États-Unis

À l'aide des cohortes d'âge créées à partir des données de prélèvement sur la mortalité par cause spécifique, le moment du prélèvement et l'âge (échantillons de dents), nous avons pu comparer le nombre attendu au nombre observé au cours de chaque période biologique et déterminer si une classe d'âge avait été prélevée de manière disproportionnée. Nous avons utilisé un test d'indépendance du chi carré dans le programme R (R Core Team 2020) pour

comparer individuellement le nombre prévu et le nombre observé pour chaque classe dans les prélèvements mensuels pendant les périodes biologiquement significatives : reproduction (janvier-février), pic de dispersion (décembre) et période de mobilité du groupe après l'élevage des petits (septembre-octobre). Par exemple, nous avons comparé le nombre de loups adultes observés capturés en janvier-février 2014 au nombre de loups adultes attendus capturés en janvier-février 2014, en prédisant que le rapport observé/attendu serait d'environ 1:1 s'il n'y avait pas de différence statistique entre les captures observées et attendues. Comme cela a généré de nombreux tests pour chaque classe d'âge au fil des années et des saisons, nous avons utilisé une correction de Bonferroni basée sur le nombre de tests effectués par classe d'âge (tests sur les adultes : n = 19, alpha corrigé par Bonferroni = 0,0026 ; tests sur les jeunes d'un an : n = 10, alpha corrigé par Bonferroni = 0,005 ; tests sur les petits : n = 20. alpha corrigé par Bonferroni = 0,0025) pour ajuster notre valeur P et tenir compte des multiples tests de signification au fil du temps. Nous avons considéré que nous disposions de preuves solides que le nombre prévu et le nombre observé de loups étaient différents lorsque P était inférieur ou égal à l'alpha ajusté et avons utilisé cette mesure de signification pour chaque classe d'âge au cours de chaque année et pour le total de toutes les années au cours desquelles la chasse a eu lieu pendant des périodes biologiquement significatives (2009, 2011-2018).

RESULTATS

Sur les 44 comparaisons possibles entre des périodes biologiquement significatives, nous avons documenté 5 cas (11,4%) où les loups ont été chassés plus que prévu : 3 fois (6,8%) pour les loups âgés de 2 ans ou plus, une fois pour les loups d'un an (2,3%) et une fois pour les louveteaux (2,3% ; Tableau 2). En janvier-février 2015 et en décembre 2009 et 2011, le nombre d'adultes observés dans les prises était supérieur aux prévisions (P < 0,0026). De plus, il y avait des preuves (P < 0,0029) d'une différence entre la valeur attendue corrigée sur 10 ans (n = 153) pour les loups âgés de 2 ans ou plus capturés pendant la saison de reproduction et la valeur observée (n = 210 ; Tableau 2). Les loups âgés de 2 ans ou plus ont été capturés comme prévu pendant le pic de dispersion (décembre) pour toutes les années combinées (Tableau 2).

Les petits ont été capturés plus que prévu en 2011 et toutes années confondues en **décembre** (P < 0,0001), qui marque le début de la saison de piégeage. Bien que l'analyse statistique n'ait pas confirmé de différence pour les autres combinaisons année-période, le nombre de petits capturés observé était supérieur au nombre prévu pendant 7 des 9 années entre septembre et octobre et pendant le pic de dispersion (décembre), soit le plus élevé de toutes les classes d'âge.

Une année (2017) a montré une association significative entre la vulnérabilité des animaux d'un an et le début de la saison de capture entre septembre et octobre (P = 0,0036). Les jeunes de moins d'un an ont été capturés plus que prévu pendant 5 années (2009, 2011, 2014, 2017) entre septembre et octobre, mais cela n'était pas statistiquement significatif après prise en compte de la correction de Bonferroni (Tableau 2).

TABLEAU 2. Résultats concernant le nombre de loups abattus (observés) et attendus (d'après l'échantillonnage des excréments estivaux) par classe d'âge pendant les périodes biologiquement significatives dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2009 et 2018. La mention « NA » indique qu'aucune saison de chasse publique n'était prévue pour les loups dans l'État, mais que certains loups ont été abattus en raison de conflits avec le bétail. Les valeurs accompagnées d'un astérisque indiquent des relations significatives après ajustement du niveau alpha à l'aide d'une correction de Bonferroni basée sur le nombre de tests effectués par classe d'âge (alpha de Bonferroni ajusté pour les adultes = 0,0026, alpha de Bonferroni ajusté pour les juvéniles = 0,005, alpha de Bonferroni ajusté pour les petits = 0,0025)

Age class	Season	Parameters	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	All Years
Adult	Jan–Feb	Chi square	NA	0.16	NA	1.49	4.6	0.9	24.16	5.44	0.6	0.02	8.82
		df	NA	1	NA	1	1	1	1	1	1	1	1
		P	NA	0.6918	NA	0.2214	0.0320	0.3417	≤0.0001*	0.0196	0.4382	0.8837	0.0029
		Observed	NA	10	NA	58	29	31	25	24	15	18	210
		Expected	NA	8	NA	46	47	39	0	10	19	19	153
Adult	Dec	Chi square	9.07	NA	18.14	2.28	0.8	0.85	1.97	0.44	0.93	0.14	1.98
		df	1	NA	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		P	0.0026*	NA	≤0.0001*	0.1311	0.3721	0.3571	0.1604	0.5055	0.3339	0.7062	0.1597
		Observed	9	NA	18	13	16	13	12	11	17	9	118
		Expected	0	NA	0	22	21	18	6	8	12	10	98
Yearling	Sep-Oct	Chi square	6.51	NA	0.58	1.88	2.27	4.95	4.42	1.2	8.47	0.26	1.8
		df	1	NA	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		P	0.0107	NA	0.4474	0.1700	0.1320	0.0261	0.0355	0.2724	0.0036*	0.6089	0.1794
		Observed	22	NA	21	24	15	18	6	17	29	29	182
		Expected	8	NA	17	16	24	7	15	24	11	34	157
Pup	Sep-Oct	Chi square	1.45	NA	2.44	5.49	1.37	0.22	0.84	0.31	0	1.73	1.02
		df	1	NA	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		P	0.2278	NA	0.1180	0.0191	0.2412	0.6408	0.3597	0.5798	0.9489	0.1890	0.3121
		Observed	24	NA	36	22	46	31	47	35	40	47	327
		Expected	16	NA	24	40	35	35	39	30	39	35	302
Pup	Dec	Chi square	3.09	NA	16.35	0.22	7.82	2.39	0.27	2.8	2.51	8.97	23.07
		df	1	NA	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		P	0.0785	NA	≤0.0001*	0.6410	0.0051	0.1223	0.6061	0.0942	0.1133	0.0027	≤0.0001*
		Observed	10	NA	26	17	29	25	10	19	26	29	190
		Expected	4	NA	4	20	11	15	12	10	16	10	107

DISCUSSION

Nous avons constaté que la **vulnérabilité** des loups à la chasse était liée à leur **classe d'âge** et au fait que la chasse ait lieu ou non pendant des périodes biologiquement importantes pour les loups. Les louveteaux, en particulier, étaient plus vulnérables à la chasse au début de la saison de piégeage, en décembre. Cela confirme notre hypothèse selon laquelle les louveteaux sont **naïfs** face aux attraits associés au piégeage, tels que les appâts et les objets physiques utilisés pour attirer les animaux vers les pièges. **Cependant**, les résultats pour la plupart des classes d'âge étaient très variables au cours des neuf années et peuvent dépendre des variations annuelles de **l'effort de chasse**, des changements dans la réglementation de la chasse et peut-être même de la taille des portées de loups. **En outre**, la capture d'un ou de plusieurs individus d'un groupe pendant une période importante peut indirectement affecter la vulnérabilité des autres membres de ce groupe pendant une autre période. Le comportement des loups est souvent influencé par leur **sociabilité**, et les effets directs et indirects du retrait d'individu d'un groupe peuvent **perturber** leurs hiérarchies complexes pendant ces périodes biologiquement importantes et les décisions que les individus prennent tout au long de l'année (Clutton-Brock 2006, Ausband et al. 2017). Certaines meutes sont probablement plus accessibles aux chasseurs et aux trappeurs que d'autres, et le risque de mortalité n'est pas le même dans tout l'État. Nous avons toutefois adopté une approche à l'échelle de l'État et n'avons pas pu tenir compte de la variabilité spatiale de la chasse et du piégeage, car nous ne disposions pas de données de localisation provenant des chasseurs et des trappeurs (c'est-à-dire que nous disposions de données de localisation pour les prises, mais pas pour les efforts).

Notre **hypothèse** selon laquelle les loups âgés de 2 ans ou plus seraient plus vulnérables entre janvier et février **n'a pas** été confirmée ; **cependant**, certaines données indiquent que les loups adultes sont plus vulnérables à la chasse et au piégeage pendant la saison de reproduction. Les résultats de 2015 ont confirmé notre hypothèse et, sur l'ensemble des années, il existait des preuves faibles d'une relation, avec une valeur *P* légèrement supérieure au seuil corrigé par Bonferroni. Parmi les trois classes d'âge considérées, les loups âgés de deux ans ou plus représentaient le plus grand nombre de loups capturés entre janvier et février sur les neuf années. Cela suggère que ces chiffres reflètent le nombre de loups sexuellement matures capturés, mais pas le nombre d'individus exprimant activement des comportements reproductifs et réagissant aux stimuli induits par les chasseurs. On sait peu de choses sur la suppression de la reproduction dans notre zone d'étude (Ausband 2022), et les contraintes imposées à la reproduction par les subordonnés sexuellement matures peuvent affecter la manière dont les individus participent activement à la reproduction pendant cette période. L'identification du nombre de reproducteurs dans la chasse annuelle (Rebholz et al. 2024) pourrait permettre de mieux prédire comment les stimuli liés à la chasse et au piégeage pendant la saison de reproduction peuvent affecter leur vulnérabilité.

Contrairement à notre **hypothèse**, les loups âgés de deux ans ou plus n'étaient pas plus vulnérables à la chasse en décembre, lorsque la saison de piégeage commence et que la dispersion est importante. Cette tendance s'est confirmée pour toutes les années suivantes après 2011, mais les résultats de 2009 et 2011 ont corroboré notre hypothèse, peut-être parce que la population de loups résidents n'avait pas été exposée auparavant à la chasse annuelle. En 2009, les populations de loups étaient à leur maximum (Bangs et Fritts 1996, Ausband et al. 2017) après leur réintroduction dans l'Idaho en 1995-1996 (Bangs et Fritts 1996) et les saisons de chasse annuelles dans tout l'État ont fourni aux chasseurs une importante population de loups qui n'étaient peut-être pas habitués à être chassés. Nos résultats montrent que la vulnérabilité de tous les loups âgés de 2 ans ou plus n'a pas été influencée par le passage de la chasse opportuniste au piégeage pendant la saison de dispersion maximale ; **cependant**, tous les loups capturés pendant cette période n'étaient pas nécessairement des individus en dispersion. Les loups des montagnes Rocheuses aux États-Unis atteignent leur maturité sexuelle à 22 mois et ne se dispersent généralement pas du groupe natal avant l'âge de 3 ans (bien que certains aient été observés en dispersion dès l'âge de 12 mois ; Jimenez et al. 2017). **En général**, les mâles choisissent de se disperser entre la fin de l'automne et le début de la saison de reproduction (mi-février) à la recherche d'une position de reproduction au sein d'un autre groupe, mais ils créent **plus souvent** leur propre meute dans les populations où il existe un habitat vacant (Mech et Boitani 2003). Les louves sont généralement plus philopatriques et plus susceptibles que les mâles de remplacer les reproducteurs au sein de leur meute natale (Ausband 2022). Notre analyse a regroupé les loups mâles et femelles âgés ≥ 2 ans et a peut-être omis le sexe le plus courant parmi les loups qui se dispersent pendant cette période. De futures études pourraient mieux isoler les comportements de dispersion par classe d'âge individuelle en affinant le champ d'application aux mâles âgés de 2 à 4 ans.

Notre **hypothèse** selon laquelle les louveteaux et les jeunes d'un an seraient plus vulnérables entre septembre et octobre après avoir quitté les sites de rendez-vous estivaux n'a pas été confirmée. **Cependant**, notre hypothèse selon laquelle les louveteaux seraient plus

vulnérables en **décembre** parce qu'ils seraient plus naïfs face aux dangers présentés par les chasseurs au début de la saison de piégeage a été **confirmée**. Nous avons constaté des variations considérables dans la vulnérabilité à la chasse d'une année à l'autre, ce qui suggère qu'il existe encore un manque de connaissances sur les raisons pour lesquelles certaines classes d'âge sont disproportionnellement représentées dans les prises. La variation de la taille des portées est inconnue dans une grande partie de l'Idaho, mais elle pourrait être un facteur déterminant pour expliquer les variations que nous avons constatées d'une année à l'autre. **Par exemple**, en utilisant notre approche « observé par rapport à prévu », nous aurions supposé que les petits étaient moins chassés que prévu s'il y avait eu une année de faible production de petits. Il a été démontré (Ausband 2019) que la **durée** du lien entre les couples affecte également le recrutement des petits. Les petits d'un groupe dont les couples ont des liens durables peuvent être moins vulnérables à la chasse pendant ces mois, car les couples plus expérimentés seront mieux à même d'apprendre à leur progéniture à éviter les dangers liés à la chasse et au piégeage.

Dans l'ensemble, la chasse semblait être **opportuniste**, mais nous avons constaté que, pour certaines combinaisons d'années et de classes d'âge, les loups étaient chassés **plus** que **prévu**. Cette constatation suggère qu'il reste encore beaucoup à apprendre sur les variations saisonnières du comportement des loups et sur les mesures de gestion qui influent le plus fortement sur la vulnérabilité des loups à la chasse pendant ces périodes écologiquement importantes. L'approche que nous avons utilisée pourrait être utile pour de futures études visant à identifier comment les variations interannuelles affectent les groupes de loups. En outre, ce travail peut aider à déterminer les seuils à partir desquels les gestionnaires peuvent manipuler les saisons de chasse afin de mieux isoler les groupes de loups à éviter ou à cibler pour la chasse en fonction des objectifs de gestion.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Les louveteaux sont plus vulnérables à la chasse en décembre, lorsque la chasse au loup passe principalement au piégeage ; ainsi, les gestionnaires préoccupés par les effets négatifs potentiels de la chasse sur le recrutement pourraient adapter leurs saisons de piégeage afin d'éviter ou de raccourcir cette période. **En outre**, les gestionnaires préoccupés par la chasse excessive des adultes pourraient envisager de réduire la chasse en janvier et février, lorsque les adultes sont légèrement plus vulnérables à la chasse.

REFERENCES

Allendorf, F. W., G. Luikart, and S. N. Aitken. 2013. Conservation and the genetics of populations. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, USA.

Ausband, D. E. 2016. Gray wolf harvest in Idaho. Wildlife Society Bulletin 40:500–505.

Ausband, D. E. 2019. Pair bonds, reproductive success, and rise of alternate mating strategies in a social carnivore. Behavioral Ecology 30:1618-1623.

Ausband, D. E. 2022. Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in gray wolves. Ethology 128: 152–158.

Ausband, D. E., M. S. Mitchell, K. Doherty, P. Zager, C. M. Mack, and J. Holyan. 2010. Surveying predicted rendezvous sites to monitor gray wolf populations. Journal of Wildlife Management 74:1043–1049.

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. 2017. Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 284:1855.

Ausband, D. E., P. F. Rebholz, and L. Petrillo. 2025. The effects of human-caused mortality on mammalian cooperative breeders: a synthesis. Biological Reviews 100:149-157.

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.

Bangs, E. E., and S. H. Fritts. 1996. Reintroducing the gray wolf to central Idaho and Yellowstone National Park. Wildlife Society Bulletin 24:402–413.

Clendenin, H. R., J. R. Adams, D. E. Ausband, J. A. Hayden, P. A. Hohenlohe, and L. P. Waits. 2019. Combining harvest and genetics to estimate reproduction in wolves. 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.

Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. Maccoll, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner, and P. N. M. Brotherton. 1999. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. Journal of Animal Ecology 68:672–683.

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 376:20190742.

Girman, D. J., P. W. Kat, M. G. L. Mills, J. R. Ginsberg, M. Borner, V. Wilson, and R. K. Wayne. 1993. Molecular genetic and morphological analyses of the African wild dog (*Lycaon pictus*). Journal of Heredity 84:450–459.

Gobush, K. S., B. M. Mutayoba, and S. K. Wasser. 2008. Long-term impacts of poaching on relatedness, stress pysiology, and reproductive output of adult female African elephants. Conservation Biology 22:1590-1599.

Gude, J. A., M. S Mitchell, D. E. Ausband, C. A Sime, and E. E. Bangs. 2009. Internal validation of predictive logistic regression models for decision-making in wildlife management. Wildlife Biology 15:352–369.

Harrington, F. H., and L. D. Mech. 1982. Patterns of homesite attendance in two Minnesota wolf packs. Pages 81–105 *in* F. H. Harrington, and P. C. Paquet, editors. Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Harrington, F. H., and C. S. Asa. 2003. Wolf communication. Pages 66-103 *in* L. D. Mech, and L. Boitani, editors. Wolves: behavior, ecology, and conservation. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Jarvis, J. U. M. 1981. Eu-sociality in mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. Science 212:571–573.

Jimenez, M. D., E. E. Bangs, D. K. Boyd, D. W. Smith, S. A. Becker, D. E. Ausband, and K. Laudon. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. Journal of Wildlife Management 81:581–592.

Jones, O., and J. Wang. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. Molecular Ecology Resources 10:551–555.

Mack, C., J. Rachael, J. Hoylan, J. Husseman, M. Lucid, and B. Thomas. 2010. Wolf conservation and management in Idaho; progress report 2009. Nez Perce Tribe Wolf Recovery Project, Lapwai, Idaho. Idaho Department of Fish and Game, Boise, USA.

MacNulty, D. R., A. Tallian, D. R. Stahler, and D. W. Smith. 2014. Influence of group size on the success of wolves hunting bison. PLOS ONE 9:11

Malcolm, J., and K. Marten. 1982. Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 10:1–13.

Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Moehlman, P. D. 1979. Jackel helpers and pup survival. Nature 277:382-383.

Packard, J. 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.

Peakall, R., and P. E. Smouse. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research--an update. Bioinformatics 28:2537-2539.

Pusey, A. E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. Trends in Ecology and Evolution 2: 295–299.

R Core Team 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabb, G. B., J. H. Woolpy, and B. E. Ginsburg. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. Animal Zoology 7: 305-312.

Rebholz, P. F., L. Waits, and D. E. Ausband. 2024. Gray wolf breeders are more vulnerable to harvest during the breeding season. Wildlife Society Bulletin 48:e1553.

Ruprecht, J. S., D. E. Ausband, M. S. Mitchell, E. O. Garton, and P. Zager. 2012. Homesite attendance based on sex, breeding status, and number of helpers in gray wolf packs. Journal of Mammalogy 93:1001–1005.

Smith, D. W., E. E. Bangs, J. K. Oakleaf, C. Mack, J. Fontaine, D. Boyd, M. Jimenez, D. H. Pletscher, C. C. Niemeyer, T. J. Meier, et al. 2010. Survival of colonizing wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. The Journal of Wildlife Management 74:620-634.

Solomon, N. G., and J. A. French. 1997. Cooperative breeding in mammals. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

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. Journal of Wildlife Management 78:1040–1049.

Stenglein, J. L., L. P. Waits, D. E. Ausband, P. Zager, and C. M. Mack. 2010. Efficient, noninvasive genetic sampling for monitoring reintroduced wolves. Journal of Wildlife Management 74:1050–1058.

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 72:152.

Tardif, S. D., C. B. Richter, and R. L. Carson. 1984. Effects of sibling-rearing experience on future reproductive success in two species of Callitrichidae. American Journal of Primatology 6:377–380.

Thornton, A., and T. Clutton-Brock. 2011. Social learning and the development of individual and group behaviour in mammal societies. Biological Sciences 366:978–987.

Western Regional Climate Center. 2020. Historical climate information. https://wrcc.dri.edu/. Accessed 12 Apr 2020.

Weaver, J., and S. H. Fritts. 1979. Comparison of coyote and wolf scat diameters. Journal of Wildlife Management 43: 789–788.

Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. Zeitschrift für Tierpsychologie 40:300-341.

Associate Editor: Francesco Ferretti.