

Modèles inexpliqués de dispersion natale chez le loup gris



Vol. 50 (3) : 314-323

Résumé

La **dispersion natale** (déplacement du site de naissance vers le site de reproduction) est une caractéristique omniprésente, mais très variée des formes de vie. Ainsi, la compréhension chez toutes les espèces informe sur de nombreux aspects de la biologie, mais l'étudier reste difficile pour la plupart des espèces. Chez le loup gris *Canis lupus*, la dispersion natale est bien étudiée. Les membres des deux sexes arrivés à maturité quittent généralement leur meute natale, s'accouplent avec des individus disperseurs de sexe opposé appartenant à d'autres meutes, proches ou lointaines, sélectionnent un territoire, et produisent leur propre progéniture. Cependant, trois schémas de mouvement de dispersion natale chez certains loups restent inexpliqués : 1) la dispersion **à longue distance** alors que des partenaires potentiels semblent à proximité, 2) les déplacements **aller-retour** à partir de leurs meutes natales pour des périodes et des distances variables, également appelés mouvements extraterritoriaux, et souvent n'entraînant pas d'accouplement, et 3) une dispersion **coïncidente** par des loups d'une zone donnée dans les mêmes directions de base et sur les mêmes longues distances.

Cet article documente et discute de ces modèles de dispersion inexpliqués, suggère des explications possibles et suggère des pistes de recherches supplémentaires pour avoir une meilleure compréhension.

INTRODUCTION

La dispersion est une caractéristique omniprésente des formes de vie, donc sa compréhension informe sur de nombreux aspects de la biologie (Taylor & Taylor 1977). Parallèlement à la vaste gamme et aux variations dans les formes de vie, les schémas de dispersion varient également considérablement (Clobert et al. 2013). Néanmoins, une compréhension approfondie de la dispersion pour tout organisme, recèle un potentiel de mise en lumière sur la dispersion des autres. En raison d'une combinaison de facteurs favorables à l'étude de la dispersion chez le gris loup *Canis lupus* (ci-après dénommés : « loups »), beaucoup de nouvelles informations ont été apprises sur leurs dispersions au cours des dernières décennies.

Les loups ont été considéré en 1967 comme une espèce en voie de disparition dans les 48 États américains contigus, sous la Loi des États-Unis de 1966 sur la préservation des espèces en voie de disparition, furent protégés par la loi américaine sur les espèces en voie de disparition de 1973, et ont aux États-Unis depuis, ainsi qu'en Europe, bien été étudié (Mech & Boitani 2003, Musiani et al. 2010, Spotte 2012). En outre, la concurrence entre l'avènement du radio-tracking (Cochran & Lord 1963) et du radio-pistage aérien (Kolenosky & Johnston 1967, Mech 1970) a grandement favorisé l'étude de leurs déplacements, y compris la dispersion (Mech & Frenzel 1971, Mech 1987, Gese & Mech 1991, Boyd et al. 1995, Boyd & Pletscher 1999, Sparkman et al. 2011, Jimenez et al. 2017). Le système de positionnement mondial (GPS) permettant une meilleure recherche sur la dispersion, en apportant encore plus de détails sur les déplacements réels (Merrill et al. 1998), mais il a fallu plusieurs années pour que l'utilisation de cette technique devienne commune.

Les loups des deux sexes se dispersent à la fois près et loin de leurs meutes de naissance (résumés par Mech & Boitani 2003). **Les loups qui dispersent abandonne la sécurité et les ressources de leur territoire natal** ; cherchent un nouveau territoire, des ressources et un partenaire non apparenté (Smith et al. 1997) ; puis se reproduisent et

fondent leurs propres meute (Rothman & Mech 1979, Fritts & Mech 1981). Ainsi, les fonctions de dispersion doivent permettre aux loups de trouver la combinaison nécessaire entre une zone exempte de meute, la présence de ressources alimentaires suffisantes, et un compagnon approprié (Fritts et al. 2003), bien que la dispersion ne soit pas la seule approche pour que les loups se reproduisent (Mech et Boitani 2003). Les loups qui se dispersent doivent trouver un partenaire potentiel grâce aux marquages olfactifs (Rothman & Mech 1979), aux traces de loups et aux hurlements (Harrington & Mech 1979). Parce que les populations de loups ont été exterminées dans la plupart des parties de leur aires de répartition d'origine et sont maintenant en voie de récupération (Chapron et al. 2014, Mech 2017), de nombreuses études de dispersion témoignent d'animaux se dispersant jusqu'aux frontières de leur population actuelle, facilitant l'expansion de l'aire de répartition (Mech et al. 2019). Les schémas de dispersion des loups sont influencés selon si la population est saturée ou en expansion, bien que les détails de ces différences n'aient pas été étudiés. Ceux qui dispersent au sein d'une population saturée ne trouveraient aucunes zones vacantes à occuper, tandis que les autres trouveraient généralement ces zones, le long de la frontière de la population.

En se dispersant, les loups voyagent souvent loin de leurs territoires et peuvent y revenir (Fritts & Mech 1981, Messier 1985, Merrill et Mech 2000). Certains loups, après avoir dispersés, s'installent et se reproduisent près de leur territoire natal (Mech 1987), tandis que d'autres se dispersent sur des distances en ligne droite à plus de 1000 km (Wabakken et al. 2007). Certains loups disperseurs éloignés se sont reproduits jusqu'à 590 km de leur meute natale, par exemple, en Oregon Wolf OR7 (<https://en.wikipedia.org/wiki/OR7> consulté le 30 juillet 2019). D'autres encore, font des aller-retours de plus de 4000 km sans s'accoupler (Merrill & Mech 2000). Outre la dispersion natale, les loups adultes qui se sont appariés et qui ont perdu leur compagnon, voyagent parfois sur de longues distances (Burch 2012). Les informations sur la plupart de ces vastes voyages extraterritoriaux manquent de détails, mais des détails récents tirés des nouvelles technologies, soulèvent des fonctions précises de ces excursions et permettent de tirer des déductions qui peuvent conduire à une meilleure compréhension des voyages extraterritoriaux, non seulement chez les loups, mais peut-être aussi chez d'autres espèces.

L'article présent, traite de la dispersion natale. Shields (1987 : 4) a défini la dispersion natale comme « le mouvement d'un jeune entre le lieu de naissance ou le groupe natal et le premier site ou groupe de reproduction », mais l'article actuel utilise le terme pour décrire le mouvement de loups individuels qui quittent leur meute de naissance ; qu'ils se soient reproduits ou non ailleurs. **Cet article passe en revue les informations de base sur la dispersion natale du loup et se concentre sur certains schémas de dispersion inhabituels et difficiles à expliquer.** L'objectif est de souligner ces schémas de dispersion inhabituels, afin que les chercheurs puissent tenter de déterminer leurs avantages sélectifs. Cela aidera à informer nos connaissances concernant la dispersion des loups et éventuellement sur la dispersion d'autres organismes. L'article décrit les modèles de dispersion connue des loups, définit trois importants modèles de dispersion inexpliqués, puis les discute séparément.

Modèles de dispersion naturel expliqué et inexpliqué

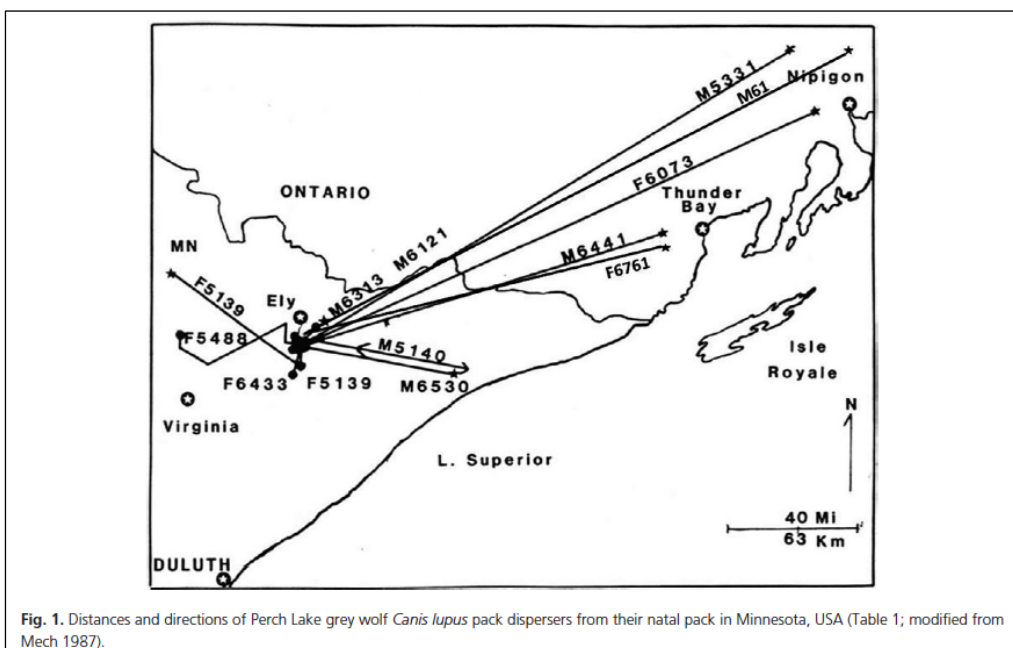
Pendant la dispersion natale, les loups utilisent une variété de modèles de déplacements : 1) voyage de pré-dispersion (Fritts & Mech 1981, Messier 1985, Gese & Mech 1991, Mech et al. 1998, Boyd & Pletscher 1999, Mancinelli & Cuicci 2018, mais voir Blanco & Cortés 2007) ; 2) se dispersent de la meute natale, mais restent sur le territoire de la meute (Fritts & Mech 1981, Mech 1987, Blanco & Cortés 2007) ; 3) se dispersent, s'accouplent, se séparent et réintègrent le pack natal (Mech & Seal 1987) ; 4) dispersent et établissent un nouveau pack adjacent au pack natal (Fritts & Mech 1981, Mech 1987, Boyd & Pletscher 1999) ; 5) se dispersent et flottent parmi la population locale, à la recherche d'une occasion de s'accoupler et de se reproduire (Mech et Frenzel 1971, Peterson et al. 1984, Messier 1985) ; 6) se dispersent unidirectionnellement (c'est-à-dire généralement dans la même direction) sur de longues distances (Mech & Frenzel 1971, Mech 1987, Merrill et Mech 2000, Wabakken et al. 2007, Davis 2012) ; 7) dispersent, s'accouplent et se divisent en série (Mech & Boitani 2003) ; 8) se dispersent unidirectionnellement sur de longues distances et reviennent à la population natale (Fritts & Mech 1981, Stephenson & James 1982, Merrill & Mech 2000) ; et 9) dispersent et rejoignent d'autres packs (Fritts & Mech 1981, Peterson et al. 1984, Messier 1985, Mech 1987, Boyd & Pletscher 1999, Merrill & Mech 2000). La plupart de ces schémas de dispersions natales entraînent des accouplements et la production de nouvelles meutes, donc ils sont faciles à expliquer (Mech & Boitani 2003). Dans certains cas, des loups du même groupe, même des compagnons de portée, ont des schémas de dispersion différents (Mech 1987, Ream et al. 1991).

D'un autre côté, plusieurs cas inexplicables parmi lesquels des loups des mêmes meutes se sont dispersés dans les mêmes directions générales, sur les mêmes longues distances, sans être ensemble. Les premières analyses de la dispersion des loups de la meute du lac Perch dans le nord-est du Minnesota, aux États-Unis, ont montré trois membres de cette meute, tous dispersant vers le nord-est sur des distances de plus de 180 km (Mech 1987), et des cas supplémentaires de la même meute et d'une autre meute affichent la même tendance (Tableau 1). Les loups en Finlande ont montré une dispersion similaire (Kojola et al. 2006), tout comme trois loups mâles à partir d'un seul territoire en Suède. Ce dernier s'est dispersé sur des distances en ligne droite de 145 à 255 km sur un arc de seulement 12 ° (mesuré à partir de Milleret et al. 2019 ; Fig. 2B). Certains de ces loups finissent dans la même meute ou le même territoire. Deux ensembles de loups mâles et femelles d'une meute au Montana se sont comportés de la même manière (Boyd & Pletscher 1999). L'un de ces ensembles s'est dispersé à neuf mois d'intervalle, et des loups ont été retrouvés trois ans plus tard, à 150 km, dans la même meute. L'autre ensemble s'est dispersé à une semaine d'intervalle et a été trouvé ensemble à 170 km trois mois plus tard dans la même meute. Mech (1995) a signalé une coïncidence similaire au Minnesota (tableau 1 et ci-dessous). Gable et al. (2019) ont signalé deux loups mâles capturés à 9,8 km l'un de l'autre, deux à des mois d'intervalle dans le centre-nord du Minnesota ; ils se sont dispersés séparément, se déplaçant vers le nord sur > 330 km et quelques mois plus tard étaient ensemble.

Table 1. Perch Lake and Sawbill pack grey wolves *Canis lupus* that dispersed in similar directions, over similar distances in north-eastern Minnesota, USA (Mech 1987, 1995, Mech, unpublished data)

Wolf	Sex	Age (years) ¹	Pack	Date		Direction	Distance (km)
				Left study area	Recovered new area		
61	M	3-5	Perch	20 November 1987	12 March 1989	59°	309 ²
5331	M	<u>1</u>	Perch	22 October 1982	August 1983	56°	288 ²
6073	F	<u>1</u>	Perch	24 February 1981	December 1982	62°	289 ²
6441	M	<u>1</u>	Perch	3 May 1983	27 December 1983	67°	189 ³
6761	F	<u>1</u>	Perch	29 March 1986	31 March 1989	68°	182 ³
183	M	4	Sawbill	21 March 1990	24 October 1990	330°	270 ⁴
5781	M	<u>1-2</u>	Sawbill	14 December 1978	29 December 1981	334°	265 ⁴
873	F	1	Sawbill	23 December 2002	15 January 2004	59°	129 ⁵
441	F	1	Sawbill	3 September 1992	15 October 1993	62°	132 ⁵

¹Age at dispersal (underlined = known; other ages are estimated).
²Each of these three was recovered 27 km from the others.
³8 km apart.
⁴11 km apart.
⁵8 km apart.



Des analyses supplémentaires de la dispersion des loups de la Meute de Sawbill dans le nord-est du Minnesota (Mech 1995, L. David Mech, données non publiées) et de la meute du lac Perch (Mech 1987, L. David Mech,

données non publié) ont produit des coïncidences plus intéressantes. Cinq membres de la meute du lac Perch de 1982 à 1989, dont trois de l'étude de Mech (1987), se sont tous dispersés entre 182-309 km dans des directions de 56° à 68° (tableau 1). Deux d'entre eux se sont retrouvés à 8 km l'un de l'autre et les trois autres à 27 km les uns des autres (Fig. 1). La proportion de ces cinq disperseurs (sur 18 possibles) dans des directions distantes de seulement 12° était significativement différent à partir de directions de dispersion aléatoires (chisquare de Yate corrigé = 4,11 ; P = 0,04 ; Chi carré de Pearson = 6,15 ; P = 0,01).

Mech (1995) a étudié deux individus de la meute du territoire Sawbill qui s'est dispersé à environ 270 km à 330°-334° à plusieurs années d'intervalle, mais ont été retrouvés à 11 km les uns des autres (tableau 1). Deux autres membres de cette meute se sont dispersés >180 km dans un arc de 3° (59-62°) et ont été trouvés à 8 km de distance (tableau 1). Dans chaque cas, la direction de dispersion de chaque membre de la paire était significativement différente de l'aléatoire (chisquare de Yate corrigé = 13,76, 8,76 ; P = 0,0002, 0,003, respectivement). Cette tendance de certains loups d'un même groupe à se disperser vers la même zone, ainsi que la propension de certains individus à disperser sur plusieurs kilomètres unidirectionnellement loin de leurs meutes de naissance, plutôt que de flotter plus au hasard autour de la population locale, reste inexplicée.

En théorie, certains disperseurs unidirectionnels **flottent** d'abord loin avant de s'éloigner de leurs meutes et donnent ainsi l'impression qu'ils se dispersent unidirectionnellement. Les loups du tableau 1, par exemple, ont mis sept mois à trois ans pour passer de leur meute de naissance à leurs points d'extrémité, et leurs emplacements durant l'intervalle sont restés inconnus.

D'un autre côté, avec l'amélioration de la technologie de radio-tracking avec le développement du suivi satellite et GPS (Merrill et al. 1998), il est devenu clair que certains loups se dispersent unidirectionnellement peu de temps après avoir quitté leurs meutes (Merrill et Mech 2000, Wabakken et al. 2007, Davis 2012). Cela comprend deux loups de la même zone générale, bien que provenant de différentes meutes, qui ont dispersés à 330 et 387 km en ligne droite unidirectionnelle, 19 jours à part, dans la même direction de base mais avec des itinéraires différents et se sont retrouvés ensemble à environ 381 km (Gable et al. 2019 ; Fig. 2). Un de ces animaux était né dans le pack dans lequel il a été attrapé. L'histoire de l'autre est inconnue, donc bien qu'il ait été attrapé près du centre du territoire d'une meute, il aurait pu provenir d'une autre meute ou zone, car peu de temps après l'avoir équipé, il a quitté le territoire (Gable et al. 2019).

La propension de certains loups à retourner à leur meute de naissance ou populations après une dispersion lointaine est un troisième motif de dispersion inexplicé. Des records d'allers-retours à partir de leurs meutes ou des populations natales, se déplaçant simplement de 6 km depuis et vers le territoire de la meute natale (Fritts & Mech 1981) pour se déplacer jusqu'à 460 km de et vers la population natale (Merrill et Mech 2000). La durée de l'éloignement temporaire de la meute natale ou de la population a variée de quelques jours (Fritts & Mech 1981) à 17 mois (Mech 1987).

Pour résumer, trois schémas communs de dispersion natale restent à expliquer : 1) **la dispersion de longue distance, unidirectionnelle** ; 2) **les déplacements aller-retour ou extraterritoriaux** : retour des disperseurs dans la meute natale ou population après dispersion ; et 3) **la dispersion de longue distance par coïncidence** : dans la même direction de base, et parfois la même distance, comme d'autres loups du même groupe ou populations. Concernant le deuxième schéma, trois questions se posent : 1) que motive ce modèle ? 2) pourquoi le mouvement unidirectionnel ? et 3) pourquoi certains loups reviennent à la meute natale ?

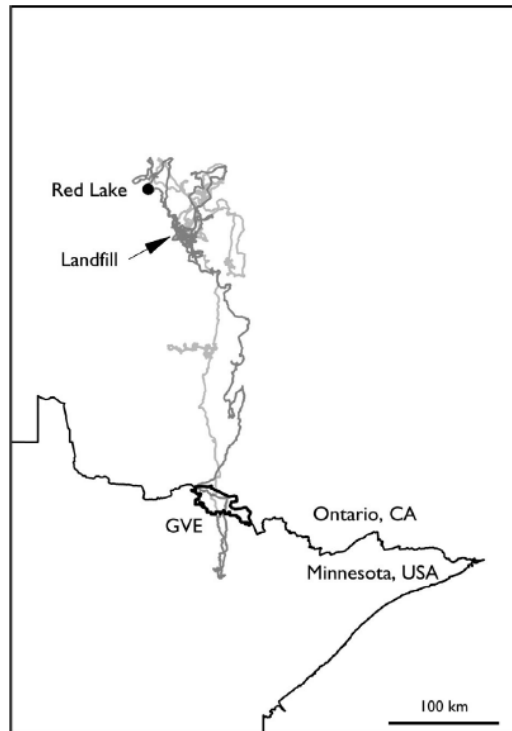


Fig. 2. The dispersal movements of two dispersing grey wolves *Canis lupus*, V057 (light grey line) and V059 (dark grey line), from the Greater Voyageurs Ecosystem (GVE, bold black polygon), Minnesota, USA, into Ontario, Canada. Both wolves were fitted with GPS collars that took locations every 20 minutes. Both wolves dispersed in spring 2018 and eventually localised around a landfill (waste disposal) site southeast of Red Lake, Ontario (figure adapted from Gable et al. 2019).

Dispersion de longue distance

Avec une dispersion unidirectionnelle de longue distance, les chemins de dispersion constituent généralement des lignes droites, comme si le but était d'arriver rapidement dans une nouvelle zone. La question clé, est de savoir quel avantage cela procure, par rapport au nomadisme aléatoire dans la population entourant la meute natale. Dans les cas connus de dispersion unidirectionnelle, des loups et des proies étaient présent sur de longues distances autour des meutes natales, et au moins dans certains cas, certains loups se sont déplacés loin, alors que d'autres qui sont restés plus proches, ont trouvé des compagnons et des territoires vacants (Mech 1987, Gese & Mech 1991). Un déplacement éloigné garantirait que les conditions environnementales seront différentes de celles du point de départ, mais pour que la dispersion unidirectionnelle soit un avantage sélectif, les conditions éloignées devraient être universellement assez différentes et d'une manière biologiquement significative. Les seules justifications apparentes pour cet auteur, sont la diminution de la parenté génétique avec les loups locaux (Mech 1987, Boyd et al. 1995, Geffen et al. 2011) et la diminution de la concurrence avec ses compagnons de portée. De plus, dans les populations insaturées, trop s'éloigner de la population centrale réduirait les chances de trouver un partenaire (Jimenez et al. 2017).

La parenté génétique des meutes de loups diminue avec la distance (Lehman et al. 1992, Meier et al. 1995, Cullingham et al. 2016) et, en général, les loups accouplés ne sont pas étroitement liés (Smith et al. 1997, VonHoldt et al. 2008). Dans une étude, la longévité des couples de loups était inversement liée au coefficient de consanguinité du membre masculin (Milleret et al. 2017). Ainsi, des loups qui se dispersent loin, pourraient chercher des partenaires non apparentés. Conformément à cette hypothèse, des preuves montrent que les loups dispersants loin, s'accouplent loin de leurs meutes de naissance (Mech 1987, Mech 1995 et Oregon Wolf OR7). **Cependant, deux éléments de preuve, provenant d'autres disperseurs sont incompatibles avec** l'hypothèse. Tout d'abord, certains loups s'apparient dans des zones proches de leurs meutes natales (Fritts & Mech 1981, Mech 1987, Lehman et al. 1992, VonHoldt et al. 2008). Deuxièmement, les nombreux cas mentionnés ci-dessus, parmi lesquels des loups des mêmes meutes qui voyagent vers les mêmes zones éloignées, signifient que tous les loups

qui se dispersent à distance ne sont pas nécessairement éloignés génétiquement (Tableau 1, Fig.1). Néanmoins, la proportion de loups apparentés devient plus faible, plus un loup voyage loin (Forbes et Boyd 1997, Carmichael et al. 2001, Geffen et al. 2011). Certains loups s'accouplent dans la région proche de leurs meutes natales, peut-être parce que ces individus sont parvenus à trouver des partenaires non liés qui s'étaient dispersés de meutes éloignées, alors que les camarades de dispersion unidirectionnelle pourraient ne pas les avoir trouvés, après une certaine période, alors ils se sont dispersés plus loin. La dispersion unidirectionnelle suggère également que les loups pourraient posséder une capacité à détecter les informations pertinentes, telles que la densité des proies ou l'habitat, sur de très longues distances (Frame et al. 2004), ou qu'elles peuvent être influencées par les caractéristiques du paysage (Boyd et al. 1995) ou par un facteur inconnu.

Dispersion aller-retour

Essayer d'expliquer les dispersions dans lesquelles le disperseur revient à la meute natale ou la population demeure compliqué, par la quantité de variation dans ce type de mouvements. Fritts et Mech (1981) l'ont appelé dispersion, avec un loup revenant sur une période de deux mois après avoir voyagé jusqu'à une distance de 138 km en ligne droite. Stephenson et James (1982) considéraient les **mouvements extraterritoriaux** comme des allers-retours, mais Peterson et al. (1984) ont utilisé la « dispersion » et « mouvements extraterritoriaux » de manière interchangeable, et que 15 des 20 mouvements de ce genre de janvier à mai étaient des allers-retours. Boyd et al. (1995) ont défini deux types de **mouvement extraterritoriaux** : 1) les individus disperseurs qui sont restés en permanence à au moins 40 km de leur territoire natal ; et 2) les voyageurs de longue distance qui ont déménagé à plus de 40 km et se sont associés à plus d'une meute. Peu de loups étudiés par Boyd et al. (1995) ont fait des allers-retours. Messier (1985) a considéré tout mouvement d'un loup à plus de 5 km de son territoire de meute comme un « **mouvement extraterritorial** », mais sur 56 cas de ce type, 45 ont impliqué un retour à la meute. Messier a également appelé allers-retours « **voyages prédispersifs** ». Mech (1987) a décrit certains de ces voyages en détail, mais les considéraient comme des dispersions, mais Gese et Mech (1991) les ont appelés « **incursions prédispersives** » et les ont trouvés communs, comme la plupart des autres chercheurs (Van Ballenberghe 1983, Ballard et al. 1987, Fuller 1989, Boyd & Pletscher 1999, Merrill & Mech 2000). Fuller (1989) les a appelés « **excursions temporaires** ».

Toutes les études précédentes et leur terminologie se sont fondées sur la base d'informations provenant de données de colliers VHF, qui ne permettaient l'acquisition de localisations, relativement peu nombreuses. Depuis que des colliers GPS ont été utilisés, nous avons appris beaucoup plus de détails sur ces voyages. L'examen des « **incursions extraterritoriales** » telles que définies par Bekoff (1977) pour plusieurs loups porteurs de collier GPS en Italie, Mancinelli et Cuicci (2018) les considéraient comme des **mouvements prédispersifs**, s'ils constituaient des allers-retours et précédaient la dispersion. Ces mouvements ont pris plus de temps et ont impliqué de plus longues distances que d'autres « **incursions extraterritoriales** ».

Le plus long déplacement aller-retour semble être celui d'une femelle de 2 ans (n°7804) qui a quitté le territoire natal du Minnesota le 26 mars 1999, a voyagé un minimum de 4251 km, jusqu'à un point situé à 494 km et est retournée dans sa région natale le 21 septembre 1999 (Merrill & Mech 2000). **Il semble que les loups femelles puissent effectuer plus de mouvements aller-retour que les mâles.** C'était le cas au Québec, au Canada (Messier 1985), mais les échantillons d'autres études étaient trop faible pour décider, ou alors le sexe n'était pas précisé.

Certains disperseurs retournent dans leur meute ou territoire de naissance après s'être accouplés, mais ne parviennent pas à se reproduire (deux femelles ; Mech 1987) et d'autres reviennent n'ayant pas réussi à s'accoupler (Fritts & Mech 1981, Mech 1987, Merrill & Mech 2000).

Concernant la motivation du déclenchement de ces voyages, Fritts et Mech (1981) et Mech (1987) ont supposé que ce fût pour chercher des partenaires et de nouveaux territoires. Van Ballenberghe (1983) a laissé entendre qu'il croyait la même chose. Peterson et coll. (1984) considéraient les voyages aller-retour comme exploratoires. Messier (1985), cependant, a montré que la rareté relative des proies avait tendance à déclencher des mouvements extraterritoriaux aller-retour, bien que ces mouvements aient également eu lieu dans des zones de proies élevées. Les autres facteurs associés à ces mouvements étaient la prédominance de yearlings, de femelles et un pic de dispersion hivernale autour de la saison de reproduction (Messier 1985). La conclusion commune de toutes ces études, c'est que les cas concernent principalement des loups arrivés à maturité, qui font des incursions extraterritoriales aller-retour, comme avec tous les autres modèles de dispersion natale. Donc, la motivation de

base pour ces allers-retours pourrait bien être les mêmes que pour les autres modes de dispersion : les loups en cours de maturation recherchent des partenaires et des territoires (Mech & Boitani 2003).

Les **allers-retours** diffèrent des autres modes de dispersion, lorsque aucun compagnon n'est trouvé pendant le voyage. Étant donné que certains allers-retours ne durent que quelques jours ou semaines (Messier 1985, Mech 1987, Fuller 1989, Mancinelli & Cuicci 2018), ces voyages peuvent sembler exploratoires. Cependant, certains loups en cours de dispersion s'accouplent en quelques jours ou semaines (Fritts & Mech 1981, Mech 1987), donc la recherche de partenaire ne peut pas être exclue comme motivation pour des allers-retours, même courts, Van Ballenberghe (1983) et Messier (1985) y ont également cru. En revanche, il semble inhabituel qu'un loup (7804 ci-dessus) qui a voyagé pendant six mois le long de la frontière de l'aire de répartition des loups du Minnesota et du Wisconsin, ou celui qui voyagé à travers l'aire de répartition des loups saturés pendant deux mois (Merrill & Mech 2000), n'a pas pu trouver de partenaires. La population de loups de ces régions augmentait et augmentait dans les directions où les deux loups se sont déplacés, donc ces zones auraient dû contenir de nombreux autres loups en dispersion, c'est-à-dire des partenaires potentiels. Bien qu'un tel mouvement puisse avoir comme but la recherche de nourriture plutôt qu'un compagnon, de tels mouvements fabriquent parfois des loups reproducteurs (Frame et al. 2004), qui abondaient dans les zones traversées par le loup 7804, et ce loup n'était pas encore en âge de se reproduire (Merrill & Mech 2000). Cela laisse ouverte la question sur la raison des cas de disperseurs unidirectionnels de longues distances, alors que d'autres types de mouvements demeurent incompris.

La question suivante est de savoir pourquoi, après avoir été loin de leur meute natale pendant si longtemps (plus de six mois), certains loups reviennent. Dans certains cas, ils repartent après quelques jours (Merrill & Mech 2000), mais dans d'autres, ils restent pour des mois (Mech 1987). Peut-être que les loups de retour obtiennent plus de nourriture dans leur meute de naissance (Messier 1985). Cependant, le loup 7804 (Merrill & Mech 2000), après être retourné dans sa zone natale pendant deux jours, en est reparti. En outre, le loup 5399 dans la même étude, a commencé son voyage aller-retour au même moment que les mises-bas des cerfs de Virginie, généralement une période qui facilite la chasse des loups seuls (Kunkel & Mech 1994, Demma et al. 2007, Demma & Mech 2009). Le retour sur un territoire natal garantit presque, qu'il y aura des concurrents pour l'alimentation. Ainsi, cette explication semble discutable.

Une meilleure explication est que la survie est meilleure dans la meute de naissance. Les loups qui parviennent à rester plus longtemps dans leurs meutes natales survivent généralement plus longtemps (Peterson et al. 1984, Messier 1985, Fuller 1989, Pletscher et al. 1997). Ils pourraient aussi avoir les meilleures chances de succès de reproduction, mais pas nécessairement ; Boyd et Pletscher (1999) n'ont trouvé aucune différence entre les taux de survie des disperseurs de ceux qui restent dans la meute. La compétition pour rester dans une meute natale doit être élevée, et les disperseurs doivent être les perdants de la compétition. De plus, en raison du caractère incertain du mode chasse et d'un approvisionnement alimentaire fluctuant (Mech et al. 2015), la dynamique sociale de la meute change fréquemment. Ainsi, certains loups qui ont été expulsés à un moment où il y avait moins de nourriture, mais qui sont revenus plus tard pourrait trouver moins de concurrence au sein de leur meute natale qu'à leur départ, soit parce que la chasse et l'offre de nourriture s'est améliorée soit parce que d'autres membres de la meute sont partis. Les loups de retour pourraient alors réintégrer et essayer de rester plus longtemps, afin d'augmenter leurs chances de survie ou leurs succès de reproduction.

Dispersion coïncidente

Le schéma de dispersion le plus difficile à expliquer concerne les cas où certains membres de la même meute, vraisemblablement frères et sœurs ou des compagnons de portée, se dispersent unidirectionnellement dans la même direction et parfois sur la même distance. Ce schéma suggère une possible implication génétique dans la dispersion (Mech 1995, Chen et al. 1999, Mech & Boitani 2003, Matthews & Butler 2011). Dans plusieurs domaines, notamment la zone générale où la meute du lac Perch vécu (tableau 1) et les montagnes Rocheuses, USA (Jimenez et al. 2017, mais voir Boyd et al. 1995), les disperseurs en général se sont dirigés dans des **directions aléatoires** (Gese & Mech 1991). Ces études comprenaient de grands échantillons. En théorie, une grande population comprendrait des meutes avec des tendances innées à se disperser dans diverses directions, de sorte que les membres de toute la population se disperseraient dans des directions aléatoires, alors que les membres individuels n'auraient tendance de se disperser principalement que dans une seule direction. Si tel est le cas,

cependant, il faut que la tendance générale à disperser dans une seule direction ne soit pas totale, comme pour la meute du lac Perche où les membres ont dispersé dans plusieurs directions (Mech 1987).

Une autre explication possible est que les meutes à partir desquels plusieurs membres se dispersent presque dans la même exacte direction, sont situés là où les éléments du paysage les attirent dans cette direction, comme Boyd et al. (1995) ont conclu, bien que les raisons qui poussent les caractéristiques du paysage à inciter les loups à voyager dans une certaine direction restent inconnues. Les loups préfèrent les routes, les sentiers et voies navigables gelées sur lesquelles ils se déplacent (Mech 1970). Cependant, à plus grande échelle, ils voyagent sur presque tout type de terrain, mais peu sur les arrêtes. Un loup en Italie a traversé quatre autoroutes à quatre voies clôturées, plusieurs chemins de fer et des obstacles encore plus importants (Ciucci et al. 2009). Les loups du nord des Rocheuses dispersent généralement dans une direction nord, parallèle au continent, mais au moins deux ont franchi le fossé (Boyd et al. 1995).

Les cinq disperseurs de la meute du lac Perch qui se dirigeaient tous vers une direction de 12° nord-est, parallèle à une étendue générale nord-est du terrain (Fig. 1). Plusieurs grands lacs, par exemple, sont orientés de cette façon, parallèlement au rivage du lac Supérieur à environ 70 km des lignes droites entre les points de départ et d'arrivée de la dispersion (Mech 1987). Pourtant, à l'échelle d'un loup qui voyage, il semble très peu probable que la topographie, la géographie ou la physionomie du sol ou l'habitat soient de nature à concentrer les déplacements dans une seule direction. De plus, d'autres membres de la meute du lac Perch se sont dispersés dans plusieurs autres directions (Fig.1). Aussi, l'orientation nord-est du terrain n'expliquerait pas la direction nord dans lequel deux des membres du pack Sawbill se sont dispersés.

Parce que tous les cas ci-dessus de dispersions fortuites à l'exception de ceux de Gable et al. (2019) ont impliqué uniquement des points de dispersion connus et des points de récupération, les itinéraires de déplacement réels étaient inconnus. En théorie, les itinéraires réels auraient pu être assez détourné, et connaître ces routes pourrait fournir un aperçu des raisons des routes apparemment coïncidentes, par exemple. C'est là que les nouvelles données du suivi GPS (Merrill et al. 1998) seront les plus précieuses. Les itinéraires réels de deux loups avec des données GPS, indiquent que les deux loups se sont dispersés vers le nord en utilisant des routes assez directes parallèles et se chevauchant, même s'ils se sont dispersés à environ un mois d'intervalle et un loup a fait une boucle de 60 km au sud avant sa randonnée vers le nord (Fig. 2 ; Gable et al. 2019).

La colonisation ou la rencontre par coïncidence de membres dispersés depuis les mêmes meutes, non seulement dans le même sens de base, mais aussi à peu près à la même distance de leur meute natale, reste intrigant, mais au moins les mêmes distances pourraient être plus facilement expliquées. Dans la plupart des cas décrits ci-dessus, la récupération des loups dispersés a été faite par des chasseurs ou des trappeurs canadiens, dont la plupart sont probablement regroupés autour de zones plus accessibles, biaisant ainsi la récupération de la dispersion (Mech et al. 1998). Par exemple, les régions principales où les cinq membres de la meute du lac Perch (Tableau 1) ont été récupérés étaient situées à moins de 35 km de villes. Ainsi, les loups qui voyagent près de cette zone sont plus vulnérable et plus facilement tués par les chasseurs. Aussi, les densités de loups seraient plus faibles que celles des zones environnantes, créant un **effet de puits** qui pourrait provoquer l'immigration des loups pour s'y installer. Ces faits, cependant, n'expliquent pas pourquoi tant de disperseurs se dirigent en général dans cette direction lors du démarrage si éloigné.

Recherche future

Plusieurs caractéristiques de la dispersion natale de certains loups ne sont pas expliquées par les tentatives des individus de trouver des partenaires et des zones appropriées pour s'installer. « La dispersion est un processus d'importance centrale en écologie et l'évolution dynamique des populations et des communautés, en raison de diverses conséquences pour le flux de gènes et la démographie » (Saastamoinen et al. 2018 : 574). Les détails sur la dispersion sont difficiles à obtenir pour de nombreuses espèces. Cependant, parce que des facteurs décrits plus haut, en particulier l'utilisation récente de repérage par colliers GPS (Merrill & Mech 2000, Wabakken et al. 2007, Ciucci et al. 2009, Kojola et al. 2009, Gable et al. 2019), la possibilité d'obtenir beaucoup plus d'informations sur la dispersion des loups a le potentiel d'ajouter de la matière critique à la connaissance que nous avons de la dispersion en général. À cet égard, les questions et spéculations discutées dans le document actuel, suggèrent des questions et des hypothèses que les études futures peuvent explorer et tester.

Deux études récentes donnent un excellent exemple des types d'hypothèses qui peuvent être testées en utilisant les dernières technologies. L'une concernait une recherche sur la dispersion influencée par l'habitat natal, examinant l'influence possible de la densité des proies, la densité des ours brun *Ursus arctos*, la densité humaine, l'accessibilité humaine, les variables de couverture terrestre et la densité des loups sur la probabilité de l'établissement du territoire par la dispersion (Sanz-Perez et al. 2018). Les loups dispersants <40 km avaient tendance à s'installer dans les zones similaires à leurs zones natales, tandis que ceux qui s'installent plus loin, non. L'autre étude a testé si l'exposition aux humains dans l'habitat natal influençait la sélection du territoire des loups dispersant (Milleret et al. 2019). Les couples de loups dont la femelle est née dans des zones de forte influence, a montré une faible tendance à s'installer loin des humains. Ces études méritent d'être répétées dans d'autres régions de son aire de distribution géographique. D'autres variables influentes pourraient être testées, ainsi que le rôle d'autres variables influençant d'autres aspects de la dispersion, comme par exemple les voies de dispersion réelles, des allers-retours effectués et la distance de dispersion, la direction et la durée. De cette façon, tôt ou tard, nous pourrions comprendre certains schémas de dispersion inexplicables.