Flexibilité dans la formation et le maintien des groupes dans les sociétés de loups gris : leçons tirées de Yellowstone

Contents lists available at ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav

Special Issue: Vertebrate Societies

Flexibility in group formation and maintenance in grey wolf societies: lessons from Yellowstone

Daniel R. Stahler *, Kira A. Cassidy

Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY, U.S.A.

Animal Behaviour (2025), https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2025.123369

Résumé

Plus de 30 ans de recherche dans le parc national de Yellowstone (YNP) ont permis d'acquérir des connaissances uniques sur les mécanismes de formation et d'identité sociale chez les loups gris, *Canis lupus*. Les meutes se forment lorsque les loups quittent leur meute natale, s'accouplent avec des individus non apparentés et établissent un territoire. Dans le système à forte densité de loups du YNP, la formation de nouvelles meutes résultant du regroupement de groupes du même sexe provenant de différentes meutes prédomine sur la formation de meutes par des couples, ce qui est couramment observé chez cette espèce. Cette **stratégie** permet aux nouvelles meutes de compter plus de deux membres dès leur création, ce qui constitue un avantage dans le YNP, où la population est dense, étant donné que la taille de la meute est un facteur essentiel à son succès et à sa pérennité. Cela facilite également la formation de meutes de loups suffisamment complexes pour être considérées comme des « **sociétés** », dans la mesure où elles comprennent des petits issus de plusieurs portées et générations. La cohésion du groupe est renforcée par des activités quotidiennes telles que la chasse, la surveillance du territoire et l'élevage des petits, ainsi que par d'autres comportements sociaux tels que le marquage olfactif, les hurlements et les interactions physiques. Des hiérarchies de dominance apparaissent, et les **leaders expérimentés**, généralement le couple reproducteur dominant (souvent appelé les alphas), jouent un rôle essentiel dans le maintien de la stabilité et de la persistance de la meute sur un territoire, principalement par la lignée matrilinéaire. La cohésion et la longévité des sociétés de loups sont influencées par des facteurs démographiques, les conditions écologiques et la capacité à maintenir des liens sociaux solides entre les générations, qui peuvent persister pendant des décennies. **Par conséquent**, les loups constituent un taxon intéressant à inclure dans la recherche interdisciplinaire sur les avantages évolutifs de l'identité de groupe et de l'appartenance sociale.

Mots clés : *Canis lupus*, action collective, compétition, coopération, dispersion, vie en groupe, société matrilinéaire, territoire, meute de loups

Les loups gris, *Canis lupus*, du parc national de Yellowstone (YNP) ont fait l'objet d'études approfondies depuis les efforts de réintroduction menés en 1995 et 1996 par le Service Américain des pêches et de la faune sauvage (Smith et al., 2020). Les recherches et la surveillance menées par le Service des parcs nationaux consistent notamment à maintenir le contact via des colliers émetteurs avec environ 30% des loups de la plupart des meutes vivant principalement à l'intérieur du YNP. Les loups marqués sont suivis par voie aérienne jusqu'à 70 fois par an afin de documenter la composition des meutes, leur reproduction, leur utilisation du territoire et leurs habitudes alimentaires. Les comportements détaillés des loups et des meutes sont observés directement pendant plusieurs milliers d'heures chaque année. Les échantillons génétiques prélevés lors de la capture ou de la mortalité sont utilisés pour établir des **pedigrees** à partir des 41 loups fondateurs connus, et ce depuis 10 générations, avec un total de 480 loups marqués à ce jour.

Collectivement, ces efforts ont renforcé la compréhension des schémas communs aux loups dans de nombreuses études, mais ont été particulièrement instructifs sur la **plasticité** de l'espèce en ce qui concerne la formation, le maintien et les contributions individuelles aux **sociétés** de loups communément appelées meutes.

Le cadre social le plus élémentaire pour les loups gris est la **famille nucléaire** (Mech, 1970), mais celle-ci peut se transformer au fil du temps pour inclure plusieurs générations de descendants nés dans la meute, avec d'autres changements dans la composition de la meute tout au long de son existence. **En général**, de nouveaux membres extérieurs à la meute rejoignent celle-ci lorsqu'un individu **sans** lien de parenté vient combler une place vacante créée par la mort d'un reproducteur dominant. Ce processus implique généralement qu'un mâle occupe la place vacante de reproducteur dominant, tandis que les places vacantes de reproductrices dominantes sont généralement occupées par une femelle de la meute.

Dans toute leur aire de répartition dans l'hémisphère nord, les meutes de loups se forment souvent lorsqu'une femelle et un mâle sans lien de parenté, qui se sont dispersés à partir de meutes natales différentes, forment un couple, établissent un territoire et produisent une progéniture. Certains de ces petits se disperseront à leur tour pour former ou rejoindre une autre meute et trouver un partenaire, tandis que d'autres resteront dans leur meute natale toute leur vie. La condition physique directe et indirecte des membres de la meute, ainsi que la persistance d'une meute sur plusieurs générations, sont influencées à la fois par sa taille et sa composition, ainsi que par des facteurs externes tels que la disponibilité des proies et la qualité de l'habitat. Pour la plupart des populations de loups, la mortalité causée par l'homme reste un facteur dominant qui influence l'abondance de la population et la persistance de la meute (Carter et al., 2019), ce qui rend les études menées dans le YNP, où les loups sont protégés, particulièrement instructives.

À la fin de chaque année civile, la taille **moyenne** des meutes du parc national était de 10 loups, avec une fourchette allant de 2 à 37. Comme pour d'autres carnivores sociaux, le succès de l'action collective a renforcé l'évolution de la vie sociale. Des études menées dans le YNP ont montré que la chasse à cerfs wapitis (*Cervus canadensis*) est plus efficace lorsqu'au moins quatre loups y participent (MacNulty et al., 2012), tandis que la chasse au bison (*Bison bison*) est plus efficace lorsque 11 loups ou plus y participent (MacNulty et al., 2014). La protection de la nourriture contre les charognards est plus efficace pour les meutes d'environ 10 loups

(Wilmers et al., 2003), et les loups infirmes qui vivent dans de grandes meutes ont plus de chances de se remettre de certaines maladies (Almberg et al., 2015). **En outre**, le succès de l'élevage des petits (Stahler et al., 2013) et des combats territoriaux avec d'autres meutes (K. A. Cassidy et al., 2015) augmente avec la taille de la meute. Dans l'ensemble, rester seul ou dans une meute qui n'est pas suffisamment grande a de graves conséquences sur la condition physique.

Au cours des 30 années qui ont suivi la réintroduction dans le YNP, 43 meutes documentées se sont formées naturellement. Au cours de la période de colonisation initiale, les proies vulnérables et les territoires inoccupés étaient abondants, ce qui a entraîné une croissance rapide de la population et la formation de nouvelles meutes.

À partir de données génétiques et d'observations sur le terrain recueillies au cours de la première décennie de rétablissement, vonHoldt et al. (2008) ont découvert que 12 des 16 (75%) de ces nouvelles formations de meutes initiales dans le YNP n'ont pas commencé à partir d'un seul couple, mais lorsque des frères et sœurs du même sexe, ou parfois des groupes de parents et d'enfants du même sexe, se sont joints à des individus ou des groupes du sexe opposé sans lien de parenté qui s'étaient dispersés à partir d'autres meutes, à l'instar des stratégies de formation de meutes des lycaons, *Lycaon pictus* (McCreery, 2000). Ce modèle de formation de meutes s'est accru au cours des années suivantes, lorsque des territoires de grande qualité ont été occupés par des meutes établies et que la formation de nouvelles meutes a nécessité le déplacement ou le chevauchement des meutes existantes. Ici, 26 des 27 nouvelles meutes ont été établies par trois loups ou plus, par opposition à de simples couples. Les nouvelles meutes comptant dès le départ un plus grand nombre de membres ont immédiatement rivalisé avec les meutes établies. La plus grande nouvelle meute formée par la dispersion de groupes est apparue lorsque cinq mâles apparentés de la meute de Blacktail Plateau ont rencontré six femelles apparentées de la meute de Mollie en 2012 pour former la meute de Junction Butte. Dans le YNP, il n'y a que deux cas où une meute s'est scindée et a divisé le territoire entre ses membres. Bien que rare, cela peut refléter une stratégie d'adaptation pour les loups vivant en meutes plus importantes en fonction des conditions sociales ou écologiques.

Les meutes sont **dirigées** par une femelle et un mâle socialement dominants et liés, qui sont les principaux reproducteurs et sont appelés le couple alpha ou les chefs de meute. Les comportements de **leadership** du couple dominant se manifestent généralement lors du lancement des activités quotidiennes telles que la chasse et la patrouille du territoire de la meute, ainsi que lors des conflits territoriaux avec d'autres meutes. Les meutes formées par des groupes de même sexe qui s'unissent à des groupes de sexe opposé donnent souvent lieu à des combinaisons supplémentaires de couples mâle-femelle en plus du couple alpha. Les loups évitent la consanguinité avec leurs proches parents (Smith et al., 1997 ; vonHoldt et al., 2008), mais cette nouvelle structure de meute réduit le risque de consanguinité et entraîne souvent la naissance de plusieurs portées. En fait, 25% des meutes de loups du YNP présentent une reproduction plurielle chaque année (c'est-à-dire plus d'un couple reproducteur ; Stahler et al., 2020), ce qui conduit souvent à une augmentation rapide de la taille de la meute. Cette structure de meute signifie également que toute position alpha vacante due à la mortalité peut être rapidement comblée par un membre de la meute, ce qui contribue à la persistance et à la stabilité de la meute. Les facteurs qui conduisent à

l'établissement du statut alpha dans ces meutes à couples reproducteurs multiples ne sont pas bien compris, mais reflètent probablement l'aboutissement de compétitions répétées, et souvent subtiles, entre dyades de même sexe avant ou pendant la formation de la meute.

Une fois qu'une nouvelle meute se forme, la **cohésion** du groupe est maintenue en partie grâce à différents liens sociaux, notamment des hiérarchies sociales souvent stables mais susceptibles de changer. Dans les meutes composées d'un seul couple reproducteur, la domination de ce couple alpha sur les autres membres de la meute est souvent due à la **parentalité**, les autres membres de la meute, qui sont leurs descendants, étant naturellement soumis (Mech, 1999). Les autres membres subordonnés de la meute peuvent être des frères et sœurs du couple alpha (ayant fondé la meute avec eux), des parents au deuxième et troisième degré, ou, très rarement, sans lien de parenté avec les autres membres de la meute. Par exemple, une meute produisant plusieurs portées de parents différents peut donner naissance à des descendants apparentés au troisième degré (par exemple, des cousins), voire à des parents plus éloignés.

En fin de compte, ces liens et ces hiérarchies de dominance renforcent la cohésion du groupe grâce à leur coopération dans des actions collectives et à leur proximité quasi quotidienne. Contrairement à d'autres mammifères sociaux (par exemple les chimpanzés, *Pan troglodytes*, les éléphants, les hyènes tachetées, *Crocuta crocuta*) traditionnellement décrits comme vivant dans des groupes de fission-fusion où les individus peuvent passer de longues périodes séparés (Aureli et al., 2008 ; Clutton-Brock, 2016), les loups sont largement **cohésifs** en tant que meute tout au long d'un cycle quotidien. La seule exception à cette règle est la saison d'élevage des petits au printemps et en été, lorsque les louveteaux sont élevés dans des sites d'élevage (par exemple, des tanières, puis plus tard dans l'été, des « sites de rendez-vous ») généralement situés au **cœur** du territoire, vers lesquels les membres adultes de la meute se rendent régulièrement, parfois seuls, mais aussi en groupes plus importants **temporairement** séparés, pour chasser et rapporter de la nourriture aux louveteaux. Bien que cela puisse être considéré comme une forme de dynamique de fission-fusion (Aureli et al., 2008), les membres de la meute sont rarement séparés pendant plus d'une journée pendant cette période, ce qui renforce fréquemment leurs liens. Les liens sociaux sont importants pour les coûts liés à la condition physique à plusieurs niveaux. Par exemple, il a même été documenté que des loups se sont exposés à des risques de blessures ou de mort pour défendre un membre de la meute en danger immédiat face à une meute rivale (K. A. Cassidy & McIntyre, 2016).

Le **développement social** commence à la naissance et se poursuit à mesure que le loup affine son rôle au sein de la meute (Packard, 2019). Les interactions physiques fréquentes vont du langage corporel subtil entre deux individus aux rassemblements de groupe impliquant tous les membres de la meute qui sautent les uns sur les autres, se lèchent le museau, remuent la queue et vocalisent en gémissant, grognant, jappant et hurlant en chœur. Les hurlements en chœur d'une meute peuvent servir de cri de ralliement pour rassembler les membres de la meute dans une action coordonnée, tout en diffusant l'emplacement de la meute aux meutes concurrentes dans le cadre d'un comportement territorial. La fréquence des comportements de liaison sociale varie selon les saisons, et probablement selon la composition et l'ancienneté de la meute.

Les meutes nouvellement formées peuvent passer plus de temps à créer des liens sociaux que les meutes établies, dont les membres ont des liens solides et une hiérarchie sociale clairement définie. Par exemple, la meute nouvellement formée du plateau Blacktail en novembre 2008 a été observée comme passant en moyenne 30,3% des heures observables à des comportements sociaux. **À l'inverse**, la meute de Druid Peak (qui existait alors depuis plus de 12 ans sans nouveaux membres récents) a passé 13,5% de ce temps à des interactions sociales au cours du même mois.

Les loups reconnaissent les membres de leur groupe grâce à leur système **olfactif** exceptionnellement sensible, ainsi qu'à leurs capacités visuelles et auditives (Harrington & Asa, 2003). L'examen régulier des marques olfactives laissées par les glandes interdigitales, les excréments et l'urine, ainsi que le reniflement direct du corps, renforcent l'identification des autres comme faisant partie de leur propre meute, comme des étrangers ou comme des parents ou des partenaires potentiels. Par exemple, des études sur les comportements de marquage olfactif des loups (voir Harrington & Asa, 2003), des expériences de présentation d'odeurs (Stepniak et al., 2025) et les capacités remarquables des chiens détecteurs d'odeurs, *Canis lupus domesticus* (Kokocinska-Kusiak et al., 2021), fournissent des preuves de la capacité des loups à se reconnaître entre eux. **De même**, des études sur les hurlements ont montré la précision avec laquelle il est possible d'identifier les loups individuels et les meutes à partir de paramètres acoustiques (Larsen et al., 2022 ; Zaccaroni et al., 2012). Des études suggèrent que les loups reconnaissent les membres de leur meute grâce à leurs vocalisations et leurs odeurs individuelles uniques, ce qui fait de ces formes de communication un mécanisme efficace pour façonner l'identité et la cohésion de la meute.

Quitter la protection et la stabilité de la vie en meute est risqué, et les disperseurs ont généralement un taux de survie plus faible (Jimenez et al., 2017 ; Smith et al., 2010), mais les gains potentiels à long terme sont considérables (Clutton-Brock, 2016). La variation des schémas de dispersion est déterminée par l'âge, le sexe, les possibilités d'accouplement, les conflits internes au sein de la meute et les conditions écologiques telles que la densité ou la concurrence pour les ressources (Fuller et al., 2003 ; Jimenez et al., 2017). Dans le YNP, on observe une forte tendance à la dispersion des mâles, ce qui entraîne le développement de lignées matrilinéaires grâce à la philopatrie des femelles et à l'héritage d'une position alpha (Smith et al., 2020).

Le transfert d'appartenance à une meute est un processus qui peut se dérouler rapidement (en une journée) ou s'étaler sur plusieurs mois, avec un certain chevauchement, les loups faisant alors effectivement partie de deux meutes : la nouvelle meute qu'ils ont formée ou rejointe, et leur ancienne meute où ils sont toujours reconnus comme membres. Dans le YNP, l'assimilation dans une meute déjà établie se produit généralement lorsque le mâle alpha d'une meute meurt et qu'un nouveau mâle provenant d'une autre meute occupe la place vacante. Sur les 40 décès de mâles dominants enregistrés, 45% ont été suivis par l'arrivée d'un ou plusieurs nouveaux mâles, parfois en quelques jours (Stahler et al., 2002). Dans un cas, trois frères se sont dispersés ensemble de la meute de Mollie et, en l'espace de deux mois, ont remplacé le mâle reproducteur dominant de la meute voisine de Wapiti Lake pour rejoindre les deux femelles adultes et les jeunes louveteaux de la meute (SunderRaj et al., 2022). Dans de rares cas (<10 fois), un mâle seul a rejoint une meute établie en tant que subordonné, même s'il n'y avait pas de position alpha vacante et qu'il n'avait aucun lien de

parenté avec les membres de la meute. Dans ce cas, l'intégration a pris plusieurs semaines. Il est beaucoup plus courant que les meutes de loups poursuivent et même tuent les membres qui n'appartiennent pas à la meute. **En revanche**, il n'existe aucun cas connu de louve s'intégrant à une meute déjà établie comprenant des femelles adultes sans lien de parenté.

Le temps qui s'écoule entre les interactions directes où un loup est toujours reconnu comme membre de sa meute d'origine varie, tout comme la réaction de la meute à l'égard de ces loups, et peut dépendre du sexe, de la saison, des hormones et d'autres facteurs sociaux. Dans un exemple, une louve qui s'était éloignée de sa meute natale de Druid Peak au début du mois de décembre s'est approchée prudemment de cette meute quatre mois plus tard et, en quelques minutes, elle interagissait avec ses compagnons de meute comme avant son absence. Pour diverses raisons, les loups qui se sont dispersés ont également été réintégrés dans leur ancienne meute (par exemple, après avoir échoué à trouver un partenaire ou à rejoindre une meute, ou en raison de la désintégration de leur nouvelle meute, etc.), parfois après plus d'un an de séparation. Dans d'autres cas, les loups qui rencontrent d'anciens membres de leur meute peuvent être accueillis avec une agressivité légère à sévère, atteignant parfois le même niveau que celui observé lors des combats entre meutes.

Toutes ces dynamiques intra et inter-meutes qui façonnent l'identité du groupe reposent sur le fait que les loups sont **farouchement** territoriaux (Cassidy et al., 2017 ; Mech, 1970). Dans le YNP, les combats entre meutes représentent les deux tiers de la mortalité naturelle, avec un taux estimé à 10% des loups adultes chaque année (K. A. Cassidy et al., 2020). **De plus**, il a été démontré que la population de loups du YNP a été principalement régulée pendant une grande partie des 30 dernières années par l'agressivité intraspécifique (Cubaynes et al., 2014 ; Smith et al., 2015).

Les meutes patrouillent **régulièrement** les **limites** de leur territoire et signalent leur présence par des marquages olfactifs et des hurlements. Elles peuvent éviter d'utiliser simultanément des zones de **chevauchement** territorial afin d'éviter les conflits (Mech & Boitani, 2003). Il y a souvent **chevauchement** entre les nouvelles meutes des descendants dispersés et leur meute natale, mais indépendamment des liens de parenté, des changements de territoire et des déplacements se produisent, les meutes plus importantes prenant souvent le dessus sur les meutes plus petites. Malgré les tentatives des meutes de s'éviter, il y a souvent un certain niveau de conflit.

Le renouvellement du territoire des meutes se produit à un taux d'environ 10 à 15% des meutes par an (Stahler et al., 2016), soit par la **dissolution** des meutes à la suite de la mortalité des animaux alpha et/ou d'une réduction globale de la taille de la meute et, par conséquent, de son pouvoir de contrôle des ressources, deux phénomènes qui peuvent résulter d'agressions entre meutes, mais aussi d'autres causes de mortalité (par exemple, épidémies, mortalité causée par l'homme) ou d'un échec de reproduction qui, autrement, permettrait de maintenir ou d'augmenter la taille de la meute. Le degré de corrélation entre les liens de parenté entre les meutes et le chevauchement ou les conflits territoriaux fait actuellement l'objet d'une étude.

Au départ, les nouvelles meutes ont établi leurs territoires dans le YNP dans des espaces inoccupés, mais à mesure que la population augmentait, les territoires se sont davantage

chevauchés, en particulier dans la partie nord du YNP, où la densité est plus élevée. **Ensuite**, à mesure que la densité des loups augmentait, la taille des territoires s'est **réduite**, le nombre de meutes atteignant un niveau record de 16 en 2004. Depuis 2010, la densité des loups et le nombre de meutes ont très peu changé, les territoires des meutes ne variant que légèrement au fil du temps (Fig. 1 ; Uboni et al., 2015).

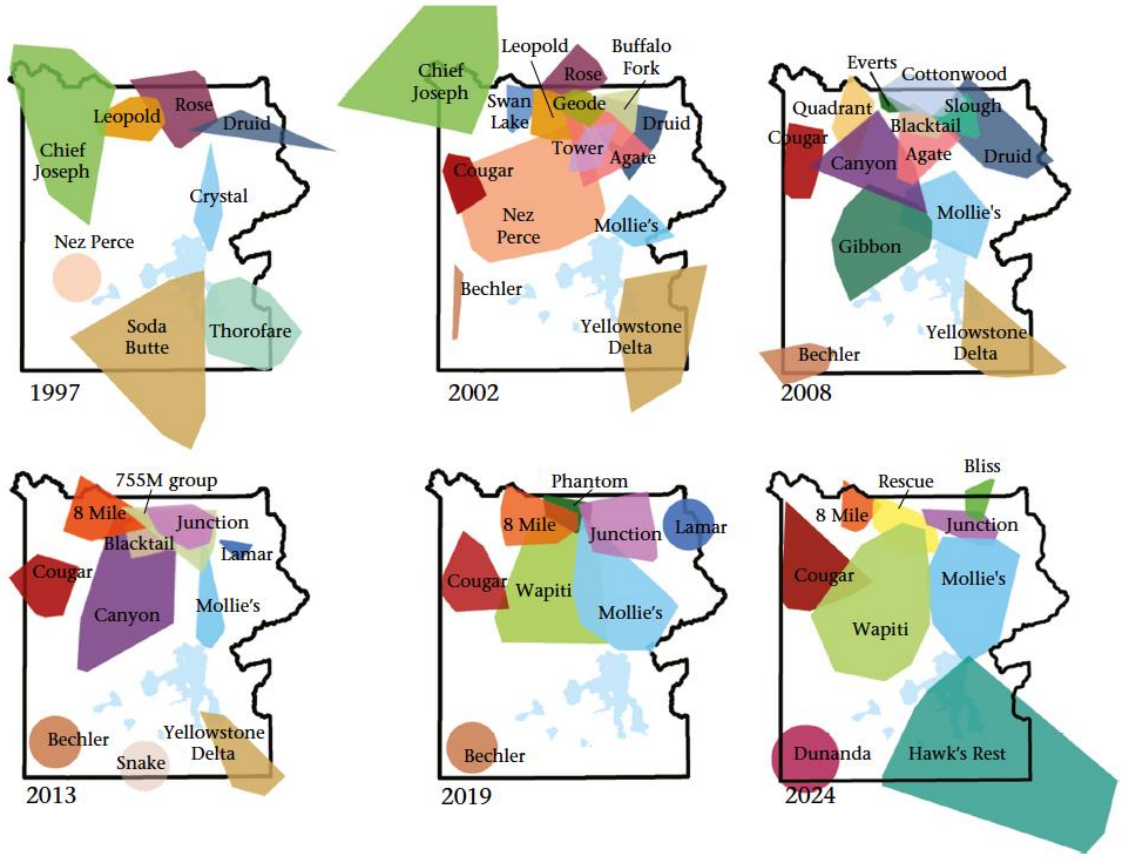

Figure 1. Territoires annuels sélectionnés de la meute de loups de Yellowstone. Les limites des territoires sont des polygones convexes minimaux à 95% tracés à partir des positions aériennes des individus équipés d'un collier émetteur, ou des cercles estimant le cœur du territoire pour les meutes sans collier émetteur. Les cartes sélectionnées sont affichées à des intervalles de 5 ou 6 ans afin d'illustrer certaines meutes ayant une longue durée de vie (apparaissant sur plusieurs cartes) et certaines meutes ayant une courte durée de vie (apparaissant sur une seule carte représentée)

La durée moyenne de présence d'une meute dans le YNP était de 6,1 ans, mais variait considérablement, allant de 1 mois à 30 ans (cette meute est toujours présente et occupe un territoire proche de son territoire d'origine, à la date de publication). La mortalité des animaux alpha, dont le rôle de **leader** peut être important pour la stabilité de la meute, peut entraîner une diminution de la longévité des meutes. Ce phénomène semble particulièrement prononcé lorsque les meutes quittent temporairement la protection du YNP et sont exposées à la mortalité causée par l'homme (B. Cassidy et al., 2024 ; K. A. Cassidy et al., 2023 ; Smith et al., 2016).

La **longévité** plus importante des meutes peut refléter des conditions sociales ou environnementales qui favorisent la longévité et le succès des animaux alpha (Stahler et al., 2016). Bien que les loups aient une durée de vie moyenne relativement courte, inférieure à 4 ans, les groupes peuvent se perpétuer sur plusieurs générations, en grande partie grâce à la présence relativement stable de lignées matrilinéaires, dans lesquelles le territoire est transmis après la mort d'une femelle alpha à une autre femelle de la meute. **De plus**, les meutes dont

la durée de vie est la plus longue, s'étendant sur plusieurs générations, comptaient des membres (souvent, mais pas nécessairement les alpha) qui atteignaient un âge avancé (≥ 6 ans) et chevauchaient plusieurs générations de compagnons de meute (Fig. 2). Ces individus sont essentiels au succès de la meute (K. A. Cassidy et al., 2015), et leur rôle semble être celui de **dépositaires du savoir**, guidant l'éducation sociale et les activités quotidiennes de la meute, et ancrant à bien des égards l'identité de celle-ci.

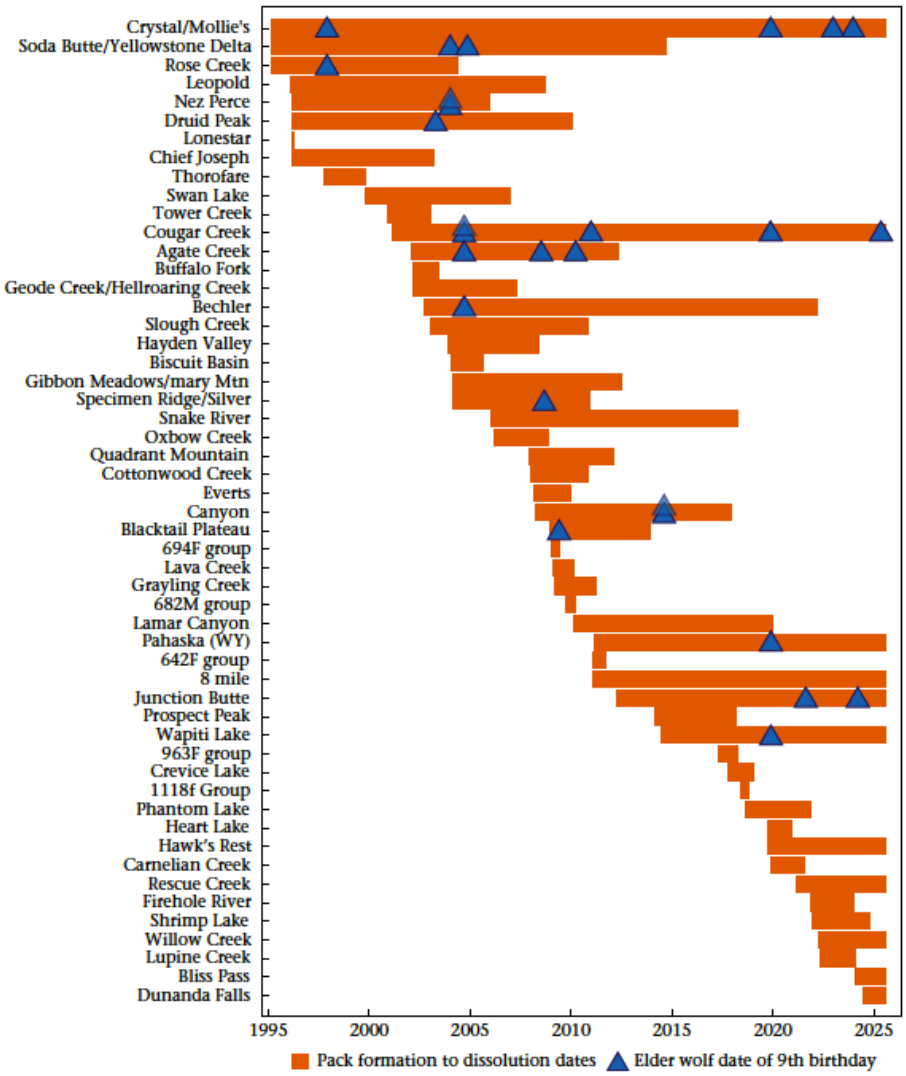

Figure 2. Durée de vie des meutes de loups de Yellowstone de 1995 à 2025 et présence de loups âgés. Nous présentons ici un sous-ensemble de loups âgés et leur meute au moment où ils ont atteint l'âge de 9 ans. Au total, 27 loups ont atteint l'âge de 9 ans, dont 93% appartenaient à 16 meutes ayant une longue durée de vie (9 ans ou plus, soit environ trois générations), et deux d'entre eux (7%) appartenaient à des meutes ayant une durée de vie inférieure à 9 ans. La durée de vie moyenne des meutes comptant au moins un loup âgé est de 14,1 ans, et celle des meutes ne comptant aucun loup âgé est de 3,8 ans

Les recherches sur les loups de Yellowstone ont révélé que la formation, l'identité et la longévité des groupes sont façonnées par des comportements sociaux complexes, des facteurs démographiques et des conditions écologiques. **De manière générale**, les modèles de comportement des meutes observés à Yellowstone ont été décrits ailleurs, tels que la formation de meutes de plus de deux loups, l'acceptation de loups non apparentés, la présence de plusieurs femelles reproductrices et des variations similaires dans la complexité et la durée de vie des meutes (par exemple, Ausband, 2018 ; Haber, 1996 ; Harrington et al., 1982 ; Mech & Boitani, 2003 ; Meier et al., 1995). Mais les loups de la réserve protégée de

Yellowstone, riche en proies, vivent à des densités plus élevées dans des meutes plus grandes, plus complexes et plus durables que la plupart des autres populations de loups étudiées où les forces anthropiques dominent (Tallian et al., 2023), et il y a eu des occasions sans précédent d'observer leur comportement. Intrinsèquement structurée selon des liens de parenté, façonnée par des comportements coopératifs et soutenue par une dispersion retardée, une meute de loups partage de nombreux attributs avec d'autres espèces se reproduisant de manière coopérative, les carnivores sociaux et même les humains. Collectivement, la vie détaillée des loups à Yellowstone suggère que cette espèce répond aux attributs essentiels des sociétés tels que définis par Moffett (2024) et fournit des informations précieuses pour la recherche interdisciplinaire sur ce que les psychologues sociaux décrivent comme l'identité de groupe ou le sentiment d'appartenance.

References

Almberg, E. S., Cross, P. C., Dobson, A. P., Smith, D. W., Metz, M. C., Stahler, D. R., & Hudson, P. J. (2015). Social living mitigates the costs of a chronic illness in a cooperative carnivore. *Ecology Letters, 18*, 660–667.

Aureli, F. C. M., Schaffner, C., Boesch, S. K., Bearder, J., Call, C. A., Chapman, R., Connor, Di Fiore, R. I., M. Dunbar, S. P., Henzi, K., Holekamp, A. H., Korstjens, R., Layton, P., Lee, J., Lehmann, J. H., Manson, G., Ramos-Fernandez, K. B., Strier, & van Schaik, C. P. (2008). Fission–fusion dynamics: New research frameworks. *Current Anthropology, 49*(4), 627–654.

Ausband, D. E. (2018). Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. *Journal of Mammalogy, 99*(4), 836–844.

Carter, N., Bruskotter, J. T., Vucetich, J., Crabtree, R., Jaicks, H., Karns, G., Nelson, M. P., Smith, D. W., & Linnell, J. D. C. (2019). Towards human–wildlife coexistence through the integration of human and natural systems: The case of grey wolves in the Rocky Mountains, USA. In B. Frank, J. A. Glikman, & S. Marchini (Eds.), *Human–wildlife interactions: Turning conflict into coexistence* (pp. 384–413). Cambridge University Press.

Cassidy, K. A., Borg, B. L., Klauder, K. J., Sorum, M. S., Thomas-Kuzilik, 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.

Cassidy, K. A., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Mech, L. D., & Smith, D. W. (2017). Sexually dimorphic aggression indicates male gray wolves specialize in pack defense against conspecific groups. *Behavioural Processes, 136*, 64–72.

Cassidy, K. A., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Smith, D. W., & Mech, L. D. (2015). Group composition effects on interpack aggressive interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology, 26*, 1352–1360.

Cassidy, K. A., & McIntyre, R. T. (2016). Do gray wolves (*Canis lupus*) support pack mates during aggressive inter-pack interactions? *Animal Cognition, 19*, 939–947.

Cassidy, B., Smith, D. W., Cassidy, K. A., Stahler, D. R., & Hebblewhite, M. (2024). Harvest of transboundary grey wolves from Yellowstone National Park is largely additive. *Journal of Applied Ecology, 61*, 2180–2193.

Cassidy, K. A., Smith, D. W., Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Stahler, E. E., & Metz, M. C. (2020). Territoriality and competition between wolf packs. In D. W Smith, D. R. Stahler, & D. M. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park* (pp. 61–76). University of Chicago Press.

Clutton-Brock, T. H. (2016). *Mammal societies*. Wiley-Blackwell.

Cubaynes, S., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Cassidy, K. A., Smith, D. W., & Coulson, T. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates

survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *Journal of Animal Ecology, 83*, 1344–1356.
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.
Haber, G. C. (1996). Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology, 10*(4), 1068–1081.
Harrington, F. H., & Asa, C. S. (2003). Wolf communication. In L. D. Mech, & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 66–103). University of Chicago Press.
Harrington, F. H., Paquet, P. C., Ryon, J., & Fentress, J. C. (1982). Monogamy in wolves: A review of the evidence. In F. H. Harrington, & P. C. Paquet (Eds.), *Wolves of the world: Perspectives on behavior, ecology, and conservation* (pp. 209–222). Noyes.
Jimenez, M. D., Bangs, E. E., Boyd, D. K., Smith, D. W., Becker, S. A., Ausband, D. E., Woodruff, S. P., Bradley, E. H., Holyan, J., & Laudon, K. (2017). Wolf dispersal in the Rocky Mountains, western United States: 1993–2008. *Journal of Wildlife Management, 81*, 581–592.
Kokocińska-Kusiak, A., Woszczyło, M., Zybala, M., Maciocha, J., Bartowska, K., & Dzięcioł, M. (2021). Canine olfaction: Physiology, behavior, and possibilities for practical applications. *Animals, 11*(8), Article 2463. https://doi.org/10.3390/ani11082463
Larsen, H. L., Pertoldi, C., Madsen, N., Randi, E., Stronen, A. V., Root-Gutteridge, H., & Pagh, S. (2022). Bioacoustic detection of wolves: Identifying subspecies and individuals by howls. *Animals, 12*(5), Article 631. https://doi.org/10.3390/ani12050631
MacNulty, D. R., Smith, D. W., Mech, L. D., Vucetich, J. A., & Packer, C. (2012). Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behavioral Ecology, 23*, 75–82.
MacNulty, D. R., Tallian, A., Stahler, D. R., & Smith, D. W. (2014). Influence of group size on the success of wolves hunting bison. *PLoS One, 11*, Article e112884. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112884
McCreery, E. K. (2000). Spatial relationships as an indicator of successful pack formation in free-ranging African wild dogs. *Behaviour, 137*(5), 579–590.
Mech, L. D. (1970). *The wolf: The ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press.
Mech, L. D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology, 77*, 1196–1203.
Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). Wolf social ecology. In L. D. Mech, & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 1–34). University of Chicago Press.
Meier, T. J., Burch, J. W., Mech, L. D., & Adams, L. G. (1995). Pack structure and genetic relatedness among wolf packs in a naturally-regulated wolf population. In L. N. Carbyn, S. H. Fritts, & D. R. Seip (Eds.), *Ecology and conservation of wolves in a changing world* (pp. 293–302). Edmonton: Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta.
Moffett, M. W. (2024). What is a society? Building an interdisciplinary perspective and why that's important. *Behavioral and Brain Sciences, 48*, Article e51. https://doi.org/10.1017/S0140525X24000037
Packard, J. (2019). Wolves. In J. Choe (Ed.), *Encyclopedia of animal behaviour* (2nd ed., pp. 262–278). Academic Press.
Smith, D. W., Bangs, E. E., Oakleaf, J. R., Mack, C., Fontaine, J., Boyd, D., Jimenez, M., Pletscher, D. H., Niemeyer, C. C., Meier, T. J., Stahler, D. R., Holyan, J., Asher, V. J., & Murray, D. L. (2010). Survival of colonizing wolves in the northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. *Journal of Wildlife Management, 74*, 620–634.
Smith, D. E., Meier, T., Geffen, E., Mech, L. D., Burch, J. W., Adams, L. G., & Wayne, R. K. (1997). Is incest common in gray wolf packs? *Behavioral Ecology, 8*, 384–391.
Smith, D. W., Metz, M. C., Cassidy, K. A., Stahler, E. E., McIntyre, R., Almberg, E., & Stahler, D. R. (2015). Infanticide in wolves: Seasonality of mortalities and attacks at dens support evolution of territoriality. *Journal of Mammalogy, 96*, 1174–1183.
Smith, D. W., Stahler, D. R., & MacNulty, D. M. (Eds.). (2020). *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park*. University of Chicago Press.
Smith, D. W., Stahler, D. R., Stahler, E. E., Metz, M. C., Cassidy, K. A., Cassidy, B., Koitzsch, L., Harrison, Q., & McIntyre, R. (2016). *Yellowstone National Park Wolf Project Annual Report 2015*. National Park Service. Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park [YCR-2016-01].
Stępniak, K. M., Diserens, T. A., Szewczyk, M., Myslajek, R. W., & Kuijper, D. P. (2025). Domestic dog scent marks trigger a behavioural response in wild wolves. *Ecology and Evolution, 15*(7), Article e71364. https://doi.org/10.1002/ece3.71364
Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Wayne, R. K., vonHoldt, B., & Smith, D. W. (2013). The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *Journal of Animal Ecology, 82*, 222–234.
Stahler, D. R., Smith, D. W., Cassidy, K. A., Stahler, E. E., Metz, M. C., McIntyre, R., & MacNulty, D. R. (2020). Ecology of family dynamics in Yellowstone wolf packs. In D. W. Smith, D. R. Stahler, & D. M. MacNulty (Eds.), *Yellowstone wolves: Science and discovery in the world's first national park* (pp. 42–60). University of Chicago Press.
Stahler, D. R., Smith, D. W., & Landis, R. (2002). The acceptance of a new breeding male into a wild wolf pack. *Canadian Journal of Zoology, 80*, 360–365.
Stahler, E. E., Smith, D. W., & Stahler, D. R. (2016). Wolf turf: A glimpse at 20 years of wolf spatial ecology in Yellowstone. *Yellowstone Science, 24*, 50–54.
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*, Article e0256618. ttps://doi.org/10.1371/journal.pone.0256618.
Uboni, A., Vucetich, J. A., Stahler, D. R., & Smith, D. W. (2015). Interannual variability: A crucial component of space use at the territory level. *Ecology, 96*, 62–70.
vonHoldt, B. M., Stahler, D. R., Smith, D. W., Earl, D., Pollinger, J. P., & Wayne, R. K. (2008). The genealogy and genetic viability of reintroduced yellowstone gray wolves. *Molecular Ecology, 17*, 252–274.
Wilmers, C. C., Crabtree, R. L., Smith, D. W., Murphy, K. M., & Getz, W. M. (2003). Trophic facilitation by introduced top predators: Grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology, 72*, 909–916.
Zaccaroni, M., Passilongo, D., Buccianti, A., Dessì-Fulgheri, F., Facchini, C., Gazzola, A., Maggini, I., & Apollonio, M. (2012). Group specific vocal signature in free-ranging wolf packs. *Ethology Ecology & Evolution, 24*(4), 322–331.