


La dispersion rend-elle les loups plus audacieux ? Évitement des éléments anthropique tout au long de la vie

Animal Behaviour 166 (2020) 219–231




ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Animal Behaviour


journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav



Does dispersal make the heart grow bolder? Avoidance of anthropogenic habitat elements across wolf life history

Timothy Barry ^{a,d,*}, Eliezer Gurarie ^{a,1,2}, Farid Cheraghi ^{a,b}, Ilpo Kojola ^c, William F. Fagan ^a

^a Department of Biology, University of Maryland, College Park, MD, U.S.A.
^b Department of Remote Sensing and GIS, University of Tehran, Tehran, Iran
^c Natural Resources Institute Finland (Luke), Helsinki, Finland
^d Department of Statistics and Data Science, Carnegie Mellon University, Pittsburgh, PA, U.S.A.



INTRODUCTION

Pour les espèces animales, la dispersion à partir du lieu de naissance est un processus essentiel de maintien des populations. La dispersion réduit la concurrence entre membres apparentés, atténue la rareté des ressources, diminue la probabilité de la consanguinité et constitue le principal mécanisme de recolonisation et d'extension d'aire de distribution (Bowler & Benton, 2005; Clobert, Le Galliard, Cote, Meylan et Massot, 2009; Woodroffe, 2003). Alors qu'en matière d'évolution, les coûts et les avantages de la dispersion ont été largement étudiés, les processus décisionnels et comportementaux qui sous-tendent la dispersion sont complexes et mal compris (Cayuela et al., 2018; Cote, Clobert, Brodin, Fogarty et Sih, 2010; Matthysen, 2012). La plupart des études empiriques sur le comportement de dispersion se sont concentrées sur les invertébrés (Belgrad et Griffen, 2018; Dahirel, Vong, Ansart et Madec, 2017; Johns et Eveleigh, 2013; Ramalho et al., 2014), les poissons (Le Roy & Seebacher, 2018; Rehage & Sih, 2004), les petits oiseaux (Dingemanse, Both, van Noordwijk, Rutten et Drent, 2003) et les petits mammifères (Mabry & Stamps, 2008) qui se dispersent sur de courtes distances. Les études suffisamment répliquées concernant les mammifères qui se dispersent sur de longues distances loin de leur territoire natal sont rares.

Les comportementalistes distinguent généralement le processus de dispersion entre phase de départ, de déplacement et d'installation (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2009). La recherche sur les motivations de la dispersion compare souvent les traits de personnalité, définis comme fixes et les différences de comportement interindividuelles répétables (Roche, Careau, & Binning, 2016), entre les individus qui se dispersent et ceux qui restent. Les données d'observations ou expérimentales (par exemple, activité individuelle ou interactions comportementales interindividuelles) sont utilisées pour lier les traits de personnalité des individus à la propension au succès de dispersion. Par exemple, on a observé que des individus à la personnalité agressive « chassaient » d'autres individus qui se dispersent finalement à différents endroits (par exemple, les souris domestiques, *musculus domesticus* : Pocock, Hauffe et Searle, 2005). Chez d'autres espèces (par ex. Macaques rhesus, *Macaca mulatta*: Mehlman et al., 1995; Merle bleu des montagnes, *Sialia currucoides*: Duckworth & Badyaev, 2007), les individus au

comportement agressif sont plus susceptibles de se disperser, probablement parce que ce trait facilite l'établissement dans de nouveaux territoires. D'autres traits de personnalité, tels que la **sociabilité**, peuvent également déterminer la propension des individus à se disperser. Chez le moustique, *Gambusia affinis*, les individus asociaux préfèrent les densités plus faibles sont donc plus susceptibles de se disperser (Cote, Clobert et al., 2010; Cote, Fogarty, Weinersmith, Brodin et Sih, 2010). L'**audace** comme trait de personnalité, souvent quantifié en termes d'activité motrice dans des environnements nouveaux, est également liée à la propension à la dispersion. Chez les deux killifish (Fraser, Gilliam, Daley, Le et Skalski, 2001) et la mésange charbonnière, *Parus major* (Dingemanse et al., 2003), **la distance de dispersion est un corrélat fort de l'audace**. De même, chez le chevreuil, *Capreolus capreolus*, les individus en dispersion étaient moins néophobes et avaient des budgets énergétiques plus élevés que les non disperseurs (Debeffe et al., 2014).

On suppose souvent que les traits de personnalité sont fixes. Cependant, les traits de personnalité peuvent changer avec le temps, par exemple pendant la croissance vers la maturité ou en fonction du contexte spatial (Bekoff, 1977; Cote, Clobert et al., 2010). Par exemple, chez les écureuils roux, *Tamiasciurus hudsonicus*, Kelley, Humphries, McAdam et Boutin (2015) ont constaté que les niveaux d'activité des individus diminuaient par rapport aux juvéniles aux stades d'un an, même si l'agressivité n'a pas changé, ce qui suggère que certains aspects de la personnalité peuvent changer à mesure que les animaux mûrissent. De même, Dahirel et al. (2017) ont démontré que les escargots (*Cornu aspersum*) subadultes étaient plus audacieux et plus dispersifs que les adultes. De même, Günther, Finkemeier et Trillmich (2014) ont trouvé que le comportement d'exploration et l'audace étaient ontogénétiquement des traits de personnalité plastique chez les cobayes sauvages, *Cavia aperea*, suggérant que les facteurs environnementaux agissant sur les individus au début de leur vie peuvent influencer les personnalités qu'ils développeront plus tard. En revanche, Cote et Clobert (2006) ont constaté que les lézards étaient systématiquement sociaux ou asociaux, et cela se manifestait en termes de « tolérance sociale » similaire des congénères à la fois avant et après la dispersion de naissance. Si les traits de personnalité des animaux sont ontogénétiquement plastiques dans les cas de l'écureuil, de l'escargot et du cochon d'Inde, les questions sur l'expérience et le contexte qui façonnent ces changements suivent naturellement. Cependant, aucune étude à notre connaissance n'examine comment les traits de personnalité pourraient être façonnés par le processus de dispersion lui-même.

L'augmentation des données générées par la technologie de suivi des animaux, qui fournissent des détails sur les endroits où les individus se situent pendant la dispersion, offre une occasion unique d'explorer si et comment le processus de dispersion pourrait façonner la personnalité de l'animal. Les fonctions de sélection des ressources et de sélection d'étapes (RSF et SSF) sont des outils statistiques couramment utilisés dans les études sur la faune, pour comparer les attributs environnementaux des endroits où un animal se trouve par rapport à la disponibilité des points sur une échelle de domaine vital (RSFs; Johnson, Nielsen, Merrill, McDonald et Boyce, 2006) ou pendant le déplacement dans le paysage (SSF; Thurfjell, Ciuti, & Boyce, 2014). Ces outils fournissent des coefficients de sélection et d'évitement spécifiques d'une variable environnementale, qui sont des mesures quantitatives répétables, qui varient selon les individus. En tant que tel, nous postulons que ces coefficients peuvent servir d'indicateurs pour le trait de personnalité « **audace** » et qu'en étudiant comment ces coefficients varient au cours des étapes de la vie et parmi les individus, on peut indirectement étudier le chemin des traits de personnalité eux-mêmes qui peuvent changer à la suite d'un processus majeur du cycle biologique comme la dispersion.

Le loup gris, *Canis lupus*, étend son aire de répartition en Eurasie et en Amérique du Nord, presque entièrement par dispersion naturelle (Ciucci, Reggioni, Maiorano et Boitani, 2009). Bien que son comportement social puisse varier, le schéma général de dispersion est que les jeunes, et les adultes non reproducteurs quittent leur meute natale pour chercher un compagnon et établir un nouveau territoire de reproduction ailleurs (Mech & Boitani, 2003). Dans des circonstances idéalisées, la majorité des loups se dispersent finalement, à moins qu'ils n'atteignent le statut de reproducteur dans leur meute. De nombreux événements individuels de dispersion de loups ont été documentés par radiotélémétrie (Ballard et al., 1983, 1987; Boyd & Pletscher, 1999; Fritts, 1983; Fritts et Mech, 1981; Fuller, 1989; Gese et Mech, 1991; Mech, 1987; Mech, Fritts et Wagner, 1995; Peterson, Woolington et Bailey, 1984; Van Camp & Gluckie, 1979) et par suivi GPS (Ciucci et al., 2009; Jimenez et al., 2017; Kojola et al., 2006, 2009; Razen et al., 2016), y compris des cas exceptionnels de 1000 km de distance linéaire (Wabakken et al., 2007). En gros, ces études confirment que les loups établissent des territoires pour éviter les zones occupées par d'autres loups et éviter les humains. La sélection du site de reproduction, en particulier, s'est avérée être caractérisée globalement pour éviter fortement les structures artificielles (Sazatornil et al., 2016). De même, les attributs des territoires sélectionnés par les loups indiquent des zones avec moins de maisons, de routes, de champs agricoles et de personnes que dans des zones d'accès comparable (Kartinen et al., 2005, 2015; Karlsson, Brøseth, Sand et Andr en, 2007; Mladenoff, Sickley, Haight et Wydeven, 1995; Sazatornil et al., 2016).

Au sein d'un territoire, la réponse du loup aux éléments humains est plus nuancée. Les routes forestières, par exemple, sont évitées dans certaines populations (Kartinen et al., 2005), bien que les loups puissent préférentiellement utiliser des routes forestières à faible usage pour faciliter les déplacements intraterritoriaux (Dickie, Serrouya, McNay et Boutin, 2017; Fritts, 2003; Gurarie, Suutarinen, Kojola et Ovaskainen, 2011). Ces différences de préférence sont probablement fortement liées au comportement spécifique. Par exemple, Gurarie et al. (2011) ont identifié que généralement les loups évitent les routes forestières pendant la chasse ou le repos, mais qu'elles sont préférées lors du retour à la tanière après une capture de proie, alors les routes forestières servent de couloir utile facilitant la mobilité. Cette observation a été réalisé sur deux meutes de loups bien étudiées et bien établies, mais ne semble pas tenir tout l'été, qui évitaient généralement les routes forestières, bien qu'avec des variations individuelles considérables (Gurarie et al., 2011).

Dans cette étude, nous analysons une population de loups suivis par GPS en Finlande. Comme pour de nombreuses populations de loups d'Europe et d'Amérique du Nord, les loups en Finlande ont disparu au début du 20^{ème} siècle (Pulliainen, 1993). La population a commencé à rebondir en 1990 sous la protection juridique de la Finlande et de l'Union européenne (Bisi, Kurki, Svensberg et Liukkonen, 2007; Kojola et al., 2014) mais a fluctué entre 100 et 300 animaux avec des niveaux variables d'intensité de protection et de braconnage (Jansson, Ruokonen, Kojola, & Aspi, 2012; Suutarinen et Kojola, 2017). Le noyau de la population de loups réside dans l'est de la Finlande près de la frontière Russe, mais la dispersion des loups a élargi la population, en colonisant le centre et le sud-ouest de la Finlande (Kojola et al., 2006, 2009). Les loups en Finlande ont été intensément étudiés, avec plus de 130 individus suivis avec des colliers VHF ou GPS depuis 1998 (Suutarinen & Kojola, 2017), dont plus de 20 individus ont clairement dispersés de leur territoire natal.

Contrairement à la plupart des études comportementales sur le lien entre personnalité et dispersion, notre ensemble de données est unique en ce qu'il fournit de rare portrait d'expériences individuelles au cours des trois étapes de dispersion (pré-dispersion, dispersion, installation). Notre objectif est de

tirer parti de cet ensemble de données pour comprendre comment le processus de dispersion lui-même, pourrait façonner les réponses des loups aux caractéristiques du paysage humain. En particulier, nous cherchons à comprendre comment dans le processus de dispersion des loups, les expériences façonnent la personnalité et les préférences après l'installation. **Par exemple, si les loups se dispersent à travers des habitats avec des bâtiments ou des routes, s'installent-ils dans des paysages avec des caractéristiques similaires ?** Ou s'installent-ils préférentiellement dans des zones dépourvues de telles caractéristiques ? Comment, le cas échéant, l'évitement des éléments humains change tout au long du processus de dispersion ? Si l'audace s'acquiert c'est-à-dire si les loups apprennent à se déplacer avec succès dans les environnements avec des densités humaines plus élevées, nous prédirions des niveaux d'évitement plus faibles dans les nouveaux territoires. D'autre part, le stress de la dispersion peut, au contraire, conduire à une plus grande timidité dans le nouveau territoire. En comparant les disperseurs à une ligne de base de non-dispersion et en comparant les trois phases de dispersion (territoires natals, mouvements de dispersion, nouveaux territoires), notre ensemble de données nous permet de caractériser pleinement ces réponses comportementales et les résultats ultimes de la dispersion.

METHODE

Données de loup

Au total, 58 loups ont été capturés et équipés à la fin de l'hiver ou au début du printemps de 2002 à 2013. Les individus ont été capturés à partir d'une motoneige ou depuis un hélicoptère. Les détails de la capture et la procédure d'immobilisation est donnée ailleurs (voir par exemple Kojola et al., 2006; Wabakken et al., 2007). Les loups étaient équipés de colliers contenant des récepteurs de système de positionnement global (GPS Plus 2, Vectronic Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne) et des émetteurs de fréquence très élevée de radiobalises (VHF) (Televilt, Lindesberg, Suède). Les colliers transmettaient des emplacements toutes les 2 à 4 h, avec quelques exceptions à des fréquences plus élevées. Nous désignons les loups par leur nom pour faciliter les références croisées avec d'autres études.

Comportement des loups

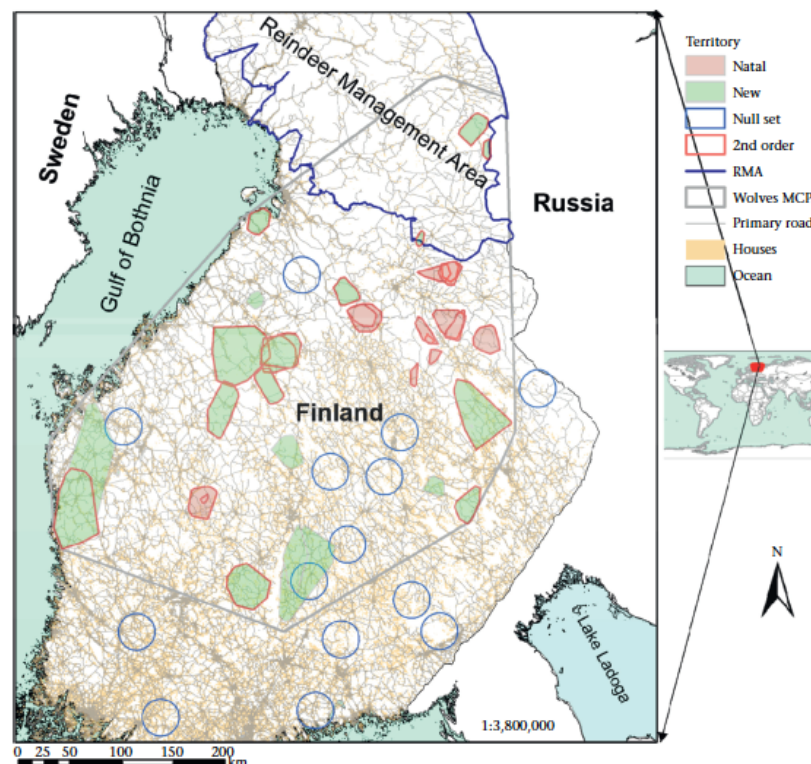
Nous avons distingué les mouvements territoriaux, des mouvements non territoriaux par test de la présence d'un attracteur central au mouvement. Nous avons défini un « territoire » comme un ensemble de mouvements tortueux avec un noyau qui a persisté pendant 5 jours ou plus. En revanche, un « événement de dispersion » a été défini comme un ensemble de mouvements transitoires et sans contrainte qui reliaient les territoires (Fig. 2). Pour identifier les événements de dispersion de départ et d'arrivée, nous avons utilisé un algorithme de point de changement basé sur la probabilité (Gurarie, Andrews et Laidre, 2009) qui ont recherché le moment où les mouvements ont cessé d'être contraints spatialement avec un attracteur central (c'est-à-dire un Ornstein-Uhlenbeck spatial ou OUF process sensu Calabrese, Fleming et Gurarie, 2016; Fleming et al., 2014a, b) à être spatialement libre (c.-à-d. mouvement de vitesse corrélé sensu Gurarie et al., 2017). La vitesse n'était pas un critère pour distinguer l'aspect territorial de la phase de mouvement de dispersion. Pour plus de détails, y compris le code R, voir Matériel supplémentaire 1.

Parmi les 58 loups capturés et munis d'un collier, 27 étaient clairement des disperseurs. Nous avons exclu de notre analyse les disperseurs qui n'avaient pas de données disponibles sur les trois phases de mouvement (territoire natal, dispersion, nouveau territoire). Nous avons également exclu les loups qui ont dispersés en Russie, où les données sur la couverture terrestre n'étaient pas disponibles. A la fin, nos données comprenaient 14 loups disperseurs avec 14 uniques territoires natals, 23 événements de dispersion distincte et 22 nouveaux territoires (Fig. 1). Le nombre d'événements de dispersion et de

nouveaux territoires a dépassé le nombre de territoires de naissance, car certains loups ont dispersés plusieurs fois (voir par exemple Fig.2).

Nous avons également utilisé dans notre analyse un ensemble de loups qui ne se sont pas dispersés de leurs territoires pendant la période de suivi. Ces loups ont servi de témoins contre lesquels nous avons comparé le comportement des loups en dispersion. **Nous avons exigé que tous les loups de contrôle aient un seul territoire clairement défini et avons exclu les incursions extraterritoriales.** L'ensemble des données de contrôle final contenait 22 loups distincts et 22 territoires de contrôle correspondants (Fig. 3). Les territoires de contrôle, que nous appelons « **territoires de contrôle** », ne doivent pas être confondus avec des territoires « de naissance », qui étaient les premiers territoires de dispersion des loups. Notre taille totale d'échantillon à travers la dispersion et les loups témoins étaient de 36 loups.

Nous avons filtré tous les lieux qui correspondaient au repos ou à la tanière (Dickie et al., 2017; Gurarie et al., 2011; Killeen et al., 2014). Nous l'avons fait en ajustant une estimation de la densité du noyau et de vitesses de pas **log-transformé** (distance entre des emplacements consécutifs divisé par le temps écoulé), résultant en une distribution bimodale. Le minimum entre les deux modes s'est produit à 35,9 m/h, ce que nous prenions pour être le seuil séparant le comportement de repos du mouvement actif. Nous avons classé toutes les observations avec des vitesses inférieures à ce seuil (37,5% des observations) comme lieux de repos, et supprimé à partir d'analyses ultérieures. De plus, nous avons supprimé toutes les incursions des données de localisation, où les « incursions » étaient identifiés comme de courts voyages exploratoires extraterritoriaux effectués par un loup avant de se disperser (Mech & Boitani, 2003). Au total nous avons supprimé quatre incursions, dont la plus longue sur une période de 13 jours.



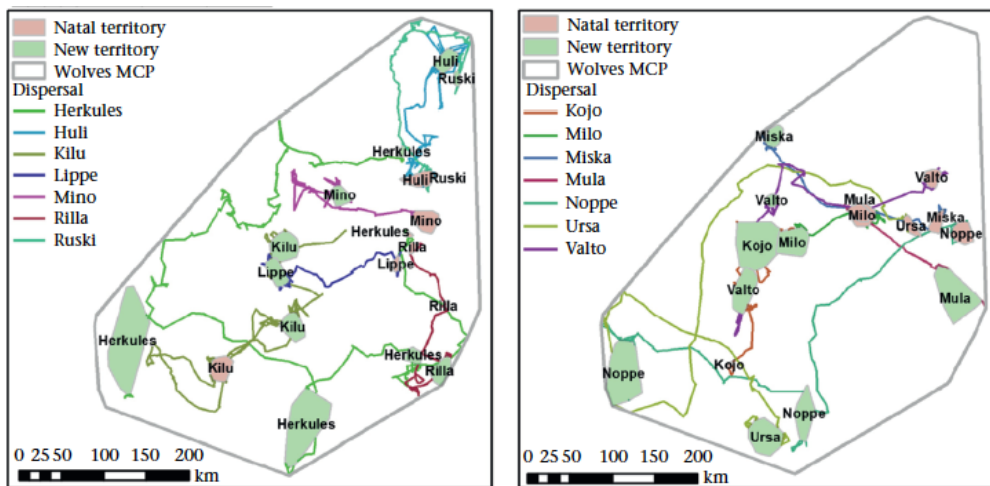


Fig 1

Modèles de déplacements pendant la dispersion

Nous avons effectué plusieurs analyses de comportement de déplacement, car l'utilisation de l'habitat elle-même peut être liée à des comportements (p. ex. **des éléments linéaires pourraient être liés à des déplacements facilités**). Ainsi, nous comparons la vitesse de déplacement et la proportion du temps passé au repos à travers les phases de mouvement. **La vitesse de déplacement a été définie comme distance entre des emplacements consécutifs divisée par le temps écoulé**. Pour évaluer les changements de vitesse de déplacement entre les phases, nous avons ajusté un modèle linéaire à effets mixtes avec mouvement de vitesse comme réponse log-transformé, la phase de mouvement comme effet fixe et loup individuel comme une interception aléatoire. Nous avons défini la proportion de temps passé au repos en tant que fraction des étapes classées comme « repos » (vitesse de déplacement <35,9 m/h; voir les données loup ci-dessus pour la justification). Nous avons évalué les changements dans la proportion de temps passé au repos à l'aide d'un modèle de régression logistique à effets mixtes. La réponse binaire était type de pas (c'est-à-dire « repos » ou « mouvement actif »), et les effets aléatoires étaient les mêmes qu'avant. Nous avons calculé des intervalles de confiance à 95% pour la vitesse moyenne et la proportion de temps passé au repos dans chaque phase de déplacement.

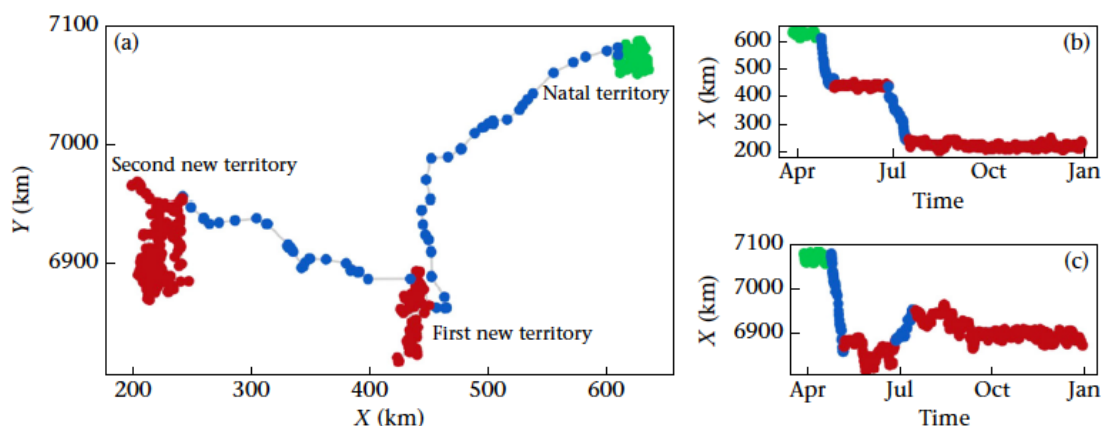


Figure 2. Trajectoire d'un loup en **dispersion** (Noppe). Les points correspondent aux emplacements observés et sont codés par couleur par phase de mouvement (vert pour le territoire natal, bleu pour la dispersion, rouge pour nouveau territoire). Les phases de mouvement ont été identifiées à l'aide d'un algorithme de point de changement basé sur la probabilité. a) Déplacement vertical par rapport au déplacement horizontal; (b) déplacement horizontal en fonction du temps; (c) déplacement vertical en fonction du temps.

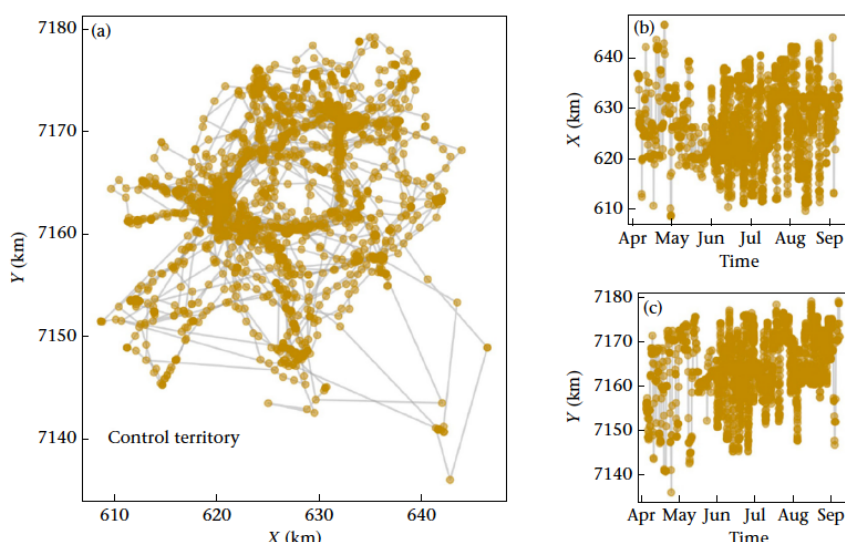


Figure 3. Trajectoire d'un loup témoin (Niki). a) Déplacement vertical par rapport au déplacement horizontal; (b) déplacement horizontal en fonction du temps; (c) déplacement vertical versus temps.

RESULTATS

De par sa conception, chacun des 14 loups en dispersion avait au départ un territoire natal, un ou plusieurs événements de dispersion et un ou plusieurs nouveaux territoires (tableau 1). Onze loups (78,6%) étaient des mâles et trois étaient des femelles (21,4%). Le nombre moyen de territoires observés et les dispersions par loup étaient respectivement de 2,6 et 1,6. **La date de dispersion de départ médiane était le 4 mai** (du 17 mars au 31 octobre); **la distance de dispersion médiane de chaque loup était de 147,0 km** (interquartile portée = [126,1, 199,8] km); **la durée médiane de dispersion pour chaque loup était de 16,1 jours** (intervalle interquartile = [9,1, 33,5] jours); **et la superficie médiane du territoire pour chaque loup était de 554 km²** (intervalle interquartile = [360, 1096] km²). Nous avons aussi suivi un ensemble de 22 loups témoins (c'est-à-dire non dispersés). Le contrôle des loups a été fait pendant une durée médiane de 279,9 jours (interquartile plage = [186,1, 1343,2] jours).

Certains loups se sont dispersés du même territoire natal. En particulier, Herkules, Lippe et Ursa; Huli et Ruski se sont dispersés à partir d'un deuxième territoire; Milo et Mula ont dispersé depuis un territoire tiers; et Mino et Miska se sont dispersés à partir d'un quatrième territoire. Les loups qui se sont dispersés à partir du même territoire se sont dispersés au cours d'années différentes (tableau 1) à deux exceptions près : Herkules et Lippe se sont dispersés (1 mois d'intervalle) en 2005, et Milo et Mula se sont dispersés (à 5 mois d'intervalle) en 2012.

Les nouveaux territoires sont plus touchés par l'homme que les territoires de naissance

La densité des routes forestières ne différait pas significativement entre les territoires de naissance ($x \pm SD = 1,47 \pm 0,30$) et les nouveaux territoires ($1,54 \pm 0,48$) ($t_{13} = 0,44$, $P = 0,66$). La densité des routes principales et la densité des habitations, d'autre part, différait considérablement entre les territoires de naissance et les nouveaux ($x \pm SD$) : densité des routes principales : natal : $0,076 \pm 0,071$; nouveaux : $0,21 \pm 0,11$; $t_{13} = 4,95$, $P = 0,0003$; densité d'habitations : natal : $4,02 \pm 5,25$; nouveaux : $15,1 \pm 11,0$; $t_{13} = 3,59$, $P = 0,0033$). Ces résultats suggèrent que, dans l'ensemble, les loups se sont déplacés vers des zones au fur et à mesure de leur transition du territoire natal vers de nouveaux territoires (Fig. 4).

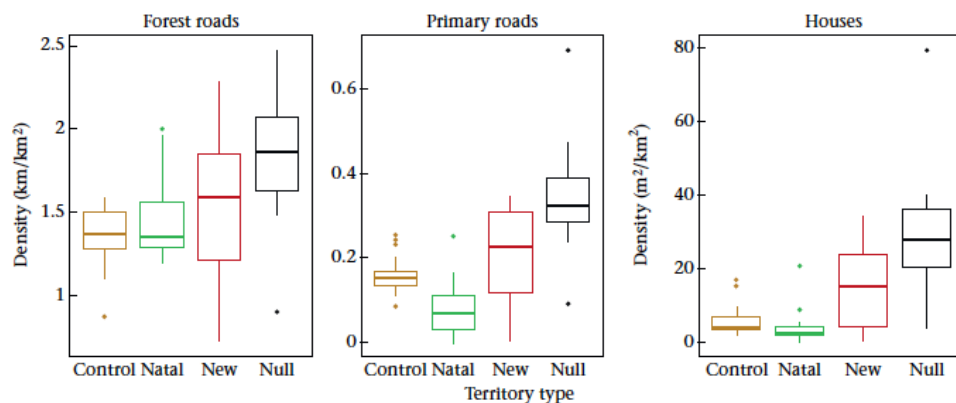


Figure 4. Densité médiane des routes forestières, des routes principales et des maisons dans les territoires nats, nouveaux et nuls. Les longueurs de boîtes représentent l'intervalle interquartile. Pour les loups avec plusieurs nouveaux territoires, le dernier de ces territoires a été utilisé pour créer cette parcelle.

Les loups bougent plus vite pendant la dispersion

La vitesse de déplacement moyenne était plus élevée pendant la période de dispersion ($x = 5,0$ km/h; CI = [4,5, 5,6] km/h), deuxièmement était plus élevée dans le nouveau territoire ($x = 4,1$ km/h; CI = [3,7, 4,5] km/h) et moins dans le territoire de naissance ($x = 2,9$ km/h; CI = [2,6, 3,2] km/h) (Fig. 5). La vitesse de déplacement pendant la dispersion et dans le nouveau territoire a dépassé la vitesse de déplacement dans le territoire natal de manière significative. La proportion de temps passé au repos, en revanche, ne différait pas significativement entre les territoires ($x = 0,72$; CI = [0,68, 0,75]), durant la dispersion ($x = 0,73$; CI = [0,69, 0,76]) ou dans le nouveau territoire ($x = 0,71$; CI = [0,67, 0,75]).

Les loups évitent la présence humaine lorsqu'ils s'installent dans un nouveau territoire

La densité des routes forestières, des routes principales et des habitations était plus élevée dans les territoires de contrôle ($x \pm SD$: $1,87 \pm 0,42$, $0,34 \pm 0,14$ et $29,6 \pm 17,5$, respectivement) que dans les nouveaux territoires ($1,54 \pm 0,48$, $0,21 \pm 0,11$ et $15,1 \pm 11,0$, respectivement) (Fig.4). La densité de routes principales et d'habitations étaient les meilleurs prédicteurs à variable unique de la présence ou de l'absence de territoire (tableau 2). Les coefficients de corrélation de Pearson entre route forestière et densité de route principale, entre route principale et densité d'habitations et entre route forestière et densité d'habitations étaient $r = 0,80$, $r = 0,95$ et $r = 0,77$, respectivement. En général, les modèles bivariés étaient inférieurs aux modèles univariés pour prédire la présence ou l'absence de territoire (telle que quantifiée par l'AICc), probablement due à la multicolinéarité parmi les variables prédictives.

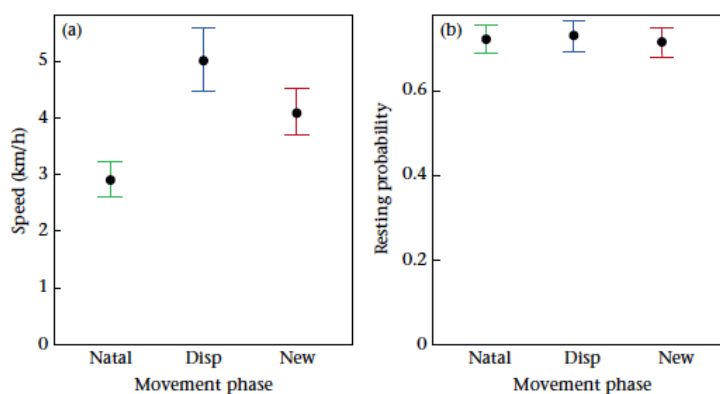


Figure 5. (a) Vitesse de déplacement moyenne (avec IC à 95% associé) pour chaque phase de déplacement (territoire natal, dispersion, nouveau territoire). (b) Proportion du temps passé au repos (avec IC 95% associé) pour chaque phase de mouvement.

Les loups évitent moins les éléments humains pendant la dispersion et dans le nouveau territoire que dans le territoire natal

Selon la régression non paramétrique conditionnelle et l'analyse de régression logistique, la dispersion des loups et « des loups contrôle » ont tous évité les éléments humains à travers toutes les phases de dispersion. L'analyse de régression non paramétrique a révélé que l'évitement était plus élevé pour les routes principales ($x \pm SE$: ajustement de contrôle = $0,85 \pm 0,072$; natal ajustement = $1,37 \pm 0,24$; nouvel ajustement = $0,601 \pm 0,10$), deuxième plus élevé pour les habitations (ajustement de contrôle = $0,67 \pm 0,13$; ajustement natal = $0,66 \pm 0,12$; nouveau ajustement = $0,38 \pm 0,044$) et le moins pour les routes forestières (contrôle ajustement = $0,34 \pm 0,041$; ajustement natal = $0,48 \pm 0,08$; nouveau = $0,265 \pm 0,050$). Cette mesure est basée sur un seuil spatial beaucoup plus faible pour les routes forestières (200 m) que pour les routes principales et les maisons (600 m), de sorte que l'effet d'évitement plus élevé agit sur une plus grande distance pour ces deux derniers éléments. La régression non paramétrique de référence pour les loups contrôle ont révélé une structure saisonnière annuelle notable. En particulier, l'évitement des éléments humains (en particulier les maisons) était plus élevé en Avril, c'est-à-dire la saison des mises-bas, et plus faible en milieu d'été (Fig. 6 - bandes jaunes). Parmi les disperseurs, éviter les éléments humains était plus faible sur le nouveau territoire que sur le territoire natal (Fig. 6 - bandes rouges et vertes). Notamment, les disperseurs dans le nouveau territoire ont moins évité les éléments humains que le temps contrôlé. Curieusement, les loups disperseur dans les territoires de naissance ont montré une baisse distincte dans la phase de prédispersion relativement étroite en évitant les routes principales et les maisons.

Les résultats de l'analyse de régression logistique conditionnelle sont en accord avec celles de l'analyse de régression non paramétrique. Les disperseurs ont évité tous les éléments d'habitation durant toutes les phases de déplacement. Cependant, l'évitement a diminué d'un facteur d'environ 2 à partir du territoire de naissance ($x \pm 2$ évitement SE: routes forestières = $0,23 \pm 0,072$; routes principales = $0,35 \pm 0,11$; maisons = $0,21 \pm 0,052$) à la dispersion (routes forestières = $0,15 \pm 0,108$; routes principales = $0,19 \pm 0,074$; maisons = $0,11 \pm 0,086$) et reste faible dans le nouveau territoire (routes forestières = $0,11 \pm 0,064$; routes principales = $0,17 \pm 0,056$; maisons = $0,17 \pm 0,060$), en particulier pour les routes forestières et les maisons (Fig.7). Les loups de contrôle ont montré un plus grand évitement des éléments humains (routes forestières = $0,14 \pm 0,050$; routes principales = $0,27 \pm 0,060$; maisons = $0,23 \pm 0,068$) que les disperseurs dans le nouveau territoire.

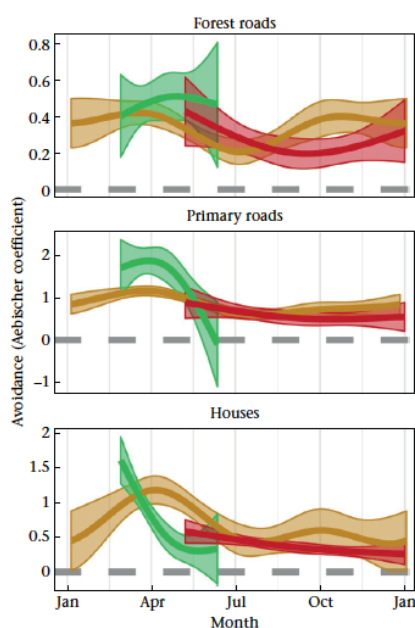


Figure 6. Évitement par Aebischer des routes forestières, des routes principales et des maisons en fonction de la période de l'année, calculé comme le log du rapport des emplacements proches et éloignés en utilisant une distance seuil de 200 m des routes forestières et 600 m des routes principales et maisons pour les ensembles de données utilisés et nuls. Les courbes sont colorées par sous-groupe de loup et phase de mouvement des disperseurs (jaune pour les animaux témoins, vert pour les disperseurs dans les territoires nats, rouge pour les disperseurs dans les nouveaux territoires). Les bandes indiquent ± 2 SE point par point. Notez la différence dans les échelles de l'axe Y.

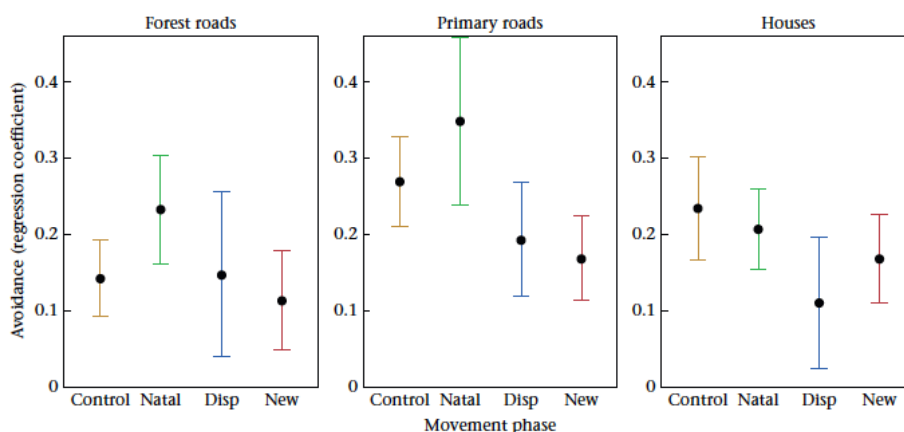


Figure 7. Coefficients d'évitement pour chaque phase de mouvement (contrôle, territoire natal, dispersion, nouveau territoire) basés sur l'analyse de sélection conditionnelle des étapes logistiques pour les routes forestières, routes principales et maisons utilisant des seuils discrets de 200, 600 et 600 m, respectivement. Les barres d'erreur indiquent ± 2 SE.

DISCUSSION

La relation entre **audace** et **dispersion** lie le comportement individuel à un processus écologique fondamental et donc souligne un aspect essentiel de l'écologie comportementale (Cote, Clobert et al., 2010). Dans les études où les relations entre les deux ont été démontrée (Belgrad & Griffen, 2018; Chapman et al., 2011; Debeffe et al., 2014; Dingemanse, Both, Drent, van Oers et van Noordwijk, 2002; Rehage & Sih, 2004), l'**audace** était généralement supposé être un - immuable et même un trait hérité -, parfois appelé « syndrome de dispersion » qui prédit la probabilité qu'un individu se disperse. Dans notre étude, nous avons examiné la question inverse : **comment l'acte de dispersion peut-il affecter l'audace individuelle ?** Nous avons exploité un ensemble de données de télémétrie détaillé d'animaux en liberté en dispersion et non dispersés, et avons trouvé des preuves que les traits de comportement, en particulier la propension à l'audace, pourrait changer suite à la dispersion.

Comme pour toute étude observationnelle sur un vaste espace et un grand mammifère mobile, nous n'avons aucun contrôle sur les facteurs environnementaux et aucune possibilité de manipuler expérimentalement les animaux (par ex. déterminer indépendamment l'audace). Pour faire ces inférences, nous nous sommes donc appuyés sur un cadre de modélisation prenant en compte la structure environnementale, sociale et saisonnière des comportements des loups, **et avons sélectionné ce que nous considérons comme des indices d'audace basés sur les aspects bien compris du comportement des loups.** La nature observationnelle de notre étude a également nécessité une contextualisation de la dispersion des loups en général, et en Finlande en particulier.

Évitement à grande échelle

En raison de la persécution historique et actuelle, ainsi que la perte d'habitat anthropique (Ripple et al., 2014; Sazatornil et al., 2016; Suutarinen & Kojola, 2017), les loups évitent fortement les humains, les routes et les habitations dans leur territoires (Kojola et al., 2016; Person & Russell, 2008; Sazatornil et al., 2016). En Finlande, les loups sont plus ou moins obligés de se disperser dans des zones plus touchées par les humains provenant d'un milieu moins densément peuplé que l'aire de répartition principale, car la dispersion vers le nord est limitée par un contrôle strict des prédateurs dans la zone de gestion des

rennes pendant la dispersion vers l'Est limitée par la présence de loups établis et largement saturés en Russie (Kojola et al., 2006). Les loups ont réussi à établir des territoires avec une densité de maisons et de routes relativement faible (Fig.4), et ont établi leurs nouveaux territoires loin des centres de population. Alors que cette sélection à grande échelle pour les zones moins touchées est bien établie (Jedrzejewski et al., 2008; Kaartinen et al., 2005, 2015; Karlsson et al., 2007; Mladenoff et al., 1995; Sazatornil et al., 2016), des études antérieures n'ont pas contraint l'ensemble des territoires disponibles en prenant en compte le processus de dispersion lui-même. **En nous concentrant sur le processus de dispersion, nous avons découvert que les loups avaient une capacité frappante à trouver des sites à faible impact, malgré la zone « échantillonnée » relativement faible pendant la dispersion.** Les loups font probablement des inférences sur une zone basé sur des indicateurs indirects, y compris la présence d'éléments, qui peuvent être en corrélation avec moins d'impact humain. Le mécanisme cognitif (c'est-à-dire la combinaison de la mémoire spatiale, la stratégie d'exploration et d'abandon) par laquelle les loups sélectionnent de nouveaux territoire, entraînant leur identification et leur implantation dans des zones avec un impact humain réduit, reste un mystère et un sujet de travaux futurs. **Nous avons noté à l'aide de nos données, que la plupart des territoires étaient colonisés immédiatement après un retour en arrière en épingle à cheveux dans la piste de dispersion, suggérant que le loup a déterminé qu'une partie particulière de sa trajectoire de dispersion convenait à une tentative d'installation.** En se déplaçant dans un environnement avec lequel ils ne sont pas familiers et le besoin de fonder un nouveau territoire, il est probable qu'une certaine audace exploratoire était nécessaire pour les loups disperseurs.

Audace intrinsèque

Il est difficile de faire des déductions sur l'**audace intrinsèque** des loups qui se sont finalement dispersés. Les animaux qui finissent par disperser ont montré, le cas échéant, un évitement un peu plus fort d'éléments humains les mois avant la dispersion que les « animaux contrôle » qui ne se sont jamais dispersés, **ce qui contredit superficiellement un lien attendu entre audace et syndrome de dispersion.** Cependant, cela reflète probablement le fait que le contrôle du groupe non dispersant ne s'est pas dispersé pendant la période où il portait le collier, mais beaucoup de ces loups s'étaient probablement dispersés plus tôt dans leur vie. Il peut même y avoir eu un biais dans nos résultats dans cette dispersion, car les loups quittent généralement des meutes bien établies avec un recrutement annuel de petits relativement élevé, qui peut être corrélé avec des territoires de naissance plus concentrés dans le noyau de l'aire de répartition des loups, moins touché par la présence humaine en Finlande. Cela reflète la difficulté de sélectionner des groupes de contrôle appropriés pour l'exploration des traits de personnalité dans une population sauvage.

Une autre raison pour laquelle la dispersion des loups ne semble pas montrer de l'audace intrinsèquement plus élevée, est que les déplacements d'un individu dans une meute établie sont largement sociaux (Mech & Boitani, 2003), de sorte que les déplacements d'un loup à collier sont souvent utilisés comme proxy pour les mouvements d'une meute entière (Gurarie et al., 2011). L'individu solitaire et dispersant le fait dans un contexte social différent. Les disperseurs typiques - mâle ou femelle - sont de jeunes animaux sexuellement matures quittant leur groupe familial pour trouver un conjoint. Dans des conditions neutres avec une disponibilité alimentaire élevée, la majorité des loups finissent par se disperser et l'audace individuelle peut jouer un rôle moindre dans cette décision. **En fait, ces animaux qui atteignent avec succès le statut reproducteur dans leur propre meute, peuvent en fait, être les animaux les plus agressifs.** En Finlande, la chasse illégale de loups est relativement commune (Suutarinen & Kojola, 2017), et lorsque les animaux sont tués, cela peut être un déclencheur exogène

pour un animal à disperser. Le comportement d'un animal avant sa dispersion est donc un pauvre proxy pour évaluer son audace individuelle. Nous avons cependant observé une diminution de l'évitement des routes principales et des maisons précédant directement le début de la dispersion (Fig.6), ce qui constitue un signal intrigant qui pourrait être expliqué comme une expression innée d'audace précédant immédiatement la dispersion.

Audace acquise

Notre ultime proxy concernant l'**audace acquise** portait sur la comparaison du loup évitant les éléments humains avant, pendant et après la dispersion. Comme prévu sous l'hypothèse de l'**acquisition d'audace**, l'évitement des éléments humains a généralement diminué à travers les phases de dispersion, avec une certaine persistance du niveau inférieur d'évitement dans la phase d'installation.

Les routes forestières non goudronnées sont presque omniprésentes dans les zones rurales de la Finlande, et, bien que rarement utilisées par les humains et fournissant des couloirs de déplacements, les loups les évitent généralement. L'utilisation par le loup des routes forestières non goudronnées se sont considérablement accrues pendant la dispersion. Ce changement de vitesse est probablement le résultat de l'importance accrue de l'efficacité des déplacements pendant la dispersion et un manque de familiarité avec d'autres couloirs, tels que les lits de rivières et les lisières de forêt qui sont également utilisés par les loups pour faciliter les déplacements (Gurarie et al., 2011). Les loups dans notre étude se sont déplacés, en moyenne, deux fois plus vite pendant la période de dispersion que dans le territoire natal, compatible avec les augmentations de vitesse observés par les loups à l'aide de lignes sismiques (multiplication par deux) et routes forestières (multiplication par trois) en Alberta, au Canada (Dickie et al., 2017).

Les loups ont continué à utiliser les routes forestières à un niveau plus élevé dans le nouveau territoire, même dans une mesure légèrement plus grande dans le nouveau territoire que pendant la dispersion. Parce que la densité des routes forestières est plus ou moins constante à travers les territoires de naissance et les nouveaux, le changement observé dans le choix des chemins forestiers, reflète un véritable changement de comportement et non un artefact de la disponibilité des routes forestières, qui était de toute façon contrôlés dans nos deux analyses de sélection à une échelle spatiale précise. Les vitesses de déplacement des loups dans le nouveau territoire, bien qu'inférieures à celles lors de la dispersion, étaient supérieures à celles du territoire natal, ce qui est encore une fois probablement lié à une utilisation accrue des routes forestières. Une fine analyse des sites de mise à mort (kill site) de deux meutes dans l'aire de répartition principale du loup en Finlande, a indiqué que les espèces proies évitent également les routes forestières (Gurarie et al., 2011), suggérant qu'il s'agit d'une mobilité améliorée à travers un paysage plutôt qu'une utilisation de la route motivée par la chasse.

Les loups évitaient fortement les maisons et les routes principales dans toutes les phases de déplacement. Bien que les coefficients d'évitement aient été comparable à ceux des chemins forestiers, le seuil de distance de l'évitement était beaucoup plus important à environ 600 m pour les maisons et les routes, contre 200 m pour les routes forestières. Les routes principales revêtues ont des niveaux de trafic et de densité humaine plus élevés que les routes forestières (Whittington, St Clair et Mercer, 2005), servent d'obstacles à la dispersion (Beyer et al., 2016) et se sont avérées être fortement évitées par les loups dans toute la Finlande. De même, les maisons sont des indicateurs plus directs de présence et d'activité humaines (Kojola et al., 2016). Comme avec les routes forestières, lors de la dispersion elle-même, la force de l'évitement s'est considérablement affaiblie et est restée faible pour les routes

principales, suggérant que les loups ont peut-être appris à moins les craindre ayant survécu à la dispersion sans conséquences. L'évitement des maisons, cependant, ont rebondi à des niveaux proches de la dispersion, peut-être suggérant une aversion plus forte et plus profondément ancrée pour les présences humaines constante une fois installée.

Kojola et coll. (2016) ont rapporté que les mouvements des loups adultes avaient tendance à contourner d'un peu plus près les maisons que les mouvements des jeunes disperseurs récents, mais les loups adultes les ont évités dans les territoires où la densité de maisons était élevée. **Les auteurs ont suggéré que cela pourrait être une conséquence d'une augmentation de confiance basée sur l'expérience et l'apprentissage antérieurs.** Plus précisément, ils ont suggéré que cela reflète non seulement l'audace acquise, mais une audace de plus en plus intelligente, alors que les loups plus âgés modifient plus leur zones activité pour se familiariser avec leur environnement et, comme cela se produit dans d'autres zones, sont plus actif la nuit (Hebblewhite & Merrill, 2008). Cette observation, qui indique explicitement un changement de réponses sur une longue période de vieillissement pour un loup, souligne la complexité du processus de dispersion et la difficulté à démontrer l'acquisition d'une audace sans équivoque. Notre argument repose sur l'hypothèse selon laquelle, une réduction de l'évitement de certains éléments du paysage humains, constitue un indicateur fiable des traits de personnalité audacieuse, alors que l'évitement réel des éléments de l'habitat, peut être déterminée en partie par les contraintes imposées par l'acte de dispersion lui-même. Dans les territoires de naissance, les loups en dispersion sont généralement les membres juniors d'une meute établie, se déplaçant souvent conjointement avec d'autres adultes et ciblant des proies plus grosses. En revanche, dans les territoires nouvellement installés, les loups en dispersion sont solitaires ou se composent d'un seul couple reproducteur, conduisant éventuellement les animaux à avoir une tolérance plus élevée du risque. De plus, notre taille d'échantillon - bien que grande pour une étude de dispersion d'un grand carnivore - est encore quelque peu limitée, et nos intervalles de confiance, dérivés des analyses statistiques, sont assez larges, reflétant les variations parmi les événements de dispersion individuelle, comme il faut s'y attendre d'une espèce complexe et individuellement idiosyncratique comme le loup.

Pour renforcer nos conclusions sur la persistance d'un nouveau trait comportemental, il faudrait suivre l'utilisation de l'habitat et les préférences des loups nouvellement installés à mesure qu'ils vieillissent et acquière de l'expérience et à mesure que leurs meutes se développent. Idéalement, un animal serait suivi tant que sa nouvelle meute est de composition et de taille similaire à la meute natale abandonnée, avec une taille d'échantillon suffisante pour faire des inférences solides. L'effort est en cours en Finlande, bien que des niveaux élevés d'abattage illégaux (Suutarinen & Kojola, 2017) engendrent pour les études à long terme sur les loups, un réel défi.

Conséquences de l'audace

Pour de nombreuses espèces, l'audace entraîne un risque plus élevé et un des scénarios de récompense (Cote, Clobert et al., 2010), les coûts et bénéfices dont dépendent fortement le contexte. Par exemple, un renard *Vulpes velox* plus audacieux, élevé en captivité a montré une survie plus faible dans un programme de réintroduction (Bremner-Harrison, Prodohl et Elwood, 2004), alors que les geckos plus audacieux ont montré une meilleure survie dans un environnements urbain (Short et Petren, 2008). La vitesse d'invasions pour des poissons non indigènes (Myles-Gonzalez, Burness, Yavno, Rooke et Fox, 2015; Rehage & Sih, 2004) et des oiseaux (Duckworth & Badyaev, 2007) est accélérée par un « front » de disperseurs audacieux. Pour les loups, l'augmentation potentielle de l'audace en conséquence directe de la dispersion dans des zones à plus forte empreinte humaine, suggère que les interactions entre

loux et humains peuvent devenir encore plus fréquentes que peuvent être attendus avec des comportements de base (c'est-à-dire prédispersants), dans une dynamique comparable au phénomène « d'accélération d'invasion ». Cette dynamique est potentiellement préoccupante, car les conflits liés aux loups (par exemple, la déprédation du bétail et les attaques contre les chiens), aussi rares soient-ils, sont responsables d'éveiller l'attitude du public envers les loups en Europe au cours des 40 dernières années (Dressel, Sandstrom et Ericsson, 2015; Kaartinen, Luoto et Kojola, 2009; Kojola et al., 2016). Cependant, l'aversion des loups envers les routes principales et les maisons sont restées constantes tout au long de la dispersion et du processus d'installation. L'effet de cette inflation conflictuelle est donc probablement minimale en Finlande, où les densités humaines moyennes parmi les plus faibles d'Europe où le régime alimentaire des loups est presque entièrement constitué de proie sauvages, avec de très faibles niveaux de déprédation de bétail (Kaartinen et al., 2009), quasiment pas de complément alimentaire direct et une population fortement réglementée par la mise à mort légale et illégale (Suutarinen & Kojola, 2017). Dans d'autres zones plus densément peuplées, notamment en Europe, cependant, l'audace acquise peut conduire à des niveaux plus élevés de conflit loup/homme.