

Modèles et déterminants de la dispersion chez les loups gris (*Canis lupus*)

BIOLOGICAL
REVIEWSCambridge
Philosophical Society

Biol. Rev. (2021), pp. 000–000.
doi: 10.1111/brv.12807

1

Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*)

Ana Morales-González^{1*} , Alberto Fernández-Gil¹, Mario Quevedo² and Eloy Revilla¹

¹Department of Conservation Biology, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avd. Americo Vespucio 26, Sevilla, 41092, Spain

²Department of Organisms and Systems Biology, and Research Institute of Biodiversity (IMIB, UO-CSIC-PA), Oviedo University, Oviedo, Spain

Résumé

La dispersion est un processus démographique clé qui comprend trois étapes : l'**émigration**, le **transit** et la **sédentarisation**, chacune étant influencée par des **déterminants individuels**, **sociaux** et **environnementaux**. Une compréhension intégrée de la dispersion des espèces est essentielle pour la modélisation démographique et la planification de la conservation. Nous passons en revue ici les modèles et les déterminants de la dispersion documentés dans la littérature scientifique pour le loup gris (*Canis lupus*) dans son aire de répartition. Nous avons montré une variabilité étonnamment élevée au sein et entre les zones d'étude pour tous les paramètres de dispersion - taux de dispersion, direction, distance, durée et succès. Nous avons constaté qu'une telle variabilité est due à de multiples **déterminants individuels**, **sociaux** et **environnementaux**, mais aussi à des questions de recherche méthodologique précédemment négligées. Nous avons révélé une relation non linéaire potentielle entre le taux de dispersion et la densité de population, le taux de dispersion étant plus élevé aux deux extrémités du gradient de densité de population. Nous avons constaté que la mortalité causée par l'homme réduit la distance, la durée et le succès des événements de dispersion. En outre, les disperseurs évitent l'interaction avec les humains, et les zones très exposées comme les terres agricoles entravent la connectivité des populations dans de nombreux cas. Nous avons identifié de nombreux problèmes de recherche méthodologique qui rendent difficile l'obtention d'estimations robustes des paramètres de dispersion et d'inférences robustes sur les modèles de dispersion et leurs déterminants. En particulier, les analyses dans lesquelles les **facteurs de confusion** n'ont pas été pris en compte ont conduit à des lacunes importantes dans les connaissances sur tous les aspects de la dispersion chez une espèce par ailleurs très étudiée. Notre compréhension de la biologie et de la gestion des loups serait considérablement améliorée si les études sur la dispersion des loups présentaient les résultats et les facteurs possibles affectant la dispersion des loups de manière plus transparente.

I. INTRODUCTION

La dispersion joue un rôle central dans la dynamique et la persistance des populations spatialement structurées (Bowler & Benton, 2005 ; Revilla & Wiegand, 2008 ; Clobert et al., 2009). Entre autres effets, elle permet le flux de gènes entre les populations, peut sauver de petites populations locales de l'extinction, et permet la colonisation d'habitats disponibles (Ronce, 2007). Une bonne

compréhension de la dispersion des espèces est primordiale pour prédire avec précision la dynamique des populations et pour aider à la prise de décision en matière de gestion et de conservation.

Le processus de dispersion comprend trois étapes reliées par des décisions comportementales : l'émigration du territoire natal, le passage par des zones non familières et l'installation dans une nouvelle zone (Clobert et al., 2009). Les stratégies individuelles à chaque étape de la dispersion varient en raison de multiples **déterminants** (Bowler & Benton, 2005 ; Ronce, 2007 ; Nathan et al., 2008 ; Clobert et al., 2009 ; Matthysen, 2012 ; Morales-Gonzalez et al., 2019), qui peuvent être regroupés en : **l'état interne** des disperseurs, par exemple l'âge, le sexe et la taille du corps ; et les **déterminants externes**, notamment les facteurs sociaux - par exemple la densité conspécifique et hétérospécifique - et environnementaux - par exemple la disponibilité des proies et la mortalité d'origine humaine.

L'influence des déterminants individuels, sociaux et environnementaux sur la dispersion varie d'une espèce à l'autre, tout comme l'histoire de leur vie (Bowler & Benton, 2005). Chez les espèces vivant en groupe, la coopération entre les membres du groupe est d'une grande complexité. La progéniture reçoit une variété d'avantages en restant dans le groupe natal, tels qu'une réduction de la mortalité due à la dispersion, l'accès à des opportunités de reproduction dans le groupe natal, une efficacité accrue de la recherche et la défense de nourriture, ou des avantages indirects en termes de fitness dus aux soins alloparentaux (Ekman, Sklepkevych & Tegelstrom, 1994 ; Clutton-Brock, 2002 ; Sparkman et al., 2011). Cependant, le fait de rester dans le groupe natal entraîne également des **coûts** : concurrence entre les membres de la famille, risque plus élevé de consanguinité, dépense d'énergie dans le comportement d'aide et reproduction retardée (Heinsohn & Legge, 1999). L'équilibre entre les coûts et les avantages de la coopération déterminera si un individu se disperse ou reste dans le groupe, ce **compromis** variant dans le temps, l'espace et entre les individus. Par exemple, de faibles densités de population peuvent réduire les avantages de la coopération et potentiellement déclencher la dispersion, tandis que de fortes densités de population peuvent augmenter la compétition entre les membres de la famille, soit en incitant à la dispersion, soit en la retardant (Revilla & Palomares, 2002 ; Maag et al., 2018).

Le loup gris *Canis lupus* L. est une espèce de canidés sociaux structurés en groupes familiaux connus sous le nom de meutes comprenant en moyenne de trois à onze individus (Fuller, Mech & Cochrane, 2003 ; Fernandez-Gil et al., 2020). Les meutes sont généralement constituées d'un couple dominant qui monopolise la reproduction (l'unité sociale de base) et de leur progéniture, qui se disperse souvent lors de la maturité sexuelle pour former de nouvelles meutes. Les disperseurs peuvent également rejoindre des meutes existantes et s'engager dans des événements de dispersion secondaire entre des meutes consécutives (Mech & Boitani, 2003).

Historiquement, les loups occupaient de vastes zones continues dans tout l'hémisphère nord, mais au cours des 19^{ème} et 20^{ème} siècle, ils ont disparu d'une grande partie de leur ancienne aire de répartition, restant dans des zones à faible impact humain (Paquet & Carbyn, 2003). Au cours des dernières décennies, certaines populations de loups en Amérique du Nord et en Europe sont en train de se reconstituer grâce, entre autres, à des changements dans l'occupation du sol et dans les modèles de densité de population humaine (Chapron et al., 2014 ; Ripple et al., 2014 ; Cimatti et al., 2021). Cependant, alors que les populations de loups se reconstituent et s'étendent, la gestion létale (c'est-à-dire l'abattage, la chasse et/ou le piégeage) a été exigée par certaines parties prenantes

et mise en œuvre dans de nombreuses régions comme un outil de gestion controversé (Musiani & Paquet, 2004 ; Fernandez-Gil et al., 2016). En outre, l'abattage illégal de loups est fréquent (Liberg et al., 2012 ; Treves et al., 2017). La mortalité directe et indirecte due à l'homme peut potentiellement affecter la dispersion avec des conséquences profondes sur la dynamique des populations (Quevedo et al., 2019 ; Recio et al., 2020).

L'étude des mouvements des loups a été grandement facilitée par l'utilisation du radiopistage, parallèlement au début de la reconstitution des populations de loups (Mech, 1967). Depuis, de nombreuses informations sur la dispersion des loups sont apparues (Mech & Frenzel, 1971 ; Gese & Mech, 1991 ; Boyd et al., 1995 ; Kojola et al., 2006 ; Jimenez et al., 2017). De plus, la technologie de suivi par système de positionnement global (GPS) et des approches génétiques avancées ont été utilisées ces dernières années (Horne et al., 2019 ; Barry et al., 2020 ; Bassing et al., 2020). Cependant, les données existantes sur la dispersion sont pour la plupart éparpillées et déconnectées dans la littérature, ce qui donne une image complexe des modèles de dispersion et des causes. Récemment, Mech (2020) a discuté des déterminants potentiels de deux types de schémas de mouvement pendant la dispersion natale : la dispersion sur de longues distances et la dispersion coïncidente. Néanmoins, il y a peu d'études intégrant les informations disponibles pour montrer leurs convergences et pour fournir une meilleure compréhension des mécanismes derrière le processus de dispersion. L'applicabilité d'une compréhension plus intégrée va de la projection de la dynamique des populations de loups dans différentes conditions naturelles et humaines, y compris les changements dans les aires de distribution et la connectivité entre les sous-populations, à la localisation des zones à haut risque de déprédation du bétail (Marucco & McIntire, 2010).

Nous présentons ici une synthèse de la littérature existante sur la dispersion des loups gris avec les objectifs suivants : (i) identifier la variabilité existante au sein et entre les zones d'étude pour les paramètres de dispersion liés aux trois étapes de la dispersion du loup gris : taux de dispersion, direction, distance et durée, et succès ; (ii) identifier les modèles de dispersion et leurs déterminants ; et (iii) identifier les questions de recherche méthodologique, les lacunes dans les connaissances et les besoins actuels de recherche.

II. MÉTHODES

Nous avons effectué une revue systématique de la littérature sur la dispersion du loup gris dans son aire de répartition. Nous avons localisé les études en utilisant la base de données Scopus d'Elsevier et plusieurs termes qui représentent différents paramètres de la démographie du loup gris, y compris la dispersion : ('grey wolf' OR 'Canis lupus') AND ('demography' OR 'demographic' OR 'population' OR 'density' OR 'abundance' OR 'survival' OR 'survive' OR 'mortality' OR 'die' OR 'reproduction' OR 'reproductive' OR 'reproduce' OR 'movement' OR 'move' OR 'dispersal' OR 'emigration' OR 'immigration' OR 'solitaire' OR 'lone' OR 'accouplement' OR 'grossesse' OR 'naissance' OR 'mise bas' OR 'reproduction' OR 'rendez-vous' OR 'maturité' OR 'recrutement' OR 'domaine vital' OR 'zone centrale' OR 'taille du lit' OR 'taille de la meute' OR 'collier' OR 'télémétrie'). Une première recherche a été effectuée sur le titre, les mots clés et le résumé des articles en anglais publiés avant 2020. Nous avons trié les résultats de la recherche par pertinence (c'est-à-dire les articles qui correspondaient le plus aux mots recherchés) et examiné les 250 premières études les plus pertinentes. La même recherche a été effectuée pour la période de janvier 2020 à septembre 2021 et tous les articles résultants ont été examinés. Nous avons également recherché les références fournies dans les sections de littérature de tous les articles récupérés.

Les publications contenant des informations sur la dispersion ($N = 69$) ont été retenues, classées et examinées en fonction des trois phases de dispersion et des paramètres de dispersion associés : (i) **phase de départ** - taux de dispersion ($N = 34$ articles) ; (ii) **phase de transition** - direction de la dispersion ($N = 22$) et **distance et durée** de la dispersion ($N = 45$) ; et (iii) phase d'établissement - succès de la dispersion ($N = 34$). Les publications qui abordaient plusieurs sujets ont été incluses dans plus d'une catégorie. Nous avons récupéré les données numériques/catégorielles sur les paramètres de dispersion et avons publié les informations en tant qu'informations complémentaires en ligne : (i) taux de dispersion (Tableau S1) ; (ii) distance et durée de la dispersion (Tableau S2) ; et (iii) succès de la dispersion (Tableau S3). Les données étaient basées sur des loups marqués à l'oreille, équipés de colliers émetteurs et/ou génotypés. Nous avons également récupéré des informations sur les déterminants individuels, sociaux et environnementaux (y compris naturels et humains) de la dispersion et des patrons de dispersion documentés. Nous présentons ci-dessous un résumé descriptif et une évaluation critique de toutes les informations recueillies. Nous avons reporté la localisation spatiale de chaque étude examinée (à l'exception de sept articles de synthèse sans localisation spatiale spécifique) sur une carte mondiale à l'aide du logiciel ArcGIS 10.3 (ESRI, 2014), à laquelle nous avons ajouté la carte de répartition des espèces selon la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (Boitani, Phillips & Jhala, 2018) (voir Fig. S1). Notez qu'il y a plus d'informations disponibles pour les États-Unis et l'Eurasie occidentale que pour le reste de l'aire de répartition de cette espèce.

Nous avons défini la dispersion des loups comme elle a été communément définie dans la littérature : le mouvement permanent d'un loup individuel du territoire de la meute dont il était membre (appelé « territoire initial ») vers un territoire où l'individu s'est établi pour une reproduction potentielle. La définition inclut les événements de dispersion natale - c'est-à-dire que le territoire initial correspond au territoire natal - et les événements de dispersion secondaire ou de reproduction - c'est-à-dire que le territoire initial n'est pas le territoire natal. En ce qui concerne les étapes de dispersion, l'émigration fait référence au moment où les individus quittent le territoire initial. L'émigration marque le début de la période de transition, où les individus s'éloignent du territoire initial. Nous avons considéré que l'installation se produisait lorsque le disperseur : (i) a formé une nouvelle meute, c'est-à-dire qu'il a établi un nouveau territoire avec au moins un autre loup du sexe opposé ; ou (ii) a rejoint une meute existante. Dans le premier cas, l'appariement peut avoir eu lieu à un moment différent : le disperseur s'est d'abord apparié puis les deux ont trouvé un territoire approprié pour s'installer ou le disperseur a d'abord trouvé et est resté dans un territoire approprié (c'est-à-dire établi dans un territoire) où il s'est finalement apparié et donc installé. Enfin, nous avons considéré la reproduction après l'établissement comme l'objectif ultime des disperseurs. Nous avons considéré différentes mesures du succès de la dispersion : l'établissement dans un territoire (nouveau ou existant), l'appariement (avant ou après l'établissement), la mise-bas (c'est-à-dire si la mise-bas a eu lieu) et la reproduction (c'est-à-dire la progéniture confirmée à l'âge de 3 semaines ou plus). Une description sommaire des concepts clés utilisés tout au long de cette étude est fournie dans le Tableau 1.

Tableau 1. Description sommaire des concepts clés utilisés tout au long de cette étude sur la dispersion du loup gris

Concept	Description
Dispersion	Le mouvement permanent d'un loup individuel du territoire de la meute dont il était membre vers le territoire où l'individu s'est établi pour une reproduction potentielle
Stades	L'émigration du territoire natal, le passage par des zones inconnues et l'établissement dans une nouvelle zone
Stratégies	Décisions prises à chaque étape de la dispersion, par exemple la direction prise pendant le transit
Paramètres	Variables découlant des stratégies individuelles à chaque étape de la dispersion, c'est-à-dire taux de dispersion, direction, distance, durée et succès
Modèles	Les stratégies individuelles prédominantes dans l'ensemble des loups étudiés
Déterminants	Les facteurs qui influencent les stratégies individuelles à chaque étape de la dispersion et que nous avons regroupés en tant que facteurs individuels, sociaux et environnementaux (c'est-à-dire naturels et humains)
Taux	Calculé comme : la proportion de loups suivis qui se sont dispersés pendant la période d'étude ; l'estimation de la proportion de loups de la population qui se sont dispersés par an (taux de dispersion annuel) ; et l'estimation de la proportion de loups de la population qui se sont dispersés par mois (taux de dispersion mensuel)
Direction	Les itinéraires de déplacement choisis par les loups pendant la période de transition et les zones de destination vers lesquelles ils se dirigent
Distance	Kilomètres du territoire initial de la meute/du lieu de capture du disperseur (ce dernier pour les individus déjà dispersés au début du suivi et dont le territoire initial est inconnu) jusqu'au territoire où le disperseur s'est établi pour une reproduction potentielle, le lieu de mortalité ou le dernier lieu connu de l'individu pendant sa dispersion
Durée	Période entre l'émigration du territoire de meute/du lieu de capture initial du disperseur (ce dernier pour les individus déjà en cours de dispersion au début du suivi) et l'établissement dans un territoire pour la reproduction potentielle, le lieu de mortalité ou le dernier lieu connu de l'individu en cours de dispersion
Succès	On mesure le succès de l'établissement sur un territoire (nouveau ou existant), le succès de l'accouplement (avant ou après l'établissement), le succès de la mise-bas (c.-à-d. si la mise-bas a eu lieu), et succès de la reproduction (c.-à-d. progéniture confirmée à l'âge de 3 semaines ou plus)

III. RÉSULTATS

(1) Stade d'émigration - taux de dispersion

Nous avons extrait des données numériques sur les taux de dispersion de 24 articles sur 34 (Tableau S1). Nous avons distingué trois types de taux de dispersion : (i) la proportion de loups suivis qui se sont dispersés pendant la période d'étude ; (ii) l'estimation de la proportion de loups dans la population qui se sont dispersés par an (c'est-à-dire le taux de dispersion annuel) ; et (iii) l'estimation de la proportion de loups dans la population qui se sont dispersés par mois (c'est-à-dire le taux de dispersion mensuel). **Le taux de dispersion annuel varie selon les zones d'étude (Fig. 1). Cependant, les comparaisons doivent être faites avec prudence car les méthodologies utilisées pour obtenir ces estimations de taux de dispersion variaient largement.** Cette variation incluait le traitement donné aux loups au destin inconnu - c'est-à-dire supposer qu'ils sont morts ou se sont dispersés ou les exclure de l'analyse - et l'approche statistique utilisée - c'est-à-dire basée sur le nombre de loups suivis, la période pendant laquelle chaque loup a été suivi, ou d'autres fonctions complexes. Il est nécessaire de définir une méthodologie appropriée qui sera utilisée de manière cohérente dans les recherches futures. Le taux de dispersion annuel a varié d'une année à l'autre dans la même zone d'étude (Fig. 1), avec un taux maximal enregistré de 0,79. En plus des différences méthodologiques, les déterminants individuels, sociaux et environnementaux discutés ci-dessous (résumés dans le Tableau 2) contribueront à expliquer la variabilité observée dans les taux de dispersion entre et dans les zones d'étude.

Une revue des études nord-américaines a révélé des taux de dispersion similaires pour les yearlings (c'est-à-dire 12-23 mois) et les adultes (c'est-à-dire ≥ 24 mois) lorsque les loups reproducteurs, qui se dispersent rarement, étaient retirés de l'analyse (Fuller, Mech & Cochrane, 2003). Aucune ou de

rare dispersions ont été rapportées pour les louveteaux (c'est-à-dire <12 mois) (Fritts & Mech, 1981 ; Peterson, Woolington & Bailey, 1984 ; Messier, 1985 ; Ballard, Whitman & Gardner, 1987 ; Jimenez et al., 2017). Les disperseurs les plus jeunes et les plus âgés documentés avaient respectivement 8 mois (Mech et al., 1998) et 7,5 ans (Boyd et al., 1995). Bien que la plupart des études aient trouvé que les mâles et les femelles se dispersaient à des taux similaires (Peterson, Woolington & Bailey, 1984 ; Fuller, 1989 ; Gese & Mech, 1991 ; Boyd et al., 1995 ; Ballard et al., 1997 ; Pletscher et al., 1997 ; Boyd & Pletscher, 1999 ; Kojola et al., 2006 ; Blanco & Cortés, 2007), une étude basée sur un grand ensemble de données (Jimenez et al., 2017) a montré un taux de dispersion biaisé par les mâles. Ce dernier pourrait refléter une différence dans les stratégies d'histoire de vie entre les sexes, comme une plus grande probabilité que les femelles subordonnées atteignent une position de reproduction dans leur meute natale (Jedrzejewski et al., 2005 ; Vonholdt et al., 2008 ; Caniglia et al., 2014). Malgré les effets discutés, Jimenez et al. (2017) ont constaté que les caractéristiques individuelles n'étaient pas des prédicteurs puissants des taux de dispersion annuels.

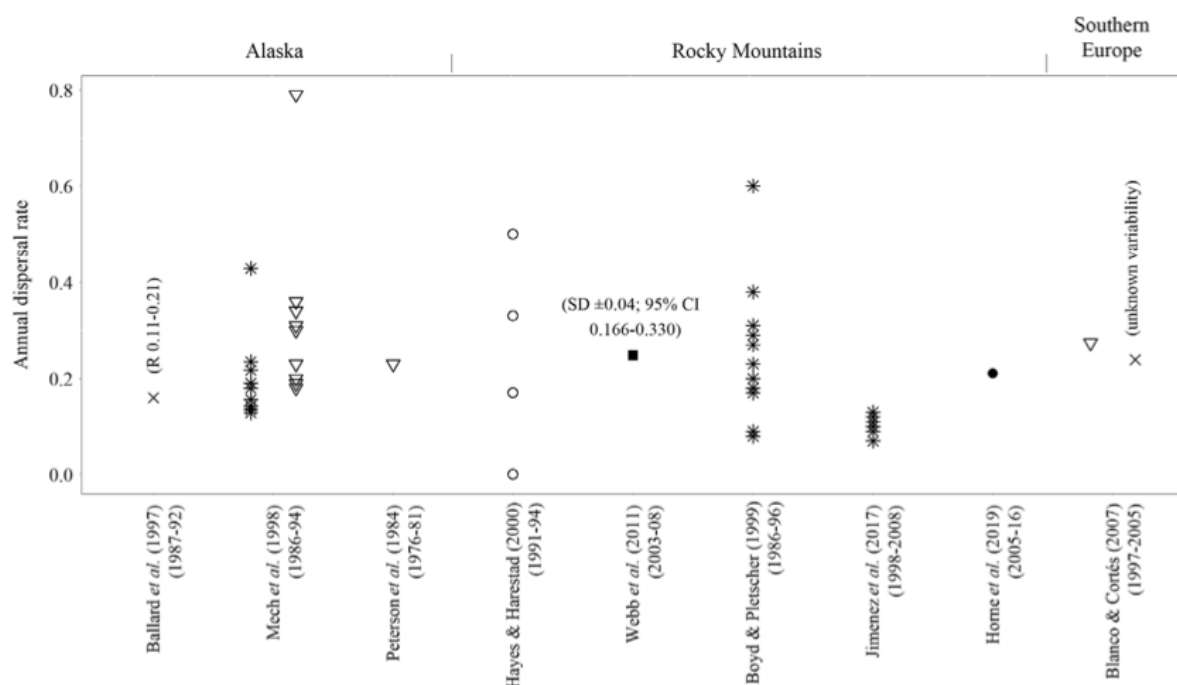


Fig 1. Taux de dispersion annuels documentés dans la littérature scientifique (jusqu'en septembre 2021) pour le loup gris dans son aire de répartition. Les périodes d'étude sont indiquées sous chaque référence sur l'axe des abscisses. La variabilité correspondant aux valeurs moyennes est indiquée entre parenthèses : R, fourchette ; SD, écart-type ; 95% CI, intervalle de confiance à 95%. Les différents symboles indiquent les différentes méthodes utilisées pour obtenir les taux de dispersion : astérisque = le nombre d'événements de dispersion détectés au cours d'une année donnée a été divisé par le nombre de loups suivis au cours de cette année ; triangle blanc = le nombre d'événements de dispersion détectés au cours d'une année donnée/pendant la période d'étude a été divisé par le nombre de loups-années de suivi au cours de cette année/pendant cette période d'étude pour Mech et al. (1998) et Blanco & Cortés (2007), respectivement, ou le nombre d'événements de dispersion détectés au cours d'un mois donné a été divisé par le nombre de mois-loups de suivi au cours de ce mois (mois regroupés sur plusieurs années) pour Peterson, Woolington & Bailey (1984) ; croix = utilisation de l'approche de Heisey & Fuller (1985) pour estimer la survie ; rectangle noir = utilisation d'un estimateur non paramétrique de fonction d'incidence cumulative développé par Heisey & Patterson (2006) ; cercle noir = la probabilité que les membres de la meute passent à l'état de dispersion chaque mois a été modélisée en utilisant les destins connus des loups munis de colliers GPS ; cercle blanc = méthode utilisée pour estimer le taux de dispersion non spécifiée dans l'étude originale. Les taux de dispersion mensuels ont été transformés en taux annuels. Une description détaillée des méthodes et des taux de dispersion par classe d'âge est disponible dans le tableau S1

La densité de population (à la fois pour les individus et les meutes) peut être un prédicteur important des taux de dispersion au sein des populations selon les résultats suivants (mais voir

Hayes & Harestad, 2000) : (i) les zones récemment colonisées par les loups présentaient généralement des taux de dispersion élevés des jeunes de l'année (Fritts & Mech, 1981 ; Boyd et al., 1995 ; Kojola et al., 2006) ; (ii) le taux de dispersion global dans une population en cours de colonisation a diminué d'environ 4% pour chaque unité d'augmentation du nombre de meutes/1000 km², la densité des meutes étant un bon prédicteur des taux de dispersion annuels (Jimenez et al., 2017) ; et (iii) Gese & Mech (1991) ont signalé une augmentation du taux de dispersion des louveteaux et des jeunes d'un an lorsque la densité de loups atteignait le maximum prédit en fonction de la disponibilité des proies. Ces résultats suggèrent également une **relation non linéaire** entre le taux de dispersion et la densité de la population au sein des populations : **le taux de dispersion est plus important aux densités faibles et élevées et plus faible aux densités moyennes**. Une relation non linéaire similaire a été observée chez d'autres espèces (par exemple *Suricata suricatta* ; Maag et al., 2018) et est conforme aux prédictions théoriques. À de faibles densités de population, les avantages limités fournis par la coopération peuvent améliorer la dispersion chez les espèces sociales (Hoogland, 2013). **En outre, à faible densité de population, la plus grande disponibilité de zones vacantes dans lesquelles établir de nouvelles meutes peut favoriser la dispersion, les loups obtenant probablement ces informations par le biais de déplacements extra-territoriaux**. À des densités modérées, les avantages de la coopération devraient augmenter et dépasser les coûts de la compétition entre membres de la même famille, rendant ainsi les individus plus susceptibles de rester dans le groupe (Clutton-Brock, 2002), et la disponibilité réduite des zones vacantes peut également favoriser le maintien dans le groupe. À des densités de population plus élevées (impliquant généralement des groupes de grande taille), les coûts de la compétition entre les membres de la famille devraient augmenter et dépasser les avantages de la coopération, incitant ainsi à la dispersion (Cote, Clobert & Fitze, 2007). **Le déclin du taux de dispersion à une densité de population faible à moyenne soutient la prédiction selon laquelle la densité de population favorise l'évolution de la dispersion retardée et de la philopatrie chez les reproducteurs coopératifs** (Kokko & Lundberg, 2001).

La dispersion peut être plus probable dans les grandes meutes. La taille moyenne des meutes à partir desquelles les loups se sont dispersés dans les Montagnes Rocheuses était plus importante que la taille moyenne globale des meutes (Jimenez et al., 2017). Néanmoins, la taille moyenne des meutes n'était pas un prédicteur significatif des taux annuels de dispersion de la population (Jimenez et al., 2017). **La plupart des dispersions sont documentées à la fin de l'automne, en hiver et au printemps** (Fritts & Mech, 1981 ; Peterson, Woolington & Bailey, 1984 ; Ballard, Whitman & Gardner, 1987 ; Mech, 1987 ; Fuller, 1989 ; Gese & Mech, 1991 ; Boyd et al., 1995 ; Boyd & Pletscher, 1999 ; Kojola et al., 2006 ; Adams et al., 2008 ; Jimenez et al., 2017). Plusieurs études ont spéculé sur le fait que les interactions sociales au sein des meutes survenant durant ces périodes agissent comme des déterminants ultimes : le manque de nourriture pour les yearlings résultant du fait que les grands louveteaux sont encore approvisionnés en nourriture à la fin de l'automne (Mech et al., 1998 ; Mech & Boitani, 2003) ; l'augmentation de l'agressivité des loups reproducteurs envers leurs subordonnés pendant la période d'accouplement (c'est-à-dire l'hiver) (Zimen, 1976) ; ou l'augmentation des niveaux d'interactions sociales entre les parents et les petits et la distanciation sociale avec les autres membres de la meute au début de la période d'élevage des petits (c'est-à-dire au printemps) (Boyd & Pletscher, 1999). Une étude a montré que les changements dans le taux de dispersion au fil des saisons ne s'appliquaient qu'aux jeunes individus, tandis que les adultes de plus de 2 ans se dispersaient à un taux aussi faible tout au long de l'année (Adams et al., 2008). **Enfin, le renouvellement des reproducteurs dans une population établie n'a pas affecté le nombre d'auxiliaires âgés de ≥ 2 ans présents dans les groupes** (Ausband, Mitchell & Waits, 2017), ce qui

suggère que les subordonnés ne présentent pas une dispersion accrue après le renouvellement des reproducteurs. Cependant, la perte de reproducteurs dans les petites meutes, contrairement aux grandes meutes, peut entraîner la **dissolution** de la meute et la dispersion de tous ses membres, avec une probabilité de dispersion plus élevée s'il ne reste plus de reproducteurs (Brainerd et al., 2008).

Le taux de dispersion, principalement celui des jeunes de l'année (Mech et al., 1998 ; Fuller, Mech & Cochrane, 2003), augmente lorsque la disponibilité des proies par habitant est faible (Messier, 1985 ; Peterson & Page, 1988 ; Gese & Mech, 1991 ; Hayes & Harestad, 2000). Le besoin énergétique quotidien minimum d'un loup sauvage est de 0,09 kg par kg de loup par jour (Peterson & Ciucci, 2003). Sans accès à des proies suffisantes, la compétition et le stress social au sein des meutes peuvent contraindre les jeunes loups à se disperser (Zimen, 1976). Un autre déterminant environnemental pouvant influencer la dispersion est l'apparition d'épidémies. Par exemple, le taux de dispersion a augmenté en Alaska après une épizootie de rage, peut-être en raison de la perturbation de la structure sociale de la meute suite aux décès.

Les résultats de certaines études suggèrent que la mortalité d'origine humaine réduit les taux de dispersion des populations établies (mais voir Horne et al., 2019). Webb, Allen & Merrill (2011) ont signalé de faibles taux de dispersion dans une population présentant une forte mortalité d'origine humaine, et Jimenez et al. (2017) ont constaté des taux de dispersion plus élevés et des schémas saisonniers différents des taux de dispersion dans des terres relativement peu développées présentant une faible mortalité d'origine humaine que dans des terres fortement modifiées par l'homme où la mortalité d'origine humaine se produisait à des taux modérés à élevés. Comme le soutiennent ces auteurs, la mortalité causée par l'homme dans les populations établies peut réduire la dispersion des individus en raison de la diminution de la concurrence pour les ressources due aux pertes directes d'individus, principalement des jeunes ayant une plus grande probabilité de se disperser. Cependant, il est possible que l'augmentation attendue du braconnage lors de l'application de la gestion létale aux populations de loups (Chapron & Treves, 2016 ; Santiago-Avila, Chappell & Treves, 2020) puisse conduire à des sous-estimations des taux de dispersion, car les loups braconnés resteront souvent non détectés (Treves et al., 2017).

Une croyance répandue est que les populations de loups peuvent **compenser** des taux d'exploitation humaine $\leq 0,29$ loup par an. Cette idée est née de l'observation que les taux de croissance exponentielle rapportés par les études sur les loups d'Amérique du Nord étaient généralement positifs ou stables en dessous de taux de mortalité annuels causés par l'homme de 0,29 loup [voir Adams et al., 2008 pour une mise à jour de Fuller, Mech & Cochrane, 2003]. Adams et al. (2008) ont conclu que la **compensation** s'est produite par le biais d'ajustements des composantes de la dispersion (c'est-à-dire une réduction des taux de dispersion et d'émigration des populations et une augmentation de l'immigration). Cependant, ni la dispersion ni d'autres facteurs qui pourraient influencer les taux de croissance (par exemple la production de petits) n'ont été quantifiés. Plus important encore, les données sur les taux de croissance provenaient de sites locaux au sein des populations, ce qui signifie qu'elles ne tenaient pas compte des loups adjacents à ces sites locaux étudiés qui faisaient également partie de la population, ce qui rendait les déductions sur la dynamique de populations entières potentiellement trompeuses. Dans une mise à jour des analyses précédentes, Creel & Rotella (2010) ont constaté que les taux de croissance diminuaient pour tous les niveaux observés de mortalité d'origine humaine, y compris les faibles niveaux.

Enfin, la question de savoir si le degré de modification de l'habitat par l'homme affecte les taux de dispersion reste à étudier, bien que certains auteurs (Blanco & Cortés, 2007) aient observé des taux de dispersion apparemment similaires dans des zones agricoles Espagnoles avec des réseaux de routes denses et dans plusieurs endroits en Amérique du Nord avec différents degrés de modification de l'habitat, ce qui suggère une absence d'effet.

(2) Stade transitoire

(a) Direction de la dispersion

Selon la littérature, les **facteurs individuels, sociaux et environnementaux** influencent tous la direction de la dispersion des loups, c'est-à-dire les itinéraires de déplacement choisis par les loups pendant la phase de transition et les zones de destination vers lesquelles ils se dirigent.

Les loups qui se dispersent sélectionnent des habitats similaires à leur site natal pour l'établissement de leur territoire lorsqu'ils se dispersent sur de courtes distances (Sanz-Pérez et al., 2018) dans un processus connu sous le nom **d'induction de préférence d'habitat natal** (voir Davis & Stamps, 2004). Ce processus semble être l'explication la plus probable de la corrélation observée entre la structure génétique spatiale des aires de répartition des loups et le climat, le type d'habitat et la composition du régime alimentaire des loups (voir Geffen, Anderson & Wayne, 2004 ; Pilot et al., 2006 ; Leonard, 2014). L'induction de préférence d'habitat natal peut également expliquer les cas de dispersion coïncidente de loups (Mech, 1987 ; Boyd & Pletscher, 1999 ; Kojola et al., 2006 ; Gable et al., 2019) à partir d'une zone donnée dans les mêmes directions et sur les mêmes distances. Il pourrait également exister des corridors d'habitat facilitant des voies de dispersion similaires, comme cela a été observé pour d'autres espèces (Berggren, Birath & Kindvall, 2002). Cependant, une étude récente sur la **dispersion coïncidente** (Mech, 2020) a émis l'hypothèse que la direction de la dispersion pourrait être, au moins dans une certaine mesure, génétiquement prédisposée, comme la distance de dispersion chez les espèces d'oiseaux (Pasinelli, Schiegg & Walters, 2004).

Sanz-Pérez et al. (2018) ont constaté que les loups dispersés établissaient leurs territoires dans les zones où les densités de loups étaient les plus élevées, et certaines études (Wydeven, Schultz & Thiel, 1995 ; Boyd & Pletscher, 1999) ont signalé une dispersion fréquente des populations colonisatrices vers les populations sources. Ces résultats n'indiquent pas nécessairement qu'une fraction élevée de ces individus utilise simplement la présence de congénères comme un indice ; d'autres indices de la qualité des parcelles peuvent les attirer dans ces zones (voir Doligez et al., 2003). Parmi les autres indices utilisés pour la dispersion figure la densité des concurrents interspécifiques tels que les ours bruns *Ursus arctos*, qui affecte négativement l'établissement du territoire (Sanz-Pérez et al., 2018).

Sanz-Pérez et al. (2018) ont constaté que la densité de la proie principale n'influencait pas l'établissement du territoire. Cela n'est pas surprenant si la productivité secondaire n'était pas limitante. Cependant, les niveaux élevés de mortalité d'origine humaine existant dans la population étudiée peuvent également avoir influencé leurs résultats. Par exemple, les individus peuvent avoir sélectionné des habitats riches en proies mais ils peuvent ne pas avoir réussi à établir un territoire si les niveaux de mortalité dus à l'homme étaient trop élevés. En effet, certaines études ont observé une dispersion vers des zones où la mortalité d'origine humaine était modérée à élevée et qui abritaient des ressources alimentaires abondantes et des habitats potentiellement vacants (Potvin, 1988 ; Kojola et al., 2006). Il est concevable que la mortalité causée par l'homme crée des **pièges écologiques** comme cela a été noté pour d'autres espèces (Delibes, Ferreras & Gaona, 2001 ;

Schlaepfer, Runge & Sherman, 2002 ; Morales-Gonzalez et al., 2020). Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour faire la lumière sur le rôle de la mortalité causée par l'homme et l'utilisation de la disponibilité de la nourriture comme indice pour l'établissement du territoire.

La majorité des études indiquent que la direction de la dispersion est fortement influencée par le risque d'interaction avec les humains. Les chercheurs utilisent les caractéristiques naturelles et anthropiques du paysage comme proxys des niveaux d'activité humaine et du risque d'exposition à l'homme. Bien que cela dépende fortement du contexte (voir Sazatornil et al., 2016), les loups ont tendance à établir des territoires dans les zones forestières et montagneuses avec moins d'infrastructures humaines telles que des bâtiments et des routes (Boyd et al., 1995 ; Sanz-Pérez et al., 2018 ; Barry et al., 2020). Les loups évitent fortement les infrastructures humaines, en particulier les maisons et les routes principales et, dans une moindre mesure, les routes forestières, à tous les stades de leur vie (Barry et al., 2020). Cependant, Barry et al. (2020) ont également constaté une augmentation de l'utilisation par les loups des infrastructures humaines pendant la dispersion par rapport au stade natal, même après avoir contrôlé les changements de disponibilité. L'amélioration de la mobilité dans le paysage et l'efficacité de la chasse ont été proposées pour motiver l'utilisation des routes (Barry et al., 2020 ; Dickie et al., 2020). Les loups se déplacent plus rapidement lorsqu'ils se trouvent sur des éléments linéaires humains (Dickie et al., 2020) et pendant la dispersion (Barry et al., 2020), mais cela peut simplement être une réponse à une qualité de paysage inférieure et à un risque de mortalité plus élevé pendant la dispersion. Les autoroutes principales, les centres urbains et les zones agricoles réduisent la **connectivité** des populations dans de nombreuses régions en agissant comme des barrières importantes à la dispersion des loups (Jedrzejewski et al., 2004 ; Rodríguez-Freire & Crecente-Maseda, 2008 ; Dondina et al., 2020), et la variation individuelle fait que certains loups se dispersent probablement dans des habitats à usages multiples et traversent ce qui pourrait être considéré comme des obstacles pour coloniser de nouvelles régions (Mech, Fritts & Wagner, 1995 ; Linnell et al., 2005 ; Ciucci et al., 2009).

Les résultats de plusieurs études suggèrent que la présence de territoires de meute influence les itinéraires de déplacement choisis par les loups : alors que certaines études ont trouvé des emplacements de disperseurs presque exclusivement dans des zones non utilisées par les meutes ou à la périphérie des territoires de meute (Fritts & Mech, 1981), d'autres ont documenté que les disperseurs visitaient fréquemment les territoires de meute (Messier, 1985 ; Boyd et al., 1995 ; Blanco & Cortés, 2007). Dans les zones où l'habitat est limité (par exemple Messier, 1985), les disperseurs peuvent être contraints de se déplacer à travers les territoires de meute. Cependant, des différences dans les schémas de déplacement par rapport aux territoires de meute ont également été observées entre des populations croissantes disposant d'une alimentation abondante (Fritts & Mech, 1981 ; Boyd et al., 1995) et les causes de ces différences restent inconnues.

(b) Distance et durée de dispersion

Nous avons extrait des données numériques sur la distance et la durée de dispersion de 36 des 45 articles (Tableau S2). Nous avons identifié deux types de limitations sur les données. (i) Problèmes liés à la difficulté de suivre le processus de dispersion chez un carnivore insaisissable. Dans de nombreux cas, le suivi des événements de dispersion était incomplet, c'est-à-dire que le suivi commençait alors que l'individu était déjà en train de se disperser et/ou se terminait avant que l'individu ne s'établisse finalement sur un territoire pour une future reproduction ou qu'il ne meure en se dispersant (Tableau S2). De tels problèmes signifient que les comparaisons doivent être faites

avec précaution pour éviter les biais. De plus, il faut souligner que les données publiées sur la dispersion sont déjà biaisées en faveur des mouvements à courte distance et doivent donc être considérées comme des minima conservateurs. Ceci est dû au fait que les données sur la dispersion sont souvent obtenues lors d'enquêtes centrées sur les loups résidents, et lorsque les disperseurs se déplacent au-delà des limites de la zone d'étude, leur suivi devient difficile et ils ne sont souvent plus suivis. Ces dispersions « perdues » ne sont détectées que si des animaux sont tués et signalés par hasard. Les récents progrès technologiques en matière de suivi des animaux ont énormément contribué à la collecte systématique des données de dispersion. (ii) Nous avons identifié des limites liées à la résolution des données partagées par les chercheurs. Certaines études n'ont pas clairement spécifié les sites et les périodes sur lesquels chaque événement de dispersion a été suivi (Tableau S2). Cela ajoute de l'incertitude aux résultats et peut empêcher d'autres chercheurs d'utiliser ces données dans des recherches futures.

Tableau 2. Résumé des effets des déterminants individuels, sociaux et environnementaux de la dispersion documentée dans la littérature scientifique (jusqu'en septembre 2021) pour le loup gris dans son aire de répartition

Determinants			Dispersal stages		
			(1) Emigration	(2) Transience	(3) Settlement
			Rate	Direction ^a	Distance & duration Success ^b
Individual	Age		Yearlings = adults low for pups		–
	Social status		Breeding wolves < subordinates		+
	Sex		Male ≥ female		
Social	Genetics			Genetically determined*	Female > male Decreases for inbred wolves
	Population density		Low > medium < high*	territories in higher density areas*	–
	Pack size		+		– Immigrant acceptance*
	Social interactions within the pack		Increases during mating, early pup rearing and late autumn travels		
	Breeder turnover		No effect*		
	Death of breeder/s		Increases for small packs		Trigger immigrant acceptance
	Presence of pack territories			Avoidance <i>versus</i> frequent visits*	
	Density of competitors			Territories in lower density areas	
	Availability of unrelated mates			–*	
	Creating <i>versus</i> joining pack				Creating > joining pack
Environmental	Natural	Per capita prey availability	–	Unclear*	
		Epidemic outbreaks	Increases*		
		Landscape features		Habitat corridors*; territories in forested and mountainous areas ^c	
	Human	Human-caused mortality	–*	Ecological trap*	–*
		Habitat modification	No effect*		–*
		Landscape features		Avoidance ^c	

Les effets des différents déterminants sont montrés pour les trois étapes de la dispersion : (1) émigration - taux de dispersion ; (2) transitoire - direction, distance et durée de la dispersion ; et (3) établissement - succès de la dispersion. Les effets positifs (+) et négatifs (–) sont indiqués. Les astérisques indiquent les domaines où des recherches supplémentaires sont particulièrement nécessaires. Les cellules vides indiquent qu'aucune information n'est disponible.

^aLes caractéristiques de l'habitat natal influencent la direction de la dispersion. Les loups qui se dispersent choisissent des habitats similaires à leur habitat natal pour établir leur territoire.

^bLa distance de dispersion, une décision comportementale prise pendant la période de transition, réduit le succès de la dispersion.

^cLes loups qui se dispersent évitent les interactions avec les humains. Les chercheurs utilisent les caractéristiques naturelles et anthropiques du paysage comme indicateurs du niveau d'activité humaine et du risque d'exposition à l'homme.

Nous avons distingué trois types de mesures de la distance des événements de dispersion : les distances en ligne droite ; les distances minimales, c'est-à-dire la somme des distances en ligne droite entre les relocalisations successives des disperseurs ; et les distances réelles. La distance en ligne droite parcourue par les loups varie entre les zones d'étude et à l'intérieur de celles-ci (Fig. 2A), allant d'environ 0 km (i.e. territoires limitrophes) à 1092 km. La distance minimale couverte par les disperseurs varie de 41,2 km (fréquence de relocalisation = 8 emplacements par jour) à 3950 km (fréquence de relocalisation = 6 emplacements par jour) (Fig. 2B). Notez que la fréquence des relocalisations est un facteur critique ; plus la fréquence est élevée, plus la distance minimale sera précise en tant que mesure de la distance réelle parcourue par les disperseurs. Une étude sur les loups résidents a suggéré que si les relocalisations sont effectuées à des intervalles de 0,5-2 h, la multiplication des segments de ligne par un facteur de correction de 1,3 donnera des estimations fiables de la distance réelle parcourue (Musiani, Okarma & Jedrzejewski, 1998). Les distances réelles parcourues par les disperseurs peuvent atteindre plus de 10 000 km en un an, comme estimé pour une femelle d'un an en Scandinavie (Wabakken et al., 2007). Cependant, il reste à vérifier si ce facteur de correction peut être appliqué de manière générale aux disperseurs. Enfin, la durée de la dispersion varie également entre et dans les zones d'étude (Fig. 3), allant de 2 jours à 38 mois. La variabilité montrée dans la dispersion et la durée de la dispersion est façonnée par les facteurs individuels, sociaux et environnementaux discutés ci-dessous (Tableau 2).

Certaines études ont trouvé que la durée de dispersion était similaire entre les classes d'âge (Gese & Mech, 1991 ; Jimenez et al., 2017), alors que la distance de dispersion dépendait de l'âge. Les jeunes loups parcourent souvent des distances plus longues que les adultes (Gese & Mech, 1991 ; Wydeven, Schultz & Thiel, 1995 ; Kojola et al., 2006 ; Jimenez et al., 2017), probablement en raison du fait que les jeunes loups sont facilement déplacés par des adultes disperseurs plus grands, plus âgés, plus expérimentés et sexuellement matures. La majorité des études n'ont pas détecté de différences entre les sexes dans la distance de dispersion (Messier, 1985 ; Mech, 1987 ; Fuller, 1989 ; Gese & Mech, 1991 ; Boyd et al., 1995 ; Ballard et al., 1997 ; Mech et al., 1998 ; Wydeven et al., 1998 ; Boyd & Pletscher, 1999 ; Kojola et al., 2006 ; Jimenez et al., 2017) ni dans la durée de dispersion (Gese & Mech, 1991 ; Jimenez et al., 2017). Cependant, certaines études (Peterson, Woolington & Bailey, 1984 ; Caniglia et al., 2014 ; Wabakken et al., 2015 ; Sanz-Pérez et al., 2018) ont rapporté des distances de dispersion plus longues pour les mâles, ressemblant au schéma observé chez de nombreux mammifères, ce qui a été suggéré pour réduire la consanguinité (Greenwood, 1980 ; Long et al., 2008).

Plusieurs études ont examiné l'influence des facteurs sociaux et environnementaux sur la durée et la distance des événements de dispersion. En particulier, il a été largement affirmé qu'une forte densité de loups dans une population peut conduire à des dispersions plus longues, tant en durée qu'en distance, à la recherche d'habitats vacants appropriés (Van Ballenberghe, 1983 ; Messier, 1985 ; Mech et al., 1998 ; Blanco & Cortés, 2007 ; Wabakken et al., 2015). Cependant, les preuves à l'appui sont spéculatives, et certaines études ont observé une tendance inverse (Jimenez et al., 2017). Un autre facteur supposé provoquer de longues dispersions, qui reste à tester empiriquement, est l'incapacité à trouver des partenaires non apparentés à proximité (Mech, 2020).

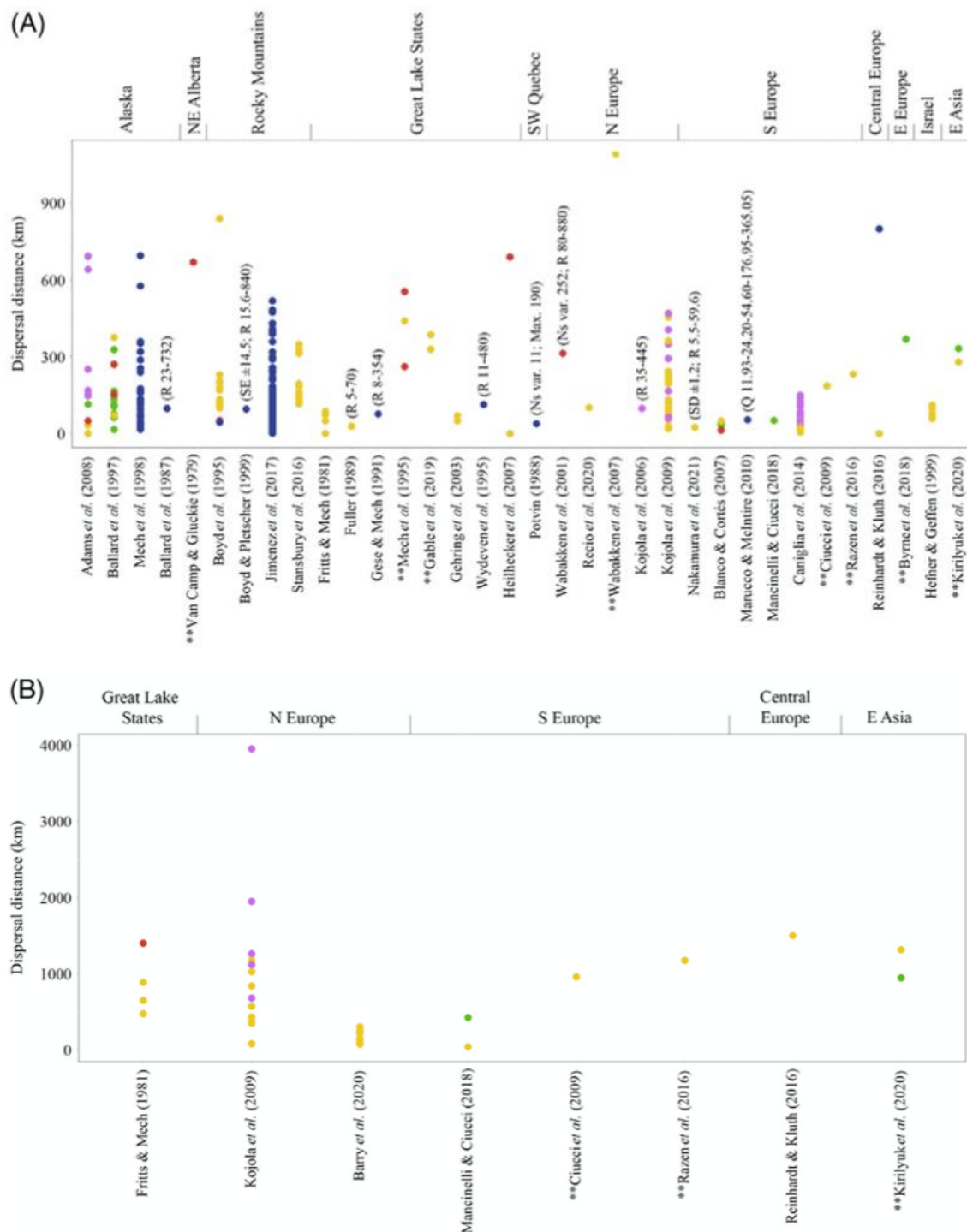


Fig 2. Distance des événements de dispersion documentée dans la littérature scientifique (jusqu'en septembre 2021) pour le loup gris dans toute son aire de répartition. **(A)** Distances en ligne droite des événements de dispersion. **(B)** Somme des distances en ligne droite entre les relocalisations successives des disperseurs ; la fréquence des relocalisations varie de 10 min à 5 jours. Les symboles de couleurs différentes indiquent les lieux pour lesquels les distances ont été mesurées : du territoire initial de la meute au territoire où le disperseur s'est établi pour une reproduction potentielle (jaune), au lieu de mortalité de l'individu lors de la dispersion (rouge), ou à un résultat non spécifié parmi les deux précédents (bleu). Notez que ces distances correspondent à des événements de dispersion qui ont été suivis du début à la fin de la dispersion. Les symboles verts sont des distances mesurées pour des événements de dispersion partiellement suivis, soit parce que le suivi a commencé lorsque les individus étaient déjà en train de se disperser, soit parce que la distance a été mesurée jusqu'à la dernière localisation connue de l'individu pendant la dispersion. Les symboles violets sont des distances pour lesquelles on ne savait pas si elles correspondaient à des événements de dispersion entièrement ou partiellement suivis. Un double astérisque (**) indique les études axées sur ce que les auteurs considèrent comme des événements de dispersion à longue distance. La variabilité correspondant aux valeurs moyennes est indiquée entre parenthèses : R, étendue ; SE, erreur standard ; Q, quantiles ; Ns var., statistique de dispersion non spécifiée dans l'étude originale ; Max., maximum. Les distances par classes d'âge et de sexe sont disponibles dans le Tableau S2

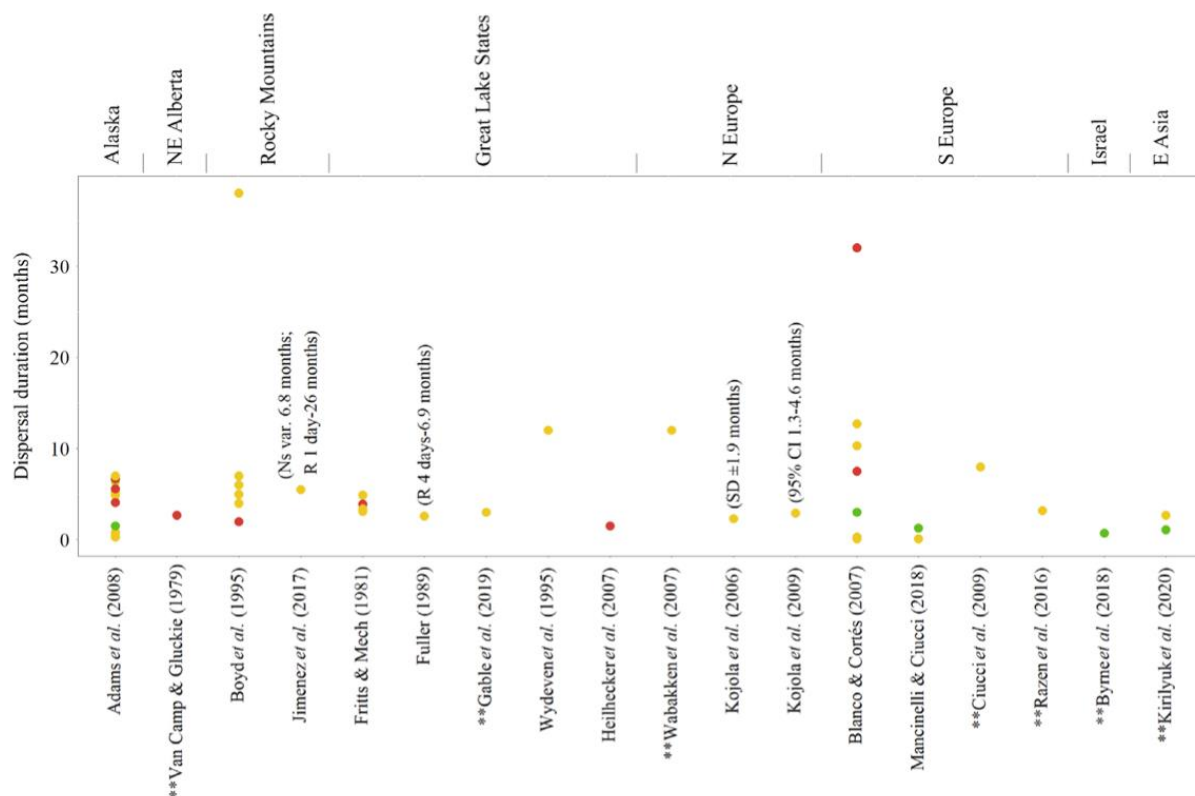


Fig 3. Durée des événements de dispersion documentée dans la littérature scientifique (jusqu'en septembre 2021) pour le loup gris sur l'ensemble de son aire de répartition. La couleur des symboles indique les lieux pour lesquels les durées ont été mesurées : de l'émigration du territoire initial de la meute à l'établissement dans un territoire pour une reproduction potentielle (jaune), ou à la mortalité de l'individu lors de la dispersion (rouge). Notez que ces durées correspondent à des événements de dispersion qui ont été suivis du début à la fin de la dispersion. Les symboles verts représentent les durées mesurées pour des événements de dispersion partiellement suivis, soit parce que le suivi a commencé lorsque les individus étaient déjà en train de se disperser, soit parce que la durée a été mesurée jusqu'à la dernière localisation connue de l'individu pendant la dispersion. Un double astérisque (**) indique les études qui se sont concentrées sur ce que les auteurs ont considéré comme des événements de dispersion à longue distance. La variabilité correspondant aux valeurs moyennes est indiquée entre parenthèses : R, étendue ; SD, écart-type ; 95% CI, intervalle de confiance à 95% ; Ns var., statistique de dispersion non spécifiée dans l'étude originale. Les durées par classes d'âge et de sexe sont disponibles dans le tableau S2

La mortalité d'origine humaine raccourcit incontestablement les distances et la durée des événements de dispersion. En effet, les disperseurs sont particulièrement vulnérables à la mortalité d'origine humaine, qui s'ajoute à la mortalité naturelle (Creel & Rotella, 2010 ; Murray *et al.*, 2010). Les implications importantes sont la réduction du flux génétique des populations et l'augmentation de la structure génétique des populations (Rick *et al.*, 2017). De plus, il semble plausible que les individus tentent d'occuper les territoires vacants proches créés par la suppression de meutes entières, de préférence à des dispersions plus longues. Cependant, la mesure dans laquelle les disperseurs immigreront dans des groupes affectés par la mortalité d'origine humaine reste loin d'être claire (voir section III.3). Un autre facteur proposé pour réduire la distance de dispersion est un degré élevé de modification de l'habitat par l'homme (Blanco & Cortés, 2007). Cependant, il est difficile de séparer ces effets paysagers des effets du risque de mortalité.

Démêler les effets des facteurs sociaux et environnementaux sur la durée des événements de dispersion représente un terrain fertile pour les recherches futures. Les conclusions sont basées sur des croyances ou, au mieux, des analyses simples avec la variable d'intérêt. Nous avons besoin d'une analyse robuste qui teste simultanément l'influence des déterminants biologiquement significatifs et identifie les facteurs de confusion qui ont pu induire en erreur l'interprétation jusqu'à présent.

(3) Stade de colonisation - succès de la dispersion

Nous avons extrait des données numériques sur le succès de la dispersion de 30 articles sur 34 (Tableau S3). Dans une moyenne de 30,5% (SD = 29,2 ; gamme R = 0-87 ; N = 20 études avec N > 6) des événements de dispersion par étude, il était inconnu ou non spécifié si le disperseur a réussi à s'établir dans un territoire ou s'il est mort avant l'établissement. Parmi les événements de dispersion dont le sort est connu, une moyenne de 76,9% (SD = 23,6 ; R = 31-100 ; N = 21 études avec N > 6) par étude s'est terminée par l'établissement du disperseur dans un territoire contre une moyenne de 23,1% dans laquelle le disperseur est mort avant l'établissement. On ne sait pas quelle proportion des événements de dispersion dont le sort est inconnu ou non spécifié correspond à la mortalité, en particulier aux événements de braconnage. Le braconnage est une source importante de mortalité chez les loups (Treves et al., 2017 ; Sunde et al., 2021) et étudier dans quelle mesure il affecte les disperseurs est primordial pour réduire l'incertitude des estimations de dispersion. Les données sur l'appariement, la mise-bas et le statut reproductif correspondant à chaque événement de dispersion n'étaient pas disponibles ou difficilement dérivables à partir des informations fournies, de sorte qu'aucune conclusion fiable ne peut être tirée. Les facteurs individuels, sociaux et environnementaux suivants influencent le succès de la dispersion en ce qui concerne l'établissement sur un territoire, l'appariement, la mise-bas et la reproduction (Tableau 2).

Certaines études ont montré que l'âge du loup au moment de la dispersion n'influait pas son succès à s'établir sur un territoire, alors que le succès à l'accouplement et à la mise-bas était plus élevé pour les adultes, plus faible pour les jeunes de l'année et plus faible pour les louveteaux (Gese & Mech, 1991 ; Jimenez et al., 2017). Les cas de reproduction réussie n'ont pas été documentés pour les petits et ils sont rares pour les jeunes de l'année (Wikenros et al., 2021). Le succès de la mise-bas pour les disperseurs âgés ≥ 22 mois augmentait avec l'âge (Jimenez et al., 2017). Le succès de la mise-bas était deux fois plus élevé chez les femelles que chez les mâles (Jimenez et al., 2017). Cela est probablement dû au fait que les femelles se sont plus fréquemment jumelées avec un autre loup en dispersion pour former de nouvelles meutes que de rejoindre une meute existante, alors que les mâles l'ont fait avec une fréquence égale (Jimenez et al., 2017). Le succès de la mise-bas était 11 fois plus élevé pour les loups qui formaient de nouvelles meutes (Jimenez et al., 2017). Un autre déterminant individuel est le coefficient de consanguinité. Les loups consanguins ont montré un plus faible succès à s'apparier et à se reproduire (Åkesson et al., 2016).

Le succès de la mise-bas pour les disperseurs qui se sont installés dans une population colonisatrice a diminué de 10% pour chaque unité d'augmentation de la densité de meute (c'est-à-dire le nombre de meutes présentes dans la zone d'étude par unité de zone d'étude) (Jimenez et al., 2017). Le taux de mortalité n'a pas influencé le succès de la mise-bas et a été écarté comme facteur de confusion. Les loups des zones à faible densité ont également montré un succès élevé à l'appariement (Fritts & Mech, 1981) et un succès élevé à l'établissement sur un territoire (Blanco & Cortés, 2007). Ces résultats contrastent avec l'effet Allee, qui prédit une probabilité réduite de trouver des partenaires et d'établir de nouvelles unités de reproduction à de faibles densités (Courchamp, Berec & Gascoigne, 2008). Les variations de la densité de loups dans une zone à forte occupation de loups n'étaient pas liées au succès de la dispersion lors de l'accouplement, de l'établissement sur un territoire ou de la mise-bas (Gese & Mech, 1991).

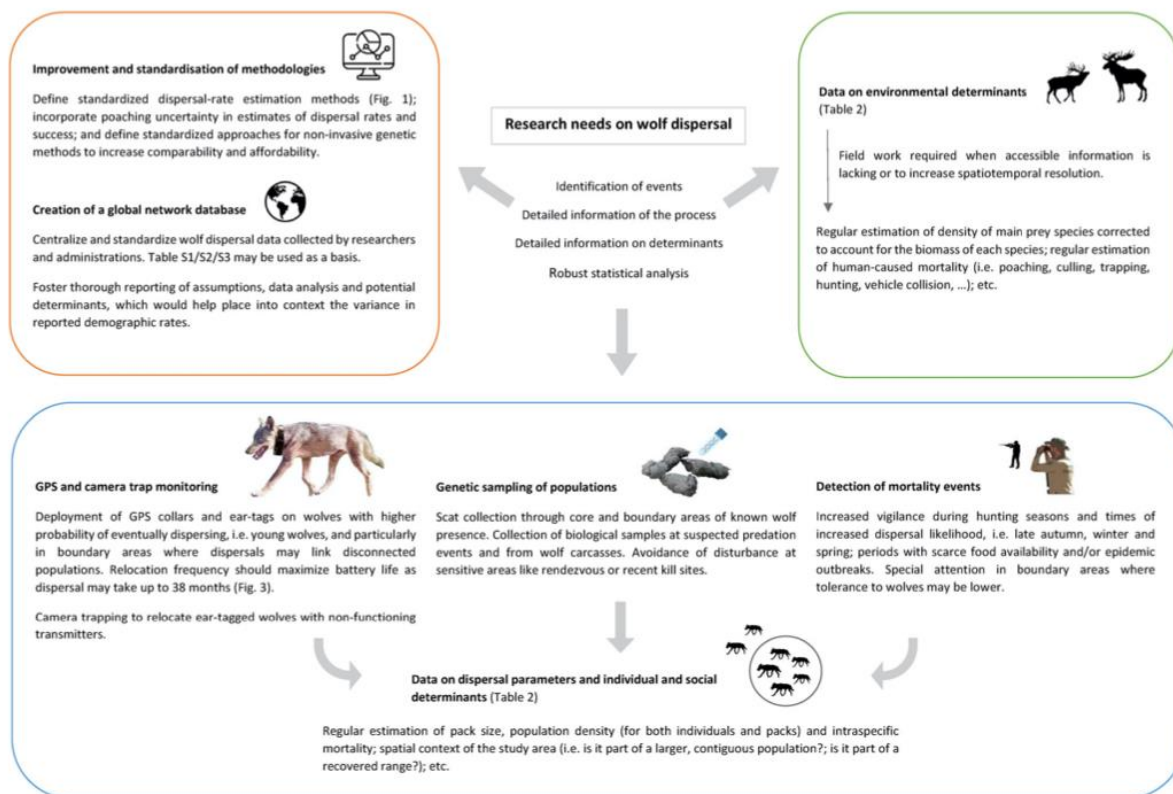


Fig 4. Les recommandations sont regroupées en trois catégories : études approfondies des populations de loups (encadré bleu), données environnementales connexes (encadré vert) et amélioration de la collecte et de la gestion des données (encadré orange). Les chercheurs et les administrations devraient collaborer de manière proactive pour mener à bien les tâches décrites. Icônes téléchargées à partir de : flaticon, <http://www.flaticon.com> (Freeipik : ordinateur, terre et tube ADN) ; pngwing, <http://pngwing.com> (élan et chasseur) ; et freepng, <http://freepng.es> (élan). Photo de crottes de loup : Héctor Ruiz-Villar ; photo de loup : Ezequiel Martínez Vera

On sait peu de choses sur les circonstances qui déclenchent l'acceptation des immigrants dans les meutes existantes. Les nouveaux arrivants entrent souvent en tant que remplaçants des reproducteurs perdus. Cela s'applique surtout aux mâles, alors que les successeurs des femelles reproductrices perdues sont des subordonnés communément apparentés (Jedrzejewski et al., 2005 ; Vonholdt et al., 2008 ; Caniglia et al., 2014). Cependant, certains nouveaux arrivants entrent en tant que subordonnés qui peuvent éventuellement devenir des reproducteurs (Mech et al., 1998 ; Jimenez et al., 2017). La mort de membres reproducteurs de la meute mais aussi d'autres circonstances peuvent déclencher l'acceptation des immigrants. Les petites meutes peuvent être plus enclines à accepter des individus non apparentés.

Des membres supplémentaires non reproducteurs aideraient à maintenir la taille du groupe et le recrutement de la progéniture (Ausband et al., 2015). En conséquence, Ballard, Whitman & Gardner (1987) ont montré que la taille moyenne des meutes dans lesquelles les loups immigraient était plus petite que celle d'où ils émigraient. En revanche, Bassing et al. (2020) ont constaté que la proportion d'immigrants au sein des groupes d'une population protégée était faible et ne changeait pas lorsque la taille de la meute et le recrutement de la progéniture diminuaient après le début de la chasse et du piégeage. En outre, ils ont documenté une acceptation d'immigrés tout aussi faible dans une population chassée et piégée à un taux plus élevé. Les contraintes sociales des groupes peuvent communément limiter l'immigration si les couples reproducteurs persistent. La façon dont les niveaux de mortalité causés par l'homme affectent le succès de la dispersion a été peu étudiée en dehors de ses effets sur l'immigration dans les groupes. Cependant, on peut s'attendre à une

réduction globale du succès des disperseurs en cas d'augmentation du risque de mortalité. Par exemple, Kojola et al. (2006) ont observé que tous les disperseurs qui ont traversé des zones soumises à des niveaux de chasse élevés ont été tués avant de réussir à se reproduire.

Enfin, la distance de dispersion, c'est-à-dire une décision comportementale prise pendant la période de transition, influence également le succès de la dispersion. Dans une population établie, les chances d'établir un nouveau territoire ou d'être accepté dans un territoire existant diminuent avec la distance du territoire initial, alors que les chances de mourir augmentent (Gese & Mech, 1991). De plus, bien que l'occurrence de la mise-bas dans de nouveaux territoires puisse ne pas dépendre de la distance (Jimenez et al., 2017), le succès de la reproduction était plus élevé pour les loups qui se dispersaient sur de courtes distances dans une population en expansion (Caniglia et al., 2014).

IV. CONCLUSIONS

(1) Il existe une **variabilité** étonnamment élevée au sein et entre les zones d'étude pour les paramètres de dispersion liés aux trois étapes de la dispersion du loup gris - taux de dispersion, direction, distance et durée, et succès. Cette grande variabilité est due à de multiples déterminants individuels, sociaux et environnementaux (Tableau 2), mais aussi à de nombreuses questions de recherche méthodologique.

(2) **L'âge et le sexe** sont des déterminants individuels clés bien connus de la dispersion à tous les stades. Le taux de dispersion est similaire pour les jeunes d'un an et les adultes, et négligeable pour les louveteaux. La distance de dispersion et le succès global de l'installation diminuent et augmentent respectivement avec l'âge. Les différences entre les sexes n'apparaissent que dans certaines populations, les mâles présentant des taux de dispersion plus élevés, des déplacements plus longs et rejoignant les meutes existantes aussi souvent qu'ils en forment de nouvelles.

(3) La **densité** de population est le principal déterminant de la **variabilité** du taux de dispersion annuel au sein des populations, et les données suggèrent que le taux de dispersion atteint son maximum aux deux extrémités du gradient de densité de population. La densité de population est également cruciale lors de la colonisation, les faibles densités entraînant un succès plus élevé lors de l'accouplement, de l'établissement du territoire et de la mise-bas, et une relation négative entre la densité de la meute et la probabilité de mise-bas dans les populations colonisatrices.

(4) Parmi les **déterminants environnementaux** de la dispersion, la mortalité due à l'homme réduit la distance, la durée et le succès des événements de dispersion. Les disperseurs sont particulièrement **vulnérables** à la mortalité causée par l'homme, et son additivité à la mortalité naturelle met en évidence ces effets négatifs. En outre, les disperseurs évitent l'interaction avec les humains ; les autoroutes, les centres urbains et les zones agricoles constituent des obstacles importants à la dispersion des loups dans de nombreuses régions.

(5) Les problèmes méthodologiques suivants rendent difficile l'obtention d'estimations solides des paramètres de dispersion et de déductions solides sur les modèles de dispersion et leurs déterminants : (i) variation du suivi sur le terrain et des méthodes statistiques utilisées pour estimer les paramètres de dispersion ; (ii) ignorance de la dynamique des loups adjacents aux sites locaux étudiés lors de la déduction de la dynamique de populations entières ; (iii) non-détection des disperseurs braconnés ; (iv) suivi incomplet des événements de dispersion ; (v) un suivi orienté vers

les mouvements à courte distance ; (vi) l'incapacité à fournir des informations complètes et détaillées sur chaque événement de dispersion suivi ; et (vii) la non prise en compte des facteurs de confusion potentiels et des déterminants clés biologiquement significatifs lors de l'analyse de la variabilité des paramètres de dispersion. Ces problèmes entraînent d'importantes lacunes dans les connaissances sur tous les aspects de la dispersion, lacunes qui devraient être comblées par les recherches futures (Figure 4).

(6) Les chercheurs devraient collecter des informations sur les paramètres de dispersion ainsi que des données précieuses sur les déterminants potentiels, et rendre ces données accessibles pour les études futures (Fig. 4). Cela permettrait une méta-analyse et une connaissance plus solide de l'influence, de l'importance relative et des interactions entre les différents déterminants, et donc une meilleure compréhension globale du processus de dispersion chez les loups gris.