

## Les loups accélèrent la germination des myrtilles et améliorent leur taux de réussite

**BIOLOGY  
LETTERS**

royalsocietypublishing.org/rsbl



Research



### Wolves increase germination speed and success of blueberries

Alex D. Gross<sup>1</sup>, Thomas D. Gable<sup>1</sup>, Austin T. Homkes<sup>1</sup>, Kathy Winnett-Murray<sup>2</sup>, Ryan Woodside<sup>2</sup>, Joseph K. Bump<sup>1</sup> and K. Greg Murray<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Fisheries, Wildlife, and Conservation Biology, University of Minnesota, Saint Paul, MN, USA

<sup>2</sup>Department of Biology, Hope College, Holland, MI, USA

 ADG, 0009-0000-6477-0467; TDG, 0000-0002-0917-8951; JKB, 0000-0002-4369-7990

Biol. Lett. 22 : 20260279. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2026.0279>

### Résumé

La dispersion des graines joue un rôle clé dans la facilitation de processus écologiques importants qui réduisent la concurrence entre les plantes, le parasitisme et la prédation, tout en favorisant le flux génétique et la biodiversité. Dans de nombreux écosystèmes d'Amérique du Nord et d'Eurasie, les loups se nourrissent de fruits lorsqu'ils en trouvent. Cependant, l'impact de cette consommation sur les graines, en particulier sur le taux de germination et la vitesse de germination, reste inconnu. Nous avons extrait des graines de myrtilles à partir d'excréments de loups et de fruits frais dans le Grand Écosystème des Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), où les loups se nourrissent abondamment de myrtilles en été. Nous avons fait germer ces graines dans des conditions contrôlées afin de déterminer si les graines de myrtilles provenant des excréments de loups germaient plus rapidement et avec un meilleur taux de réussite que celles issues uniquement des baies (témoin). Les graines ayant traversé le tube digestif des loups ont présenté un taux de germination et une vitesse de germination supérieurs à ceux des graines du groupe témoin. Cette tendance suggère que le passage des myrtilles dans le système gastro-intestinal des loups leur confère des avantages. Cette découverte, combinée à la propension des loups à parcourir de longues distances en peu de temps, indique que les loups sont probablement d'efficaces disperseurs à longue distance des graines de myrtilles. Ainsi, nos résultats révèlent une autre manière dont les loups sont susceptibles d'être liés à des processus écologiques plus larges dans les écosystèmes boréaux, et peut-être dans d'autres écosystèmes où les loups consomment des fruits.

**Mots-clés** : dispersion des graines, effets sur l'écosystème, endozoochorie, *Canis lupus*, frugivorie

### 1. INTRODUCTION

La dispersion des graines joue un rôle clé dans la facilitation de processus écologiques importants. Parmi ceux-ci figurent la reproduction et le recrutement des plantes, la migration et la colonisation de nouveaux espaces, qui contribuent tous à réduire la concurrence, le parasitisme et la prédation tout en favorisant le flux génétique et la biodiversité [1-4]. L'endozoochorie, processus par lequel les animaux ingèrent des graines et les déposent dans leur environnement, est l'un des mécanismes de dispersion des graines. Dans ce mutualisme,

les animaux tirent des avantages évolutifs de la consommation d'aliments d'origine végétale, tandis que les plantes bénéficient, elles aussi, d'avantages évolutifs grâce à la dispersion de leurs graines par les animaux [5,6]. Le passage des graines dans le système gastro-intestinal (ci-après dénommé « intestin ») des animaux augmente souvent le taux de germination en réduisant la dormance des graines, un processus souvent déclenché par la scarification chimique et/ou mécanique des téguments. De plus, lors de leur passage dans les intestins, les graines sont entourées de matières fécales, qui agissent comme un engrais et protègent les graines contre les agents pathogènes après la défécation [7,8]. Par exemple, de nombreux mammifères carnivores, notamment les ours, les civettes et les martres des pins, ont des effets positifs sur le taux de germination des graines après leur passage dans les intestins [9-11].

Les loups (*Canis lupus*) sont des généralistes opportunistes qui se nourrissent principalement d'ongulés. Cependant, ils se tournent parfois vers des proies non ongulées lorsque celles-ci sont facilement accessibles et/ou que leurs proies principales (les ongulés) se font plus rares [12,13]. De plus, dans divers écosystèmes d'Amérique du Nord et d'Eurasie, les loups consomment des fruits et des baies lorsqu'ils en trouvent, en particulier pendant les périodes de forte abondance [14,15]. L'un des exemples les plus étudiés de frugivorie chez le loup provient de l'écosystème du Grand Voyageurs (GVE), dans le Minnesota, où les loups se nourrissent couramment de myrtilles sauvages (principalement *Vaccinium angustifolium*) et, dans une moindre mesure, de framboises (*Rubus idaeus*) en été [16, 17]. Au plus fort de la saison des baies (juillet-août) dans le GVE, celles-ci représentent jusqu'à 83% du régime alimentaire hebdomadaire des loups adultes et plus de 30% de celui des louveteaux [17,18]. De plus, les loups du GVE régurgitent des baies pour leurs louveteaux, ce qui suggère que les baies pourraient constituer une source alimentaire saisonnière importante pour l'alimentation des louveteaux dans les écosystèmes boréaux du sud [19].

Bien que les baies puissent revêtir une importance saisonnière pour les loups de la GVE, l'impact de leur consommation sur les graines de baies reste inconnu. Le passage des graines dans le tube digestif des canidés peut avoir des effets positifs, négatifs ou neutres sur le taux de germination et la vitesse de germination, bien que ces effets puissent être spécifiques à chaque espèce [20-23]. Nous avons donc cherché à déterminer si les loups augmentaient la vitesse et le taux de germination en consommant des baies puis en les déposant dans leurs excréments.

## 2. MATERIEL et METHODES

La GVE est un écosystème forestier boréal méridional de 2 338 km<sup>2</sup> qui englobe le parc national des Voyageurs, ainsi qu'une vaste zone située au sud du parc, composée de terres appartenant à l'État fédéral, à l'État, au comté, à des entreprises forestières et à des particuliers. Des forêts denses de feuillus, de conifères et mixtes sont entrecoupées de nombreuses zones humides, de tourbières et de lacs. Les myrtilles sont abondantes dans la GVE de début à mi-juillet jusqu'à mi-août [19] et se trouvent principalement dans les forêts de conifères clairsemées, sur les affleurements rocheux et au sommet des collines, ainsi que dans les tourbières d'épicéas noirs (*Picea mariana*) exploitées ou brûlées.

Au cours des étés 2017 et 2018, nous avons collecté de manière opportuniste cinq excréments de loups frais, datant probablement de 1 à 2 jours (trois en 2017, deux en 2018) dans la VE ;

ceux-ci étaient principalement, voire entièrement, remplis de fruits digérés. Nous avons également prélevé des graines « témoins » provenant de fruits intacts sur 10 plants de myrtilles sauvages par an dans la GVE en 2017, 2018 et 2019.

Il convient de noter que les conditions de stockage et les délais entre la collecte des graines et leur utilisation dans les essais de germination ont quelque peu varié selon les traitements et les années. Après un séchage de trois à quatre semaines à température ambiante, les excréments de loup ont été conservés à -15°C pendant 134 jours (2017) et 127 jours (2018) avant que les graines ne soient extraites à la main. Les graines extraites de crottes de loup individuelles ont été mises en germination dans des essais distincts ( $n = 5$ ). Les graines collectées pour les traitements « témoins » en 2017 ont été récoltées fin juillet, congelées à l'intérieur des fruits intacts à -15°C pendant 43 jours, déshydratées et expédiées à température ambiante (11 jours), puis recongelées à -15°C pendant 144 jours avant d'être extraites des fruits à la main. Les graines collectées pour les traitements témoins en 2018 ont été récoltées fin juillet, extraites des fruits à la main, séchées, stockées (et expédiées à température ambiante pendant 98 jours, puis conservées à -15°C pendant 97 jours avant d'être utilisées dans les essais de germination. Les graines prélevées pour le traitement témoin en 2019 ont été récoltées fin juillet, extraites, séchées, stockées et expédiées à température ambiante pendant 120 jours, puis conservées à -15°C pendant 265 jours avant d'être utilisées dans les essais de germination.

Pour les essais de germination **en laboratoire**, nous avons d'abord éliminé les graines immatures ou les téguments vides en les faisant flotter dans l'eau et en les examinant visuellement, avant de placer des sous-ensembles de graines choisis au hasard sur du papier filtre humide (Whatman n° 2) dans des boîtes de Pétri de 90 × 15 mm. Pour le groupe de traitement (c'est-à-dire les graines issues des excréments de loup), nous avons utilisé 200 graines provenant de chaque excrément de loup collecté en 2017, ainsi que 100 et 102 graines issues des deux excréments collectés en 2018. Pour le groupe témoin (c'est-à-dire les graines issues de fruits frais), nous avons utilisé 200 graines issues de chacun des essais de 2017 et 2018, ainsi que 84 graines témoins issues de l'essai de 2019. Les boîtes de Pétri contenant les graines ont été conservées dans une chambre de culture Conviron E15 (Conviron USA, Pembina, Dakota du Nord, États-Unis) selon un cycle de 16 h de lumière et 8 h d'obscurité, à une humidité relative de 60% et avec une température alternant entre 21,5 et 9,5°C pendant les périodes de lumière et d'obscurité. Nous avons utilisé des lampes fluorescentes à spectre complet, fournissant environ  $500 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  dans la gamme de 400 à 700 nm, tel que mesuré à l'aide d'un ceptomètre Decagon AccuPAR (Decagon Devices, Pullman, Washington, États-Unis). Nous avons arrosé les graines quotidiennement pendant 60 jours et les avons considérées comme germées lorsque la radicule émergeait du tégument d'environ 0,5 mm. Nous avons retiré toutes les graines présentant une contamination fongique au cours de chaque essai.

Il convient de noter que la différence de taille des échantillons de traitement et de contrôle d'une année à l'autre était simplement due à l'évolution de notre capacité.

### **(a) Analyses statistiques**

### 3. RESULTATS

Dans l'ensemble, les 802 graines ayant traversé le tube digestif des loups ont présenté un taux de germination plus élevé (96%, IC à 95% = 94-97%) que les 484 graines du groupe témoin (69%, IC à 95% = 65-73% ; résultats du test exact de Fisher :  $p < 0,001$ , rapport de cotes = 9,45), ce qui indique que le passage dans l'intestin des loups a augmenté le taux de germination de 27% (Figure 1A). **De plus**, d'après un test du log-rank et les courbes de Kaplan-Meier, la courbe de germination cumulative des graines ayant traversé l'intestin des loups différait de celle des graines témoins (test du log-rank,  $p < 0,0001$ ,  $\chi^2 = 276$ ), **ce qui indique que les graines ayant traversé l'intestin des loups ont germé plus rapidement que les graines témoins** (Figure 1A). Le délai médian de germination pour l'ensemble des graines ingérées par les loups (germées et non germées) était de 19 jours (IC à 95% : 18-19 jours ;  $n = 766$  graines germées) et de 26 jours pour l'ensemble des graines témoins (IC à 95% : 25-30 jours ;  $n = 335$  graines germées).

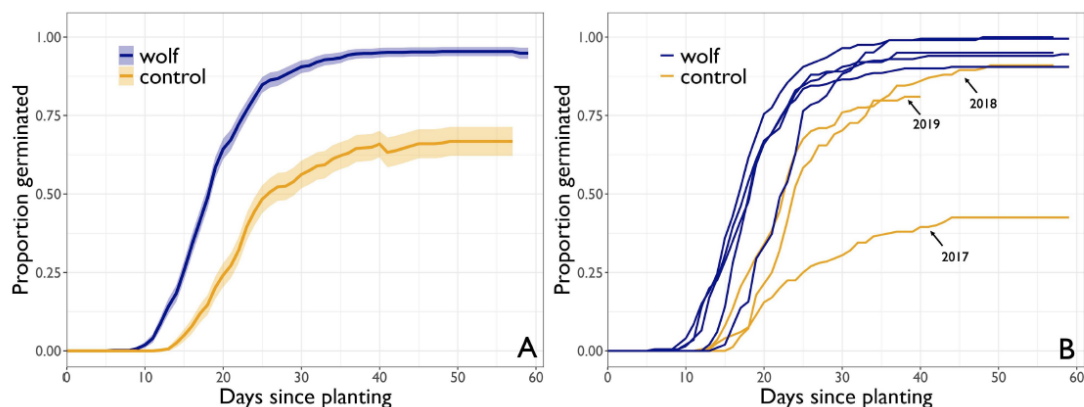


**Figure 1.** Courbes de germination cumulées des graines de myrtille ayant transité par l'appareil digestif du loup (loup) et de celles n'y ayant pas transité (témoin), sur la base de graines récoltées dans l'écosystème du Grand Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis). Le panneau **A** présente les courbes de germination cumulées pour l'ensemble des graines de myrtille ayant transité par l'intestin des loups (loup). La ligne de contrôle représente la germination globale pour l'ensemble des données relatives aux graines témoins des années 2017, 2018 et 2019. La bande ombrée autour de chaque ligne correspond à l'intervalle de confiance à 95%. Le panneau **B** présente les courbes de germination cumulées pour chaque essai en boîte de Pétri (chaque ligne correspond à un essai) réalisé avec des graines de myrtille. Toutes les graines extraites d'un même excrément de loup ont été cultivées dans un seul essai (c'est-à-dire que nous avons extrait des graines de cinq excréments et qu'il y a donc cinq essais), tandis que toutes les graines « témoins » ont été cultivées dans des essais classés par année de collecte des graines sur des arbustes de myrtilles sauvages (c'est-à-dire trois essais). Il convient de noter que l'essai de 2019 a été interrompu au bout de 40 jours en raison des mesures de confinement liées à la pandémie de COVID-19

Bien qu'il y ait eu une certaine variabilité entre les essais portant sur des graines issues d'excréments de loups, tous les essais présentaient des courbes de germination cumulées similaires et tous ont affiché un taux de germination élevé (91 à 100% ; Figure 1B). **En revanche**, une variabilité marquée a été observée parmi les essais témoins de 2017, 2018 et 2019. L'essai de 2017 a affiché un faible taux de germination, avec seulement 42% des graines témoins ayant germé. Les essais de 2018 et 2019 ont toutefois affiché des taux de germination plus élevés, respectivement de 91% et 81% (Figure 1B). Il convient de noter que l'essai de 2019 a été mis en place au printemps 2020 et s'est terminé prématurément en raison d'un arrêt lié à la pandémie de COVID-19. **Néanmoins**, la courbe de croissance cumulée de l'essai de 2019 avait atteint ou était sur le point d'atteindre une asymptote, ce qui indique que,

tout au plus, le taux de germination n'aurait augmenté que légèrement si l'essai n'avait pas été interrompu (Figure 1B).

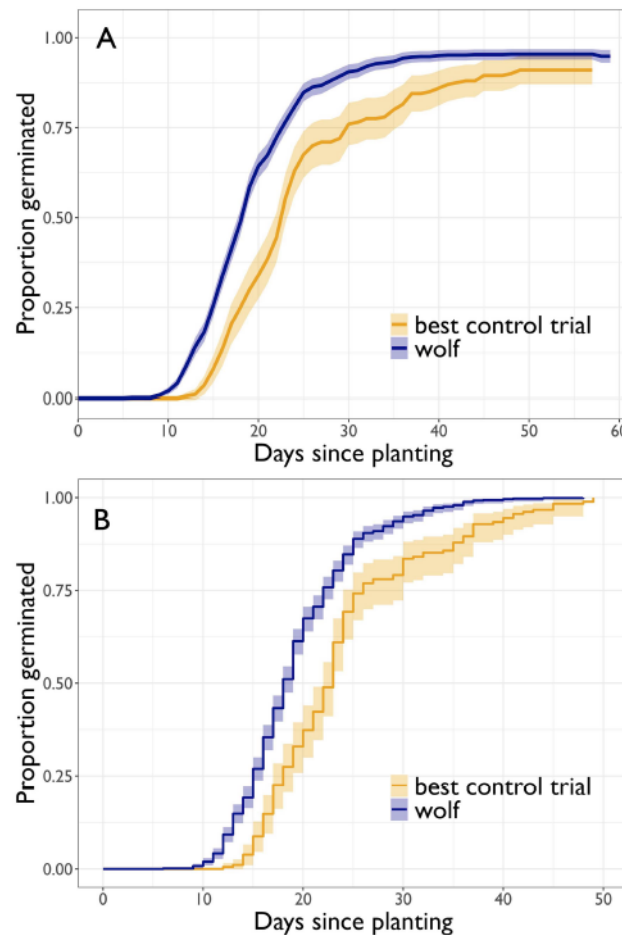


**Figure 2.** Comparaison des courbes de germination cumulées des graines de myrtille ayant traversé l'appareil digestif de loups et des graines issues de l'essai témoin le plus performant (2018), sur la base de graines récoltées dans l'écosystème du Greater Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis). Le panneau **A** présente la courbe de germination cumulative pour l'ensemble des graines (germées et non germées) de chaque traitement, tandis que le panneau **B** présente les courbes de Kaplan-Meier pour les seules graines qui ont germé, ce qui permet de visualiser la vitesse de germination indépendamment du taux de germination. La bande ombrée autour de chaque courbe représente l'intervalle de confiance à 95%

Compte tenu de la variabilité entre les essais témoins, nous avons examiné si le taux de germination des graines ayant transité par l'intestin des loups différait de celui de l'essai témoin le plus performant (2018). Nous avons constaté que les graines ayant transité par l'intestin des loups présentaient un taux de germination supérieur à celui de l'essai témoin le plus performant (test exact de Fisher :  $p < 0,05$ , rapport de cotes : 2,10), et que les graines ingérées par les loups, d'après un test du log-rank et les courbes de Kaplan-Meier, germaient plus rapidement que celles de l'essai témoin le plus performant (test du log-rank :  $p < 0,0001$ ,  $\chi^2 = 43,8$  ; Figure 2A). Les graines ingérées par les loups présentaient un taux de germination supérieur de 5% à celui de l'essai témoin le plus performant.

Le délai médian de germination pour l'ensemble des graines ingérées par les loups (germées et non germées) était de 19 jours (IC à 95% : 18-19 jours ;  $n = 766$  graines germées) et, pour l'essai témoin le plus performant, de 23 jours (IC à 95% : 22-24 jours ;  $n = 182$  graines germées).

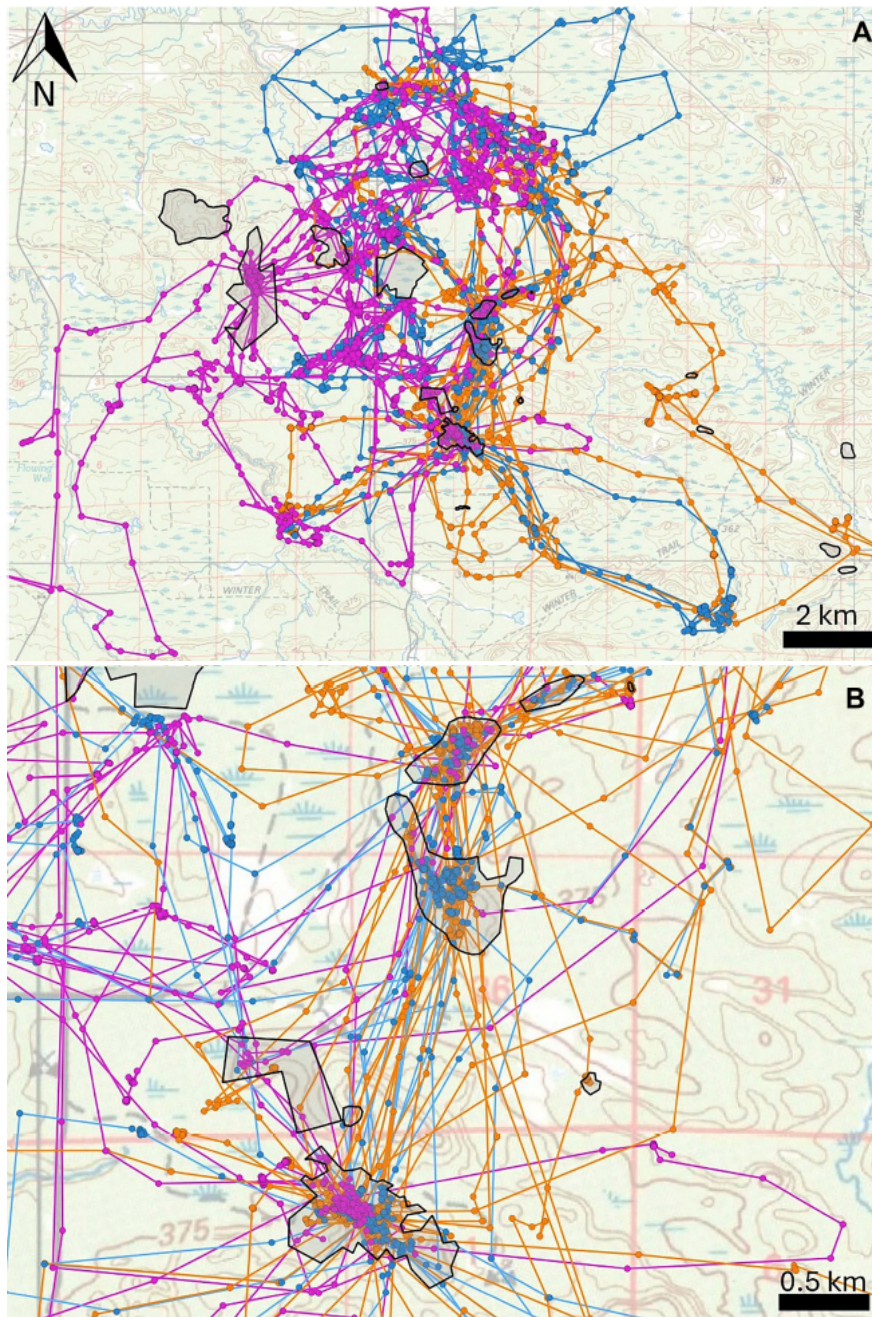


**Figure 3.** Coordonnées GPS de trois loups appartenant à la même meute dans le Grand Écosystème des Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), entre le 10 juillet et le 16 août 2024, période durant laquelle tous se nourrissaient abondamment de myrtilles. Chaque couleur correspond à un loup différent, et les polygones au contour noir représentent des zones connues de culture de myrtilles au sein du territoire. Le panneau **A** illustre les déplacements de ces loups à l'intérieur et autour des zones de culture de myrtilles situées sur leur territoire. Le panneau **B** est un exemple agrandi illustrant le temps considérable passé et les distances parcourues entre ces zones de culture

Nous avons ensuite comparé les vitesses de germination entre les graines ingérées par les loups et celles issues de l'essai témoin le plus performant en examinant uniquement la vitesse de germination des graines ayant germé (**Figure 2B**). Parmi les graines germées, celles ingérées par les loups ont germé plus rapidement que celles de l'essai témoin le plus performant, comme l'ont montré un test du log-rank et les courbes de Kaplan-Meier (test du log-rank :  $p < 0,0001$ ,  $\chi^2 = 54,4$ ). **De plus**, le délai médian de germination des graines ingérées par les loups était 22% plus court que celui de l'essai témoin le plus performant (**Figure 2B**), le délai médian de germination étant respectivement de 18 jours (IC à 95% = 18-19) pour les graines

ingérées par les loups et de 23 jours (IC à 95% = 22-23 jours) pour l'essai témoin le plus performant.

## 4. DISCUSSION

Les graines de myrtilles sauvages qui transitent par le tube digestif des loups présentent un taux de germination plus élevé et germent plus rapidement que les graines témoins, ce qui indique que leur consommation par les loups facilite la germination des graines de myrtilles. Le passage dans l'intestin des loups améliore probablement la germination des graines de myrtilles grâce à une scarification chimique et/ou mécanique [7,8] qui facilite la perception des signaux de germination ou l'absorption d'eau. **De plus**, les matières fécales contenues dans les excréments de loup créent probablement un microenvironnement susceptible d'avoir un effet fertilisant sur les graines de myrtille et peut-être de les protéger contre des agents pathogènes nocifs [7,8].

Bien que nos résultats indiquent clairement que le passage dans l'intestin du loup a augmenté la vitesse et le taux de germination des graines de myrtille, nous sommes moins certains de l'ampleur de ces augmentations. Notre incertitude découle de la variabilité des vitesses de germination et des taux de germination observés dans nos essais témoins (Figure 1B). En particulier, l'essai témoin de 2017 a présenté un taux de germination considérablement plus faible (42%) que les deux autres essais témoins (81 à 91%), pour des raisons inconnues. Nous soupçonnons que les différences entre les essais témoins s'expliquent par des variations dans l'extraction des graines ainsi que dans les procédures et durées de stockage. Si l'on part du principe que l'essai témoin le plus performant est représentatif du taux de germination des myrtilles, alors le passage dans l'intestin du loup a augmenté le taux de germination global de 5% (96% contre 91% pour le témoin). Si l'on regroupe les données de tous les essais témoins et que l'on suppose qu'elles sont représentatives, le passage dans l'appareil digestif du loup a alors augmenté le taux de germination global de 27% (96% contre 69% pour le groupe témoin). Même si les loups n'augmentaient le taux de germination que de 5%, cela pourrait représenter un nombre considérable de plantes propagées, étant donné que les excréments de loups contenant des myrtilles sont nombreux et largement répandus pendant les mois d'été dans la GVE [16,18].

Nos travaux révèlent que les loups sont les plus grands canidés connus pour améliorer la vitesse de germination et le taux de germination des graines issues des fruits qu'ils ont consommés. De nombreux canidés de plus petite taille occupant un rôle de mésocarnivores, tels que les chacals dorés (*Canis aureus*), les coyotes (*Canis latrans*) et les renards roux (*Vulpes vulpes*), consomment régulièrement des baies et d'autres fruits lorsqu'ils en trouvent [29-31]. **Cependant**, l'effet de l'ingestion de graines par les canidés sur le taux de germination semble spécifique à chaque espèce. Par exemple, plusieurs études ont montré que le passage des fruits et des graines dans le tube digestif des renards roux et des coyotes augmentait la vitesse et le taux de germination [32-34]. **En revanche**, le passage des fruits et des graines dans le tube digestif des chiens (*Canis lupus familiaris*), des coyotes, des renards gris (*Urocyon cinereoargenteus*), des renards crabivores (*Cerdocyon thous*) et de plusieurs autres canidés a réduit le taux de germination et la vitesse de germination, voire n'a eu aucun effet sur ceux-ci [21, 35-39]. **Pour autant**, à notre connaissance, aucune étude n'a examiné l'influence des loups sur la germination des graines issues de fruits, probablement parce que (1) les loups sont des

prédateurs apicaux qui chassent principalement des proies de grande taille, (2) leur régime alimentaire est moins varié que celui de la plupart des canidés ayant des effets positifs sur la germination des graines et (3) leurs tendances frugivores saisonnières n'étaient pas bien documentées jusqu'à récemment [16,18,19]. Nos travaux montrent que le plus grand canidé existant, bien qu'il soit fortement carnivore, peut avoir des effets positifs sur la germination des graines de certains fruits. Il convient de noter que nos résultats s'appuient sur des graines extraites de cinq excréments recueillis sur une période de deux ans, provenant d'un nombre inconnu de loups (ces excréments pourraient tous provenir d'un seul loup ou de cinq loups différents). Bien que nous soupçonnions que les loups individuels aient probablement des effets similaires sur le taux de germination et la vitesse de germination des myrtilles, des travaux futurs visant à examiner les effets de chaque loup sur ces paramètres seraient utiles pour mieux comprendre comment les loups influencent la germination des myrtilles.

Nos résultats mettent en évidence un autre lien entre les loups et les processus écologiques à plus grande échelle dans les écosystèmes boréaux [40-43]. Par le simple fait de consommer des myrtilles, les loups peuvent faciliter la propagation des myrtilliers en dispersant leurs graines, qui ont de meilleures chances de germer, sur de vastes zones. Les loups parcourent régulièrement de longues distances, peuvent effectuer d'importants déplacements quotidiens [44,45] et pourraient donc jouer un rôle significatif dans la dispersion des graines au-delà de leur aire de répartition locale. La plupart des loups de la GVE consomment des myrtilles chaque année [16, 17] et se nourrissent dans différentes parcelles de myrtilles réparties sur l'ensemble de leur territoire (Figure 3) [46], transportant ainsi les graines de myrtilles d'une zone à d'autres parcelles, ce qui peut avoir de multiples effets. La dispersion des graines par les loups peut accroître la diversité génétique des parcelles de myrtilles, ce qui pourrait renforcer leur résilience face aux ravageurs et aux agents pathogènes [7, 8]. **De plus**, les loups peuvent initier la colonisation de nouvelles parcelles de baies dans différents habitats au sein de leur territoire, tels que des habitats récemment perturbés (par exemple, des crêtes rocheuses ou des tourbières ayant subi une coupe à blanc, des forêts brûlées).

On ignore combien de temps les loups conservent les graines de myrtilles dans leur intestin avant de les excréter, et il serait utile de déterminer ces temps de rétention intestinale pour comprendre jusqu'où les loups dispersent les graines de baies. Même si les graines n'étaient conservées que pendant 1 à 2h, les loups pourraient les disperser sur de longues distances, étant donné qu'ils peuvent parcourir 8,7 km/h [47] (Figure 3). Des travaux récents menés dans un écosystème boréal du sud du Minnesota ont estimé que les loups conservaient des spores fongiques dans leur intestin pendant 16,1 heures après avoir consommé de petits mammifères porteurs de spores (49% des excréments de loups examinés contenaient des spores), ce qui leur permettait de disséminer ces spores sur une distance moyenne estimée à 3,5 km [43]. **Ainsi**, nos résultats, combinés à ces recherches, mettent en évidence un rôle écologique sous-estimé des loups dans les systèmes boréaux : celui de disperseurs de graines et de spores.

Les loups consomment des fruits dans divers écosystèmes en dehors de la GVE. Par exemple, des analyses d'excréments de loups dans le nord de l'Italie et au Québec ont montré que les myrtilles, les pommes (*Malus* spp.), les mûres (*Rubus* spp.) et les poires (*Pyrus* spp.) constituaient d'importantes sources alimentaires saisonnières pour les loups [14,15]. Il serait utile d'évaluer si les loups ont des effets positifs similaires sur la vitesse de germination et le

taux de réussite des graines de fruits dans des écosystèmes situés en dehors de la VE, afin de déterminer si ce schéma est omniprésent dans d'autres écosystèmes et pour d'autres espèces fructifères. **De plus**, évaluer si les graines de myrtilles déposées par les loups germent plus rapidement et avec un meilleur taux de réussite dans des parcelles en plein air permettrait de déterminer si les schémas expérimentaux que nous avons documentés se reflètent dans des environnements naturels, plus dynamiques. Par exemple, dans les milieux naturels, la germination est un processus complexe et dynamique où de nombreux facteurs, tels que le microhabitat dans lequel les graines sont déposées, ainsi que l'agrégation des graines au sein de chaque excrément, influencent probablement la vitesse et le succès de la germination [48–51]. **Ainsi**, de telles études pourraient mieux mettre en lumière dans quelle mesure les loups sont liés à la dynamique de la dispersion des graines de fruits dans les écosystèmes et l'influencent. Quelle que soit l'ampleur de l'effet des loups sur la dispersion des graines, nos résultats mettent en évidence une autre manière dont les loups semblent être liés à des processus écologiques plus larges dans les forêts boréales [40–43].

## References

1. Howe H, Miriti M. 2004 When seed dispersal matters. *BioScience* **54**, 651–660. (doi:10.1641/0006-3568(2004)054[0651:WSDM]2.0.CO;2)
2. Janzen D. 1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* **104**, 501–528. (doi:10.1086/282687)
3. Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J. 2003 The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **34**, 575–604. (doi:10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.34.011802.132428)
4. Valiente-Banuet A et al. 2019 Beyond species loss: extinction of interactions in a changing world. *Funct. Ecol.* **29**, 299–307. (doi:10.1111/1365-2435.12356)
5. Eriksson O. 2016 Evolution of angiosperm seed disperser mutualisms: the timing of origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores. *Biol. Rev.* **91**, 168–186. (doi:10.1111/BRV.12164)
6. Tiffney BH. 1984 Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **71**, 551. (doi:10.2307/2399037)
7. Soltani E, Baskin CC, Baskin JM, Heshmati S, Mirfazeli MS. 2018 A meta-analysis of the effects of frugivory (endozoochory) on seed germination: role of seed size and kind of dormancy. *Plant Ecol.* **219**, 1283–1294. (doi:10.1007/S11258-018-0878-3/METRICS)
8. Traveset A, Robertson AW, Rodríguez-Pérez J. 2007 A review on the role of endozoochory in seed germination. In *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp. 78–103. Cambridge, MA: CABI Publishing. (doi:10.1079/9781845931650.0078)
9. Abiyu A, Teketay D, Glatzel G, Gratzel G. 2015 Tree seed dispersal by African civets in the Afromontane Highlands: too long a latrine to be effective for tree population dynamics. *Afr. J. Ecol.* **53**, 588–591. (doi:10.1111/AJE.12198)
10. Muñoz-Gallego R, Fedriani JM, Traveset A. 2019 Non-native mammals are the main seed dispersers of the ancient Mediterranean palm *Chamaerops humilis* L. in the Balearic Islands: rescuers of a lost seed dispersal service? *Front. Ecol. Evol.* **7**, 434171. (doi:10.3389/FEVO.2019.00161)
11. Tsunamoto Y, Tsuruga H, Kobayashi K, Sukegawa T, Asakura T. 2024 Seed dispersal function of the brown bear *Ursus arctos* on Hokkaido Island in northern Japan: gut passage time, dispersal distance, germination, and effects of remaining pulp. *Oecologia* **204**, 505–515. (doi:10.1007/S00442-024-05510-5)
12. Metz MC, Smith DW, Vucetich JA, Stahler DR, Peterson RO. 2012 Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. *J. Anim. Ecol.* **81**, 553–563. (doi:10.1111/J.1365-2656.2011.01945.X)
13. Newsome TM et al. 2016 Food habits of the world's grey wolves. *Mamm. Rev.* **46**, 255–269. (doi:10.1111/MAM.12067)
14. Meriggi A, Rosa P, Brangi A, Matteucci C. 1991 Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriol.* **36**, 141–151. (doi:10.4098/AT.ARCH.91-11)
15. Tremblay J-P, Jolicœur H, Lemieux R. 2001 Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jacques-Cartier Highlands, Quebec. *Alces* **37**, 1–12. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/531>.
16. Evavold IC, Gable TD, Homkes AT, Bump JK. 2024 Wolves foraging on berries is likely a widespread behavior in southern boreal ecosystems. *Ecosphere* **15**, e70035. (doi:10.1002/ECS2.70035)
17. Gable TD, Windels SK, Bruggink JG. 2017 Estimating biomass of berries consumed by gray wolves. *Wildl. Soc. Bull.* **41**, 129–131. (doi:10.1002/WSB.730)
18. Gable TD, Windels SK, Bruggink JG, Barber-Meyer SM. 2018 Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. *Am. Midl. Nat.* **179**, 15–27. (doi:10.1674/0003-0031-179.1.15)
19. Homkes AT, Gable TD, Windels SK, Bump JK. 2020 Berry important? Wolf provisions pups with berries in northern Minnesota. *Wildl. Soc. Bull.* **44**, 221–223. (doi:10.1002/WSB.1065)
20. Draper JP, Young JK, Schupp EW, Beckman NG, Atwood TB. 2022 Frugivory and seed dispersal by carnivores. *Front. Ecol. Evol.* **10**, 864864. (doi:10.3389/FEVO.2022.864864)
21. Morales-Paredes C, Valdivia CE, Sade S. 2015 Frugivory by native (*Lycalopex* spp.) and allochthonous (*Canis lupus familiaris*) canids reduces the seed germination of litre (*Litorea caustica*) in central Chile. *Bosque (Valdivia)* **36**, 481–486. (doi:10.4067/S0717-92002015000300014)
22. Nakashima Y, Do Linh San E. 2022 Seed dispersal by mesocarnivores: importance and functional uniqueness in a changing world. In *Small carnivores: evolution, ecology, behaviour, and conservation*, pp. 347–391. Oxford, UK: Wiley-Blackwell.
23. Reis SCD, Dias JHP, Sousa L, Chiarello AG, Sá MED, Ramos IP. 2023 Germination of fruits eaten by the maned wolf *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815)(Carnivora, Canidae). *Biota Neotrop.* **23**, e20221413. (doi:10.1590/1676-0611-BN-2022-1413)
24. Romano A, Stevanato P. 2020 Germination data analysis by time-to-event approaches. *Plants* **9**, 617. (doi:10.3390/plants9050617)
25. Therneau T. 2026 survival: Survival Analysis. R package version 3.8-6. <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.
26. Fedriani JM, Zywiec M, Delibes M. 2012 Thieves or mutualists? Pulp feeders enhance endozoochore local recruitment. *Ecology* **93**, 575–587. (doi:10.1890/11-0429.1)
27. McNair JN, Sunkara A, Frobish D. 2012 How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. *Seed Sci. Res.* **22**, 77–95. (doi:10.1017/S0960258511000547)

28. R Core Team. 2026 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
29. Balestrieri A, Gigliotti S, Caniglia R, Velli E, Zambuto F, de Giorgi E, Mucci N, Tremolada P, Gazzola A. 2024 Nutritional ecology of a prototypical generalist predator, the red fox (*Vulpes vulpes*). *Sci. Rep.* **14**, 1–12. (doi:10.1038/S41598-024-58711-6)
30. Jensen AJ, Marneweck CJ, Kilgo JC, Jachowski DS. 2022 Coyote diet in North America: geographic and ecological patterns during range expansion. *Mamm. Rev.* **52**, 480–496. (doi:10.1111/mam.12299)
31. Lange PN, Lelieveld G, De Knecht HJ. 2021 Diet composition of the golden jackal *Canis aureus* in south-east Europe—a review. *Mamm. Rev.* **51**, 207–213. (doi:10.1111/mam.12235)
32. Cancio I, González-Robles A, Bastida JM, Manzaneda AJ, Salido T, Rey PJ. 2016 Habitat loss exacerbates regional extinction risk of the keystone semiarid shrub *Ziziphus lotus* through collapsing the seed dispersal service by foxes (*Vulpes vulpes*). *Biodivers. Conserv.* **25**, 693–709. (doi:10.1007/S10531-016-1085-Y)
33. Juan T, Sagrario A, Jesús H, Cristina CM. 2006 Red fox (*Vulpes vulpes* L.) favour seed dispersal, germination and seedling survival of Mediterranean hackberry (*Celtis australis* L.). *Acta Oecol.* **30**, 39–45. (doi:10.1016/j.actao.2006.01.004)
34. Rebein M, Davis CN, Abad H, Stone T, del Sol J, Skinner N, Moran MD. 2017 Seed dispersal of *Diospyros virginiana* in the past and the present: evidence for a generalist evolutionary strategy. *Ecol. Evol.* **7**, 4035–4043. (doi:10.1002/ECE3.3008)
35. Campos CM, Ojeda RA. 1997 Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *J. Arid Environ.* **35**, 707–714. (doi:10.1006/jare.1996.0196)
36. Cypher BL, Cypher EA. 1999 Germination rates of tree seeds ingested by coyotes and raccoons. *Am. Midl. Nat.* **142**, 71–76. (doi:10.1674/0003-0031(1999)142[0071:GROTSI]2.0.CO;2)
37. Draper JP, Atwood TB, Beckman NG, Kettenring KM, Young JK. 2021 Mesopredator frugivory has no effect on seed viability and emergence under experimental conditions. *Ecosphere* **12**, e03702. (doi:10.1002/ecs2.3702)
38. de Lima REM, de Sá Dechoum M, Castellani TT. 2015 Native seed dispersers may promote the spread of the invasive Japanese raisin tree (*Hovenia dulcis* Thunb.) in seasonal deciduous forest in southern Brazil. *Trop. Conserv. Sci.* **8**, 846–862. (doi:10.1177/194008291500800318)
39. Silverstein RP. 2005 Germination of native and exotic plant seeds dispersed by coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *Southwest. Nat.* **50**, 472–478. (doi:10.1894/0038-4909(2005)050[0472:GONAEP]2.0.CO;2)
40. Bump JK, Webster CR, Vucetich JA, Peterson RO, Shields JM, Powers MD. 2009 Ungulate carcasses perforate ecological filters and create biogeochemical hotspots in forest herbaceous layers allowing trees a competitive advantage. *Ecosystems* **12**, 996–1007. (doi:10.1007/s10021-009-9274-0)
41. Gable TD, Johnson-Bice SM, Homkes AT, Windels SK, Bump JK. 2020 Outsized effect of predation: wolves alter wetland creation and recolonization by killing ecosystem engineers. *Sci. Adv.* **6**, eabc5439. (doi:10.1126/sciadv.abc5439)
42. Hoy SR, Hedrick PW, Peterson RO, Vucetich LM, Brzeski KE, Vucetich JA. 2023 The far-reaching effects of genetic process in a keystone predator species, grey wolves. *Sci. Adv.* **9**, eadc8724. (doi:10.1126/sciadv.adc8724)
43. Stephens RB, Moll RJ, McGraw AM, Caiafa MV, Smith ME, Donner DM, Joyce MJ. 2025 Beyond predators: carnivores as secondary dispersers of mycorrhizal fungi. *Ecol. Lett.* **28**, e70282. (doi:10.1111/ele.70282)
44. Burkholder BL. 1959 Movements and behavior of a wolf pack in Alaska. *J. Wildl. Manag.* **23**, 1–11. (doi:10.2307/3797740)
45. Pimlott DH, Shannon JA, Kolenosky GB. 1969 *The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park, Ontario*. Research report (Wildlife), no. 87, pp. 92. Toronto, ON: Ontario Department of Lands and Forests.
46. Gable TD, Homkes AT, Bump JK. 2025 The ecology of wolves in the Greater Voyageurs Ecosystem: insights from a decade of research. In *Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States: an endangered species success story*, 2nd edn. New York, NY: Springer.
47. Mech LD. 1994 Regular and homeward travel speeds of arctic wolves. *J. Mamm.* **75**, 741–742. (doi:10.2307/1382524)
48. Carvalho ASR, De Andrade LG, De Andrade ACS. 2021 Germination of small tropical seeds has distinct light quality and temperature requirements, depending on microhabitat. *Plant Biol.* **23**, 981–991. (doi:10.1111/plb.13328)
49. García-Rodríguez A, Albrecht J, Szczutkowska S, Valido A, Farwig N, Selva N. 2021 The role of the brown bear *Ursus arctos* as a legitimate megafaunal seed disperser. *Sci. Rep.* **11**, 1282. (doi:10.1038/s41598-020-80440-9)
50. Rice KJ. 1985 Responses of *Erodium* to varying microsites: the role of germination cueing. *Ecology* **66**, 1651–1657. (doi:10.2307/1938027)
51. Towers IR, Merritt DJ, Erickson TE, Mayfield MM, Dwyer JM. 2022 Variable seed bed microsite conditions and light influence germination in Australian winter annuals. *Oecologia* **198**, 865–875. (doi:10.1007/s00442-021-05091-7)
52. Gross AD, Gable TD, Homkes AT, Winnett-Murray K, Woodside R, Bump JK, Murray KG. 2026 Supplementary material from: Wolves increase germination speed and success of blueberries. Figshare. (doi:10.6084/m9.figshare.c.8605320)