

Comprendre l'émigration natale chez les carnivores vivant en groupe

Received: 22 July 2025 | Accepted: 16 July 2026

DOI: 10.1111/1365-2656.70330

RESEARCH ARTICLE

 Journal of Animal Ecology

Understanding natal emigration in group-living carnivores

Kathleen M. Petersen¹  | Joel M. Tebbenkamp² | Matthew A. Mumma³ |
David E. Ausband⁴ 

Résumé

1. La dispersion est un processus écologique et évolutif essentiel ; pourtant, les facteurs à l'origine des variations individuelles en matière d'émigration, en particulier dans des conditions modifiées par l'homme, restent relativement peu étudiés. Nous étudions les **déterminants** et les **schémas** d'émigration au sein d'une population gérée d'animaux se reproduisant en coopération, à partir d'échantillons génétiques prélevés sur des individus capturés.

2. Nous avons utilisé une approche génétique **novatrice** pour identifier l'émigration natale grâce à des analyses de fratrie à partir de l'ADN de loups gris (*Canis lupus*) capturés, une espèce se reproduisant de manière coopérative, et avons évalué comment la biomasse des proies, la densité des loups, la mortalité d'origine humaine et le sexe influençaient l'émigration natale dans l'Idaho, aux États-Unis, de 2017 à 2023.

3. À partir de notre analyse de 182 groupes de frères et sœurs (représentant des meutes), nous avons évalué le statut d'émigration natale de 224 individus. Parmi ceux-ci, 86 ont été classés comme **émigrants** et 138 comme non-dispersés. Nous avons évalué l'influence des covariables sur la **probabilité** d'émigration et analysé les différences entre les sexes en termes de distance de dispersion apparente.

4. Nous n'avons constaté aucune différence entre les sexes en matière de propension à l'émigration ou de distance de dispersion apparente. Les émigrants se sont dispersés en moyenne à 81,8 km (intervalle : 30,0 à 338,9 km) de leurs territoires natals supposés. L'émigration était plus probable à partir de territoires présentant une biomasse de proies plus élevée et une densité de loups plus faible, tandis que la mortalité d'origine humaine n'avait aucun effet détectable.

5. Nous avons constaté que les facteurs écologiques, tels que la disponibilité des proies et la densité de population, ont un effet plus marqué sur la propension à émigrer que l'intensité de la chasse. Ces résultats soulignent l'importance de la disponibilité des ressources et de la dynamique des populations dans la détermination des schémas de dispersion chez une espèce à reproduction coopérative. Notre étude a utilisé une **nouvelle méthode génétique** pour évaluer l'émigration natale chez un carnivore vivant en groupe et a développé un cadre largement applicable aux systèmes sociaux où les structures familiales peuvent être retracées jusqu'aux individus en dispersion. Nos résultats identifient les conditions à l'échelle du paysage qui influencent la dispersion et peuvent éclairer la gestion des populations sauvages.

MOTS-CLÉS : *Canis lupus*, reproduction coopérative, émigration, échantillonnage génétique, loup gris, gestion de la chasse, dispersion natale

1. INTRODUCTION

La dispersion est un processus démographique essentiel qui permet aux populations de préserver leur diversité génétique et de perdurer dans le temps (Clobert et al., 2012 ; Wright, 1951). **L'émigration natale** constitue la première étape de la dispersion, et souvent la plus déterminante, car elle implique la décision de quitter son territoire natal. Les **traits individuels**, ainsi que les contextes sociaux et environnementaux, influencent l'émigration natale. Au niveau individuel, l'émigration peut varier en fonction de l'âge, de l'état physique et d'autres caractéristiques intrinsèques (Clobert et al., 2012 ; Cote & Clobert, 2007).

L'émigration peut également être limitée par des compromis entre la capacité de dispersion et les perspectives de reproduction (Clobert et al., 2012 ; Maag et al., 2018). Les conditions sociales, telles que le risque de consanguinité (Nelson-Flower et al., 2012), la concurrence pour les partenaires ou les ressources (Koenig & Pitelka, 1981), ainsi que les variations de densité de population ou de rapport des sexes, peuvent également influencer les décisions d'émigration (Ausband, 2022b ; Bonte et al., 2012 ; Doolan & Macdonald, 1996 ; Greenwood, 1980 ; Komdeur et al., 2017 ; Maag et al., 2018). Les facteurs environnementaux, notamment la qualité de l'habitat local et l'accès à des ressources essentielles, telles que la nourriture ou l'espace, influencent également la décision des individus de quitter leur territoire natal (Bates et al., 2006 ; Bonte et al., 2008 ; Bowler & Benton, 2009).

Chez les espèces vivant en groupes sociaux et se reproduisant de manière coopérative, certains individus peuvent **retarder** leur dispersion (Koenig et al., 1992). Les groupes d'espèces se reproduisant de manière coopérative se composent généralement d'un couple reproducteur dominant et d'auxiliaires subordonnés. Les auxiliaires attendent leur tour pour de futures opportunités de reproduction ou renoncent complètement à se reproduire pour aider à élever les jeunes (Clutton-Brock et al., 2016). Au sein de ces groupes, les individus peuvent rester sur leur territoire natal pour apporter leur aide ou se disperser afin de rechercher des opportunités de reproduction ailleurs (Clutton-Brock et al., 2016). La **philopatrie**, c'est-à-dire la décision de rester dans le territoire natal, fait partie intégrante de la structure sociale complexe des reproducteurs coopératifs. Rester au sein du groupe natal apporte des avantages importants en termes de valeur sélective. La **philopatrie** peut accroître la valeur sélective inclusive en permettant aux individus d'un groupe de bénéficier indirectement d'avantages sélectifs par le biais de la sélection par parenté (Hamilton, 1964 ; Wild & Taylor, 2014). **Rester** peut également améliorer l'accès aux ressources partagées et la disponibilité alimentaire grâce à la vie en groupe (Groenewoud & Clutton-Brock, 2021) et favoriser la défense du territoire, ce qui profite à l'ensemble du groupe (Clutton-Brock, 2006). **De plus**, l'appartenance au groupe peut accroître le succès reproductif des individus qui restent dans le groupe natal, mais elle peut retarder l'accès aux opportunités de reproduction (Sparkman et al., 2011 ; Wild & Taylor, 2014). **Cependant**, ces avantages ont un coût. Rester au sein du groupe peut entraîner une concurrence accrue entre parents au sein du groupe (Cote & Clobert, 2010 ; West et al., 2002), notamment pour l'accès aux ressources et aux futurs postes de reproduction, ce qui peut finir par l'emporter sur les avantages de la philopatrie (Le Galliard et al., 2005).

Compte tenu de ces **compromis**, la décision de se disperser représente une stratégie alternative de fitness visant à garantir des opportunités de reproduction ailleurs. La dispersion offre des avantages potentiels, notamment une réduction de la concurrence entre parents au sein du groupe natal et l'accès à de nouvelles opportunités de reproduction ailleurs (Clobert et al., 2009 ; Lambin et al., 2001).

Cependant, la dispersion entraîne également des coûts importants. Les individus sont confrontés à des risques accrus de mortalité, notamment lors de rencontres avec d'autres loups et par famine, lorsqu'ils évoluent dans des territoires inconnus et voyagent de manière indépendante pour fonder ou rejoindre un nouveau groupe (Bonte et al., 2012 ; Pusey & Packer, 1987). Bien que la dispersion puisse offrir des opportunités de reproduction plus précoces, elle peut se faire au prix d'une mortalité accrue (Bonte et al., 2012 ; Boyd & Pletscher, 1999 ; Clutton-Brock, 2006). Ces complexités reflètent un compromis fondamental entre les stratégies de reproduction **alternatives** consistant à rester ou à quitter son territoire natal. **Par conséquent**, le comportement de dispersion est particulièrement difficile à prédire chez les espèces à reproduction coopérative, où ces dynamiques compliquent la prise de décision individuelle.

À ce défi s'ajoute le fait que les caractéristiques de dispersion varient considérablement au sein d'une même espèce et d'une population à l'autre (Bowler & Benton, 2009 ; Clobert et al., 2009), ce qui rend difficile l'établissement de conclusions générales sur les stratégies de dispersion chez les animaux vivant en groupe. Cette grande variation, combinée à des méthodologies incohérentes et à des données limitées issues de populations sauvages, a entravé l'identification des causes immédiates de l'émigration natale (Matthysen, 2012 ; Morales-González et al., 2021). Les progrès récents en matière d'échantillonnage génétique non invasif permettent désormais de reconstituer les relations généalogiques avec une plus grande précision. En identifiant les groupes familiaux, les données génétiques constituent un outil puissant pour répondre aux questions relatives à l'émigration. Nous utilisons ici une **nouvelle approche génétique** pour évaluer l'émigration natale chez une espèce pratiquant la reproduction coopérative, offrant ainsi un cadre largement applicable aux systèmes sociaux où les structures familiales peuvent être retracées jusqu'aux individus qui se sont dispersés. Notre approche pourrait s'avérer utile pour les espèces présentant des groupes sociaux structurés, telles que les sociétés de primates matriarcales ou patriarcales (Silk, 2005) et les groupes familiaux de mammifères et d'oiseaux pratiquant la reproduction coopérative (Stacey & Koenig, 1990).

Les loups gris (*Canis lupus*) de l'Idaho, aux États-Unis, constituent un système unique pour étudier l'émigration chez les carnivores se reproduisant en coopération, en raison de leurs structures sociales complexes, de leurs déplacements sur de longues distances et des pressions démographiques dans des paysages influencés par l'homme. Les loups vivent généralement au sein de groupes familiaux **multigénérationnels** où la reproduction est dominée par un couple reproducteur (c'est-à-dire les parents), bien que des individus subordonnés puissent occasionnellement se reproduire (Ausband, 2018 ; Mech & Boitani, 2003). **Les individus quittent généralement leur groupe natal entre 1 et 4 ans afin de chercher des opportunités de reproduction ailleurs, et ce comportement est généralement plus fréquent chez les mâles dans de nombreuses populations de loups** (Ausband, 2022b ; Jimenez et al., 2017 ; Kojola et al., 2006). Les loups mâles comme les femelles peuvent se disperser

sur plus de 850 km (Boyd & Pletscher, 1999 ; Cucci et al., 2009 ; Mech & Boitani, 2003), la dispersion en Amérique du Nord atteignant son **pic** à la **fin de l'automne** et **au début de l'hiver**, pendant la saison des amours (Mech & Boitani, 2003). Comprendre la dispersion chez les loups est un défi en raison de leurs vastes territoires et de leurs déplacements sur de longues distances (Jimenez et al., 2017). **Cependant**, il est essentiel de comprendre ces mouvements, car une dispersion limitée peut freiner la croissance de la population (Morales-González et al., 2021 ; Packard & Mech, 1980), tandis que l'immigration en provenance de populations voisines contribue à compenser une mortalité élevée et à maintenir la diversité génétique, même sous une forte pression de chasse (Adams et al., 2008 ; Ballard et al., 1987 ; Fuller et al., 2003).

Bien que la dispersion ait été bien étudiée chez les espèces à reproduction coopérative, les effets de la chasse sur la dispersion ne sont pas bien compris, et des facteurs tels que le statut social, l'âge et la disponibilité des ressources n'expliquent pas entièrement les schémas d'émigration des loups (Morales-González et al., 2021). Le Département de la pêche et de la chasse de l'Idaho (IDFG) recourt à une chasse annuelle pour réguler les populations de loups. Les variations d'intensité de la chasse entre les groupes constituent une expérience naturelle permettant d'examiner les effets à long terme de la mortalité d'origine humaine sur l'émigration natale.

Notre **objectif** était de comprendre comment les **facteurs écologiques, démographiques et humains** contribuent à la dispersion des loups hors de leurs territoires nats. Nous avons identifié les individus en dispersion à l'aide d'échantillons génétiques provenant de loups gris abattus dans l'Idaho et avons testé l'influence de la biomasse des proies, de la densité de population, du sexe et de l'abattage sur la probabilité d'émigration natale (**Tableau 1**). **Tout d'abord**, nous avons émis **l'hypothèse** que l'émigration natale présenterait un biais lié au sexe (McNUTT, 1996 ; Trochet et al., 2016). Conformément à d'autres études, nous avons prédit que les loups mâles émigreraient plus fréquemment et se disperseraient plus loin que les femelles, car les mâles explorent plus souvent de nouveaux territoires, tandis que les femelles ont tendance à rester au sein de leur groupe natal pour attendre leur tour de s'accoupler (Ausband, 2022a ; Fenner et al., 2025). **Deuxièmement**, nous avons émis **l'hypothèse** que l'émigration natale présenterait une dépendance à la densité, c'est-à-dire que la probabilité d'émigration varierait en fonction de la densité de population dans les territoires nats et la zone environnante (Blanco & Cortés, 2007 ; Travis et al., 1999).

Plus précisément, nous avons prédit une relation non linéaire, l'émigration étant la plus faible à des densités intermédiaires où la coopération et les opportunités de reproduction au sein des territoires nats sont maximisées (Hoogland, 2013 ; Kokko & Lundberg, 2001 ; Maag et al., 2018). Nous avons également prévu une augmentation de l'émigration à de faibles densités en raison de la diminution des avantages de la coopération, et à des densités élevées en raison de la concurrence intragroupe et entre parents limitant la fitness inclusive (Hamilton & May, 1977 ; Hoogland, 2013).

Troisièmement, conformément à **l'hypothèse** des contraintes écologiques, nous avons émis **l'hypothèse** qu'une disponibilité décroissante des ressources augmenterait la probabilité d'émigration. La théorie des contraintes écologiques propose que les individus sont plus enclins à se disperser lorsque des contraintes écologiques rendent le maintien dans

un territoire natal moins avantageux (Emlen, 1982 ; Stacey & Ligon, 1987). Nous avons utilisé la biomasse des proies comme indice de la disponibilité des ressources dans la zone plus large entourant les territoires nats. Nous avons prédit que les loups vivant dans des territoires nats présentant une biomasse de proies plus faible émigreraient plus fréquemment que ceux vivant dans des zones riches en ressources (Fuller et al., 2003 ; Gese et al., 1996 ; Messier, 1985). **Enfin**, nous avons émis **l'hypothèse** que le facteur externe de mortalité d'origine humaine modifierait les conditions sociales et démographiques régionales ayant une incidence sur la dispersion natale. **Nous avons prédit que les zones présentant une intensité de chasse plus élevée à l'échelle de l'unité de gestion cynégétique augmenteraient l'émigration en réduisant la densité de population et en créant des postes de reproducteurs vacants, modifiant ainsi la structure sociale et augmentant les opportunités de reproduction au sein des meutes** (Ausband, 2022b ; Cassidy et al., 2023 ; Lazaro-Perea et al., 2000).

TABLEAU 1. Prévisions concernant l'émigration natale du loup gris (*Canis lupus*) en fonction de la densité relative des loups, de l'abondance des proies, du sexe et du nombre de loups chassés. L'échelle à laquelle les variables ont été estimées est indiquée

Variable	Emigration	Scale considered	Rationale/source
Male	+	Individual	Higher dispersal and more likely to breed outside natal group (Ausband, 2022b; Jimenez et al., 2017)
Female	-	Individual	More likely to inherit breeding role in natal group (Ausband, 2022b)
Medium wolf density	-	686 km ² scaled to wolves/1000 km ²	Cooperative benefits reduce dispersal; fewer vacancies (Clutton-Brock, 2002; Kokko & Lundberg, 2001); Lowest dispersal in meerkats at medium density (Maag et al., 2018)
Low wolf density	+	686 km ² scaled to wolves/1000 km ²	Fewer cooperative benefits; more territory vacancies promote dispersal (Hoogland, 2013; Maag et al., 2018)
High wolf density	+	686 km ² scaled to wolves/1000 km ²	Increased interpack conflict and kin competition drive dispersal (Cote & Clobert, 2007; Maag et al., 2018)
Low prey	+	GMU scaled to biomass/100 Morales-González	Resource scarcity promotes dispersal to improve access to prey and territory (Fuller et al., 2003; Gese et al., 1996; Mech et al., 1998; Messier, 1985; Peterson et al., 1998)
High harvest	+	GMU scaled to wolves/1000 km ²	Female removal increases helper dispersal due to reduced kin facilitation (Hoogland, 2013); Harvest creates breeding vacancies (Ausband, 2022a)

2. METHODES

2.1. Zone d'étude

L'Idaho est situé à l'ouest de la ligne de partage des eaux aux États-Unis, et la zone d'étude couvrirait l'ensemble de l'État. L'Idaho s'étend sur 216 632 km² et présente une grande diversité en termes d'altitude, de climat et d'habitats. L'altitude varie entre 217 et 3 859 m. Le climat varie considérablement d'une région à l'autre de l'État, avec des températures allant d'environ -7 à 29°C selon les saisons et les régions. Les précipitations annuelles varient entre environ 64 et 127 cm dans le nord de l'Idaho et entre 30,5 et 63,5 cm dans le centre et l'est de l'Idaho (Western Regional Climate Center, 2022). Le nord de l'Idaho se caractérise par une forêt pluviale tempérée continentale, tandis que le centre et l'est de l'Idaho abritent des types de végétation de transition entre les forêts de conifères, les steppes à armoise et les zones désertiques d'altitude bordant les terres agricoles. Le sud de l'Idaho est dominé par des steppes à armoise et des canyons arides, entrecoupés de paysages agricoles et urbains fragmentés. Ces vastes gradients climatiques et d'habitats correspondent à des différences dans la répartition des proies ongulées au sein de l'État. Dans tout l'Idaho, les loups se nourrissent de grands et moyens ongulés, notamment l'orignal (*Alces alces*), le cerf de Virginie

(*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*O. hemionus*) et le wapiti (*Cervus canadensis*), la présence et l'abondance de ces espèces proies variant d'une région à l'autre de l'État.

2.2. Méthodes de prélèvement

Le Département de la pêche et de la chasse de l'Idaho recourt au prélèvement réglementé des loups par la chasse et le piégeage comme outil de gestion sur l'ensemble de l'État. Les loups de tout âge peuvent être légalement prélevés et l'intensité du prélèvement varie d'une région à l'autre. Au cours de l'étude, les réglementations en matière de prélèvement ont varié dans le temps et dans l'espace. Au cours des premières années, la durée des saisons de chasse et de piégeage différait entre les terres privées et publiques, ainsi qu'entre les différentes unités de gestion cynégétique (GMU). **De plus**, certaines GMU autorisaient un prélèvement illimité, tandis que d'autres clôturaient la saison dès que les quotas étaient atteints. Au fil du temps, la chasse au loup a été progressivement libéralisée tant sur les terres privées que publiques, grâce à l'allongement des saisons, à la suppression des quotas et à l'introduction de méthodes de prélèvement supplémentaires. L'IDFG et le Wolf Depredation Control Board « apportent un soutien financier à un organisme privé tiers qui a remboursé aux chasseurs et piégeurs de loups leurs dépenses documentées liées à la chasse » (Département de la pêche et de la chasse de l'Idaho, 2023). Des loups supplémentaires ont été éliminés afin de minimiser les conflits entre les loups et le bétail. Entre 2017 et 2023, le nombre moyen de loups abattus, y compris les prélèvements liés aux conflits avec le bétail, s'est élevé à 452, avec un minimum de 379 au cours de l'année civile 2017 et un maximum de 515 au cours de l'année civile 2021.

2.3. Échantillonnage

Tous les loups abattus devaient être déclarés au Département de la pêche et de la chasse de l'Idaho, et des échantillons biologiques ont été prélevés sur la majorité d'entre eux. Bien que des échantillons aient également été prélevés sur des loups morts d'autres causes liées à l'activité humaine (par exemple, les collisions routières et les conflits entre loups et bétail), nous avons utilisé les échantillons provenant de loups abattus (c'est-à-dire par la chasse et le piégeage) car la chasse est la principale cause de mortalité des loups dans l'Idaho et peut être directement influencée par les réglementations en matière de chasse fixées par les gestionnaires. Lors de l'enregistrement obligatoire des prises, le personnel de l'ID a prélevé une prémolaire pour la datation par le cément (laboratoire Matson, Manhattan, MT, États-Unis) et a prélevé des tissus ou rincé la dent à des fins de génotypage. Nous avons utilisé ces échantillons issus de la chasse pour identifier les groupes de frères et sœurs, classer le statut d'émigration et estimer le nombre de loups abattus. Aucune autorisation institutionnelle relative au soin et à l'utilisation des animaux n'a été requise, car cette étude s'est appuyée exclusivement sur des échantillons biologiques existants et les données associées collectées par le Département de la pêche et de la chasse de l'Idaho lors des enregistrements obligatoires après la chasse et des activités de gestion courantes.

2.4. Méthodes de laboratoire

Nous avons utilisé la méthode Genotyping-in-Thousands (GT-seq ; Campbell et al., 2015) pour amplifier 341 loci de polymorphismes nucléotidiques simples (SNP) et de microhaplotypes développés pour les loups gris de l'Idaho (Delomas et al., 2023). Au sein de ce panel, **320 loci** ont été optimisés pour l'identification individuelle et la déduction des liens de parenté en raison de leur hétérozygotie élevée, tandis que 10 permettaient de distinguer

les coyotes de l'Ouest (*C. latrans*) des loups, neuf différenciaient les loups des chiens domestiques (*C. familiaris*) et un locus déterminait le sexe génétique. Le séquençage a été réalisé sur un système Illumina NextSeq 500 à l'aide de lectures appariées de 150 pb, avec des réplicats techniques pour garantir la précision et contrôler les erreurs. Pour plus de détails sur le développement du panel et la méthodologie, se reporter à Delomas et al. (2023).

2.5. Identification des émigrants

Nous avons déduit les liens de fratrie entre les loups abattus entre 2017 et 2023 à l'aide du logiciel COLONY (Jones & Wang, 2010). Nous avons associé les frères et sœurs déduits aux années de naissance comprises entre 2017 et 2022 et avons inclus les loups abattus en 2023 qui étaient nés au cours des années précédentes. Pour chaque année de naissance, nous avons estimé les fréquences alléliques en utilisant tous les individus nés avant l'année considérée, quel que soit leur statut d'abattage. Pour les analyses de fratrie, nous avons inclus 340 loci (c'est-à-dire tous sauf le marqueur de sexe).

Nous avons défini les paramètres de COLONY avec un taux d'erreur de génotypage et un taux de faux allèles de 0,005, un système d'accouplement dioïque avec monogamie masculine et féminine, et en autorisant la consanguinité. Les analyses ont exclu l'inférence de clones et supprimé les a priori de fratrie, ce qui a permis à COLONY d'inférer des groupes de frères et sœurs uniquement à partir des données génétiques, sans hypothèses sur la structure ou la taille de la famille. Nous avons inclus la mise à l'échelle des groupes de fratrie afin de réduire les attributions erronées de fratrie (Wang, 2013) et d'éviter d'attribuer le statut de frères et sœurs à des individus non apparentés lorsque les groupes de fratrie sont importants. Bien que cela soit moins critique pour les petites portées, nous avons utilisé ce paramètre pour améliorer la cohérence entre les exécutions et adopter une approche prudente empêchant les attributions de dispersion entre des individus n'appartenant pas à la même portée. Pour évaluer la cohérence des attributions, nous avons exécuté COLONY 10 fois pour chaque année de naissance en utilisant différentes graines de nombres aléatoires et n'avons retenu les relations de fratrie que lorsqu'elles étaient identifiées dans au moins 8 des 10 exécutions. Nous n'avons retenu que les relations de fratrie présentant une probabilité d'inclusion $> 0,90$, ce qui a également réduit le risque d'attributions erronées de fratrie.

Nous avons comparé les loups abattus entre 2017 et 2023 et les avons affectés aux groupes de frères et sœurs déduits. Nous avons utilisé l'âge au moment de l'abattage (âge du cément) pour déterminer l'année de naissance et nous nous sommes appuyés sur les liens de fratrie pour délimiter les groupes de frères et sœurs au sein de chaque année de naissance. Nous avons limité les analyses aux individus affectés à la même année de naissance afin de réduire davantage le risque d'attribuer à tort le statut de frères et sœurs à des individus étroitement apparentés issus de générations différentes (par exemple, des paires parent-progéniture).

Nous avons déterminé les coordonnées géographiques (latitude et longitude) des abattages à partir des lieux de chasse signalés par les chasseurs et les avons complétées par une inférence spatiale établie par des biologistes au sein d'une cellule de territoire de loup moyenne (686 km²) lorsque les emplacements exacts se situaient dans des zones plus vastes ; voir la méthode S1 pour plus de détails. Afin d'identifier les disperseurs potentiels ayant émigré hors de leur territoire natal, nous nous sommes concentrés sur les loups âgés d'au moins un an et avons comparé leurs lieux de capture à ceux de leurs frères et sœurs plus jeunes, âgés de 0 à 12

mois. Nous avons supposé que les loups abattus entre 0 et 12 mois ne s'étaient pas encore dispersés ; cela concorde avec des travaux antérieurs montrant que 96% des loups de ce système se dispersent à l'âge d'un an ou plus (Jimenez et al., 2017) ; ainsi, lorsqu'un loup âgé de plus d'un an était abattu loin de ses frères et sœurs abattus avant l'âge d'un an, nous l'avons identifié comme un émigrant natal.

Nous avons classé un événement d'émigration en utilisant un seuil de distance de 29,6 km (Figure 1, méthodes S2), ce qui équivaut à deux fois le rayon de la taille moyenne des territoires de loups dans l'Idaho (686 km², Ausband, 2016). Bien que nous ne puissions pas évaluer le stade exact de la dispersion au moment de l'abattage pour déterminer si les loups étaient encore de passage ou s'ils s'étaient installés dans un nouveau territoire, notre seuil de distance prudent (29,6 km) suggère que les individus ne se trouvaient plus dans leur territoire natal. Nous désignons par « **distance de dispersion apparente** » la distance entre le territoire natal et le lieu d'abattage, tout en reconnaissant que le stade réel de dispersion à ce point final ne peut être confirmé. Compte tenu de l'incertitude quant au point final réel de la dispersion, nous avons supposé que les lieux d'abattage correspondaient probablement aux points d'établissement effectifs, car la phase de transit de la dispersion des loups est relativement brève, avec une durée moyenne de 5,5 mois dans les Rocheuses (Jimenez et al., 2017).

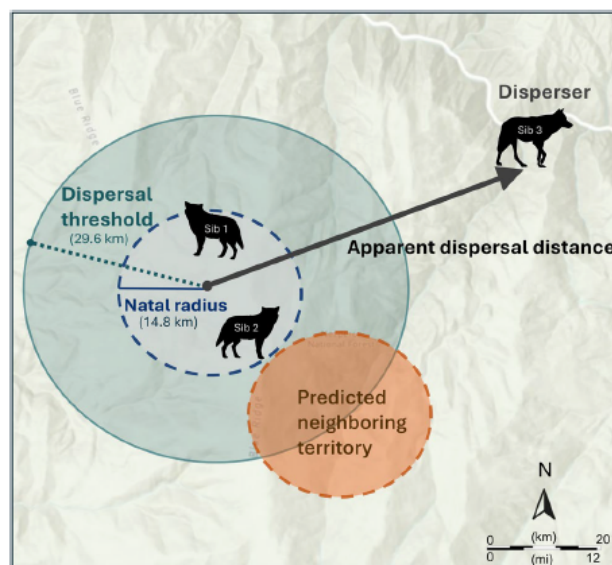


FIGURE 1. Schéma du protocole d'étude utilisé pour identifier les individus en dispersion. Le cercle central représente un territoire natal d'un rayon de 14,8 km, calculé à partir de la taille moyenne des territoires de loups dans l'Idaho (686 km² ; Ausband et al., 2014). Le grand cercle extérieur représente le seuil de dispersion, fixé à deux fois ce rayon (29,6 km). Les individus détectés au-delà de cette distance ont été classés comme des émigrants du territoire natal. La ligne grise indique la distance de dispersion apparente, mesurée du centre du territoire natal au lieu de capture de l'individu en dispersion. Les icônes représentant des loups et portant les noms Sib1 à Sib3 désignent des frères et sœurs nés la même année au sein du même groupe. Le cercle orange illustre un territoire voisin prévu

Nous avons mesuré les distances de dispersion apparentes à l'aide de deux approches. Lorsqu'un seul louveteau de moins d'un an avait été abattu, nous avons mesuré la distance entre ce louveteau de moins d'un an et tout autre louveteau abattu au cours des années suivantes (âgé de plus d'un an). Lorsque plusieurs frères et sœurs âgés de moins d'un an ont été abattus, nous avons déterminé le centroïde des lieux d'abattage des frères et sœurs âgés

de moins d'un an et mesuré la distance entre ce centroïde et tout frère ou sœur abattu(e) au cours des années suivantes (âgé(e) de plus d'un an) (Figure 2). Les lieux d'abattage des frères et sœurs âgés de plus d'un an ont été considérés comme les lieux de dispersion présumés.

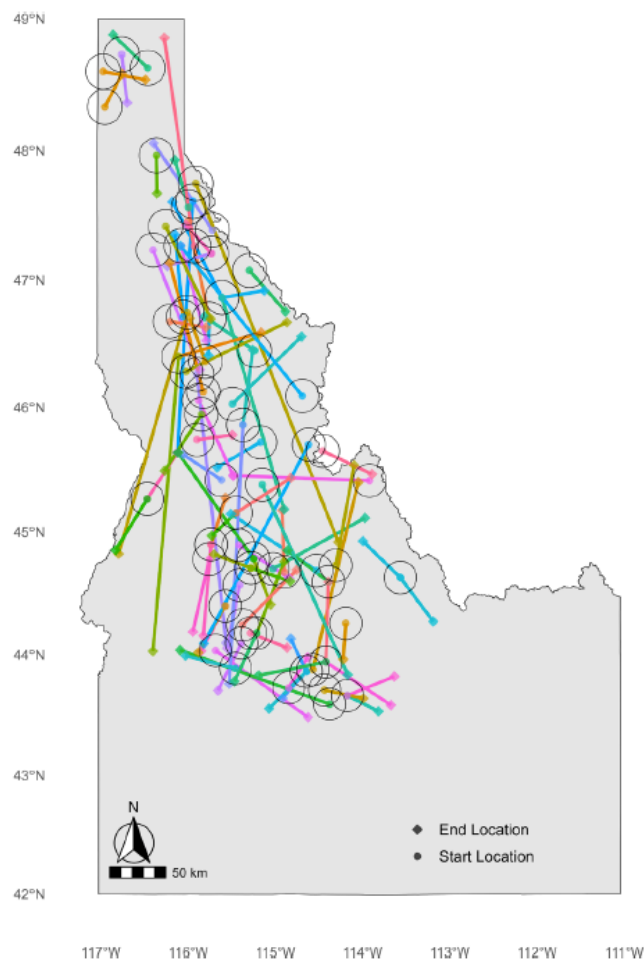


FIGURE 2. Événements d'émigration natale recensés chez les loups gris (*Canis lupus*) prélevés dans l'Idaho (2017–2023). La carte indique les lieux de départ (symboles circulaires) représentant les centroïdes des loups frères et sœurs âgés de moins d'un an. Les cercles noirs entourant ces points représentent le rayon des territoires natal prévus. Les cas d'émigration natale de loups âgés d'au moins un an sont représentés par des lignes partant des groupes natal vers les lieux de dispersion supposés, les lieux d'arrivée (capture) étant indiqués par des losanges. Chaque ligne est identifiée par un code couleur permettant de distinguer les émigrants individuels

2.6. Covariables

2.6.1. Densité relative des loups

Afin d'évaluer l'influence de la densité des loups sur la probabilité d'émigration, nous avons d'abord estimé l'abondance relative des loups dans le territoire natal prévu. Nous avons utilisé les données des pièges photographiques d'identification collectées de 2017 à 2022 (Figure S6). Des caméras de surveillance ont été déployées chaque année dans les habitats viables pour les loups à travers l'Idaho par l'IDFG (Ausband et al., 2023). Le plan d'échantillonnage prévoyait l'installation d'un appareil photo par cellule de grille de 686 km² (taille moyenne d'un territoire de loup dans l'Idaho ; Ausband et al., 2014), généralement le long des routes ou des sentiers, au cours des mois de juillet et août de chaque année. À partir des images capturées par ces appareils, nous avons ajusté des modèles de mélange N pour estimer l'abondance relative des loups tout en tenant compte de la détection imparfaite

(Royle, 2004). Le modèle d'abondance incluait le couvert forestier (pourcentage de couverture arborée au sein de chaque cellule de la grille) et la proportion de chaque cellule de la grille située en Idaho comme covariables. Le modèle de détection incluait les jours d'exploitation (Méthodes S3). Nous avons fondé la sélection des modèles sur le critère d'information d'Akaike (AIC ; Akaike, 1974) et évalué l'adéquation des modèles à l'aide d'un test d'adéquation avec 1 000 itérations de bootstrap. Nous avons réalisé toutes les analyses à l'aide du logiciel statistique R (R Core Team, 2025), en utilisant les packages *camtrapR* (Niedballa et al., 2016) et *unmarked* (Fiske & Chandler, 2011). Nous avons ajusté l'estimation de l'abondance relative issue du modèle de mélange N pour en faire une densité relative, en la divisant par la superficie des cellules de la grille de caméras. Ensuite, nous l'avons convertie de l'échelle des cellules de la grille (soit 686 km²) à une échelle par 1 000 km² afin de faciliter la comparaison avec la littérature existante.

Le modèle de mélange N le mieux étayé pour estimer l'abondance des loups sur l'ensemble des années utilisait une distribution binomiale négative, qui offrait le meilleur ajustement parmi les modèles candidats selon le critère d'information d'Akaike (AIC ; Akaike, 1974).

2.6.2. Biomasse des proies

Nous avons évalué l'effet de la biomasse des proies sur la dispersion des loups hors de leurs territoires nats en quantifiant cette biomasse à l'aide des données de chasse aux ongulés identifiés par puce électronique. Les données portaient sur le wapiti (*Cervus canadensis*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) et le cerf de Virginie (*O. virginianus*) provenant d'unités de gestion du gibier (GMU) autorisant la chasse pendant la saison générale. Afin de tenir compte des différences de disponibilité des proies, nous avons calculé le rendement par unité d'effort pour chaque espèce en divisant le nombre d'animaux abattus par le nombre de jours d'effort de chasse. Nous avons combiné ces valeurs et les avons ajustées à l'aide des poids de biomasse spécifiques à chaque espèce (Greer & Howe, 1964 ; Mackie, 1964 ; Silver et al., 1959) afin d'estimer la biomasse totale des proies en kg/100 km/jour de chasse (Méthodes S4, Figure 57).

2.6.3. Chasse au loup

Afin d'évaluer dans quelle mesure la chasse au loup peut favoriser la dispersion hors des territoires nats, nous avons calculé l'intensité de la chasse en divisant le nombre de loups chassés par unité de gestion cynégétique (GMU) et par année par la superficie de la GMU correspondante, puis en extrapolant le résultat à 1 000 km² (Méthodes 55, Figure S8). Ces estimations reposaient sur l'abattage total de tous les loups à l'échelle de l'État, et non uniquement sur les données relatives au sous-ensemble des frères et sœurs utilisées pour mesurer la dispersion. Cet indicateur a fourni une mesure comparable de l'intensité de l'abattage entre les différentes unités de gestion cynégétique de l'Idaho.

2.7. Analyse statistique

Afin d'examiner les facteurs potentiels influençant l'émigration des loups hors de leurs territoires nats, nous avons construit des modèles linéaires généralisés (MLG) avec une distribution binomiale et une fonction de liaison logit à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2025). La variable de réponse était le statut d'émigration (binaire : 1 = émigré, 0 = non émigré). Nous avons utilisé des variables prédictives issues des territoires nats, notamment le sexe, la densité de loups/1 000 km² dans la maille correspondante, la biomasse des

proies/100 km² et le nombre de loups abattus/1 000 km² dans l'unité de gestion cynégétique correspondante, et avons attribué toutes ces variables à l'année de naissance de tous les loups susceptibles de se disperser âgés ≥ 1 an. Nous avons également standardisé selon la variable z toutes les variables prédictives continues. Les corrélations par paires entre les variables prédictives étaient faibles ($r < 0,3$) et les facteurs d'inflation de variance des modèles étaient d' ~ 1 , indiquant l'absence de multicolinéarité significative.

Nous avons tenté d'ajuster des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) à l'aide du package lme4 (Bates et al., 2015) dans R (R Core Team, 2025). Les modèles incluaient des effets aléatoires pour le groupe de frères et sœurs afin de tenir compte de la dépendance entre les frères et sœurs d'une même portée, et pour l'année afin de tenir compte de la dépendance entre les individus nés la même année. **Cependant**, les deux modèles présentaient un surajustement en raison d'un nombre insuffisant de niveaux d'effets aléatoires et d'observations. Nous avons donc opté pour le GLM. Nous avons évalué les modèles candidats à l'aide de l'AIC, dont les résultats sont résumés dans le **Tableau 2**. L'ajustement des modèles a été évalué à l'aide de diagnostics de résidus standardisés mis en œuvre dans le package R DHARMA (Hartig, 2022). **De plus**, nous avons ajusté un modèle linéaire afin d'examiner les différences de distances d'émigration en fonction du sexe.

3. RESULTATS

Sur l'ensemble de la zone d'étude, la densité relative de loups s'élevait en moyenne à 10,45 loups/1 000 km² (intervalle : 0,27-95,81). La biomasse moyenne des proies au niveau des GMU était de 0,47 kg/100 km² (intervalle : 0,31-3,73). **Le nombre moyen de loups abattus au niveau des GMU était de 5,33 loups/1 000 km² (intervalle : 0,49 à 16,94).** Entre 2017 et 2023, nous avons échantillonné 182 groupes de frères et sœurs comprenant 595 loups individuels. **Parmi ceux-ci, 224 individus étaient âgés de plus d'un an et ont fait l'objet d'une évaluation visant à déterminer s'ils avaient émigré au-delà de leur territoire natal.** Nous avons identifié 86 émigrants nats et 138 individus n'ayant pas dispersé. **Les émigrants nats présentaient une distance de dispersion apparente moyenne de 81,8 km, mais cette distance variait considérablement (écart-type = 23,7 km, intervalle = 30,0 à 338,9 km).** Parmi les individus ayant migré, la distance de dispersion apparente moyenne était comparable entre les sexes : les mâles se sont dispersés sur une distance comprise entre 81,9 et 69,8 km ($n = 38$) et les femelles sur une distance comprise entre 81,8 et 58,2 km ($n = 48$). Nous n'avons pas trouvé d'éléments indiquant que la distance de dispersion apparente variait selon le sexe (mâles *vs.* femelles $\beta = 0,08$, SE = 0,07, $p = 0,25$; Tableau S12), ce qui suggère que les mâles et les femelles se dispersaient sur des distances similaires.

Le modèle GLM le mieux étayé prédisant l'émigration des loups incluait la biomasse des proies, la densité des loups et le sexe. Deux modèles supplémentaires (l'un sans la covariable « sexe » et l'autre incluant la covariable « prélèvement ») ont reçu un soutien égal ($\Delta AIC_c \leq 2$), mais les trois meilleurs modèles incluaient tous la biomasse des proies et la densité des loups. Le meilleur modèle ($AIC_{w_i} = 0,39$) incluait le sexe (**Tableau 2**) ; **cependant, un autre modèle candidat excluant le sexe a reçu un soutien similaire ($\Delta AIC_c = 0,05$), ce qui indique que l'inclusion du sexe n'améliore pas de manière substantielle le soutien du modèle.** Pour le modèle principal, les résidus mis à l'échelle étaient uniformément distribués (test de Kolmogorov-Smirnov, $p = 0,94$), ne présentaient aucun signe de valeurs aberrantes (test des

valeurs aberrantes, $p = 1$) et ne montraient ni surdispersion ni sous-dispersion (dispersion = 1,01, $p = 0,90$). Les tests de quantiles et les graphiques de résidus n'ont pas révélé d'écarts systématiques par rapport aux hypothèses du modèle entre les valeurs ajustées ou les covariables ($p = 0,92$). Dans l'ensemble, ces diagnostics indiquent un bon ajustement global du modèle. Le modèle présentait une valeur de l'aire sous la courbe de 0,65, ce qui témoigne d'une capacité prédictive modeste (Hanley & McNeil, 1982). Bien que nous ayons émis l'hypothèse que la dispersion des loups puisse présenter une relation non linéaire avec la densité, l'inclusion d'un terme quadratique pour la densité des loups n'a pas amélioré l'ajustement du modèle ($\Delta AIC_C = 3,64$; **Tableau 2**) ; le modèle linéaire, plus simple, a donc été considéré comme le plus étayé.

Les résultats du modèle le mieux étayé prédisant l'émigration des loups (**Tableau 3**, Tableau S11) ont indiqué que la biomasse des proies influençait positivement la probabilité d'émigration ($\beta = 0,35$, SE = 0,15, $p = 0,020$). Une augmentation d'un écart-type de la biomasse standardisée des proies correspondait à un rapport de cotes d'émigration 1,42 fois plus élevé (IC à 95% = 1,05-1,84 ; **Figure 3**). **À l'inverse, la densité des loups avait un effet négatif sur l'émigration** ($\beta = -0,56$, SE = 0,20, $p = 0,006$), **de sorte qu'une augmentation d'un écart-type de la densité des loups correspondait à une probabilité d'émigration réduite de 43%** (IC à 95 % = 0,38-0,85 ; **Figure 3**). Le sexe n'a pas influencé de manière significative la probabilité d'émigration (mâles *vs.* femelles : $\beta = 0,42$, SE = 0,29, $p = 0,147$, IC à 95% = 0,87-2,72). Le prélèvement de loups a été intégré dans un modèle avec un indice $\Delta AIC < 2$ ($\beta = -0,087$, SE = 0,16, $p = 0,578$, IC à 95% = 0,72-1,18), mais ce modèle n'a pas été retenu comme le plus probable.

TABLEAU 3. Covariables issues du modèle linéaire généralisé le plus probant permettant de prédire l'émigration du loup gris (*Canis lupus*) en fonction de la biomasse des proies, de la densité relative des loups, du nombre de loups abattus et du sexe, dans l'Idaho (États-Unis), de 2017 à 2022. Ce tableau présente les coefficients estimés (β), les erreurs-types (ET) et les valeurs p (p) pour chaque covariable

Covariate	β	SE	p
Intercept	-0.75	0.22	<0.001
Prey biomass	0.35	0.15	0.020
Wolf density	-0.56	0.20	0.006
Sex	0.42	0.29	0.147

4. DISCUSSION

Nous avons étudié les facteurs prédictifs de la variation individuelle en matière de dispersion au sein d'une population gérée d'animaux se reproduisant en groupe, à l'aide d'échantillons génétiques prélevés lors de la chasse, et avons identifié les principaux facteurs associés à la probabilité d'émigration. **Nos résultats suggèrent que les dynamiques écologiques et sociales, telles que la disponibilité des proies et la densité de population, ont un effet plus marqué sur la propension à l'émigration que l'intensité de la chasse** (aux échelles spatiales utilisées dans nos analyses). Ces résultats mettent en évidence l'interaction entre la disponibilité des ressources, la dynamique des populations et la compétition dans la formation des schémas de dispersion chez les loups gris.

À mesure que la densité des loups augmentait, la probabilité d'émigration diminuait, ce qui indique que la dispersion était négativement associée à la densité dans notre étude (**Tableau**

3). Cette tendance pourrait refléter les avantages de rester au sein d'un groupe social familial, tel que celui des frères et sœurs, dans les zones à forte densité où la concurrence et les risques liés à la dispersion sont accrus (Jimenez et al., 2017 ; Sells et al., 2022). Les loups, en tant qu'espèce à reproduction coopérative, sont influencés par la sélection par parenté, qui peut favoriser le fait de rester et d'aider plutôt que de se disperser uniquement pour maximiser la valeur sélective individuelle (Clutton-Brock, 2006 ; Sparkman et al., 2011). À l'inverse, dans les territoires nats à faible densité, les opportunités limitées de reproduction coopérative peuvent entraîner des probabilités d'émigration plus élevées (Hoogland, 2013). Les loups sont farouchement territoriaux et défendent souvent leur territoire par des affrontements agressifs avec des intrus, ce qui peut entraîner des conflits mortels, faisant de la dispersion une entreprise à haut risque (Benson & Patterson, 2013 ; Cubaynes et al., 2014). La plasticité de la dispersion modère probablement ces schémas, permettant aux loups d'adapter leurs décisions de dispersion aux conditions environnementales et sociales (Clutton-Brock, 2006 ; Koenig et al., 1992). Le concept de la théorie de la « **barrière sociale** » (Lambin et al., 2001) suggère que lorsque la densité de population des groupes voisins est faible, l'émigration à partir d'un groupe central est possible, car les individus ont la possibilité d'établir des territoires ou de rejoindre d'autres groupes. Cependant, à mesure que les densités voisines augmentent, ces opportunités diminuent car les groupes voisins deviennent socialement « imperméables », créant de fait une barrière à l'émigration (Stamps, 2001). Dans ces circonstances, il reste avantageux de rester et d'aider le groupe natal en raison de la fitness inclusive (Jennions & Macdonald, 1994 ; Jimenez et al., 2017 ; Wright, 1951). Ces résultats concordent avec les prévisions concernant les espèces à reproduction coopérative, chez lesquelles une concurrence réduite facilite la dispersion (Kokko & Lundberg, 2001 ; Maag et al., 2018). La densité des congénères semble donc être un facteur majeur influençant les schémas d'émigration natale.

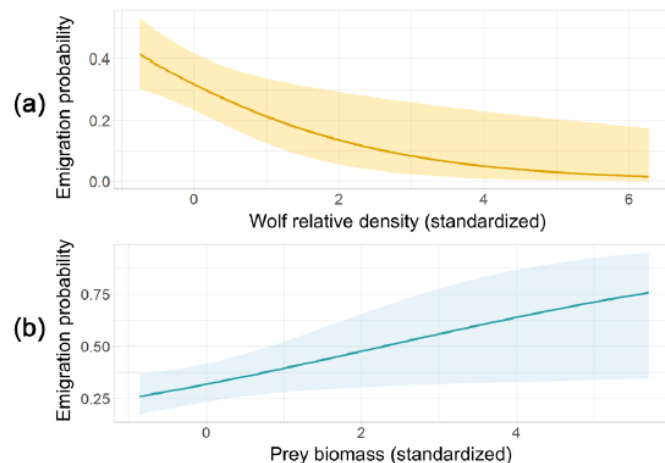


FIGURE 3. Graphiques des effets des prédicteurs significatifs de la probabilité d'émigration du loup gris (*Canis lupus*) dans l'Idaho, aux États-Unis, de 2017 à 2022. Le panneau (a) présente l'effet estimé de la densité relative des loups, tandis que le panneau (b) montre l'effet estimé de la biomasse des proies. Les variables sont normalisées par rapport à la moyenne (z) et représentées graphiquement en fixant toutes les autres variables à leurs valeurs moyennes. Les intervalles de confiance sont indiqués au niveau de 95%

Outre la densité, la **disponibilité des proies** a également influencé l'émigration. Les loups originaires de territoires présentant une biomasse de proies élevée étaient plus enclins à émigrer, ce qui reflète potentiellement les avantages des territoires nats de grande qualité. Bien que la biomasse de proies pour une unité de gestion de la faune (GMU) donnée ait

semblé relativement stable d'une année à l'autre (Figure S6), une hétérogénéité spatiale importante et certaines variations pour des GMU spécifiques ont été observées dans l'Idaho. Ces différences façonnent probablement les conditions natales vécues par les loups et influencent la probabilité d'émigration. **Contrairement** à notre hypothèse, ces résultats suggèrent que les loups originaires de territoires natales riches en ressources étaient plus susceptibles d'émigrer. Les loups issus de territoires natales riches en ressources pourraient développer une meilleure condition physique, disposer d'un potentiel reproductif accru et avoir une plus grande capacité à compenser les coûts de dispersion en termes de valeur sélective (Bowler & Benton, 2009 ; Forero et al., 2002), ce qui leur permet de rechercher des opportunités d'établissement ailleurs. Cela pourrait être particulièrement vrai chez les mâles, chez lesquels une taille corporelle plus importante pourrait théoriquement augmenter la probabilité de supplanter un reproducteur et d'obtenir une place de reproducteur au sein d'un groupe établi (SunderRaj et al., 2022). L'exposition à une biomasse de proies plus importante peut également constituer un avantage en favorisant l'acquisition de compétences (par exemple, la chasse aux proies) qui facilitent une dispersion réussie. Ce résultat **contraste** avec des études associant la dispersion à la rareté des ressources (Gese et al., 1996 ; Mech et al., 1998 ; Messier, 1985 ; Peterson et al., 1998) et suggère que les paysages hétérogènes dotés de territoires natales de grande qualité pourraient contribuer de manière disproportionnée à la production de disperseurs (Bowler & Benton, 2009 ; Kokko & Lundberg, 2001 ; Lambin et al., 2001).

Contrairement à notre hypothèse et aux études antérieures, la chasse n'a pas influencé de manière significative la dispersion natale dans notre système, ce qui indique que ses effets peuvent varier selon les contextes ou les échelles spatiales. Adams et al. (2008) ont constaté que les populations de loups dans les systèmes soumis à une chasse intensive régulaient leurs effectifs en augmentant les schémas de dispersion, tels que l'émigration et l'immigration, lorsque les taux de prélèvement étaient inférieurs à 29%. Cela suggère que la dispersion joue un rôle clé dans le rétablissement et la régulation des populations de loups soumises à l'exploitation humaine. **Cependant**, l'impact de la chasse sur les populations de loups peut varier. Par exemple, Roffler et al. (2024) ont utilisé un suivi génétique à long terme sur un système insulaire et ont constaté que la densité de chasse dans la zone natale permettait de prédire la direction des événements de dispersion des loups. Les loups se déplaçaient des zones à faible prélèvement vers celles présentant une densité de prélèvement plus élevée jusqu'à ce qu'un seuil soit atteint, au-delà duquel ils se dispersaient vers des zones à plus faible prélèvement. Nos résultats **contredisent** cette observation, suggérant que des facteurs autres que le prélèvement, tels que la densité de population dans le territoire natal ou la sélection par parenté, pourraient jouer un rôle plus important dans le façonnement du comportement de dispersion. Ce schéma est cohérent avec les travaux de Bassing et al. (2020). À partir de données recueillies dans l'Idaho entre 2007 et 2016, sous des intensités de chasse variables, Bassing et al. (2020) ont constaté que la chasse n'influçait pas de manière significative les schémas de dispersion natale ou d'implantation, et que l'immigration ne parvenait pas à compenser la mortalité due à la chasse. **Dans l'ensemble**, nous avons constaté que la pression de chasse n'affectait pas la probabilité d'émigration, ce qui indique que la densité intraspécifique et la disponibilité des ressources sont des déterminants plus importants de la dispersion dans notre système.

Bien que le sexe ait été inclus dans le modèle principal, il ne figurait pas dans un modèle principal bénéficiant d'un soutien équivalent (**Tableau 2**). Notre étude n'a pas mis en évidence de différences significatives entre les sexes concernant la probabilité d'émigration ($\beta = 0,43$, $SE = 0,29$, $p = 0,14$) ou la distance de dispersion au moment de la chasse, bien que les mâles aient représenté 56% des individus en dispersion. Il est intéressant de noter que le plus long déplacement observé a été effectué par une femelle sur 338 km, alors que la plus longue dispersion d'un mâle n'a atteint que 265 km (Figure S9). De rares cas de dispersion à longue distance chez les femelles ont été documentés dans d'autres populations de loups, notamment parmi les populations colonisatrices d'Amérique du Nord (Boyd & Pletscher, 1999) et au sein de la population Scandinave, où une louve a effectué l'une des plus longues distances de dispersion natale connues ($>1\ 000$ km) ; Wabakken et al., 2007), ainsi qu'en Europe du Nord-Ouest (Andersen et al., 2015).

Plus généralement, des études menées sur un oiseau à reproduction coopérative montrent que le sexe philopatrique se disperse moins fréquemment, mais peut entreprendre des déplacements de longue distance lorsque la dispersion a lieu (Kingma et al., 2017). **Cependant**, l'absence d'effet significatif lié au sexe sur l'émigration contraste avec de nombreuses études sur les loups d'Amérique du Nord, qui font état d'une dispersion à prédominance masculine au niveau du groupe ou de différences entre les sexes dans les schémas de dispersion, y compris en termes de distance (Boyd & Pletscher, 1999 ; Jimenez et al., 2017 ; Morales-González et al., 2021). On observe généralement une dispersion à prédominance masculine, car les mâles quittent leur territoire natal pour rechercher des opportunités de reproduction, tandis que les femelles ont tendance à rester philopatriques (Ausband, 2022). Dans notre étude, **cependant**, les loups mâles et femelles de l'Idaho, dans les conditions actuelles, semblent tout aussi susceptibles d'émigrer au-delà de leur territoire natal, bien que notre seuil conservateur de distance de dispersion ait pu limiter la détection des événements d'émigration sur de courtes distances. **Ces résultats suggèrent que les schémas de dispersion différenciés selon le sexe observés dans d'autres populations pourraient apparaître plus tardivement, lors de la colonisation ou de la formation de groupes, plutôt que pendant la phase d'émigration.**

Bien que notre analyse apporte des éclairages essentiels, plusieurs limites influencent également notre interprétation des résultats et mettent en évidence des axes à approfondir dans le domaine de l'écologie de la dispersion. **Premièrement**, notre étude n'a pas pu évaluer les schémas de dispersion liés à l'âge, car nous ne connaissions pas l'âge exact auquel la dispersion a commencé. **En conséquence**, nous nous sommes appuyés sur les études montrant que les louveteaux se dispersent rarement (Jimenez et al., 2017 ; Morales-González et al., 2021), bien que la dispersion liée à l'âge reste un facteur important à prendre en compte pour une compréhension plus complète de la dynamique de dispersion. **Deuxièmement**, lorsque des frères et sœurs âgés de moins d'un an sont abattus dans des lieux éloignés, le centroïde que nous avons calculé peut ne pas correspondre au véritable centre de leur territoire natal. **Cependant**, en identifiant les individus ayant effectué une dispersion au-delà du double du rayon de la taille moyenne des territoires, nous avons probablement évité de classer à tort des individus restés près de leur territoire natal, garantissant ainsi une évaluation plus prudente de l'émigration natale. **Néanmoins**, la taille et la forme des territoires de loups peuvent varier considérablement, ce qui introduit une incertitude supplémentaire. **De plus**,

nos covariables relatives à la biomasse des proies, à la densité des loups et aux prélèvements constituent des indicateurs approximatifs qui ne reflètent peut-être pas pleinement les conditions au niveau du groupe influençant les décisions de dispersion. **Enfin**, notre étude ne disposait pas non plus de données sur la phase transitoire de la dispersion. Certains individus pouvaient encore être en transit au moment de leur prélèvement, ce qui pourrait affecter les estimations de la distance de dispersion si l'installation définitive n'avait pas encore eu lieu. **Toutefois**, cette limite est peu susceptible d'influencer la classification du statut d'émigration, car les individus identifiés comme émigrants s'étaient déjà éloignés de leurs territoires nats. Des recherches futures devraient examiner les coûts et les risques associés à la dispersion pendant la phase de transit afin d'améliorer la compréhension des décisions d'installation et d'accroître la précision des modèles prédictifs. **De plus**, de futures études portant sur des échantillons plus importants issus de groupes de frères et sœurs pourraient inclure le « groupe natal » comme effet aléatoire afin de tenir compte de la variabilité intra-groupe.

Comprendre comment la **densité** de population et la **disponibilité** des proies influencent l'émigration des loups dans l'Idaho peut aider à éclairer les décisions de gestion. **Les zones présentant une densité et des ressources relativement élevées peuvent produire un nombre disproportionné de loups en dispersion, alimentant en individus les régions fortement chassées ou les zones nouvellement colonisées.** De tels mouvements peuvent influencer la structure de la population régionale et la redistribution des individus à travers le paysage. Le suivi de la disponibilité des proies dans ces zones pourrait donc améliorer la capacité des gestionnaires à anticiper les schémas d'émigration.

À notre connaissance, cette étude présente la **première** application écologique de la **parenté génétique** pour quantifier les schémas de dispersion chez une espèce vivant en groupe. En intégrant des données génétiques et écologiques issues d'échantillons prélevés lors de la chasse, nous démontrons l'intérêt d'une nouvelle approche génétique pour étudier l'émigration au sein d'un système carnivore coopératif. Ce cadre fournit une méthode génétique largement applicable qui utilise la structure de parenté pour comprendre la dispersion, et il offre des perspectives non seulement pour les espèces à reproduction coopérative, mais aussi pour les espèces sociales dotées de groupes familiaux structurés, notamment les primates, les oiseaux et les mammifères. Les enseignements tirés de la théorie de la reproduction coopérative peuvent contribuer à orienter la gestion et la conservation des espèces vivant en groupe, pour lesquelles les approches intégratives restent limitées (Hing et al., 2017 ; Mech, 2020 ; Morales-González et al., 2021).

ORCID

Kathleen M. Petersen  <https://orcid.org/0009-0000-3872-4758>
David E. Ausband  <https://orcid.org/0000-0001-9204-9837>

REFERENCES

- Adams, L. G., Stephenson, R. O., Dale, B. W., Ahgook, R. T., & Demma, D. J. (2008). Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the Central Brooks Range, Alaska. *Wildlife Monographs*, 170, 1–25. <https://doi.org/10.2193/2008-012>
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Andersen, L. W., Harms, V., Caniglia, R., Czarnomska, S. D., Fabbri, E., Jedrzejewska, B., Kluth, G., Madsen, A. B., Nowak, C., Pertoldi, C., Randi, E., Reinhardt, I., Stronen, A. V., & Muñoz-Fuentes, V. (2015). Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe. *Mammal Research*, 60(2), 163–168. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0210-6>
- Ausband, D. E. (2016). Gray wolf harvest in Idaho. *Wildlife Society Bulletin*, 40(3), 500–505. <https://doi.org/10.1002/wsb.670>
- Ausband, D. E. (2018). Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. *Journal of Mammalogy*, 99(4), 836–844. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy051>
- Ausband, D. E. (2022a). Inherit the kingdom or storm the castle? Breeding strategies in a social carnivore. *Ethology*, 128(2), 152–158. <https://doi.org/10.1111/eth.13250>
- Ausband, D. E. (2022b). Offspring sex ratios are male-biased reflecting sex-biased dispersal in Idaho, USA, wolves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76, Article 10.
- Ausband, D. E., Rich, L. N., Glenn, E. M., Mitchell, M. S., Zager, P. M., Miller, D. A. W., Waits, L. P., Ackerman, B. B., Zager, P., & Mack, C. M. (2014). Monitoring gray wolf populations using multiple survey methods. *Journal of Wildlife Management*, 78(2), 335–346. <https://doi.org/10.1002/jwmg.654>
- Ausband, D. E., Thompson, S. J., Oates, B. A., Roberts, S. B., Hurley, M. A., & Mumma, M. A. (2023). Examining dynamic occupancy of gray wolves in Idaho after a decade of managed harvest. *Journal of Wildlife Management*, 87(6), e22453. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22453>
- Ballard, W. B., Ayres, L. A., Krausman, P. R., Reed, D. J., & Fancy, S. G. (1987). Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. *Wildlife Monographs*, 98, 1–54.
- Bassing, S. B., Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Schwartz, M. K., Nowak, J. J., Hale, G. C., & Waits, L. P. (2020). Immigration does not offset harvest mortality in groups of a cooperatively breeding carnivore. *Animal Conservation*, 23(6), 750–761. <https://doi.org/10.1111/acv.12593>
- Bates, A. J., Sadler, J. P., & Fowles, A. P. (2006). Condition-dependent dispersal of a patchily distributed riparian ground beetle in response to disturbance. *Oecologia*, 150(1), 50–60. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0508-y>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Benson, J. F., & Patterson, B. R. (2013). Inter-specific territoriality in a *Canis* hybrid zone: Spatial segregation between wolves, coyotes, and hybrids. *Oecologia*, 173(4), 1539–1550. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2730-8>
- Blanco, J. C., & Cortés, Y. (2007). Dispersal patterns, social structure, and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology*, 273, 114–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00328.x>
- Bonte, D., Travis, J. M. J., De Clercq, N., Zwertvaegher, I., & Lens, L. (2008). Thermal conditions during juvenile development affect adult dispersal in a spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(44), 17000–17005. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806830105>
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., ... Travis, J. M. J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87(2), 290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2009). Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: The effects of age, sex and resource availability. *The Journal of Animal Ecology*, 78(6), 1234–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01580.x>
- Boyd, D. K., & Pletscher, D. H. (1999). Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the central rocky mountains. *The Journal of Wildlife Management*, 63(4), 1094–1108. <https://doi.org/10.2307/3802828>
- Campbell, N. R., Harmon, S. A., & Narum, S. R. (2015). Genotyping-in-thousands by sequencing (GT-seq): A cost-effective SNP genotyping method based on custom amplicon sequencing. *Molecular Ecology Resources*, 15, 855–867. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12357>
- Cassidy, K. A., Borg, B. L., Klauder, K. J., Sorum, M. S., Thomas-Kuzlik, R., Dewey, S. R., Stephenson, J. A., Stahler, D. R., Gable, T. D., Bump, J. K., Homkes, A. T., Windels, S. K., & Smith, D. W. (2023). Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 21(8), 356–362. <https://doi.org/10.1002/fee.2597>
- Ciucci, P., Reggioni, W., Maiorano, L., & Boitani, L. (2009). Long-distance dispersal of a rescued wolf from the northern Apennines to the western Alps. *Journal of Wildlife Management*, 73(8), 1300–1306. <https://doi.org/10.2193/2008-510>
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G., & Bullock, J. M. (2012). *Dispersal: Ecology and evolution* (Illustrated ed.). Oxford University Press.
- Clobert, J., Le Galliard, J. F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12(3), 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267>
- Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296(5565), 69–72. <https://doi.org/10.1126/science.296.5565.69>
- Clutton-Brock, T. H. (2006). Cooperative breeding in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2151–2160. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3608>
- Clutton-Brock, T. H., Russell, A. F., & Sharpe, L. L. (2016). Evolution of cooperative breeding in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 371, 20150089. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0089>
- Cote, J., & Clobert, J. (2007). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 383–390. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734>
- Cote, J., & Clobert, J. (2010). Risky dispersal: Avoiding kin competition despite uncertainty. *Ecology*, 91(5), 1485–1493. <https://doi.org/10.1890/09-1413.1>
- Cubaynes, S., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Quimby, K. A., Smith, D. W., & Coulson, T. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *The Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1344–1356. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12238>
- Delomas, T. A., Struthers, J., Hebdon, T., & Campbell, M. R. (2023). Development of a microhaplotype panel to inform management of gray wolves. *Conservation Genetics Resources*, 15, 49–57. <https://doi.org/10.1007/s12686-022-01314-3>
- Doolan, S. P., & Macdonald, D. W. (1996). Dispersal and extra-territorial prospecting by slender-tailed meerkats (*Suricata suricatta*) in the south-western Kalahari. *Journal of Zoology*, 240(1), 59–73. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05488.x>

- Emlen, S. T. (1982). The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *The American Naturalist*, 119(1), 29–39. <https://doi.org/10.1086/283888>
- Fenner, P., Currie, T. E., & Young, A. J. (2025). Dispersal and the evolution of sex differences in cooperation in cooperatively breeding birds and mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, 38, voaf080. <https://doi.org/10.1093/jeb/voaf080>
- Fiske, I., & Chandler, R. (2011). Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(10), 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- Forero, M., Donazar, J., & Hiraldo, F. (2002). Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of black kites. *Ecology*, 83(3), 858–872. <https://doi.org/10.2307/3071887>
- Fuller, T. K., Mech, L. D., & Cochrane, J. F. (2003). Wolf population dynamics. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 161–191). University of Chicago Press.
- Gese, E. M., Ruff, R. L., & Crabtree, R. L. (1996). Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Animal Behaviour*, 52(5), 1025–1043. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0250>
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140–1162.
- Greer, K. R., & Howe, R. E. (1964). *Winter weights of northern Yellowstone elk, 1961–62*. Wildlife Management Institute.
- Groenewoud, F., & Clutton-Brock, T. (2021). Meerkat helpers buffer the detrimental effects of adverse environmental conditions on fecundity, growth and survival. *Journal of Animal Ecology*, 90(3), 641–652. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13386>
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hamilton, W. D., & May, R. M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature*, 269(5629), 578–581. <https://doi.org/10.1038/269578a0>
- Hanley, J. A., & McNeil, B. J. (1982). The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143(1), 29–36. <https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747>
- Hartig, F. (2022). DHARMa: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models (R package version 0.4.6). CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa>
- Hing, M. L., Carter, A. J., & Johnstone, R. A. (2017). The right tools for the job: Cooperative breeding theory and empirical approaches. *Ecology and Evolution*, 7(1), 100–116. <https://doi.org/10.1002/ece3.2631>
- Hoogland, J. L. (2013). Prairie dogs disperse when all close kin have disappeared. *American Association for the Advancement of Science*, 339(6124), 1205–1207. <https://doi.org/10.1126/science.1231689>
- Idaho Department of Fish and Game. (2023). *Idaho wolf conservation and management plan*. Idaho Department of Fish and Game.
- Jennions, M. D., & Macdonald, D. W. (1994). Cooperative breeding in mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(3), 89–93. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90207-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90207-0)
- Jimenez, M. D., Boyd, W. S., Smith, D. W., Mech, L. D., Bangs, D. K., Nadeau, S. A., & Stahler, D. R. (2017). Wolf dispersal in the Rocky Mountains, western United States: 1993–2008. *Journal of Wildlife Management*, 81, 581–592. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21225>
- Jones, O. R., & Wang, J. (2010). COLONY: A program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 551–555. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>
- Kingma, S. A., Komdeur, J., Burke, T., & Richardson, D. S. (2017). Differential dispersal costs and sex-biased dispersal distance in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology*, 28(4), 1113–1121. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx076>
- Koenig, W. D., & Pitelka, F. A. (1981). Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. In *Natural selection and social behavior: Recent research and new theory* (pp. 261–280). Chiron.
- Koenig, W. D., Pitelka, F. A., Carmen, W. J., Mumme, R. L., & Stanback, M. T. (1992). The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *The Quarterly Review of Biology*, 67(2), 111–150. <https://doi.org/10.1086/417552>
- Kojala, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkinen, S., Ilmoni, C., & Ronkainen, S. (2006). Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy*, 87(2), 281–286. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-091R2.1>
- Kokko, H., & Lundberg, P. (2001). Dispersal, migration, and offspring retention in saturated habitats. *The American Naturalist*, 157(2), 188–202. <https://doi.org/10.1086/318633>
- Komdeur, J., Székely, T., Long, X., & Kingma, S. A. (2017). Adult sex ratios and their implications for cooperative breeding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 372(1729), 20160322. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0315>
- Lambin, X., Aars, J., & Piertney, S. B. (2001). Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: A review of the empirical evidence. In J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, & J. R. Nichols (Eds.), *Dispersal* (pp. 110–122). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198506607.003.0008>
- Lazaro-Perea, C., Castro, C. S., Harrison, R., Araujo, A., Arruda, M. F., & Snowdon, C. T. (2000). Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(2), 137–146. <https://doi.org/10.1007/s002650000221>
- Le Galliard, J.-F., Fitze, P. S., Ferrière, R., & Clobert, J. (2005). Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50), 18231–18236. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505172102>
- Maag, N., Cozzi, G., Clutton-Brock, T., & Ozgul, A. (2018). Density-dependent dispersal strategies in a cooperative breeder. *Ecology*, 99(9), 1932–1941. <https://doi.org/10.1002/ecy.2445>
- Mackie, R. J. (1964). Montana deer weights. *Montana Wildlife*, Winter 1964.
- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: A review. In J. Clobert, M. Baguette, T. G. Benton, & J. M. Bullock (Eds.), *Dispersal ecology and evolution* (pp. 3–18). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199608904.003.0001>
- McNUTT, J. W. (1996). Sex-biased dispersal in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 52(6), 1067–1077. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0254>
- Mech, L. D. (2020). Unexplained patterns of grey wolf *Canis lupus* natal dispersal. *Mammal Review*, 50(3), 314–323. <https://doi.org/10.1111/mam.12198>
- Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W., & Dale, B. W. (1998). *The wolves of Denali*. University of Minnesota Press.
- Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Messier, F. (1985). Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Canadian Journal of Zoology*, 63(2), 239–245. <https://doi.org/10.1139/z85-035>
- Morales-González, A. M., Carrasco, L. M., & Aviles, J. M. (2021). Dispersal determinants: A review of methods and concepts. *Biological Reviews*, 96, 1444–1462. <https://doi.org/10.1111/brv.12713>
- Nelson-Flower, M. J., Hockey, P. A., O’Ryan, C., & Ridley, A. R. (2012). Inbreeding avoidance mechanisms: Dispersal dynamics in cooperatively breeding southern pied babblers. *Journal of Animal Ecology*, 81(4), 876–883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01983>
- Niedballa, J., Sollmann, R., Courtiol, A., & Wilting, A. (2016). camtrapR: An R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1457–1462. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12600>
- Packard, J. M., & Mech, L. D. (1980). Population regulation in wolves. In M. N. Cohen, R. S. Malpass, & H. G. Klein (Eds.), *Biosocial mechanisms of population regulation* (pp. 135–150). Yale University Press.

- Petersen, K. P., Tebbenkamp, J. M., Mumma, M. A., & Ausband, D. E. (2026). Data from: Understanding natal emigration in group-living carnivores. *Zenodo Digital Repository* <https://doi.org/10.5281/zenodo.21461372>
- Peterson, R. O., Thomas, N. J., Thurber, J. M., Vucetich, J. A., & Waite, T. A. (1998). Population limitation and the wolves of Isle Royale. *Journal of Mammalogy*, 79(3), 828–841. <https://doi.org/10.2307/1383091>
- Pusey, A. E., & Packer, C. (1987). Dispersal and philopatry. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 250–266). University of Chicago Press.
- R Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Roffler, G. H., Pilgrim, K. L., & Williams, B. C. (2024). Patterns of wolf dispersal respond to harvest density across an island complex. *Animals*, 14(4), 622. <https://doi.org/10.3390/ani14040622>
- Royle, J. A. (2004). N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60(1), 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>
- Sells, S. N., Mitchell, M. S., Podrutzny, K. M., Ausband, D. E., Emlen, D. J., Gude, J. A., Smucker, T. D., Boyd, D. K., & Loonam, K. E. (2022). Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size. *Journal of Wildlife Management*, 86(3), 1–17. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22193>
- Silk, J. B. (2005). The evolution of cooperation in primate groups. *Moral Sentiments and Material Interests*, 43–74. <https://doi.org/10.7551/mitpress/4771.003.0006>
- Silver, H., Colovos, N. F., & Hayes, H. H. (1959). Basal metabolism of white-tailed deer: A pilot study. *Journal of Wildlife Management*, 23(4), 434–438. <https://doi.org/10.2307/3797788>
- Sparkman, A. M., Adams, J. R., Steury, T. D., Waits, L. P., & Murray, D. L. (2011). Direct fitness benefits of delayed dispersal in the cooperatively breeding red wolf (*Canis rufus*). *Behavioral Ecology*, 22(1), 199–205. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq194>
- Stacey, P. B., & Koenig, W. D. (Eds.). (1990). *Cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511752452>
- Stacey, P. B., & Ligon, J. D. (1987). Territory quality and dispersal options in the acorn woodpecker, and a challenge to the habitat-saturation model of cooperative breeding. *American Naturalist*, 130(5), 654–676. <https://doi.org/10.1086/284734>
- Stamps, J. A. (2001). Habitat selection by dispersers: Integrating proximate and ultimate approaches. In J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal* (pp. 230–242). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198506607.003.0018>
- SunderRaj, J., Rabe, J. W., Cassidy, K. A., McIntyre, R., Stahler, D. R., & Smith, D. W. (2022). Breeding displacement in gray wolves (*Canis lupus*): Three males usurp breeding position and pup rearing from a neighboring pack in Yellowstone National Park. *PLoS One*, 17(11), e0256618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256618>
- Travis, J. M., Murrell, D. J., & Dytham, C. (1999). The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 266(1431), 1837–1842. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0854>
- Trochet, A., Courtois, E. A., Stevens, V. M., Baguette, M., Chaine, A., Schmeller, D. S., & Clobert, J. (2016). Evolution of sex-biased dispersal. *The Quarterly Review of Biology*, 91(3), 297–320. <https://doi.org/10.1086/688097>
- Wabakken, P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J. M., Pedersen, H. C., & Liberg, O. (2007). Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1631–1634. <https://doi.org/10.2193/2006-222>
- Wang, J. (2013). A simulation module in the software COLONY for sibship and parentage analysis. *Molecular Ecology Resources*, 13, 734–739. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12106>
- West, S. A., Pen, I., & Griffin, A. S. (2002). Cooperation and competition between relatives. *Science*, 296(5565), 72–75. <https://doi.org/10.1126/science.1065507>
- Western Regional Climate Center. (2022). *Historical climate information*. Desert Research Institute. <http://www.wrcc.dri.edu>
- Wild, G., & Taylor, P. D. (2014). Inclusive-fitness logic of cooperative breeding with benefits of natal philopatry. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 369(1642), 20130361. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0361>
- Wright, S. (1951). The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15, 323–354.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

Data S1. Assigning harvest locations.

Methods S2. Dispersal distance calculations.

Methods S3. Relative abundance model parameters.

Methods S4. Prey biomass calculations.

Methods S5. Wolf harvest calculations.

Figure S6. Maps of estimated relative wolf abundance derived from camera trap data, in Idaho, USA, from 2017 to 2022. Each map (a–f) represents a survey area, with colour intensity indicating estimated wolf abundance within each 686 km² cell.

Figure S7. Prey biomass (in kg/effort day/100 km²) estimated for grey wolves in Idaho, USA, from 2017 to 2022, scaled by 1 standard deviation (SD) of prey biomass. km².

Figure S8. Grey wolf harvest intensity (wolves harvested per GMU per 1000 km²) in Idaho, USA, from 2017 to 2022.

Figure S9. Boxplot of apparent dispersal distances (in kilometres) of female and male grey wolves (*Canis lupus*) in Idaho, USA, from 2017 to 2023.

Figure S10. Plot showing odds ratios and 95% confidence intervals for probability of natal emigration of grey wolves (*Canis lupus*) in Idaho, USA, 2017–2023. Prey biomass, wolf density and harvest were standardized.

Table S11. Distances (in kilometres) and natal emigration status for grey wolves (*Canis lupus*) in Idaho, USA using assessed using harvest data from 2017 to 2023. Natal emigrants and non-dispersers include all potential dispersers aged 1 year and older, while sexes reflect only those categorized as natal emigrants.

Table S12. Covariates from the linear model predicting grey wolf (*Canis lupus*) apparent dispersal distance in relation to sex in Idaho, USA, from 2017 to 2023. The table provides estimated coefficients (β), standard errors (SE) and *p*-values (*p*) for each covariate.

How to cite this article: Petersen, K. M., Tebbenkamp, J. M., Mumma, M. A., & Ausband, D. E. (2026). Understanding natal emigration in group-living carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 00, 1–12. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.70330>