

Chevauchement spatial, proximité et utilisation de l'habitat des loups individuels au sein d'une même meute

Wildlife Society Bulletin 9999:1–10; 2014; DOI: 10.1002/wsb.506



Original Article

Spatial Overlap, Proximity, and Habitat use of Individual Wolves Within the Same Packs

JOHN F. BENSON,^{1,2} *Environmental and Life Sciences Graduate Program, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada*

BRENT R. PATTERSON, *Wildlife Research and Monitoring Section, Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada*

Résumé

Les meutes sont les groupes sociaux et reproducteurs de base des populations de loups (*Canis* spp.) et constituent souvent l'unité d'échantillonnage pour la recherche sur les loups. Les chercheurs supposent généralement, de manière explicite ou implicite, que les données télémétriques d'un seul loup peuvent être utilisées pour représenter l'utilisation de l'espace, la distribution, la présence et la sélection des ressources de la meute. Nous avons testé ces hypothèses critiques à l'aide de la télémétrie Global Positioning System en comparant directement la taille du domaine vital, la probabilité de chevauchement spatial, la proximité saisonnière et l'utilisation de l'habitat des individus au sein des meutes de loups dans le centre et le nord de l'Ontario, au Canada, entre 2006 et 2010. L'utilisation de l'espace était similaire et la probabilité de chevauchement était élevée pour les loups au sein des meutes pour les contours individuels de 95% du domaine vital. La variation était plus importante pour les contours à 50%, ce qui indique que les loups individuels peuvent utiliser l'espace différemment au sein des territoires. Les loups au sein des meutes passaient plus de temps <100 m et <1 km les uns des autres pendant l'hiver (\bar{x} = 66 et 75%, respectivement) que pendant les autres saisons (\bar{x} = 33 et 40%, respectivement), ce qui corrobore les résultats antérieurs selon lesquels la cohésion de la meute était la plus élevée en hiver. Les individus de toutes les meutes présentaient des différences dans l'utilisation de variables de ressources spécifiques lorsqu'ils étaient séparés par >100 m. L'utilisation des variables d'habitat était plus similaire lorsque nous avons comparé la sélection des ressources des individus au sein des meutes utilisant tous les emplacements (indépendamment de la proximité), bien que nous ayons encore détecté des différences au sein de la plupart des meutes. Nos résultats suggèrent que les données télémétriques des loups individuels peuvent être utilisées pour estimer de manière fiable les territoires des meutes, mais que les chercheurs doivent être prudents lorsqu'ils font des déductions au niveau de la meute concernant l'espace à une échelle plus fine et l'utilisation de l'habitat dans les domaines vitaux en se basant sur les données des animaux individuels.

INTRODUCTION

Les meutes de loups (*Canis* spp.) sont généralement constituées d'un couple reproducteur et de leur progéniture et fonctionnent comme des unités étroitement intégrées tout au long de l'année (Mech et Boitani 2003). Cependant, les chercheurs sur le loup reconnaissent depuis longtemps que les individus d'une meute passent du temps séparés les uns des autres et que la cohésion de la meute varie au cours de l'année (Fritts et Mech 1981, Peterson et al. 1984, Messier 1985a, Fuller 1989). Néanmoins, en tant que groupes sociaux et reproducteurs de base des populations de loups, les meutes sont généralement l'unité d'échantillonnage d'intérêt pour la recherche sur le comportement et la démographie des loups. La plupart de ce que nous savons sur l'écologie des loups provient

d'études utilisant la télémétrie ou des observations directes depuis des avions (Mech 1995, Fuller et al. 2003). Compte tenu de la difficulté et du coût de la capture et du radiocollage des loups, la plupart des études ne sont pas en mesure de poser un collier à tous les individus des meutes étudiées (par exemple, Mladenoff et al. 1995, Hayes et Harestad 2000). Ainsi, de nombreux aspects de la recherche et de la gestion des loups reposent sur l'hypothèse critique que le comportement d'un individu au sein d'une meute reflète celui de la meute dans son ensemble.

Plus précisément, les chercheurs ont généralement supposé, de manière explicite ou implicite, que les données de télémétrie de ≥ 1 loups individuels peuvent être utilisées pour estimer avec précision le territoire de la meute (par exemple, Mladenoff et al. 1995, Benson et al. 2012) et l'utilisation de l'habitat (par exemple, Houle et al. 2010, Morehouse et Boyce 2013). De plus, les études sur la dynamique prédateur-proie supposent souvent que les loups au sein des meutes passent la majorité du temps ensemble et occupent des domaines vitaux pratiquement identiques. Par exemple, les études visant à quantifier les réponses comportementales des ongulés aux loups ont utilisé des données de télémétrie pour déterminer la présence des loups et leur proximité avec les wapitis (*Cervus elaphus* ; Creel et al. 2005, Middleton et al. 2013). Ces auteurs ont reconnu les limites de l'absence de suivi de l'ensemble de la meute, car des loups sans collier auraient pu se trouver à proximité de wapitis focaux et ne pas être détectés (Creel et al. 2005, 2013, Middleton et al. 2013). Les relevés aériens sont souvent utilisés pour estimer l'abondance, la densité et la taille des meutes à des fins de recherche ou de gestion et ces relevés sont généralement effectués sur des périodes d'échantillonnage relativement courtes en hiver (par exemple, Becker et al. 1998, Patterson et al. 2004). Si les loups individuels des meutes sont séparés pendant la période d'enquête, cela peut conduire à des estimations inexactes de la densité et de la taille des meutes. Il est clair que des comparaisons directes des **contours** des domaines vitaux, du **chevauchement spatial**, de l'utilisation de l'habitat et de la proportion de temps passé à proximité par les loups individuels au sein des meutes seraient bénéfiques pour les chercheurs et les gestionnaires impliqués dans le suivi des meutes de loups.

Les problèmes potentiels liés à l'utilisation de loups individuels pour faire des déductions au niveau de la meute et l'incertitude associée à la **cohésion** de la meute ont été reconnus (par exemple, Creel et al. 2013). Cependant, malgré l'utilisation généralisée de la télémétrie par système de positionnement global (GPS) pour étudier les loups, la cohésion de la meute a surtout été étudiée par des études antérieures utilisant un nombre relativement faible d'emplacements de télémétrie à très haute fréquence (VHF) collectés pendant la journée (Peterson et al. 1984, Messier 1985a, Fuller 1989). De plus, Jedrzejewski et al. (2007) ont rapporté la proportion de chevauchement des domaines vitaux des individus radio-équipés au sein de ≤ 4 meutes en utilisant la télémétrie VHF collectée à la fois la nuit et le jour. Plus récemment, l'étude des loups par télémétrie GPS est devenue courante, ce qui devrait permettre d'examiner plus en détail le comportement des individus au sein des meutes. En effet, ≥ 2 études ont examiné la cohésion de la meute à l'aide de la télémétrie GPS, mais uniquement dans des situations écologiques spécifiques (au niveau des carcasses ; Metz et al. 2011) ou de manière relativement superficielle par des chercheurs poursuivant des questions plus larges (voir les informations complémentaires dans Middleton et al. 2013). L'analyse de données de télémétrie GPS intensives et très précises, collectées tout au long de périodes quotidiennes et annuelles, permettrait une compréhension plus complète de la dynamique au sein des meutes.

Les chercheurs ont inclus plusieurs loups des mêmes meutes dans des modèles de sélection des ressources avec des effets aléatoires pour chaque meute et chaque loup individuel et ont constaté que, bien que le comportement de sélection des ressources au sein des meutes soit fortement corrélé, il n'est pas identique (Hebblewhite et Merrill 2008, Houle et al. 2010). Morehouse et Boyce (2013) ont comparé la sélection des ressources entre les membres de la meute en utilisant des colliers de télémétrie par satellite GPS et Argos appariés, déployés sur différents individus au sein des meutes. Cependant, leur objectif était d'évaluer les effets des différents systèmes de télémétrie, et l'erreur plus importante associée aux emplacements de télémétrie par satellite a empêché une évaluation significative des différences comportementales potentielles (Morehouse et Boyce 2013). Une comparaison directe de l'utilisation simultanée des caractéristiques de l'habitat par plusieurs membres de la meute à l'aide de la télémétrie GPS, accompagnée d'estimations de la proportion de temps que ces membres de la meute passent séparément, permettrait de clarifier l'étendue et la nature des différences intra-meute dans l'utilisation de l'habitat.

Nous avons utilisé les données GPS recueillies auprès de 12 canidés (11 loups et 1 coyote de l'Est [*Canis latrans*] ; voir Zone d'étude) dans six meutes de l'Ontario, au Canada, pour comparer les contours des domaines vitaux, la probabilité de chevauchement spatial, la proximité saisonnière et l'utilisation saisonnière de l'habitat entre les individus au sein des meutes. Nous avons testé des hypothèses critiques concernant le comportement individuel et la cohésion au sein des meutes et, par conséquent, nos résultats devraient fournir une orientation pour les études futures et les efforts de gestion impliquant un échantillonnage incomplet des loups au sein des meutes.

ZONE D'ÉTUDE

Les loups gris (*Canis lupus*), les loups de l'Est (*C. lycaon*) et les coyotes de l'Est habitent le centre de l'Ontario dans le parc provincial Algonquin (PPA) et ses environs, où une hybridation considérable s'est produite (Rutledge et al. 2010a, Benson et al. 2012). Cependant, malgré le flux génétique important entre les canidés du centre de l'Ontario, ils présentent une structure sociale similaire, tant au sein des meutes qu'entre elles, à celle des loups dans les populations du monde entier. Plus précisément, les meutes de canidés du centre de l'Ontario étaient presque entièrement composées de couples reproducteurs et de leur progéniture (Rutledge et al. 2010b, Benson et al. 2012), comme les meutes de loups ailleurs (Mech et Boitani 2003). En outre, les canidés du centre de l'Ontario sont fortement territoriaux, quelle que soit leur ascendance génétique, et présentent une organisation socio-spatiale qui ressemble beaucoup à celle des loups gris (Benson et Patterson 2013). Nous avons étudié les canidés dans l'APP (trois meutes de loups), dans l'unité de gestion de la faune 49 (UGF49 ; une meute de loups) et dans les Kawartha Highlands (KH ; une meute de loups-coyotes ; Fig. 1) dans le centre de l'Ontario. De plus, nous avons étudié deux loups gris dans une meute de la forêt boréale du nord de l'Ontario, près de Nakina, Ontario (Fig. 2).

Tous les sites étudiés étaient une combinaison de forêts de feuillus, de conifères et de forêts mixtes entrecoupées de zones humides et de nombreux lacs. Cependant, la proportion de types de couverture spécifiques différait entre les sites du centre et du nord, les forêts de feuillus et de conifères étant plus répandues dans le centre et le nord de l'Ontario, respectivement. La récolte du bois a eu lieu dans tous les sites, mais elle était limitée dans le PPA, où aucune coupe à blanc n'était autorisée. La chasse au loup et au coyote par le piégeage et le tir était autorisée sur une base saisonnière (automne et hiver) dans l'UGF49, à Nakina et dans certaines parties de KH. La chasse aux canidés était interdite dans le PPA et le tir (mais pas le piégeage) était interdit dans la région

caractéristique des Kawartha Highlands dans le KH. Les principales proies des canidés dans le centre de l'Ontario étaient le cerf de virginie (*Odocoileus virginianus*), l'orignal (*Alces alces*) et le castor (*Castor canadensis*), tandis que l'orignal, le castor et le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) étaient les principales proies dans le nord de l'Ontario (Forbes et Theberge 1996 ; B. R. Patterson, ministère des Richesses naturelles de l'Ontario, données non publiées).

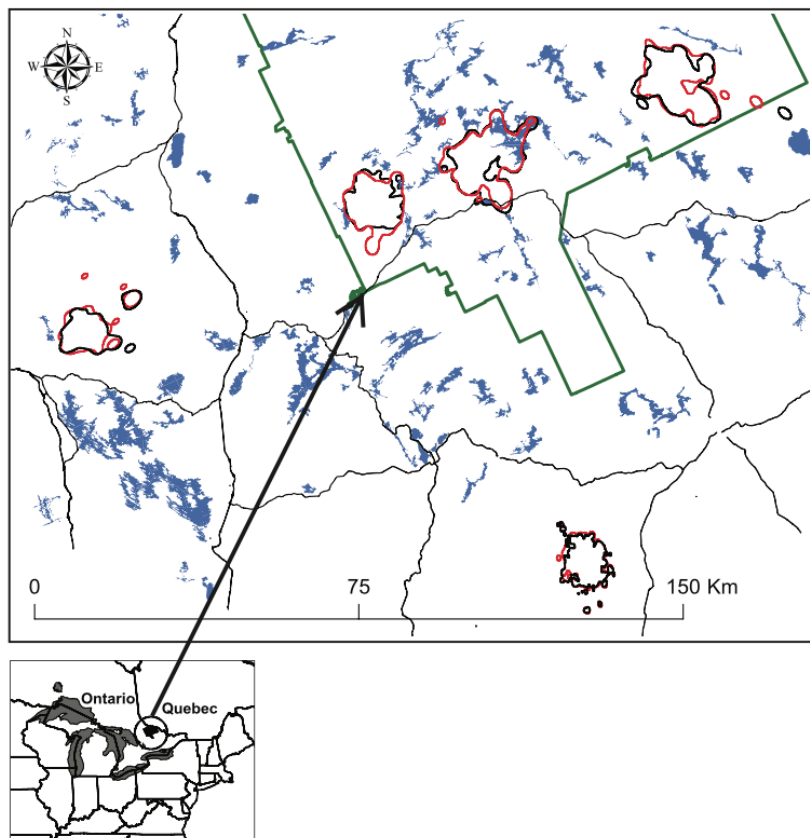


FIGURE 1. Étude du centre de l'Ontario (Canada) montrant les variations de 95% (avec des lignes noires ou rouges) pour 10 canidés dans cinq meutes du Parc provincial d'Algonquin (PPA), de l'Unité de gestion de la faune 49 (UGF49) et des Kawartha Highlands (KH) entre 2006 et 2010. Les limites du PPA sont indiquées par un contour vert, les routes principales par des lignes noires et les lacs principaux par des lignes bleues

MÉTHODES

Capture et télémétrie

De 2004 à 2010, nous avons capturé des canidés à l'aide de pièges à pattes rembourrés, de collets modifiés ou de filets lancés depuis des hélicoptères. Nous avons estimé les classes d'âge des animaux capturés comme étant des louveteaux (0-1), des yearlings (1-2), ou des adultes (>2) en utilisant l'usure et la coloration des dents (Gipson et al. 2000). Nous avons déployé des colliers GPS sensibles à la mortalité (Lotek Wireless, Newmarket, ON, Canada) sur les animaux capturés et avons également effectué des prélèvements sanguins pour l'analyse de l'ADN. Toutes les captures et manipulations ont été effectuées conformément aux protocoles de soins aux animaux du ministère des Richesses naturelles de l'Ontario et de l'Université Trent. L'ascendance de tous les canidés utilisés dans nos analyses a été déterminée par des analyses génétiques antérieures utilisant 12 loci microsatellites (Benson et al. 2012, 2013 ; B. R. Patterson et al., ministère des Richesses naturelles de l'Ontario, données non publiées). Les canidés utilisés dans nos analyses actuelles étaient des loups de l'Est ($n = 6$), des hybrides loup gris-loup de l'Est ($n = 3$), des loups gris ($n = 2$) ou des coyotes de l'Est ($n = 1$; Tableau 1). Par souci de simplicité, nous faisons référence ci-après aux loups de l'Est, aux loups gris et aux hybrides de loup gris de l'Est. Nous avons également utilisé

les résultats des analyses généalogiques publiées précédemment (Rutledge et al. 2010b, Benson et al. 2012) pour identifier les individus reproducteurs au sein des meutes. Nous avons mené des enquêtes répétées de suivi aérien et terrestre pour compter les animaux et les traces afin de déterminer les associations de meutes et d'estimer leur taille. Nos analyses se limitent aux cas où nous avons obtenu simultanément ≥ 45 jours de données GPS continues de deux animaux d'une même meute (Tableau 1). Nous avons utilisé des données provenant de plages de dates identiques pour les membres d'une même meute afin d'estimer les contours du domaine vital, le chevauchement de l'utilisation de l'espace et l'utilisation de l'habitat, afin de nous assurer que toute différence était due au comportement plutôt qu'à des divergences temporelles. Le succès de la fixation des colliers GPS était de 91%. Une étude concomitante menée dans le PPA avec des colliers GPS Lotek stationnaires a révélé une erreur de localisation moyenne de 12,5 m (écart-type = 2,3-4,2, $n = 2\ 300$ fixations) pour toutes les fixations bidimensionnelles et tridimensionnelles, et aucune preuve de biais GPS induit par l'habitat (Maxie 2009). Ainsi, nous avons supposé que nos résultats et nos inférences n'étaient pas fortement affectés par les erreurs de localisation ou les repères télémétriques manqués. Nous avons utilisé 13 080 emplacements dans nos analyses (\bar{x} emplacements/animal = 1 090, SE = 230, $n = 12$; Tableau 1).

TABLEAU 1. Informations démographiques et sociales pour 12 canidés au sein de six meutes dans lesquelles nous avons suivi deux loups simultanément dans le centre et le nord de l'Ontario, Canada, 2006-2010. Pour chaque individu, nous indiquons le nom de la meute, la zone d'étude, le type de *Canis* (basé sur des analyses génétiques), le statut de reproduction, le sexe, l'âge, la taille de la meute (nombre d'animaux), le nombre d'emplacements utilisés pour l'estimation du domaine vital et le nombre de jours pendant lesquels les deux canidés ont été suivis simultanément

Pack and ID	Area	Canis type	Status	Sex	Age	Pack size	Locations	Days tracked
Sunday1	APP ^a	Eastern wolf	Non-breeder	F	Ad	4	750	69
Sunday2	APP ^a	Eastern wolf	Breeder	F	Ad	4	1,039	69
Potter1	APP ^a	Eastern × gray wolf	Non-breeder	M	2 yr	6	723	92
Potter2	APP ^a	Eastern wolf	Breeder	F	Ad	6	727	92
Jocko1	APP ^a	Eastern wolf	Unknown	M	Ad	7	1,303	121
Jocko2	APP ^a	Eastern wolf	Breeder	F	Ad	7	1,114	121
Storm1	WMU49 ^b	Eastern × gray wolf	Breeder	F	Ad	3	150	45
Storm2	WMU49 ^b	Eastern × gray wolf	Breeder	M	Ad	3	179	45
Gold1	KH ^c	Eastern wolf	Breeder	F	Ad	5	2,635	340
Gold2	KH ^c	Eastern coyote	Unknown ^d	M	Ad	5	2,635	340
Esnagami1	Nakina	Gray wolf	Unknown	M	Ad	4	896	149
Esnagami2	Nakina	Gray wolf	Unknown	M	Ad	4	930	149

^a Algonquin Provincial Park.

^b Wildlife Management Unit 49.

^c Kawartha Highlands.

^d Presumed breeder not confirmed with DNA.

Estimation du domaine vital et chevauchement

Les territoires peuvent être définis comme la partie défendue d'un domaine vital (Burt 1943, Mech 1970). Nous utilisons ici le terme de territoire pour désigner la zone défendue et patrouillée conjointement par les meutes de loups. Nous parlons de domaine vital, ou de contours de domaine vital, lorsque nous nous référons aux polygones spatiaux estimés à partir des données de télémétrie d'un individu. Ces définitions sont importantes car l'un de nos objectifs était d'évaluer si les domaines vitaux des individus fournissent une représentation adéquate du territoire d'une meute. Cependant, nous reconnaissons également l'incertitude inhérente à la tentative de définir les territoires des loups étant donné leur nature dynamique dans le temps et l'espace, et la nature flexible de leurs limites en réponse à des facteurs sociaux et écologiques fluctuants (Mech et Boitani 2003). Certains loups résidents du PPA migrent de leurs territoires pendant l'hiver pour exploiter les proies abondantes dans les parcs à cerfs des zones adjacentes au PPA (Cook et al. 1999). Ainsi, nous avons exclu les emplacements obtenus lors de ces incursions hivernales par deux loups d'une

meute du PPA (Jocko ; Tableau 1) car notre objectif était de comparer l'utilisation de l'espace, le chevauchement et l'utilisation de l'habitat pendant que les loups occupaient les territoires. Nous avons également exclu 25 emplacements recueillis lors d'une **excursion extraterritoriale** d'une semaine effectuée par un loup mâle adulte de la meute du nord de l'Ontario, au cours de laquelle il s'est éloigné de 64 km de la limite du contour de son domaine vital de 95% avant de revenir et de reprendre son comportement territorial. Nous avons estimé les contours du domaine vital saisonnier à noyau fixe de 95 et 50% et les distributions d'utilisation à l'aide de l'estimateur plug-in pour déterminer la largeur de bande (Sheather et Jones 1991) en utilisant tous les emplacements disponibles pour chaque animal, sauf les exceptions mentionnées ci-dessus. Certains colliers étaient programmés avec des horaires de fixation variables à l'intérieur d'un même collier et d'un collier à l'autre (les localisations étaient collectées toutes les 0,25 à 8 heures). Nous avons donc pondéré les localisations en fonction du temps écoulé entre les fixations afin de nous assurer que les zones utilisées par les loups pendant les périodes où les fixations sont plus intenses ne soient pas surreprésentées dans les estimations du domaine vital (Fieberg 2007). Pour les analyses de chevauchement, de proximité et d'utilisation de l'habitat, nous avons sous-échantillonné les emplacements pour les colliers avec des horaires de fixation variables, de sorte que les données utilisées pour les analyses ont été distribuées à intervalles réguliers (1,5-6,0 heures).

Nous avons utilisé deux mesures probabilistes de chevauchement des domaines vitaux basées sur les distributions d'utilisation, la probabilité de chevauchement des domaines vitaux (PHR) et l'indice de chevauchement des distributions d'utilisation (UDOI ; Fieberg et Kochanny 2005). La PHR estime la probabilité qu'un animal se trouve dans le domaine vital d'un second animal en se basant sur les distributions d'utilisation des deux animaux. L'UDOI fournit une mesure conjointe du chevauchement de l'utilisation de l'espace entre deux individus, une valeur de zéro indiquant l'absence de chevauchement et une valeur de 1 indiquant un chevauchement complet et une utilisation uniforme de l'espace (Fieberg et Kochanny 2005). Des valeurs d'indice de chevauchement de la distribution de l'utilisation >1 sont également possibles si deux UD sont distribuées de manière non uniforme et présentent un degré élevé de chevauchement (Fieberg et Kochanny 2005). Ainsi, nous présentons deux valeurs PHR et une seule valeur UDOI pour chaque paire de canidés au sein d'une même meute. Les formules, la justification et l'évaluation du PHR et de l'UDOI par rapport à d'autres mesures de chevauchement sont présentées en détail par Fieberg et Kochanny (2005).

Proximité

Afin d'estimer la proportion de temps que les individus d'une meute passent à proximité les uns des autres, nous avons limité les ensembles de données télémétriques aux localisations obtenues essentiellement au même moment (dans un délai de 5 minutes ; ci-après dénommées simultanées). Pour quatre des six meutes, nous avons programmé les colliers avec des horaires de fixation identiques afin d'obtenir des localisations simultanées. Les colliers de l'une des meutes (Storm ; Tableau 1) avec des programmes de fixation variables n'ont permis d'obtenir que 16 localisations simultanées, nous avons donc exclu les données de cette meute de nos analyses de proximité et d'utilisation de l'habitat en raison d'un échantillonnage insuffisant. Pour les cinq meutes restantes, nous avons estimé la distance en ligne droite entre les deux animaux munis d'un collier dans chaque meute à tous les emplacements simultanés. Nous présentons la proportion d'emplacements simultanés dans lesquels les compagnons de meute étaient séparés par <100 m, $100-500$ m, 500 m- 1 km, et >1 km.

Des études antérieures utilisant la télémétrie VHF ont montré que les membres d'une meute munis d'un collier étaient plus éloignés les uns des autres en dehors des mois d'hiver (Peterson et al. 1984, Fuller 1989). Il est possible que les loups se fient davantage à des proies fraîchement tuées et de grande taille (par exemple, des ongulés adultes) pendant l'hiver et à des proies charognées et plus petites (par exemple, des castors, des ongulés nouveau-nés) pendant les autres saisons (Peterson et al. 1984, Forbes et Theberge 1996, Metz et al. 2012). Par conséquent, nous avons prédit que les loups pourraient passer plus de temps seuls lors de la recherche de petites proies en dehors de l'hiver car il y aurait moins de biomasse disponible à partager entre les membres de la meute et en raison d'un besoin réduit de chasse coopérative. Par conséquent, nous avons séparé nos calculs de proximité en fonction de l'hiver (1^{er} décembre-31 mars) et du printemps-été-automne (1^{er} avril-30 novembre) afin d'explorer les différences potentielles dans la cohésion saisonnière des meutes.

Utilisation de l'habitat

Nous avons comparé l'utilisation de l'habitat entre les canidés d'une même meute sur la base des caractéristiques de l'habitat associées aux emplacements de télémétrie simultanés. Nous avons évalué l'utilisation de l'habitat par chaque canidé sur des pixels de 30 m en utilisant des couches du système d'information géographique (SIG) contenant des données spatialement explicites sur les routes, les types de couverture végétale et la topographie. Nous avons développé des couches de routes distinctes pour les routes primaires, secondaires et tertiaires en utilisant les couches 2010 du réseau routier de l'Ontario, du réseau de sentiers de l'Ontario, et une couche de routes spécifiques au parc pour le PPA. La seule route primaire qui a croisé un territoire (d'une meute) était l'autoroute 60, une route pavée à deux voies dans le PPA. Les routes secondaires étaient des chemins d'exploitation ou des chemins coupe-feu en gravier ou en terre utilisés principalement par les camions d'exploitation forestière et le personnel du PPA. Les routes tertiaires étaient des sentiers ou des routes non pavées qui recevaient un trafic léger, principalement de véhicules de loisirs et de randonneurs. Toutes les routes situées sur le territoire de la meute la plus au nord de la zone d'étude de Nakina n'étaient pas pavées et recevaient un trafic limité, nous n'avons donc pas fait de distinction entre les types de routes dans cette zone. Nous avons créé des cartes matricielles de distance pour chaque type de route en utilisant l'outil « Distance euclidienne » de la boîte à outils Spatial Analyst d'ArcGis 10 pour calculer la distance entre chaque pixel de 30 m et la route la plus proche de chaque type. Nous avons estimé la pente et l'élévation à partir de modèles numériques d'élévation dans ArcGis 10. Les données du modèle d'élévation numérique ont été estimées à 10 m et nous avons fait la moyenne de toutes les données sur des pixels de 30 m pour nos analyses.

Pour les meutes en APP et KH ($n = 4$), nous avons développé une couche SIG pour cinq grandes classes d'habitat (forêt de feuillus, forêt de conifères, forêt mixte, zones humides et eau) avec des données brutes de l'inventaire des ressources forestières de l'Ontario (ministère des Ressources naturelles de l'Ontario 2008) que nous avons converties en classes d'habitat à l'aide de l'outil Paysage de l'Ontario 3.0 (Elkie et al. 2009). Nous avons suivi les recommandations de Maxie et al. (2010) pour combiner les classes d'habitat forestier afin d'améliorer le succès de la classification, en nous basant sur les analyses de validation sur le terrain effectuées dans notre zone d'étude. Pour la meute la plus septentrionale, nous avons modifié une couche de couverture terrestre élaborée à partir des données de l'Inventaire des ressources forestières en sept grands types de couverture qui étaient similaires à ceux du centre de l'Ontario, sauf que nous avons deux classes de zones humides (zones humides ouvertes et forestières) et une classe de perturbation pour les zones perturbées par l'exploitation forestière ou les brûlages. Pour les deux zones d'étude, nous avons calculé les

distances entre les emplacements des loups et le pixel le plus proche de chacune des classes d'habitat en utilisant la même méthodologie SIG que celle décrite ci-dessus pour les routes.

Pour comparer l'utilisation de l'habitat en fonction de la distance entre les individus au sein des meutes, nous avons utilisé une régression logistique binaire mise en œuvre avec des modèles linéaires généralisés dans R (R Development Core Team 2011). Nous avons codé la variable de réponse binaire comme « 0 » ou « 1 » pour distinguer les données des deux canidés individuels dans chaque modèle spécifique à la meute. Cette analyse a fourni un test multivarié permettant de déterminer si les animaux différaient quant à leur utilisation de chaque variable d'habitat incluse dans les modèles. Nous avons considéré que les différences étaient significatives lorsque $P < 0,050$ et marginalement significatives lorsque $0,100 > P \geq 0.050$. Nous avons effectué des analyses distinctes pour les sites hivernaux et non hivernaux afin d'obtenir des informations sur l'utilisation saisonnière de l'habitat qui viendraient compléter nos calculs de proximité saisonnière. Étant donné que les contours du domaine vital à 95% étaient similaires et que le chevauchement était élevé entre les membres de la meute (voir Résultats), nous avons supposé que la disponibilité de l'habitat était approximativement équivalente entre les individus d'une même meute. Nous avons effectué l'analyse avec deux ensembles de données distincts, mais qui se chevauchent pour chaque meute. Tout d'abord, nous avons effectué une analyse avec tous les emplacements simultanés pour les deux animaux afin de déterminer si une utilisation différentielle de l'habitat se produisait entre les membres de la meute en considérant toutes les données pertinentes. Ensuite, nous avons exclu tous les emplacements obtenus lorsque les meutes munies d'un collier étaient à 100 m l'une de l'autre afin de déterminer si les animaux utilisaient l'habitat différemment lorsqu'ils étaient séparés par au moins cette distance. Nous avons supposé que l'utilisation des variables de l'habitat que nous avons considérées était similaire ou identique lorsque les membres de la meute étaient proches les uns des autres, reconnaissant que la détection de différences à cette échelle serait difficile étant donné la résolution de nos couches SIG (pixels de 30 m). Les résultats de l'utilisation de l'habitat, combinés à nos mesures de proximité, fourniront des indications sur la mesure dans laquelle l'utilisation de l'habitat des animaux individuels au sein des meutes peut différer en hiver et en dehors de l'hiver, et nous avons également quantifié la manière dont l'utilisation de l'habitat peut varier entre les loups lorsqu'ils ne sont pas à proximité immédiate.

RÉSULTATS

La taille des domaines vitaux était similaire entre les canidés au sein des meutes, les plus petits domaines vitaux représentant en moyenne 0,93 (écart-type = 0,07, intervalle = 0,82-0,99, $n = 6$) et 0,74 (écart-type = 0,15, intervalle = 0,55-0,96, $n = 6$) des plus grands domaines vitaux au sein des meutes pour les contours de domaines vitaux à 95 et 50% (Tableau 2 ; Figures 1 et 2). **Le chevauchement était élevé pour les contours à 95% du domaine vital car la probabilité que les canidés munis d'un collier se trouvent dans le domaine vital de leurs compagnons de meute munis d'un collier allait de 0,88 à 1,00** (Tableau 2). En outre, toutes les valeurs UDOI étaient >1 , ce qui indique que le chevauchement était élevé et que l'utilisation de l'espace était non uniforme (Tableau 2). Le chevauchement des contours de 50% du domaine vital était plus variable, allant de 0,42 à 0,91 et de 0,40 à 1,05 pour le PHR et l'UDOI, respectivement (Tableau 2). **Tous les membres de la meute munis d'un collier passaient plus de temps à proximité les uns des autres en hiver qu'en dehors des mois d'hiver** (Tableau 3). En hiver, les compagnons de meute munis d'un collier se trouvaient à moins de 100 m et 1 km les uns des autres pour une moyenne de 64% (SD = 16%, $n = 5$) et 75% (SD = 16%, $n = 5$) des emplacements simultanés, respectivement. Cependant, il y avait

une variation considérable entre les meutes pendant l'hiver, car les proportions de proximité variaient de 39 à 76% et de 49 à 88% lorsque les canidés étaient à <100 m et <1 km les uns des autres, respectivement (Tableau 3). Pendant les mois non hivernaux, les valeurs de proximité étaient constamment plus faibles qu'en hiver, car les compagnons de meute se trouvaient à moins de 100 m et 1 km pour une moyenne de 32% (SD = 5 %, $n = 5$) et 40% (SD = 6, $n = 5$) des localisations simultanées, respectivement (Tableau 3). Tout au long de l'année, les compagnons de meute étaient généralement séparés par <100 m ou >1 km, alors qu'ils se trouvaient à des distances intermédiaires (100 m-1 km) beaucoup plus rarement (Tableau 3).

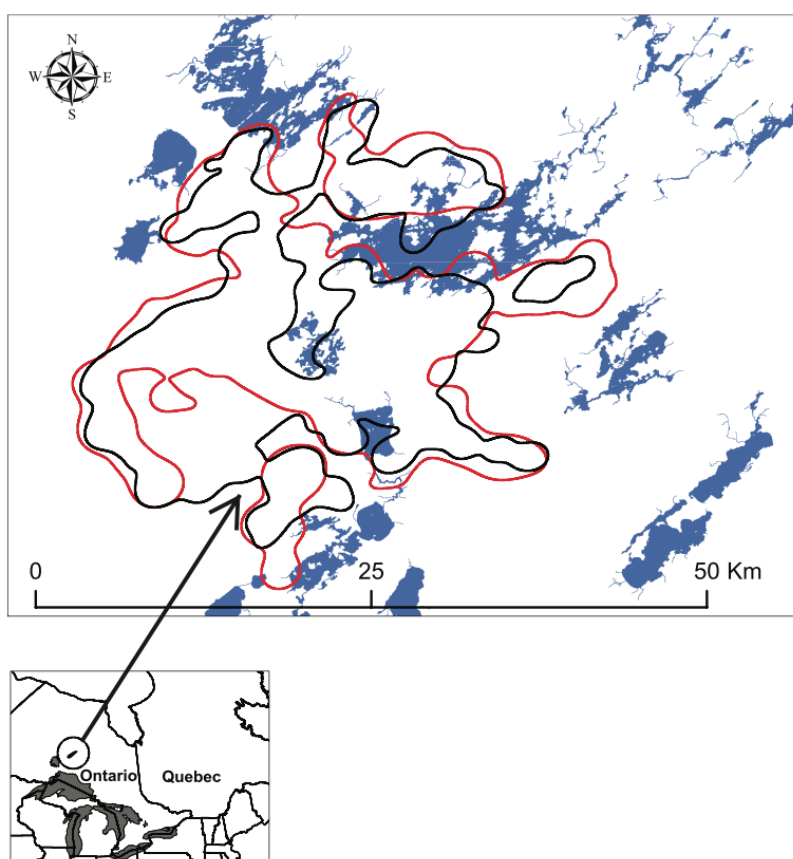


FIGURE 2. Zone d'étude du nord de l'Ontario (Canada) (Nakina) montrant les domaines vitaux à 95% de deux loups d'une même meute (représentés par des contours noirs et rouges), au cours de la période 2006-2010, et les principaux lacs représentés en bleu

TABLEAU 2. Taille des domaines vitaux et mesures probabilistes de chevauchement des domaines vitaux pour 12 canidés dans six meutes du centre et du nord de l'Ontario, Canada, 2006-2010. Sont indiquées les tailles des domaines vitaux à 95 et 50% et des domaines vitaux à noyau fixe, la probabilité de chevauchement des domaines vitaux (PHR) et l'indice de chevauchement de la distribution de l'utilisation (UDO) pour les domaines vitaux à 95 et 50%

Pack and ID	HR area (km ²)		Overlap			
	95%	50%	PHR _{95%}	UDO _{95%}	PHR _{50%}	UDO _{50%}
Sunday1	239.39	47.47	1.00	3.03	0.84	0.84
Sunday2	243.74	54.43	0.99	3.03	0.91	0.84
Potter1	168.40	41.58	1.00	2.35	0.81	0.50
Potter2	138.49	26.89	0.91	2.35	0.58	0.50
Jocko1	313.95	66.81	0.99	2.01	0.67	0.40
Jocko2	236.01	64.11	0.88	2.01	0.59	0.40
Gold1	104.36	14.56	0.99	6.62	0.64	1.05
Gold2	115.76	21.28	1.00	6.62	0.89	1.05
Esnagami1	800.65	67.10	0.96	9.27	0.42	0.43
Esnagami2	535.73	27.95	1.00	9.27	0.87	0.43
Storm1	114.43	23.36	0.99	3.31	0.85	0.73
Storm2	115.37	22.20	0.99	3.31	0.82	0.73

TABLEAU 3. Proportion d'emplacements de télémétrie simultanés du système de positionnement global recueillis auprès de canidés au sein d'une même meute lorsque les animaux étaient séparés par <100 m, 100-500 m, 500 m-1 km et >1 km dans le centre et le nord de l'Ontario, Canada, 2006-2010

Pack	Proximity (winter)				Proximity (non-winter)			
	<100 m	100-500 m	500 m-1 km	>1 km	<100 m	100-500 m	500 m-1 km	>1 km
Sunday	0.58	0.09	0.03	0.30				
Potter	0.76	0.04	0.04	0.16	0.35	0.01	0.01	0.63
Jocko	0.39	0.06	0.04	0.51	0.36	0.05	0.03	0.56
Gold	0.73	0.10	0.03	0.14	0.35	0.09	0.03	0.53
Esnagami	0.76	0.12	0.02	0.12	0.24	0.06	0.01	0.69
\bar{x}	0.64	0.08	0.03	0.25	0.32	0.05	0.02	0.60

Les meutes à collier différaient dans leur utilisation de 1 à 6 caractéristiques d'habitat lorsqu'elles étaient séparées par >100 m pendant les mois d'hiver et les mois non hivernaux (Tableaux 4 et 5). Cependant, nous avons détecté moins de différences dans l'utilisation de l'habitat entre les meutes en considérant tous les emplacements simultanés et ces différences étaient plus évidentes au sein des meutes et des saisons lorsque les deux animaux passaient une plus grande proportion de temps séparés par >100 m (Tableaux 4 et 5).

TABLEAU 4. Comparaison de l'utilisation saisonnière de l'habitat au sein des meutes du centre de l'Ontario, Canada, 2006-2010. Les coefficients bêta (β) et les valeurs P (P) sont issus d'analyses de régression logistique portant sur les différences d'utilisation de l'habitat par deux canidés à collier au sein de meutes avec 1) tous les emplacements simultanés (All), et 2) ceux séparés par >100 m (Separated). Le nombre d'emplacements simultanés est indiqué entre parenthèses

Pack	Jocko				Gold				Sunday			
	All (842)		Separated (510)		All (858)		Separated (236)		All (1,406)		Separated (812)	
Winter	β	P	β	P	β	P	β	P	β	P	β	P
1° Roads ^a									0.06	0.741	0.51	0.078
2° Roads ^b	-0.32	0.017	-0.52	0.005	0.02	0.722	0.07	0.860	-0.49	0.015	-0.95	0.005
3° Roads ^c	-0.20	0.112	0.79	<0.001	0.13	0.484	0.77	0.044	-0.07	0.608	-0.40	0.093
Elevation	-0.16	0.230	-0.26	0.128	0.00	0.996	-0.05	0.903	-0.18	0.240	-0.22	0.488
Slope	0.05	0.625	0.32	0.042	0.05	0.657	0.12	0.728	0.05	0.666	0.36	0.076
Conifer	-0.44	0.001	-0.54	0.001	-0.10	0.460	-0.39	0.200	-0.35	0.020	-0.85	0.002
Hardwood	0.25	0.036	-0.57	0.001	0.09	0.523	0.39	0.223	0.26	0.042	0.39	0.127
Mixed	0.21	0.105	-0.09	0.606	0.00	0.992	0.00	0.994	0.17	0.248	0.39	0.101
Water	0.17	0.329	-0.27	0.149	-0.09	0.540	-0.42	0.186	0.15	0.252	0.18	0.408
Wetland	0.09	0.442	-0.38	0.027	0.05	0.666	0.26	0.532	0.03	0.851	0.07	0.795

Pack	Jocko				Gold				Potter			
	All (614)		Separated (392)		All (1,908)		Separated (1,252)		All (99)		Separated (63)	
Non-winter	β	P	β	P	β	P	β	P	β	P	β	P
2° Roads ^b	-0.44	0.052	0.94	0.004	-0.08	0.546	-0.16	0.329	-0.88	0.205	-1.96	0.012
3° Roads ^c	0.01	0.967	-0.16	0.617	0.61	<0.001	0.89	<0.001	0.24	0.653	0.18	0.761
Elevation	-0.16	0.395	0.11	0.674	0.22	0.098	0.22	0.151	1.35	0.216	3.03	0.001
Slope	-0.18	0.381	0.28	0.219	0.24	0.014	0.31	0.016	0.24	0.673	0.89	0.160
Conifer	-0.08	0.655	0.10	0.659	-0.07	0.476	-0.13	0.305	-1.00	0.117	-1.97	0.018
Hardwood	0.24	0.205	-0.38	0.114	0.21	0.068	0.33	0.017	-0.09	0.849	0.42	0.529
Mixed	-0.13	0.514	0.14	0.579	0.81	<0.001	1.03	<0.001	-0.51	0.432	-0.46	0.465
Wetland	-0.29	0.110	0.41	0.092	0.01	0.889	-0.02	0.859	-0.46	0.433	-1.21	0.045
Water	0.34	0.094	-0.57	0.026	0.15	0.270	0.17	0.294	-1.06	0.067	-1.01	0.063

^a Primary roads.

^b Secondary roads.

^c Tertiary roads.

DISCUSSION

Nos résultats confirment les conclusions d'études antérieures utilisant la télémétrie VHF de jour, à savoir que les membres d'une meute munis d'un collier étaient plus souvent à proximité les uns des autres en hiver qu'aux autres saisons (Peterson et al. 1984, Fuller 1989). Dans le parc national de Yellowstone, la cohésion de la meute sur les carcasses de proies par les membres individuels des meutes de loups était également plus importante en hiver qu'en été (Metz et al. 2011). Middleton et al. (2013) ont déployé plusieurs colliers GPS sur les loups de trois meutes du Wyoming, aux

États-Unis, et ont rapporté que 75% des emplacements appariés entre les membres de la meute se trouvaient à moins de 0,26, 0,47 et 0,89 km les uns des autres en hiver. Les résultats de trois des meutes que nous avons étudiées ont montré des niveaux de cohésion hivernale tout aussi élevés, puisque les individus munis de colliers de ces meutes se trouvaient à moins de 100 m et 1 km les uns des autres, respectivement à 73-76 % et 85-88 % (Tableau 3). Cependant, nous avons également documenté des individus au sein de deux meutes qui passaient beaucoup plus de temps séparés en hiver (Tableau 3). De plus, les individus munis d'un collier au sein des cinq meutes étudiées passaient la majorité de leur temps séparés par plus d'un kilomètre en dehors de l'hiver, et quatre d'entre eux présentaient des différences significatives dans l'utilisation de l'habitat lorsqu'ils étaient séparés, ce qui suggère que les chercheurs doivent être prudents lorsqu'ils utilisent le comportement d'animaux individuels pour caractériser celui de la meute en dehors de l'hiver.

Tableau 5. Résultats des analyses de régression logistique comparant l'utilisation saisonnière de l'habitat entre deux loups munis de colliers GPS au sein de la meute d'Esnagami dans le nord de l'Ontario, Canada, 2010. Les coefficients bêta (β) et les valeurs P indiquent s'il y a une différence significative dans l'utilisation de 10 variables d'habitat pour 1) tous les emplacements simultanés des deux loups et 2) ceux où ils étaient séparés par >100 m. Le nombre d'emplacements utilisés pour chaque analyse est indiqué entre parenthèses

Variable	Winter				Non-winter			
	All		Separated >100 m		All		Separated >100 m	
	β	P	β	P	β	P	β	P
	(n = 382)		(n = 94)		(n = 396)		(n = 298)	
Road	-0.16	0.601	-0.66	0.354	0.27	0.336	0.54	0.126
Elevation	-0.21	0.495	-1.29	0.124	0.02	0.943	0.24	0.547
Slope	-0.12	0.617	-0.53	0.307	0.16	0.502	0.22	0.414
Conifer	-0.09	0.706	-0.26	0.763	0.11	0.644	0.10	0.726
Hardwood	0.01	0.963	-0.35	0.680	0.32	0.191	0.46	0.146
Mixed	-0.14	0.549	-0.45	0.399	0.40	0.085	0.55	0.051
Water	-0.10	0.712	-0.31	0.721	0.00	0.997	-0.09	0.790
Open wetland	-0.29	0.258	-1.39	0.043	0.14	0.620	0.29	0.405
Disturbed	0.17	0.509	0.36	0.714	0.33	0.201	0.49	0.165
Forested wetland	0.02	0.940	0.25	0.801	-0.46	0.101	-0.62	0.051

Jedrzejewski et al. (2007) ont rapporté un **chevauchement spatial** des domaines vitaux des loups individuels au sein des meutes en utilisant la télémétrie VHF au sol en Pologne. Cette étude était basée sur quatre meutes de loups (bien qu'il ne soit pas clair si les quatre contenaient >1 individu équipé), et la proportion de chevauchement des domaines vitaux entre les compagnons de meute munis d'un collier était en moyenne de 91% (fourchette = 72-100, $n = 6$ comparaisons saisonnières des domaines vitaux). Nous avons également constaté que les domaines vitaux à 95% des loups individuels au sein des meutes étaient de taille très similaire et que la probabilité de chevauchement dans les contours des domaines vitaux à 95% était élevée. Cependant, il y avait plus de variabilité dans la taille et le chevauchement à l'intérieur des contours de 50% du domaine vital, ce qui suggère que certains loups individuels utilisaient l'espace différemment à l'intérieur du territoire de la meute. Cette conclusion a été confirmée par nos analyses de l'utilisation de l'habitat, car les loups utilisaient différemment les caractéristiques spécifiques de l'habitat lorsqu'ils étaient séparés de leurs compagnons de meute.

Lorsqu'ils étaient séparés par plus de 100 m, les loups individuels au sein des meutes présentaient des différences en ce qui concerne l'utilisation des types de couverture végétale, des caractéristiques topographiques et des routes. Cependant, l'inclusion d'endroits où ils étaient très proches (≤ 100 m) a eu tendance à diminuer, ou dans certains cas à éliminer, ces différences. Lorsque tous les emplacements étaient pris en compte, les loups des meutes qui passaient une grande partie du temps ensemble en hiver n'utilisaient pas l'habitat différemment, alors que les meutes qui passaient

moins de temps ensemble utilisaient les différents habitats différemment. Ainsi, la mesure dans laquelle ces animaux présentaient des différences globales était en grande partie le reflet de la proportion de temps passé ensemble. En été, lorsque tous les individus munis d'un collier au sein d'une meute passaient beaucoup de temps séparés, les loups de la meute utilisaient l'habitat différemment. Au vu de nos résultats, les chercheurs ne doivent pas supposer que l'utilisation de l'habitat par les loups individuels reflète de manière fiable le comportement de tous leurs compagnons de meute. Cette hypothèse semble plus sûre en hiver, lorsque la cohésion de la meute est plus grande, même si nous avons constaté qu'il peut y avoir des différences dans l'utilisation de l'habitat en hiver entre les compagnons de meute. Nous suggérons que les loups individuels constituent l'unité d'échantillonnage appropriée pour la plupart des études de troisième ordre (à l'intérieur du domaine vital) sur la sélection de l'habitat des loups.

Une autre limite de l'utilisation d'animaux individuels pour caractériser l'utilisation des ressources de la meute entière est que des variations potentiellement importantes du comportement au niveau individuel peuvent être négligées. L'utilisation différentielle des routes entre les compagnons de meute était cohérente dans toutes les meutes du centre de l'Ontario dans notre étude et ces réponses individuelles aux routes pourraient entraîner une variation de la condition physique au sein des meutes. L'utilisation des routes peut être bénéfique pour les canidés en leur fournissant des voies de déplacement efficaces à travers un terrain accidenté (Whittington et al. 2005), en leur permettant d'accéder aux ressources alimentaires associées aux humains (Fedriani et al. 2001), et peut-être en augmentant le succès de la prédation (James et Stuart-Smith 2000). Cependant, les routes peuvent également représenter un risque de mortalité important en raison du risque accru de récolte, des collisions avec des véhicules et de la fragmentation de l'habitat (Thiel 1985, Fuller et al. 2003, Person et Russell 2008). En effet, une densité plus élevée de routes secondaires dans les domaines vitaux a eu une influence négative sur la survie des canidés dans notre zone d'étude du centre de l'Ontario (Benson et al. 2014). Des travaux antérieurs menés en Ontario et ailleurs ont également documenté une variation substantielle dans la sélection des routes par les canidés au niveau individuel et au niveau de la meute, ce qui suggère que les routes représentent probablement un compromis pour les loups (Hebblewhite et Merrill 2008, Benson 2013). Avec des échantillons de plus grande taille, il serait intéressant d'étudier dans quelle mesure les différences individuelles dans l'utilisation des ressources au sein des meutes influencent la survie et les causes spécifiques de mortalité.

À l'exception de la seule meute du nord de l'Ontario, tous les canidés de notre étude actuelle habitaient la zone d'hybridation active entre les loups gris, les loups de l'Est et les coyotes de l'Est dans le centre de l'Ontario (Benson et al. 2012). Par conséquent, nous ne pouvons pas exclure que l'ascendance génétique et l'hybridation aient pu influencer la cohésion de la meute, ce qui pourrait limiter la portée de la généralisation de nos résultats aux loups d'autres régions. Nous ne pensons pas que ce soit le cas pour plusieurs raisons. **Premièrement**, nos résultats sont cohérents avec la plupart de ce qui a été trouvé pour les loups dans d'autres régions avec une surveillance VHF moins intensive (par exemple, Peterson et al. 1984, Fuller 1989, Jedrzejewski et al. 2007) ou avec la télémétrie GPS de circonstances écologiques ou saisonnières plus étroites (par exemple, Metz et al. 2011, Middleton et al. 2013). **Deuxièmement**, les canidés du centre de l'Ontario présentent une structure sociale similaire, tant au sein des meutes qu'entre elles, à celle des loups dans les populations du monde entier. Enfin, les modèles présentés par les loups gris du nord de l'Ontario dans notre étude actuelle étaient généralement cohérents avec ceux des canidés du centre de l'Ontario.

Nous pensons que la cohésion de la meute varie en fonction du sexe, de l'âge ou du statut reproducteur des loups au sein d'une meute, ainsi que de variables environnementales, telles que la taille et la disponibilité des proies. Ainsi, les animaux spécifiques que nous avons capturés au sein des meutes ont probablement influencé nos résultats. **Messier (1985b) a constaté que les femelles d'un an et adultes se dissociaient de leur meute plus fréquemment que les mâles.** Dans notre étude, le couple présentant la cohésion hivernale la plus élevée était composé de deux mâles, bien que deux autres meutes présentant une cohésion aussi élevée comprenaient toutes deux des femelles munies de colliers. Il est logique qu'il y ait des différences dans la sélection de l'habitat entre les loups mâles et femelles lorsqu'ils passent du temps séparément, en fonction des activités spécifiques auxquelles ils se livrent. Par exemple, les femelles reproductrices passent plus de temps dans les tanières avec les petits au printemps, alors que les mâles sélectionnent probablement l'habitat pour maximiser l'efficacité de la recherche de nourriture. **Les loups de l'année passent souvent plus de temps que les petits et les adultes loin de la meute, avec laquelle ils peuvent ne maintenir qu'un lien minimal** (Messier 1985b). Comprendre la relation entre les jeunes loups et leur meute natale peut être difficile en raison du taux élevé de dispersion des jeunes d'un an, et parce que la dispersion est souvent précédée de multiples **incursions** loin de la meute et de son territoire, puis à nouveau vers eux (voir Mech et Boitani 2003). Tous les loups que nous avons suivis étaient des adultes (≥ 2 ans), ce qui a réduit l'incertitude quant à l'appartenance des jeunes d'un an à la meute, mais peut également avoir augmenté le niveau de cohésion que nous avons documenté. **Les couples reproducteurs peuvent passer plus de temps ensemble qu'avec des adultes non reproducteurs ou des jeunes d'un an, et cela varie probablement selon les saisons en fonction des activités de reproduction, d'élevage des petits et de recherche de nourriture** (Peterson et al. 1984, Messier 1985b). Bien que nos données contiennent des variations dans le sexe et le statut de reproduction des animaux munis de colliers au sein des meutes, la taille de notre échantillon était insuffisante pour fournir la réplication nécessaire pour tirer de fortes conclusions concernant l'influence de ces facteurs sur la cohésion et le comportement de la meute. L'étude de l'influence du sexe, de l'âge et du statut reproducteur sur le degré d'association des individus avec les autres loups de la meute sera une prochaine étape importante pour mieux comprendre la cohésion de la meute.

Les influences environnementales telles que la taille des proies, la densité des proies et la densité des loups jouent probablement aussi un rôle important dans la détermination du comportement et de la dynamique au sein des meutes. Par exemple, Metz et al. (2011) ont montré que la cohésion de la meute lors de l'alimentation sur des carcasses était influencée par la taille des proies en été, et par l'âge des loups et la taille de la meute en hiver. **Dans notre étude, les loups présentant le plus haut degré de cohésion en hiver étaient situés dans le nord de l'Ontario, où la taille des proies est plus importante que dans le centre de l'Ontario.** Cependant, la taille de la meute n'était pas corrélée à la cohésion de manière décelable, car les deux meutes présentant la plus faible cohésion en hiver étaient les plus grandes et les plus petites meutes pour lesquelles des mesures de proximité étaient disponibles. Une grande étude collaborative impliquant de multiples zones d'étude et des populations de canidés sur un gradient de conditions environnementales et d'ascendance *Canis* permettrait d'obtenir la taille des échantillons et la variation nécessaires à une analyse rigoureuse de l'influence relative de covariables telles que l'âge, le sexe, la taille de la meute, le statut reproducteur, le type et la disponibilité des proies, les niveaux de perturbation humaine, les variables du paysage et l'ascendance génétique sur la présence et la cohésion de la meute. Comme la nôtre, la plupart des études tentent de maximiser le nombre total de meutes étudiées plutôt que de déployer

intentionnellement des colliers GPS sur plusieurs individus au sein des meutes. Néanmoins, il ressort clairement de la revue de la littérature que de nombreuses études ont déployé plusieurs colliers GPS dans au moins un petit nombre de meutes, même si l'étude du comportement au sein des meutes n'était pas l'objectif. Une analyse des données GPS des *Canis* sociaux dans une variété de contextes, des coyotes urbains de l'ouest de l'Amérique du Nord aux loups gris des régions arctiques éloignées, faciliterait une évaluation complète des facteurs proximaux et ultimes influençant la **cohésion sociale** au sein des meutes de loups et de coyotes.