

Facteurs favorisant l'immigration de nouveaux individus au sein de groupes de carnivores se reproduisant en coopération

Behavioral Ecology, 2026, 37, arag013
<https://doi.org/10.1093/beheco/arag013>
Published: 10 February 2026
Original Article



OXFORD

Drivers of disperser immigration into cooperatively breeding carnivore groups

Kathleen M. Petersen ^{1*}, and David E. Ausband ²

¹Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 875 Perimeter Drive, MS 1141, Moscow, ID 83844, United States

²U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 875 Perimeter Drive, MS 1141, Moscow, ID 83844, United States

*Corresponding author: U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Idaho, 875 Perimeter Drive, MS 1141, Moscow, ID 83844, USA.

Email: kathleenp@uidaho.edu

Handling Editor: Dr. Aliza le Roux

Résumé

La dispersion est un processus fondamental qui façonne les groupes sociaux en influant sur la diversité génétique, la composition des groupes et les dynamiques sociales par le biais de l'immigration et de l'installation qui s'ensuit. Chez les animaux vivant en groupe, la dispersion ne se résume pas simplement à quitter un groupe pour rejoindre un autre, car les individus qui se dispersent doivent également être acceptés par un groupe déjà établi pour que la dispersion soit couronnée de succès. Comprendre comment et pourquoi de nouveaux individus s'intègrent dans des groupes sociaux établis reste une question centrale, en particulier lorsque les avantages pour les membres existants ne sont pas évidents. Cette question persiste en partie parce que les conditions écologiques et sociales qui déterminent l'établissement des individus en dispersion restent mal comprises. Nous avons tiré parti d'un régime de chasse existant et examiné 18 années de données sur le cycle de vie d'une population sauvage de loups gris (*Canis lupus*) se reproduisant en coopération afin de comprendre la dynamique d'immigration au sein des groupes. Plus précisément, nous avons évalué dans quelle mesure les conditions sociales et environnementales au sein des groupes permettaient de prédire la probabilité qu'un individu en dispersion s'intègre avec succès dans un groupe, en analysant comment le renouvellement des reproducteurs, le prélèvement annuel, la taille du groupe et le lien de parenté génétique influençaient cette décision. Le renouvellement des mâles reproducteurs a eu l'effet le plus marqué sur la probabilité d'établissement des individus en dispersion, ce qui suggère que la perte de rôles sociaux clés peut créer des opportunités pour de nouveaux individus de rejoindre les groupes. Nous avons également mis en évidence une interaction entre la taille du groupe et le prélèvement. En quantifiant les conditions qui déterminent l'établissement des immigrants, nous mettons en lumière un mécanisme influençant la stabilité et la structure des groupes pratiquant l'élevage coopératif. Contrairement aux études axées sur les décisions individuelles de dispersion, nos travaux soulignent comment la variation des conditions écologiques et sociales détermine l'établissement des disperseurs au sein des groupes.

Mots-clés : élevage coopératif, loup gris, dispersion, prélèvement, immigration, établissement

INTRODUCTION

La dispersion est un processus très répandu et fondamental sur le plan écologique, qui influence la dynamique des populations, la diversité génétique et la répartition des espèces (Clobert et al. 2012). Elle se compose de trois étapes distinctes : l'émigration, le passage temporaire et **l'immigration** (Bowler et Benton 2005). Au cours de la phase **d'immigration** en particulier, les espèces s'établissent en fonction d'une combinaison de facteurs écologiques, sociaux et individuels, tels que la disponibilité des ressources et des territoires, la présence de congénères et les signaux sociaux (Clobert et al. 2012). L'immigration peut être très variable et influencée par la disponibilité d'habitats adaptés et d'opportunités sociales, telles que des territoires vacants et des partenaires potentiels (Boyd et Pletscher 1999 ; Morales-Gonzalez et al. 2021). **De plus**, une immigration réussie, ou une implantation, peut augmenter directement la taille de la population dans les territoires de colonisation (Espenshade et al. 1982), servir de source de connectivité génétique, réduire la consanguinité entre populations distinctes (Wright 1949 ; Koenig et Pitelka 1979 ; Allendorf et al. 2022), et contribuer à la résilience des populations en favorisant la stabilité démographique et la recolonisation des habitats inoccupés (Brown et Kodric-Brown 1977).

Alors que de nombreuses espèces s'établissent en fonction de facteurs écologiques ou individuels, les espèces à **reproduction coopérative** sont confrontées à des contraintes sociales supplémentaires qui compliquent les décisions de dispersion et d'établissement. Chez ces espèces, les individus retardent souvent leur dispersion au-delà de la maturité sexuelle afin d'aider à élever les jeunes au sein de leur groupe natal tout en attendant des opportunités de reproduction (Hamilton 1964 ; Koenig et al. 1992 ; Clutton-Brock et al. 2016). Ce comportement, connu sous le nom de philopatrie, peut accroître la valeur sélective indirecte grâce à des avantages liés à la sélection par la parenté, bien qu'il se fasse au prix d'un retard dans la reproduction directe (Clutton-Brock 2006). **À l'inverse**, les individus qui se dispersent peuvent obtenir plus rapidement des opportunités de reproduction, mais au risque d'une mortalité plus élevée (Boyd et Pletscher 1999 ; Clutton-Brock 2006 ; Kingma et al. 2016). Dans certains cas, les groupes peuvent même tirer des avantages indirects en termes de valeur sélective en acceptant des immigrants non apparentés, bien que de telles décisions soient souvent influencées par des compromis complexes impliquant la taille du groupe, sa stabilité et les opportunités de reproduction (Clutton-Brock et al. 2002 ; Koenig et al. 2016).

Contrairement aux espèces asociales, la dynamique des espèces sociales est déterminée non seulement par les comportements individuels, mais aussi par la structure et les interactions au sein du groupe social. Dans les groupes sociaux, même la perte d'un seul membre, tel qu'un reproducteur, peut déstabiliser les hiérarchies et modifier les schémas de dispersion. De telles perturbations peuvent entraîner une dispersion accrue, une cohésion réduite du groupe et des changements dans les rôles reproductifs ou les comportements d'entraide (Mech et Boitani 2003 ; Borg et al. 2015). Ces effets ont été observés chez de nombreux taxons, tels que les suricates (*Suricata suricatta*) ; la perte d'un reproducteur dominant entraîne souvent des luttes de pouvoir et la scission du groupe (Clutton-Brock et al. 2001) ; chez les pics à glands (*Melanerpes formicivorus*), la perte d'un reproducteur peut déstabiliser les coalitions coopératives et retarder la reproduction (Koenig et al. 2011), et chez les cichlidés à

reproduction coopérative (*Neolamprologus pulcher*), les poissons auxiliaires peuvent se disperser ou modifier leur comportement à la suite de la perte d'individus dominants (Stiver et al. 2006). Ces conséquences au niveau du groupe peuvent influencer non seulement le moment de la dispersion, mais aussi la décision des immigrants de s'établir ou non en groupes.

L'immigration joue un rôle clé dans la formation de la dynamique de groupe chez les espèces à reproduction coopérative, mais ses déterminants sociaux sont moins bien compris. L'immigration peut modifier la taille, la structure et les hiérarchies sociales du groupe, ce qui affecte à son tour le succès reproductif et la coopération (Jennions et Macdonald 1994 ; Fuller et al. 2003). Par exemple, la taille du groupe peut influencer l'intégration des individus en dispersion au sein de groupes pratiquant la reproduction coopérative. Chez les lycaons (*Lycan pictus*), des groupes plus importants peuvent se traduire par un meilleur succès reproductif pour les reproducteurs dominants au sein du groupe (Gusset et Macdonald 2010). En tant qu'espèces pratiquant la reproduction coopérative et présentant des cycles de vie complexes, des espèces telles que les loups gris (*Canis lupus*) compliquent encore davantage la dynamique de dispersion en changeant de groupe à plusieurs reprises au cours de leur vie (Mech et Boitani 2003). Les loups des Rocheuses du Nord, aux États-Unis, acceptent également rarement les disperseurs en tant qu'auxiliaires.

Au contraire, ils intègrent généralement les individus adoptés en tant que reproducteurs au sein d'un groupe (Bassing et al. 2020 ; Ausband 2022a). Cela suggère une influence nuancée de la sélection par parenté dans ces populations (Hamilton 1964 ; Jennions et Macdonald 1994). Bien que la dispersion des loups ait fait l'objet d'études approfondies (Jimenez et al. 2017 ; Mech 2020 ; Morales-Gonzalez et al. 2021), les conditions spécifiques qui conduisent à l'intégration d'immigrants au sein de groupes établis restent floues (Morales-González et al. 2021).

La manière dont les pressions humaines, telles que les prélèvements (par exemple, la chasse et le piégeage), affectent l'établissement des individus en dispersion chez les espèces à reproduction coopérative n'a guère retenu l'attention. Clarifier ces schémas pourrait améliorer les prévisions concernant les réponses des populations chez des espèces comme le loup gris, car celles-ci peuvent maintenir la stabilité de leur population grâce à une dispersion compensatoire lorsque les taux de prélèvement restent inférieurs à 29% (Fuller et al. 2003 ; Adams et al. 2008 ; Creel et Rotella 2010). **Toutefois**, cela repose sur une immigration constante en provenance des populations voisines pour compenser la mortalité (Fuller et al. 2003). Bassing et al. (2020) ont constaté que l'immigration ne compensait pas la mortalité due à la chasse dans les populations de loups et ont suggéré que la structure sociale des groupes de loups pouvait limiter l'effet compensatoire de l'immigration.

Même au sein de populations stables, la chasse peut avoir un impact négatif sur la génétique, la démographie et les structures sociales des loups (Rick et al. 2017 ; Zunna et al. 2023). Dans les groupes de parenté, la mortalité due à l'activité humaine peut créer des places vacantes pour la reproduction ou perturber les structures sociales, ce qui peut inciter davantage les individus subordonnés à rester sur leur territoire natal pour attendre des opportunités de reproduction (Ausband 2022a). Parallèlement, la chasse peut perturber les dynamiques sociales et les systèmes d'accouplement, entraînant un renouvellement plus rapide des reproducteurs et une dispersion accrue des juvéniles.

Les complexités sociales et environnementales, ainsi que les variations dans les schémas d'implantation, façonnent la dynamique des groupes de loups (Jimenez et al. 2017 ; Ausband 2022a). **En particulier**, des facteurs sociaux tels que la structure de la meute, les liens de parenté et les traits individuels peuvent influencer les décisions d'implantation (Mech 2020). Comme peu d'espèces pratiquant la reproduction coopérative sont confrontées à une chasse intensive, les loups gris de l'Idaho, aux États-Unis, offrent l'occasion d'étudier comment de telles pressions influencent les schémas de dispersion. Le Département de la pêche et de la chasse de l'Idaho a fixé des saisons de chasse et de piégeage qui ont entraîné des variations de l'intensité annuelle de la chasse au fil du temps, fournissant ainsi une expérience naturelle permettant d'examiner comment la chasse affecte la dynamique des groupes. Alors que des études antérieures ont eu recours à des prélèvements expérimentaux d'individus chez les petits mammifères et les poissons pour étudier l'immigration (Hannon et al. 1985 ; Stiver et al. 2006), notre recherche examine l'immigration au sein des groupes à la suite de prélèvements potentiels dus à la chasse. Nous avons utilisé des données génétiques à long terme (2008 à 2020) issues d'échantillons de matières fécales afin d'identifier les facteurs influençant l'établissement des disperseurs.

Nous avons étudié comment des facteurs tels que la taille du groupe, le renouvellement des reproducteurs, la parenté génétique et l'intensité de la chasse influençaient la probabilité d'une immigration réussie par un individu en dispersion. Nous avons émis l'hypothèse qu'une parenté génétique plus élevée au sein des groupes augmenterait l'immigration en raison de l'évitement de la consanguinité (Allendorf et al. 2022). **Nous avons également émis l'hypothèse que les petits groupes seraient plus enclins à accepter des individus en dispersion afin d'accroître la taille du groupe, car les grands groupes offrent de meilleurs avantages en termes de survie et de reproduction** (Jennions et Macdonald 1994 ; Heg et al. 2005 ; Gusset et Macdonald 2010 ; Ausband et Mitchell 2021). **De plus**, nous nous attendions à ce que le renouvellement des reproducteurs influence l'immigration, en particulier celui des mâles reproducteurs, car ceux-ci ont une plus grande tendance à la dispersion (Jimenez et al. 2017 ; Morales-González et al. 2021). Nous avons également anticipé qu'une augmentation de la chasse au loup entraînerait une immigration accrue de loups disperseurs au sein des groupes, en raison des opportunités de reproduction supplémentaires offertes par les reproducteurs abattus. **Ensuite**, nous nous attendions à ce que la chasse et la taille du groupe interagissent pour façonner l'implantation des disperseurs au sein des groupes, car la chasse réduit la taille du groupe en éliminant des individus, ce qui peut perturber la structure sociale. **Enfin**, nous avons prédit qu'un modèle global serait le mieux à même d'expliquer le succès de l'immigration des disperseurs, car tous les facteurs sont susceptibles de contribuer aux résultats de l'immigration.

METHODES

Zone d'étude

L'Idaho, situé à l'ouest de la ligne de partage des eaux aux États-Unis, présente une topographie et des climats variés sur ses 216 632 km². L'altitude varie entre 217 et 3 859 m, avec des températures moyennes comprises entre -7 et 9°C en hiver (de novembre à mars) et entre 1 et 29°C en été (d'avril à octobre). Notre étude combine les données sur les prélèvements de loups à l'échelle de l'État avec des prélèvements génétiques non invasifs sur les selles, réalisés dans trois zones cibles au sein de cinq unités de gestion du gibier (GMU 4,

28, 33 à 35 ; Fig. 1), principalement sur des terres gérées par le Service forestier américain. Le nord de l'Idaho (GMU 4 ; 3 189 km²) bénéficie d'un climat d'influence maritime, avec des étés chauds et secs et des hivers froids et humides, et reçoit entre 64 et 127 cm de précipitations annuelles.

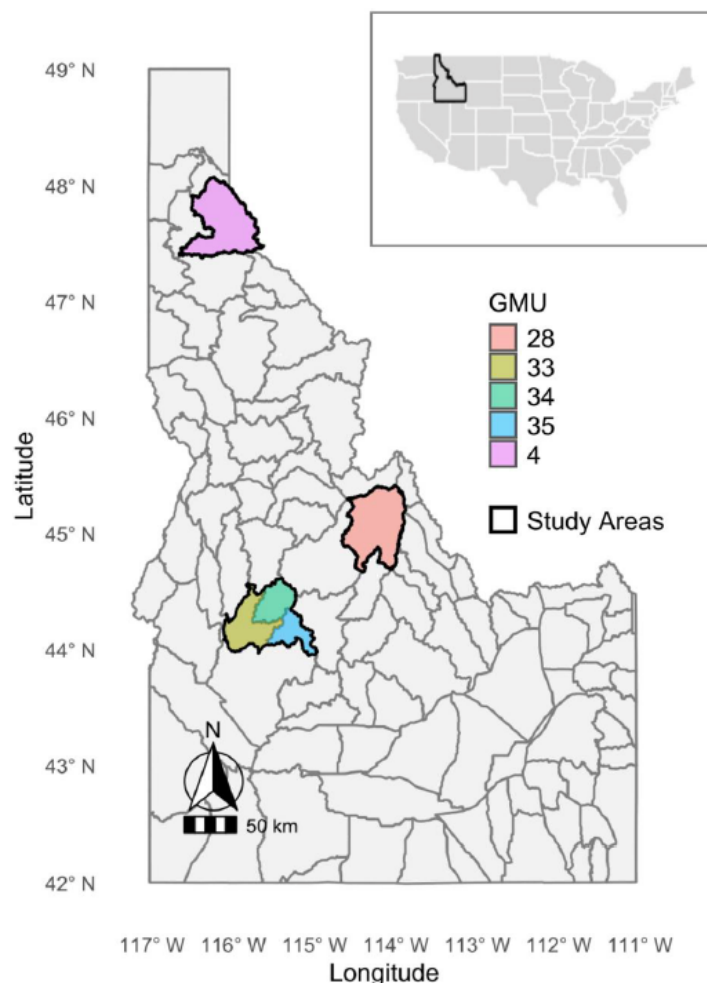


Figure 1. Carte de l'Idaho (États-Unis) sur laquelle sont mises en évidence les unités de gestion de la faune (GMU) et délimitées les zones d'étude, indiquant les trois zones prioritaires pour le prélèvement d'échantillons génétiques de loups gris entre 2008 et 2020

La végétation comprend la pruche de l'Ouest (*Isuga heterophylla*) aux altitudes plus basses et le sapin subalpin (*Abies lasiocarpa*) aux altitudes plus élevées, ainsi que le cèdre rouge de l'Ouest (*Thuja plicata*) dans les zones humides. Le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*) et le pin tordu (*P. contorta*) dominent les sites plus secs. L'activité d'exploitation forestière est modérée à élevée. Le centre et l'est de l'Idaho (GMU 28 ; 3 388 km²) constituent une zone de transition entre les forêts de conifères, la steppe à armoise et le haut désert.

Les précipitations annuelles varient entre 30,5 et 63,5 cm. Cette région comprend la rivière Salmon et le Frank Church Wilderness Complex, la plus grande zone sauvage contiguë des 48 États contigus. La végétation se compose d'armoise (*Artemisia tridentata*), de pin tordu et de pin ponderosa. Le sud de l'Idaho (GMU 33 à 35 ; 3 861 km²) s'étend sur certaines parties des forêts nationales de Sawtooth, Payette et Salmon-Challis. Il comprend des canyons arides, des terres agricoles et des paysages urbains fragmentés, avec des précipitations annuelles

comprises entre 20,3 et 30,5 cm. La région abrite des écosystèmes diversifiés répartis dans des habitats variés. Dans les trois zones d'étude, les loups se nourrissent d'ongulés de grande et moyenne taille, notamment l'orignal (*Alces alces*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*O. hemionus*) et le wapiti (*Cervus canadensis*).

Collecte de données sur le terrain

Nous avons utilisé un ensemble de données à long terme (2008 à 2020) d'échantillons de matières fécales de loups gris de l'Idaho et avons prélevé des échantillons auprès de meutes à plusieurs reprises au fil des années dans les trois zones d'étude. Chaque année, le personnel de terrain a recueilli des échantillons génétiques non invasifs (matières fécales de loups) dans les trois zones ciblées tout en surveillant 10 à 18 groupes de loups. Nous avons suivi les méthodes de terrain décrites dans Ausband et al. (2010), qui décrivent l'échantillonnage génétique sur les sites d'élevage des louveteaux, ou sites de rendez-vous, c'est-à-dire les lieux où les groupes de loups se rassemblent pendant les mois d'été avant que les louveteaux ne deviennent plus mobiles. Un **modèle prédictif** d'habitat intégrant l'indice NDVI (végétation), la rugosité et la courbure identifie les zones présentant une forte aptitude ($\geq 70\%$) à servir de sites de rendez-vous (Ausband et al. 2010). Nous avons localisé ces sites en utilisant des séries de hurlements et des traces de loups pour déterminer le centre de l'activité des loups. Chaque année, nous avons collecté environ 125 à 200 échantillons de crottes par groupe, composés d'environ 60% d'échantillons d'adultes et 40% de petits. Les excréments d'adultes (diamètre $> 2,5$ cm) et ceux de louveteaux ($< 2,5$ cm) ont été distingués en fonction de la taille des échantillons fécaux trouvés sur les sites de rendez-vous. Les efforts d'échantillonnage se sont concentrés sur ces emplacements pendant les mois d'été (avril à août), période optimale pour recenser un groupe entier avant que les louveteaux ne deviennent plus mobiles.

Méthodes de laboratoire

Nous avons extrait l'ADN des échantillons de matières fécales prélevés dans nos trois zones d'étude à l'aide de kits Qiagen (Qiagen, Inc., Valencia, CA) et du kit Zymo Quick-DNA Fecal/Soil Microbe Miniprep (Zymo Research, Irvine, CA), dans un laboratoire spécialisé dans l'ADN de faible qualité au sein du Laboratoire de génétique écologique, évolutive et de conservation de l'Université de l'Idaho. Chaque extraction comprenait un témoin négatif afin de détecter toute contamination croisée. **De plus**, nous avons réalisé un test d'identification des espèces par ADN mitochondrial afin d'identifier les espèces cibles et d'écarter les échantillons de mauvaise qualité (de Barba et al. 2014). Pour les échantillons de tissus, nous avons extrait l'ADN à l'aide des kits Qiagen DNeasy Blood and Tissue (Qiagen Inc., Valencia, CA, États-Unis) avec des témoins négatifs.

Nous avons génotypé les échantillons à l'aide d'une combinaison de deux tests multiplex distincts par réaction en chaîne par polymérase (PCR), couvrant 18 loci microsatellites nucléaires. Nous avons dans un premier temps utilisé 10 loci microsatellites et amorces pour déterminer à la fois l'identité individuelle et le sexe de tous les échantillons de loups. Les 8 loci microsatellites supplémentaires ont été analysés exclusivement sur l'échantillon de la meilleure qualité provenant de chaque individu et ont servi à vérifier les échantillons si nécessaire (Stenglein et al. 2010, 2011 ; Stansbury et al. 2014).

Nous avons séparé les produits de PCR en fonction de leur taille à l'aide de l'appareil capillaire Applied Biosystems 3130×1 (Applied Biosystems Inc., Foster City, CA, États-Unis) et avons identifié les pics de génotype à l'œil nu avec GENEMAPPER 5.0 (Applied Biosystems Inc.). Nous avons identifié les correspondances individuelles à l'aide du logiciel Genalex (Peakall et Smouse 2012). Nous avons amplifié tous les échantillons à deux reprises et exclu ceux présentant moins de 5 loci amplifiés avec succès. Les échantillons produisant plus de 5 loci ont fait l'objet de 1 à 3 réplifications supplémentaires. Nous avons déterminé les hétérozygotes par consensus à partir de plus de 2 amplifications PC indépendantes pour chaque locus, tandis que l'identification des homozygotes nécessitait plus de 3 amplifications (Ausband et al. 2015). Chaque amplification PC comprenait à la fois des contrôles positifs et négatifs.

Conformément aux résultats de raréfaction de Stenglein et al. (2011), nous avons extrait l'ADN de 40 échantillons d'adultes et de 25 échantillons de jeunes afin d'obtenir des probabilités de détection élevées, car Stenglein et al. ont constaté que la détection de tous les individus d'un groupe atteignait une asymptote à ~65 échantillons. Si un groupe comptait plus de deux individus détectés une seule fois, nous avons analysé des échantillons supplémentaires, lorsqu'ils étaient disponibles, afin d'obtenir 10 génotypes consensuels supplémentaires (Ausband et al. 2015). **De plus**, les génotypes de tous les individus capturés une seule fois (<10% de l'ensemble des individus) répondaient aux critères de fiabilité à 95% (Miller et al. 2002).

L'analyse de 18 loci a révélé une très faible probabilité d'identité chez les frères et sœurs (c'est-à-dire la probabilité que deux individus partagent le même génotype), comprise entre $3,54 \times 10^{-4}$ et $1,18 \times 10^{-3}$ (Ausband et al. 2017). Pour des informations plus détaillées sur les techniques de laboratoire, consulter Stenglein et al. (2010, 2011) et Stansbury et al. (2014).

Arbres généalogiques

Après avoir prélevé des échantillons de matières fécales de loups et extrait l'ADN, nous avons utilisé les génotypes des loups individuels pour construire des arbres généalogiques afin de déterminer la paternité et la maternité. Nous avons considéré tous les adultes comme des parents potentiels et tous les louveteaux échantillonnés comme des descendants potentiels chaque année. Nous avons établi des généalogies familiales à partir des données relatives aux sites de rendez-vous à l'aide d'analyses de vraisemblance maximale dans le logiciel COLONY, version 2.0.5.5 (Jones et Wang 2010). Nous avons dans un premier temps calculé les fréquences alléliques pour chaque année à l'aide du logiciel COANCESTRY, version 1.0.1.5 (Wang 2011), puis importé les résultats dans le logiciel COLONY pour l'analyse des généalogies.

COLONY utilise une approche de maximum de vraisemblance pour estimer les relations probabilistes parent-progéniture entre les individus. Nous avons autorisé la polygamie chez les deux sexes et fixé un taux de perte d'allèles à 0,01, les autres taux d'erreur génétique, y compris les mutations, étant également fixés à 0,01. À partir de COLONY, nous avons généré des généalogies pour chaque groupe de loups. Ces analyses ont permis de déterminer les classes d'âge et les rôles familiaux à partir des relations génétiques. Nous avons classé les reproducteurs comme des adultes dont les analyses généalogiques ont établi qu'ils étaient les

parents des louveteaux échantillonnés, et nous avons attribué les louveteaux à des parents génétiquement apparentés. Tous les autres échantillons confirmés comme adultes sur le terrain et non identifiés comme reproducteurs ont été considérés comme des « aides non reproducteurs » pour chaque groupe et chaque année (Fig. 2).

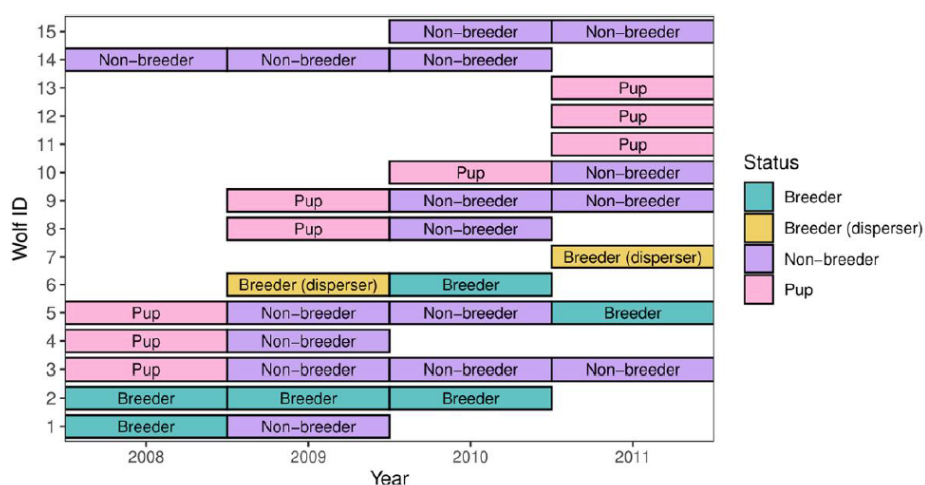


Figure 2. Exemple de graphique représentant l'évolution dans le temps d'un groupe d'étude, illustrant les changements de taille et de composition du groupe. Le graphique montre les loups gris individuels et le statut qui leur a été attribué chaque année, chaque individu étant représenté sur l'axe Y et les années d'étude sur l'axe X pour une meute de ce jeu de données. Le statut peut changer d'une année à l'autre. Le statut « reproducteur » désigne les parents connus des louveteaux pour l'année en question. Le statut « disperser » désigne les individus qui n'avaient pas été détectés les années précédentes au sein de cette meute. Le statut « non reproducteur » désigne les individus auxiliaires de la meute qui ne se sont pas reproduits cette année-là

Identification des loups disperseurs

Nous avons identifié les loups disperseurs à l'aide des généalogies de chaque groupe. Nous avons défini les disperseurs comme des individus non apparentés au sein d'un groupe, absents lors de l'année d'étude précédente mais présents lors de l'année d'étude suivante (Stansbury et al. 2016). Étant donné que la plupart des dispersions de loups en Amérique du Nord ont lieu pendant la période automne-hiver (Ballard et al. 1987 ; Boyd et Pletscher 1999 ; Jimenez et al. 2017), nous avons attribué l'année de dispersion à l'année civile précédente, en partant du principe que le disperser avait quitté sa meute natale après notre période de détection estivale. Nous avons attribué l'année d'établissement à l'année civile au cours de laquelle nous avons détecté pour la première fois le disperser au sein d'un nouveau groupe, ce qui indique le moment où il a rejoint ce groupe. Cette approche tient compte des disperseurs qui ont rejoint un groupe à l'automne ou en hiver mais qui n'ont été observés qu'au cours de l'année d'étude suivante.

Renouvellement des reproducteurs et taille du groupe

Les généalogies ont permis d'estimer la taille du groupe, d'identifier le renouvellement des reproducteurs et de déterminer à quel moment un individu dispersé provenant de l'extérieur du groupe occupait une place de reproducteur. Nous avons classé comme « renouvellement des reproducteurs » le cas où un mâle ou une femelle, dont le statut de reproducteur ayant eu des petits au cours d'une année donnée avait été confirmé génétiquement, était remplacé par un nouveau reproducteur l'année suivante (voir Fig. 2 pour un exemple de renouvellement des reproducteurs). Seuls les cas pour lesquels des données sur deux années

consécutives confirmaient un changement d'individu reproducteur, sur la base de la filiation des petits, ont été considérés comme des événements de renouvellement. Les individus dispersés rejoignaient souvent un groupe et devenaient reproducteurs au cours de leur première ou deuxième année (Ausband et al. 2017), ce qui entraînait un changement parmi les individus reproducteurs et constituait un événement de renouvellement. Cette définition rend compte des changements au sein des reproducteurs d'une meute et peut inclure des cas faisant suite à des postes vacants créés par des loups abattus, bien que ces postes vacants n'aient pas été directement distingués dans cette étude. Nous avons défini la taille du groupe comme le nombre de loups adultes présents dans un groupe au cours de l'année d'établissement. Les résultats de parenté issus de COLONY et des génotypes consensus ont fourni des estimations annuelles du nombre d'adultes dans chaque groupe par année. Pour les groupes comptant un disperseur, nous avons retiré cet individu du décompte de la taille du groupe. L'année d'établissement reflète la composition du groupe après la période d'automne et d'hiver, lorsque la mortalité d'origine humaine et naturelle est la plus élevée et que les juvéniles émigrent le plus souvent (Jimenez et al. 2017). Nous avons exclu les louveteaux de l'année, car ils n'étaient pas en vie pendant la période de dispersion de l'automne et de l'hiver précédents.

Parenté génétique

Pour estimer la parenté génétique entre les individus du groupe, nous avons utilisé le coefficient de parenté Trio ML du programme COANCESTRY (Wang 2011), qui compare des triades d'individus afin de calculer une valeur de probabilité des relations. Nous avons calculé les valeurs moyennes de parenté génétique entre tous les loups adultes du groupe, en incluant les dispersés ayant rejoint le groupe à partir de l'année de dispersion et en excluant les dispersés du calcul. Dans ce contexte, la parenté moyenne peut permettre de prédire la propension d'un dispersé à s'établir au sein d'un groupe.

Chasse au loup

Dans l'Idaho, les chasseurs et les trappeurs qui abattent un loup sont tenus de faire vérifier et de déclarer leur prise dans un délai de 10 jours, et ils doivent présenter le crâne et la peau à un bureau de l'IDFG. De 2009, ainsi que de 2011 à 2020, le personnel de l'État a prélevé une prémolaire, utilisée pour la datation par le ciment (réalisée par le laboratoire Matson, à Manhattan, MT, États-Unis), et a également collecté des échantillons de tissus biologiques. Pour estimer l'intensité de la chasse au loup à l'échelle de la population, nous avons divisé le nombre total de loups abattus dans chaque zone d'étude par la superficie de celle-ci (en km²), puis nous avons rapporté ce résultat à 1 000 km² afin de permettre la comparaison entre les différentes GMU. La zone d'étude sud comprenant trois GMU (33, 34, 35), nous avons additionné le nombre de loups abattus et les superficies respectives de ces GMU pour obtenir une estimation globale. Nous avons attribué l'intensité de prélèvement en fonction de l'année de dispersion, car celle-ci englobe la saison de prélèvement pendant la dispersion de cet individu (automne-début d'hiver) et les places potentiellement libérées pendant cette période au sein de la meute qu'il a rejointe.

Analyse statistique

Afin d'examiner les facteurs permettant de prédire si un loup réussit à s'intégrer dans une meute, nous avons ajusté un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution binomiale et une fonction de liaison logit à l'aide du logiciel R (R Core Team 2025). La

variable de réponse était le fait qu'une meute de loups ait accepté ou non un individu en dispersion (binaire : 0 = non, 1 = oui) pour chaque année d'étude. Les variables prédictives comprenaient le renouvellement des reproducteurs mâles et femelles, le degré moyen de parenté génétique, le prélèvement de loups et la taille du groupe. Tous les prédicteurs ont été standardisés à l'aide de scores z afin d'assurer leur comparabilité.

Nous avons commencé par ajuster un GLM ne comportant que les effets fixes normalisés. Ensuite, nous avons ajusté un GLM incluant une interaction entre la taille normalisée du groupe et le nombre normalisé de loups prélevés afin d'évaluer comment différentes intensités de prélèvement influencent la probabilité d'immigration, en fonction de la taille du groupe. Nous avons envisagé un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM) avec la meute comme effet aléatoire, mais celui-ci n'a pas convergé, ce qui a produit des résultats peu fiables. Nous avons donc utilisé un GLM, qui s'est bien adapté aux données. Nous avons évalué les modèles candidats à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC ; Akaike 1974). Nous avons également évalué l'adéquation du modèle à l'aide du package R DHARMA (Hartig 2024), qui génère des résidus normalisés issus de simulations pour les modèles linéaires généralisés, pouvant être interprétés comme des résidus traditionnels. Enfin, nous avons évalué l'adéquation du modèle à l'aide de l'aire sous la courbe (AUC) et du R^2 de McFadden pour le modèle le plus performant.

RESULTATS

Nous avons analysé les données relatives à 105 groupes de loups entre 2008 et 2020, certaines meutes ayant été suivies pendant plusieurs années (moyenne = 4,78 années d'échantillonnage par meute, écart-type = 3,25), toutes situées dans les trois zones d'étude. Nous avons identifié 26 loups en dispersion, et 30% des groupes ont accueilli un loup en dispersion. La taille moyenne des groupes était de 5,97 loups (intervalle : 1 à 14), tandis que le prélèvement de loups s'élevait en moyenne à 4,1 loups pour 1 000 km² (intervalle : 1 à 15,4). La valeur moyenne de parenté génétique était de 0,33 (intervalle : 0,00 à 0,50). On a recensé 33 changements de mâles reproducteurs et 28 de femelles reproductrices. Parmi les 26 disperseurs ayant rejoint des meutes, 85% (22 individus) sont devenus des reproducteurs confirmés au cours de leur première ou deuxième année : 16 au cours de leur première année et 6 au cours de leur deuxième. Quatre n'ont jamais reproduit pendant la durée de l'étude, dont 3 n'ont été détectés que l'année de leur immigration.

Pour la sélection du modèle, le modèle GLM comportant une interaction entre la taille du groupe et le prélèvement de loups présentait l'AIC le plus faible (Akaike 1974) et le poids du modèle le plus élevé, ce qui en fait le modèle le mieux étayé pour prédire l'immigration des disperseurs (Tableau 1). Nous avons évalué l'adéquation du modèle à l'aide des résidus standardisés DHARMA, qui ont indiqué que le modèle retenu s'adaptait bien : les résidus mis à l'échelle étaient uniformément distribués (test d'uniformité $P = 0,76$), aucun résidu extrême n'a été observé (test des valeurs aberrantes $P = 1$) et la variance des résidus correspondait aux hypothèses du modèle (test de dispersion $P = 0,62$). Les diagnostics des résidus n'ont révélé aucun écart important par rapport aux hypothèses du modèle, ce qui suggère que le rééchantillonnage n'a pas fortement biaisé les estimations. Ce modèle présentait un score AUC de 0,86, indiquant une bonne capacité de prédiction, et une valeur R^2 de McFadden de 0,30, ce qui témoigne d'un ajustement raisonnable aux données par rapport au modèle nul.

Parmi les variables prédictives (Tableau 2, Fig. 3), le renouvellement des reproducteurs mâles a eu un effet positif statistiquement significatif sur la probabilité qu'un groupe accepte un disperseur ($\beta = 2,08$, SE = 0,64, IC à 95% : -0,87 à 3,40, $P = 0,001$). En revanche, le renouvellement des femelles reproductrices ($\beta = 0,97$, SE = 0,64, $P = 0,12$) et le degré de parenté moyen au sein du groupe ($\beta = 0,45$, SE = 0,34, $P = 0,19$) n'ont pas eu d'effets significatifs sur l'immigration des disperseurs. Ni la taille du groupe ni le prélèvement de loups n'ont eu d'effet principal significatif sur la probabilité qu'un disperseur s'installe dans un groupe. Cependant, nous avons mis en évidence une interaction croisée marginalement significative entre ces deux variables ($\beta = -0,61$, SE = 0,32, $P = 0,058$). Le signe négatif de cette interaction suggère que la relation entre la taille du groupe de loups et l'immigration des disperseurs dépend de l'intensité de la chasse. En revanche, d'autres variables, telles que le renouvellement des mâles reproducteurs ($\beta = 2,08$), ont eu un effet plus marqué sur l'installation des disperseurs.

Tableau 1. Modèles candidats pour prédire le succès de l'immigration des loups gris en dispersion dans l'Idaho, aux États-Unis, de 2008 à 2020

Model	K	LL	AIC	Δ AIC	AICw _i
Genetic relatedness + Group size + Wolf harvest + Male Turnover + Female Turnover + Group size × Wolf Harvest ^a	7	-36.7	87.4	0	0.73
Genetic relatedness + Group size + Wolf harvest + Male Turnover + Female Turnover	6	-39.1	90.1	2.69	0.19
Male Turnover	2	-44.0	92.0	4.63	0.07
Female Turnover	2	-47.4	98.8	11.375	0.00
Null	1	-52.7	107.4	20.00	0.00
Genetic relatedness	2	-61.6	127.2	39.84	0.00
Wolf harvest	2	-74.7	153.3	65.91	0.00
Group size	2	-77.8	159.7	72.27	0.00

Les modèles intègrent des prédicteurs écologiques et biologiques tels que le degré moyen de parenté génétique, la taille du groupe, le prélèvement de loups, le renouvellement des mâles reproducteurs, le renouvellement des femelles reproductrices, ainsi que l'interaction entre la taille du groupe et le prélèvement de loups. ^aIndique le modèle le plus probant, AUC = 0,86, R^2 de McFadden = 0,30

Tableau 2 Covariables issues du modèle le plus probant permettant de prédire l'immigration de loups gris dispersés au sein de groupes, en fonction du degré moyen de parenté génétique, de la taille du groupe, du nombre de loups abattus, du renouvellement des mâles reproducteurs, du renouvellement des femelles reproductrices et de l'interaction entre la taille du groupe et le nombre de loups abattus dans l'Idaho (États-Unis), de 2008 à 2020

Covariate	β	SE	P
Intercept	-2.37	0.51	NA
Genetic relatedness	0.45	0.34	0.19
Group size	0.10	0.33	0.75
Wolf harvest	0.46	0.37	0.21
Male turnover	2.08	0.64	0.001
Female turnover	0.97	0.64	0.12
Group size × Wolf harvest	-0.61	0.32	0.06

Le tableau présente les coefficients estimés (β), les erreurs-types (ET) et les valeurs P (P) pour chaque covariable

DISCUSSION

Nos résultats indiquent que le succès de l'immigration des individus en dispersion dépend à la fois du contexte social et environnemental. Le renouvellement des mâles reproducteurs et l'interaction entre la taille du groupe et la pression de prélèvement ont influencé de manière

significative l'immigration au sein des groupes, ce qui suggère que la dispersion guidée par des facteurs sociaux joue un rôle clé dans la composition des groupes d'espèces à reproduction coopérative dans des conditions écologiques variables. **Plus précisément, l'immigration a augmenté à la suite du renouvellement des mâles reproducteurs, ce qui indique que la perte et le remplacement d'un mâle reproducteur peuvent ouvrir un espace social à des individus extérieurs.** Ce processus implique probablement une prise de décision influencée par des facteurs sociaux, dans laquelle tant les disperseurs que les membres du groupe réagissent à des signaux tels que le renouvellement des reproducteurs (Cozzi et al. 2018). Les disperseurs mâles peuvent exploiter les opportunités de reproduction temporaires créées par ce renouvellement. **De plus,** l'interaction entre la taille du groupe et la pression de prélèvement suggère que des forces externes, telles que la mortalité d'origine humaine, modifient la manière dont les groupes réagissent à l'arrivée de disperseurs.

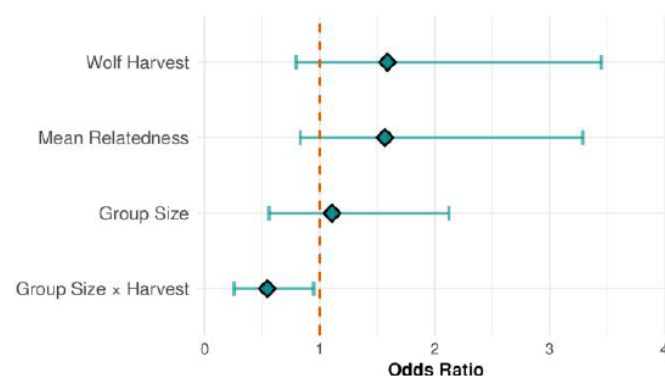


Figure 3. Diagramme en forêt représentant le rapport de cotes des variables du modèle de référence permettant de prédire les facteurs qui influencent la probabilité d'immigration de disperseurs dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2008 et 2020. Les variables sont exprimées sur des échelles normalisées, toutes les autres variables étant maintenues à leurs valeurs moyennes. Les intervalles de confiance sont indiqués au niveau de 95%. Les effets liés au sexe ne sont pas représentés

Le renouvellement des reproducteurs (Fig. 4) illustre comment la socialité façonne les schémas d'implantation des disperseurs, ces derniers étant plus enclins à rejoindre un groupe à la suite de la perte d'un mâle reproducteur. Ce renouvellement crée des opportunités de reproduction que les individus en dispersion peuvent exploiter (Ausband 2022a), et à mesure que **l'instabilité sociale augmente**, les groupes peuvent devenir **plus réceptifs** à l'arrivée de nouveaux membres. Cela peut entraîner un passage d'une coopération fondée sur les liens de parenté à un renforcement du groupe (Kokko et al. 2001). Des études antérieures sur la dynamique d'autres groupes sociaux, tels que les cichlidés (*Neolamprologus pulcher*) et les chiens de prairie (*Cynomys ludovicianus*, *C. gunnisoni*, *C. parvidens*), montrent que le renouvellement des reproducteurs peut perturber la cohésion sociale et créer des opportunités de dispersion (Stiver et al. 2006 ; Hoogland 2013). Ces perturbations peuvent résulter de changements dans la hiérarchie sociale, d'une concurrence réduite de la part des anciens reproducteurs ou d'un besoin de renouveler les membres du groupe.

La perte d'individus reproducteurs chez les espèces à structure sociale complexe peut déstabiliser la structure du groupe et ralentir la croissance de la population, **mais un remplacement rapide des reproducteurs peut minimiser les perturbations sociales** (Borg et al. 2015). Par exemple, les meutes de lycaons connaissant un renouvellement des reproducteurs sont plus enclines à intégrer de nouveaux membres que celles dont les couples

reproducteurs sont stables (Creel et Creel 2002). **De même**, les loups gris présentent un taux élevé de dissolution des groupes à la suite de la perte de reproducteurs, ce qui souligne l'importance de l'expansion du groupe et de la stabilité sociale. **Ces schémas suggèrent que le pourvoi des postes vacants de reproducteurs procure des avantages directs en termes de valeur sélective qui stabilisent les groupes coopératifs.**

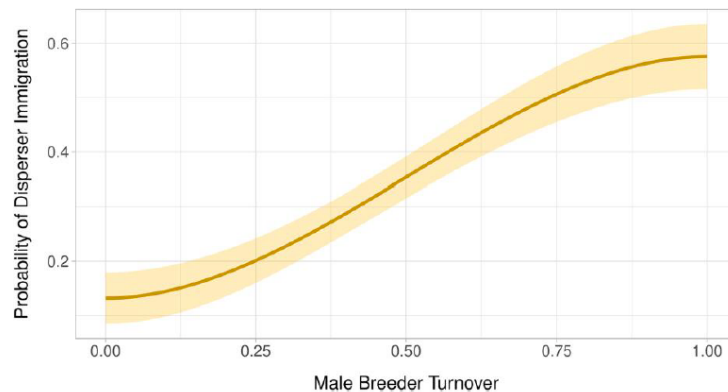


Figure 4. Graphique des effets de la variable significative dans le modèle de référence prédisant les facteurs qui déterminent la probabilité d'immigration d'un individu disperseur dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2008 et 2020. Toutes les autres variables sont maintenues à leur valeur moyenne dans ce graphique. Les intervalles de confiance sont indiqués au niveau de 95%.

Des recherches antérieures menées dans ce système d'étude ont exploré les dynamiques sociales et génétiques des carnivores se reproduisant en coopération, mais la présente étude se concentre sur la manière dont la structure du groupe et le contexte déterminent l'installation des individus en dispersion. **L'effet marqué du renouvellement des reproducteurs mâles concorde avec les schémas établis de dispersion à prédominance masculine, selon lesquels les mâles quittent plus souvent leurs territoires natals et s'assurent des rôles de reproduction par la dispersion, tandis que les femelles ont tendance à hériter de positions au sein de leurs groupes natals** (Ausband 2022a). **De plus**, les portées à prédominance masculine renforcent probablement ce modèle de dispersion (Ausband 2022b). **L'influence du renouvellement des mâles sur le succès de l'immigration des individus en dispersion met en évidence le rôle central des mâles dans la stabilité du groupe, sa persistance et la dynamique plus large de la dispersion au sein de ce système.** Cette période de réorganisation sociale peut accroître la fluidité du groupe et créer des opportunités d'intégration pour de nouveaux individus (Packard 2003 ; VonHoldt et al. 2008 ; Koenig et al. 2016). **De plus**, nous avons constaté que la pression de prélèvement modifie la manière dont la taille du groupe influe sur l'acceptation des disperseurs, démontrant ainsi que le prélèvement influence non seulement la survie, mais aussi les décisions sociales.

La relation entre la taille du groupe, la pression de chasse et l'immigration des individus en dispersion est complexe (Fig. 5). **Sous une faible pression de chasse, les groupes plus importants peuvent se montrer plus disposés à accepter des individus en dispersion, peut-être en raison de leur capacité à absorber de nouveaux membres et à tirer parti des avantages liés à la taille du groupe, tels que les avantages liés à l'expérience** (amélioration de la chasse, de la défense du territoire et de l'élevage des petits) (Mech et Boitani 2003 ; Borg et al. 2015). **À l'inverse, sous une forte pression de chasse, les groupes plus importants peuvent privilégier le recrutement interne afin de préserver la cohésion sociale, ce qui reflète un**

changement de stratégie motivé par la sélection par parenté (Hamilton 1964). La probabilité accrue pour les groupes plus importants de favoriser l'immigration pourrait constituer une stratégie visant à maintenir la cohésion et la résilience des grands groupes (Mech et Boitani 2003 ; Koenig et al. 2016). De plus, nous avons constaté que, sous une forte pression de prélèvement, la relation s'inverse. Dans ces circonstances, les petits groupes sont plus susceptibles de voir des individus dispersés immigrer, tandis que les grands groupes le sont moins. Ces petits groupes peuvent considérer l'augmentation de leurs effectifs comme essentielle pour maintenir la stabilité du groupe (Kokko et al. 2001), éviter la consanguinité et assurer la persistance du groupe (Sparkman et al. 2012). L'installation d'individus disperseurs pourrait constituer une stratégie nécessaire à la survie et à la cohésion des petits groupes soumis à une forte pression de prélèvement. Dans ce cas, les groupes de plus grande taille pourraient maintenir leur structure sociale en s'appuyant sur un recrutement interne – tel que le recrutement de jeunes ou la philopatrie des femelles – pour pourvoir les postes de reproduction, plutôt qu'en acceptant des individus extérieurs (Hamilton 1964 ; Clutton-Brock 2006).

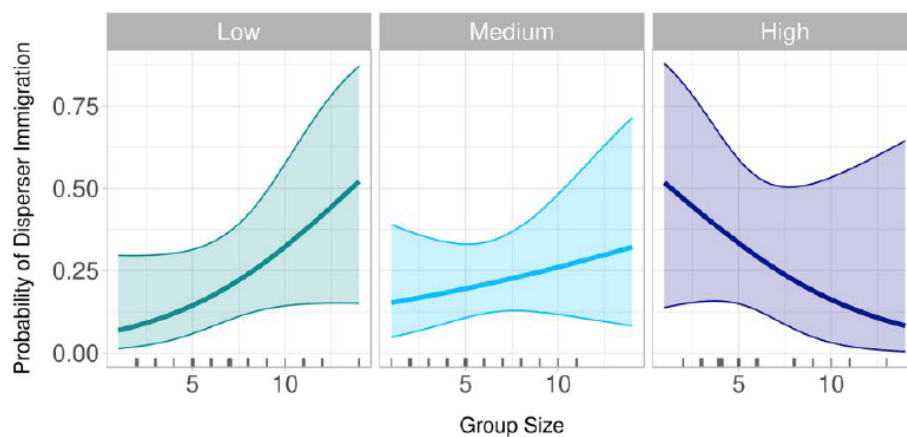


Figure 5. Graphiques d'effet illustrant l'interaction entre le niveau de prélèvement et la taille du groupe dans le modèle principal prédisant la probabilité d'immigration de disperseurs dans l'Idaho, aux États-Unis, de 2008 à 2020. Le niveau de prélèvement a été classé en trois catégories : faible, moyen et élevé. Les intervalles de confiance sont indiqués au niveau de 95%. Les graduations le long de l'axe x indiquent la répartition des échantillons. Les graduations plus grandes indiquent un plus grand nombre d'échantillons à une valeur donnée, tandis que les graduations plus petites indiquent un nombre d'échantillons plus faible.

Nos recherches n'ont pas mis en évidence d'effets significatifs pour plusieurs variables censées influencer le succès de l'immigration des individus dispersés. La parenté génétique ne permettait pas de prédire les résultats de l'immigration, ce qui suggère une certaine flexibilité dans les systèmes de reproduction coopérative (Ausband 2018). Cela concorde avec les systèmes carnivores où la réciprocité peut améliorer les chances de réussite de l'immigration en favorisant l'intégration d'individus non apparentés susceptibles d'apporter des avantages coopératifs à long terme, et où l'immigration d'individus non apparentés peut réduire le risque de consanguinité au sein de groupes très apparentés. Le renouvellement des femelles reproductrices n'a pas non plus eu d'incidence sur les résultats de l'immigration. Cela reflète probablement la faible proportion de femelles dispersées détectées dans nos données et la tendance des femelles à rester philopatriques et à attendre leur tour pour se reproduire au sein de leur groupe natal (Mech et Boitani 2003 ; Vonholdt et al. 2008 ; Ausband 2022a).

Les modèles d'élevage coopératif suggèrent que la philopatrie des femelles peut renforcer la dispersion sélective selon le sexe (Perrin et Goudet 2001). Ces résultats indiquent que le succès d'établissement des individus dispersés dans ce système reflète des opportunités individuelles façonnées par les contextes sociaux et environnementaux, plutôt que par la seule parenté génétique ou le renouvellement des femelles.

Contrairement aux études axées sur les décisions individuelles de dispersion, nos recherches examinent les conditions qui favorisent ou limitent le succès de l'immigration dans un contexte écologique et social changeant. Nos travaux ont établi un lien entre les pressions externes (prélèvement) et les événements internes (renouvellement des reproducteurs) d'une part, et l'intégration des individus dispersés d'autre part, afin de mettre en évidence comment les signaux sociaux, tant directs qu'indirects, influencent la perception des individus dispersés au sein du paysage social (Bonte et al. 2012). Nos résultats suggèrent que la dispersion pourrait être influencée par des facteurs sociaux, les individus réagissant à des signaux tels que le renouvellement des reproducteurs, la taille du groupe et la stabilité sociale lors de leurs décisions de dispersion (Clobert et al. 2009 ; Cozzi et al. 2018). Nous avons suivi les relations sociales et génétiques à l'aide de la parenté génétique et du renouvellement des reproducteurs au fil du temps. Cette approche nécessite un effort considérable et peut ne pas être réalisable dans toutes les études portant sur des mammifères vivant en groupe. Dans notre cas, comme la plupart des dispersions de loups ont lieu en automne et en hiver, nous avons attribué l'année de dispersion à l'année civile précédente. **Cependant**, certains individus ont pu se disperser avant la période d'échantillonnage estivale, ce qui pourrait introduire des décalages entre les covariables et le moment réel de la dispersion. En tirant parti d'une expérience à grande échelle créée par le prélèvement, notre étude a examiné comment le retrait d'individus influence la dynamique d'implantation des disperseurs chez les espèces à reproduction coopérative et contribue à des **cadres conceptuels** plus larges. Driscoll et al. (2014) ont souligné les limites persistantes de l'écologie de la dispersion, près de la moitié des études examinées identifiant des lacunes qui restreignent les inférences écologiques et les résultats en matière de conservation. Clarifier la manière dont ces signaux sociaux façonnent l'implantation peut améliorer les stratégies de conservation et de gestion.

References

- Adams LG, Stephenson RO, Dale BW, Ahgook RT, Demma DJ. 2008. Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the Central Brooks Range, Alaska. *Wildl Monogr.* 170:1–25. <https://doi.org/10.2193/2008-012>.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification problem. *IEEE Trans Autom Control.* 19:716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>.
- Allendorf FW, Funk WC, Aitken SN, Byrne M, Luikart G. 2022. *Conservation and the genomics of populations*. 3rd ed. Oxford University Press.
- Ausband DE et al. 2010. Surveying predicted rendezvous sites to monitor gray wolf populations. *J Wildl Manage.* 74:1043–1049. <https://doi.org/10.2193/2009-303>.
- Ausband DE. 2018. Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. *J Mammal.* 99:836–844. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy051>.
- Ausband DE. 2022a. Offspring sex ratios are male-biased reflecting sex-biased dispersal in Idaho, USA, wolves. *Behav Ecol Sociobiol.* 76: <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03243-0>.
- Ausband DE. 2022b. Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in a social carnivore. *Ethology.* 128:152–158. <https://doi.org/10.1111/eth.13250>.

- Ausband DE, Mitchell MS. 2021. The effect of group size on reproduction in cooperatively breeding gray wolves depends on density. *Anim Conserv*. 24:994–1000. <https://doi.org/10.1111/acv.12701>.
- Ausband DE, Mitchell MS, Stansbury CR, Stenglein JL, Waits LP. 2017. Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 284:20170580. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0580>.
- Ausband DE, Stansbury CR, Stenglein JL, Struthers JL, Waits LP. 2015. Recruitment in a social carnivore before and after harvest. *Anim Conserv*. 18:415–423. <https://doi.org/10.1111/acv.12187>.
- Ballard WB, Ayres LA, Krausman PR, Reed DJ, Fancy SG. 1987. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. *Wildlife Monograph*. 98:1–54.
- Bassing SB et al. 2020. Immigration does not offset harvest mortality in groups of a cooperatively breeding carnivore. *Anim Conserv*. 23: 750–761. <https://doi.org/10.1111/acv.12593>.
- Bonte D et al. 2012. Costs of dispersal. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 87: 290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>.
- Borg BL, Brainerd SM, Meier TJ, Prugh LR. 2015. Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. *J Anim Ecol*. 84:177–187. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12256>.
- Bowler DE, Benton TG. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 80:205–225. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>.
- Boyd DK, Pletscher DH. 1999. Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the Central Rocky Mountains. *J Wildl Manag*. 63: 1094–1108. <https://doi.org/10.2307/3802828>.
- Brown JH, Kodric-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*. 58:445–449. <https://doi.org/10.2307/1935620>.
- Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM. 2012. Dispersal: ecology and evolution. Illustrated ed. Oxford University Press.
- Clobert J, Le Galliard J, Cote J, Meylan S, Massot M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol Lett*. 12:197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>.
- Clutton-Brock TH. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*. 296:69–72. <https://doi.org/10.1126/science.1062287>.
- Clutton-Brock TH. 2006. Cooperative breeding in mammals. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 273:2151–2160. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0541>.
- Clutton-Brock TH, Russell AF, Sharpe LL. 2016. Evolution of cooperative breeding in mammals. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 371. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0089>.
- Cozzi G, Maag N, Börger L, Clutton-Brock TH, Ozgul A. 2018. Socially informed dispersal in a territorial cooperative breeder. *J Anim Ecol*. 87: 838–849. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12795>.
- Creel S, Creel NM. 2002. The African wild dog: behavior, ecology, and conservation. Princeton University Press.
- Creel S, Rotella JJ. 2010. Meta-analysis of relationships between human off-take, total mortality, and population dynamics of gray wolves (*Canis lupus*). *PLoS One*. 5:e12918. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012918>.
- de Barba D et al. 2014. Molecular species identification for multiple carnivores. *Conserv Genet Resour*. 6:821–824. <https://doi.org/10.1007/s12686-014-0257-x>.
- Driscoll DA et al. 2014. The trajectory of dispersal research in conservation biology. *PLoS One*. 9:e95053. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095053>.
- Espenshade TJ, Bouvier LF, Arthur WB. 1982. Immigration and the stable population model. *Demography*. 19:125–133. <https://doi.org/10.2307/2061132>.
- Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF. 2003. Wolf population dynamics. In: Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. p. 161–191.
- Gusset M, Macdonald DW. 2010. Group size effects in cooperatively breeding African wild dogs. *Anim Behav*. 79:321–332. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.004>.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol*. 7:1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4).
- Hannon SJ, Mumme RL, Koenig WD, Pitelka FA. 1985. Replacement of breeders and within-group conflict in the cooperatively breeding acorn woodpecker. *Behav Ecol Sociobiol*. 17:303–312. <https://doi.org/10.1007/BF00293208>.
- Hartig F. 2024. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models (R package version 0.4.7). CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Cooperative breeding in vertebrates: studies of ecology, evolution, and behavior. Cambridge University Press. p. 353–376.
- Koenig WD, Pitelka FA. 1979. Relatedness and inbreeding avoidance: counterplays in the communally nesting acorn woodpecker. *Science*. 206:1103–1105. <https://doi.org/10.1126/science.206.4422.1103>.
- Koenig WD, Pitelka FA, Carmen WJ, Mumme RL, Stanback MT. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Q Rev Biol*. 67:111–150. <https://doi.org/10.1086/417552>.
- Kokko H, Johnstone RA, Clutton-Brock TH. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 268:187–196. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1349>.
- Mech LD. 2020. Unexplained patterns of grey wolf *Canis lupus* natal dispersal. *Mamm Rev*. 50:314–323. <https://doi.org/10.1111/mam.12198>.
- Mech LD, Boitani L. 2003. Wolf social ecology. In: Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. p. 1–34.
- Miller CR, Joyce P, Waits LP. 2002. Assessing allelic dropout and genotype reliability using multiple PCR amplifications. *Conservation Genetics*. 3: 229–233. <https://doi.org/10.1023/A:1016593219976>.
- Morales-González AM, Carrasco LM, Aviles JM. 2021. Dispersal determinants: a review of methods and concepts. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 96:1444–1462. <https://doi.org/10.1111/brv.12807>.
- Packard JM. 2003. Wolf behavior: reproduction, social, and intelligent. In: Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. p. 35–65.
- Peakall R, Smouse PE. 2012. Genalex 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*. 28:2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>.
- Perrin N, Goudet J. 2001. Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD, editors. *Dispersal*. Oxford University Press. p. 123–142. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198506607.003.0009>.
- R Core Team. 2025. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rick JA, Moen RA, Erb JD, Strasburg JL. 2017. Population structure and gene flow in a newly harvested gray wolf (*Canis lupus*) population. *Conserv Genet*. 18:1091–1104. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0961-7>.
- Sparkman AM, Adams JR, Steury TD, Waits LP, Murray DL. 2012. Pack

- Heg D, Brouwer L, Bachar Z, Taborsky M. 2005. Large group size yields group stability in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Behaviour*. 142:1615–1641. <https://doi.org/10.1163/156853905774831891>.
- Hoogland JL. 2013. Prairie dogs disperse when all close kin have disappeared. *Science*. 339:1205–1207. <https://doi.org/10.1126/science.1228009>.
- Jennions MD, Macdonald DW. 1994. Cooperative breeding in mammals. *Trends Ecol Evol*. 9:89–93. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90202-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90202-X).
- Jimenez MD et al. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, western United States: 1993–2008. *J Wildl Manage*. 81:581–592. [10.1002/jwmg.21238](https://doi.org/10.1002/jwmg.21238).
- Jones OR, Wang J. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol Ecol Resour*. 10:551–555. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>.
- Kingma SA, Bebbington K, Hammers M, Richardson DS, Komdeur J. 2016. Delayed dispersal and the costs and benefits of different routes to independent breeding in a cooperatively breeding bird. *Evolution*. 70:2595–2610. <https://doi.org/10.1111/evo.13071>.
- Koenig WD, Dickinson JL, Emlen ST. 2016. Synthesis: cooperative breeding in the twenty-first century. In: Koenig WD, Dickinson JL, editors.
- VonHoldt BM et al. 2008. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Mol Ecol*. 17:252–274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03468.x>.
- Wang J. 2011. Coancestry: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Mol Ecol Resour*. 11:141–145. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02885.x>.
- social dynamics and inbreeding avoidance in the cooperatively breeding red wolf. *Behav Ecol*. 23:1186–1194. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars099>.
- Stansbury CR, Ausband DE, Zager P, Mack CM, Waits LP. 2016. Identifying gray wolf packs and dispersers using noninvasive genetic samples. *J Wildl Manage*. 80:1408–1419. [10.1002/jwmg.21136](https://doi.org/10.1002/jwmg.21136).
- Stansbury CS et al. 2014. A long-term population monitoring approach for a wide-ranging carnivore: noninvasive genetic sampling of gray wolf rendezvous sites in Idaho, USA. *J Wildl Manage*. 78:1040–1049. [10.1002/jwmg.736](https://doi.org/10.1002/jwmg.736).
- Stenglein JL, Waits LP, Ausband DE, Zager P, Mack CM. 2010. Efficient non-invasive genetic sampling for monitoring reintroduced wolves. *J Wildl Manage*. 74:1050–1058. [10.2193/2009-305](https://doi.org/10.2193/2009-305).
- Stenglein JL, Waits LP, Ausband DE, Zager P, Mack CM. 2011. Estimating gray wolf pack size and family relationships using noninvasive genetic sampling at rendezvous sites. *J Mammal*. 92:784–795. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-200.1>.
- Stiver KA, Fitzpatrick J, Desjardins JK, Balshine S. 2006. Sex differences in rates of territory joining and inheritance in a cooperatively breeding cichlid fish. *Anim Behav*. 71:449–456. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.06.011>.
- Wright S. 1949. The genetical structure of populations. *Ann Eugen*. 15:323–354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>.
- Žunna A, Rungis DE, Ozoliņš J, Stepanova A, Done G. 2023. Genetic monitoring of grey wolves in Latvia shows adverse reproductive and social consequences of hunting. *Biology (Basel)*. 12:1255. <https://doi.org/10.3390/biology12091255>.