

Sélection hiérarchique multi-grains des sites de rendez-vous des loups au sud de l'Italie


The Journal of Wildlife Management; DOI: 10.1002/jwmg.21440

Vol. 82 (5) : 1049-1061

Research Article



Hierarchical, Multi-Grain Rendezvous Site Selection by Wolves in Southern Italy

PAOLO CIUCCI ¹, Department of Biology and Biotechnologies "Charles Darwin", University of Rome La Sapienza, Viale dell'Università 32, Roma 00185, Italy

LUIGI BOITANI, Department of Biology and Biotechnologies "Charles Darwin", University of Rome La Sapienza, Viale dell'Università 32, Roma 00185, Italy

MATTEO FALCO, Department of Biology and Biotechnologies "Charles Darwin", University of Rome La Sapienza, Viale dell'Università 32, Roma 00185, Italy

LUIGI MAIORANO, Department of Biology and Biotechnologies "Charles Darwin", University of Rome La Sapienza, Viale dell'Università 32, Roma 00185, Italy

Résumé

Une connaissance à fine échelle des effets anthropiques sur la sélection de l'habitat des loups (*Canis lupus*) est importante pour éclairer la gestion de sa conservation, en particulier lorsque les populations de loups se développent dans des zones plus peuplées où l'activité et le développement humains empiètent de plus en plus sur des environnements immaculés. De 1999 à 2003, nous avons documenté les sites de rendez-vous (n=31) utilisés par les loups de 6 meutes dans le sud des Apennins, en Italie (parc national du Pollino [PNP]), où les conditions sont idéales pour dévoiler les adaptations comportementales des loups vivant en milieux naturels. Nous avons adopté une approche hiérarchique multi-échelle de sélection d'habitat en utilisant un ensemble de facteurs topographiques et anthropiques au sein des **fonctions de sélection des ressources multi-grains (MRSF)** au niveau du paysage et de l'étendue du territoire. La sélection de l'habitat par les loups était dépendante de l'échelle et les différentes composantes d'habitats ont affectés les loups à différents grains. Lors de l'établissement d'un territoire à l'échelle du paysage, les zones évitées par les loups présentent une forte densité humaine, de routes pavées et de sentiers, et les territoires sont situées de préférence là où la couverture forestière est plus élevée et le terrain accidenté pour renforcer la dissimulation et garantir une non-accessibilité aux humains. **Parallèlement, les loups ont également sélectionné des zones découvertes et, à grain grossier, des zones de densité de chemins de terre et de sentiers pour améliorer l'efficacité de chasse et des déplacements.** Lors de la sélection des sites de rendez-vous dans les territoires, les loups ont encore sélectionné le couvert forestier et l'évitement atténué des caractéristiques anthropiques apparente au niveau de sélection inférieur. Lors du choix des sites de rendez-vous, les loups évitaient également les utilisations de linéaires anthropiques et les terrains accidentés peu fréquentés, dévoilant des compromis dans les décisions de sélection entre différentes échelles spatiales et temporelles. Nos résultats renforcent la notion selon laquelle la présence de loups dans des paysages modifiés est façonnée par l'évitement de la pression anthropique, mais ils indiquent également que la sélection des sites de rendez-vous est conforme à un **processus décisionnel hiérarchique** qui dépend de l'étendue et du grain. Des modèles spatialement explicites de sélection des sites de rendez-vous tels que celui que nous avons développé pour PNP améliorent l'efficacité de gestion pour des stratégies telles que la réglementation de l'accès et des activités humaines pendant la saison d'élevage des petits, en prévenant les persécutions humaines, en atténuant les déprédations d'élevage et en concevant des programmes de surveillance.

INTRODUCTION

Les loups sont généralement considérés comme des généralistes de l'habitat parce qu'ils occupent un large éventail d'environnements (Mech et Boitani 2003). Cependant, à des échelles plus fines, l'utilisation d'habitats spécifiques généralement associés à certains comportements de l'espèce (par exemple, capturer des proies, se déplacer, se reposer ; James et Stuart-Smith 2000 ; Kunkel et Pletscher 2000; Ciucci et al. 2003 ; Whittington et al. 2005, 2011) et les étapes critiques du cycle de vie (par exemple, élever des jeunes sur les sites résidentiels ; McLoughlin et al. 2004, Ausband et al. 2010, Houle et al. 2010, Sazatornil et al. 2016). Ces sites comprennent le pré-sevrage (c.-à-d. la tanière) et le post-sevrage (c.-à-d., sites de rendez-vous) (Joslin 1967), ce dernier étant à l'air libre, il s'agit d'endroits intensément utilisés par la portée entières où les loups reproducteurs et non reproducteurs retournent systématiquement à approvisionner et protéger les louveteaux (Demma et Mech 2009, Ruprecht et al. 2012, Ausband et al. 2016b). Les sites de rendez-vous sont généralement utilisés jusqu'en septembre/octobre (Packard 2003, Mills et al. 2008, Ruprecht et al. 2012, Ausband et al. 2016a) et par rapport aux tanières, les louveteaux sont exposés à des risques d'interférences ou de prédation plus importants, car ils sont visibles au-dessus de la surface, les louveteaux sont plus mobiles et les taux de fréquentation des autres membres du groupe les déclinent tout au long de la saison (Ruprecht et al. 2012, Ausband et al. 2016b). Plus de 4 sites de rendez-vous peuvent être utilisés chaque saison (Ausband et al. 2016a), mais Ciucci et al. (1997) ont enregistré un groupe utilisant un seul site de rendez-vous dans un paysage envahi par l'activité humaine. Compte tenu de leur pertinence pour le succès de la reproduction, les loups devraient localiser stratégiquement les lieux de résidence pour assurer des soins parentaux adéquats, un approvisionnement alimentaire et une protection contre les prédateurs, y compris le meurtre territorial intraspécifique (Harrington et Mech 1982a, Mech et al. 1998, Ausband et al. 2010, Benson et al. 2015). L'emplacement des sites de rendez-vous devrait affecter la forme physique en : influençant les possibilités de dissimulation et de fuite mais aussi être à proximité des sources de nourriture, avoir un équilibre énergétique avec une isolation du vent et des températures extrêmes (Ballard et Dau 1983, Norris et al. 2002, Person et Russel 2009, Ausband et al. 2016a).

Pendant la saison d'élevage, l'utilisation de l'espace centripète des loups autour des lieux de rendez-vous (Demma et Mech 2009, Ruprecht et al. 2012) peut exposer le pack à des risques accrus dû à l'activité humaine (Jędrzejewska et al. 1996, Kaartinen et al. 2010, Ahmadi et al. 2013, Iliopoulos et al. 2014). Bien que les loups sur les sites de rendez-vous aient été rapporté être tolérant et résilient à divers niveaux de perturbations humaine non létales (Thiel et al. 1998, Frame et al. 2007, Argue et al. 2008), cela n'est peut-être pas le cas lorsque l'activité et les perturbations ont longtemps été associés à un risque accru de persécution (Theuerkauf et al. 2003, Kaartinen et al. 2010, Ahmadi et al. 2013, Iliopoulos et al. 2014). Dans ces conditions, des facteurs favorisant la dissimulation et la ségrégation des humains devraient influencer l'endroit où les loups situent leurs sites de rendez-vous. En conséquence, une méta-analyse récente à l'échelle mondiale a révélé que la ségrégation et la sécurité envers l'homme sur les sites de rendez-vous est plus prononcé en Eurasie que dans les Populations de loups d'Amérique du Nord et se reflète dans l'évitement des habitations, les caractéristiques linéaires anthropiques, les terres agricoles et montrent une sélection plus forte du couvert forestier, une altitude plus élevée et un terrain accidenté (Sazatornil et al. 2016). Localement, cependant, la sélection des sites de RDV par les loups est nettement spécifique au contexte et varie en fonction des facteurs écologiques dominants, les conditions et perturbations humaines. Dans les plus vierges écosystèmes boréaux et tempérés d'Amérique du Nord, les loups localisent préférentiellement les sites de rendez-vous à proximité des zones humides ou autres sources d'eau et forêts, avec une certaine variabilité concernant les types de forêts, la fermeture du couvert forestier, le type de sol et la topographie (Trapp et al. 2008, Unger et al. 2009, Ausband et al. 2010, Benson et al. 2015, Klaczek et al. 2015). Avec des niveaux croissants de perturbation et de modifications d'habitat (par exemple, routes forestières, exploitation forestière, autres activités), les facteurs anthropiques prévalent sur les autres paysages et les caractéristiques de l'habitat, et les sites de rendez-vous sont de plus en plus localisés en dehors des routes, des aménagements et des zones perturbées (Theuerkauf et al. 2003, Person et Russel 2009, Houle et al. 2010, Kaartinen et al. 2010, Lesmerises et al. 2012). Dans les paysages modifiés par

l'homme, les loups maximisent la dissimulation et la sécurité envers les humains en situant préférentiellement des sites de rendez-vous dans des zones densément boisées à des altitudes plus élevées, avec des pentes plus raides et un terrain plus accidenté, tout en évitant les routes principales et les zones habitées (Capitani et al. 2006, Ahmadi et al. 2013, Iliopoulos et al. 2014).

Malgré la reconnaissance croissante de l'importance de l'approche multiéchelle pour élucider les relations espèces-habitats, une petite proportion d'études sur la sélection de l'habitat ont été conçues pour traiter de multiples échelles spatiales et temporelles (McGarigal et al. 2016). Néanmoins, les approches multi-échelles à la modélisation de l'habitat sont de plus en plus reconnues pour produire des inférences plus fortes et plus fiables que celles à simple échelle (Mayor et al. 2009, Wheatley et Johnson 2009, McGarigal et al. 2016). En outre, les modifications de sélection d'habitat entre divers domaines écologiques (Wiens 1989) peuvent être révélées en tenant compte de plusieurs échelles d'observation (y compris l'étendue et le grain ; Wheatley et Johnson 2009), améliorant donc notre compréhension du comportement et des processus sous-jacents des décisions d'habitat prises par les animaux (Rettie et Messier 2000, Schaefer et Mayor 2007, Laforge et al. 2016). Considérant que le cadre hiérarchique de Johnson (1980) a été commodément adopté pour définir des données spatiales étendues (temporelles, comportementales) (Mayor et al. 2009, Gaillard et al. 2010), déterminant le grain qui décrit le mieux la sélection de l'habitat est un élément majeur de l'habitat multi-échelle actuel de modélisation et de sélection (Mayor et al. 2009, McGarigal et al. 2016). Par exemple, Laforge et al. (2015) ont combiné les variables mesurées à différentes échelles dans une seule variable multiple modèle (fonctions de sélection de ressources multi-grains [MRSFs]) et ont montré qu'ils donnaient plus de pouvoir prédictif que les fonctions traditionnelles de sélection des ressources à grain unique.

Malheureusement, la plupart des études de sélection de sites de rendez-vous sur les loups ne traitaient pas correctement les problèmes scalaires, même si les considérations scalaires et hiérarchiques de sélection de l'habitat s'appliquent particulièrement aux loups (McLoughlin et al. 2004, Houle et al. 2010, Lesmerises et al. 2012). Avant d'être territoriaux, les loups qui se dispersent à travers le paysage à la recherche d'une opportunité de reproduction doivent en premier choisir un domaine où établir leur territoire, puis sélectionner des ressources au sein de celui-ci pour remplir leurs conditions de cycle de vie. En conséquence, la comptabilité des processus scalaires et hiérarchiques dans la sélection des sites de rendez-vous par les loups a d'importantes implications analytiques, affectant l'étendue et le grain lors de la mesure des ressources utilisées et réputées disponibles pour les loups à chaque commande de sélection. En outre, une approche multi-échelle de sélection du site de résidence peut révéler des changements dans les décisions relatives aux domaines écologiques de l'habitat, élucidant ainsi l'association entre sélection de l'habitat et les principaux facteurs liés à la condition physique (Rettie et Messier 2000, Dussault et al. 2005).

Dans le parc national du Pollino (PNP), dans le sud des Apennins, en Italie, les loups ont toujours coexisté avec les humains (Zimenand & Boitani 1975) et les conditions sont idéales pour dévoiler les comportements clés d'adaptations des loups vivant dans des paysages modifiés par l'homme (c.-à-d. sélection du site de rendez-vous). Bien que les loups aient été légalement protégées en Italie depuis 1971, la mortalité d'origine humaine dans le PNP reflète les tendances nationales (Lovari et al. 2007) et les zones protégées (Apollonio et al. 2004, Mancinelli et al. 2018), suggérant que la persécution par les humains agit comme un facteur de sélection permanent, pouvant affecter la forme physique et les réponses comportementales des loups. La mortalité minimale connue au cours de notre étude, concernait 12 loups, dont 3 sont morts de causes inconnues, 1 a été frappé par un véhicule et 8 ont été empoisonnés, ce qui représente l'état de conflit permanent avec le secteur de l'élevage (Ciucci et al. 2018).

Nos objectifs étaient de décrire l'utilisation et les caractéristiques des sites de rendez-vous utilisés par les loups, et d'identifier les caractéristiques topographiques et anthropiques de la plupart des choix des sites de rendez-vous, selon une approche multi échelles de modélisation de sélection d'habitat à plusieurs ordres. Étant donné les niveaux de mortalité des loups d'origine humaine du PNP, aggravé

par le tourisme intense et les activités de pâturage du bétail pendant la saison d'élevage des louveteaux, **nous avons prédit que loups réagiraient en prenant des décisions d'habitat favorables à la dissimulation et à la sécurité envers les humains**, même si cela implique des coûts énergétiques plus élevés en raison de mouvements accrus et plus éloignés des zones de disponibilité des proies. En outre, alors que les perspectives à l'échelle mondiale prédisent qu'éviter les caractéristiques anthropiques consisterait à intensifier des niveaux de sélection plus élevés (Sazatornil et al. 2016), nous nous attendions à ce qu'une approche multi-scalaire puisse mieux élucider les adaptations comportementales induites par le risque chez les loups. En conséquence, nous avons également prédit que, si la sélection à petite échelle par les loups a été limitée par la sélection de l'habitat à un niveau inférieur de sélection (c'est-à-dire au niveau du paysage), les loups découragent l'évitement des caractéristiques anthropiques lors de la localisation des sites de rendez-vous sur leur territoire.

METHODES

Captures et télémétrie

De 1999 à 2003, nous avons localisés les loups en utilisant les pistes dans la neige en hiver et les sondages à partir de hurlements provoqués en été, soutenus par télémétrie (VHF) des packs suivis. De 2000 à 2003, nous avons capturés 5 loups dans 6 meutes en utilisant des pièges à palette de type « Aldrich » modifiés (M. D. Collinge, Idaho Wildlife Service, communication personnelle) placés le long de sentiers et chemins de terre et attirés par des excréments de loup et de l'urine. À l'aide de transmetteurs VHF (modèle 6 ; ATS, Isanti, MN, États-Unis), nous avons surveillé les pièges à distance 24 heures sur 24 et les loups capturés ont été tranquilisés entre 72 à 32 minutes en moyenne (plage: 47 ± 120 min) après leur capture.

Emplacement et utilisation des sites de Rendez-vous

Outre la télémétrie, nous avons utilisé des hurlements provoqués et des enquêtes sur le terrain pour localiser et ensuite vérifier l'emplacement des sites de rendez-vous (Ruprecht et al. 2012, Iliopoulos et al. 2014). Nous avons mené les hurlements provoqués (20h00–05h00) chaque année de juin à septembre (Harrington et Mech, 1982b) en utilisant des hurlements enregistrés à partir de loups solitaires détenus en captivité (P. Rivoira, Université de Turin, données non publiées). Au cours des deux premières années de l'étude, nous avons mené des hurlements pour localiser systématiquement tous les reproducteurs (non équipés) des meutes dans l'ensemble de la zone d'étude (recensement à saturation : Harrington et Mech, 1982b). Les années suivantes, nous avons limité les enquêtes systématiques aux zones utilisées par les loups non-équipés, alors que nous avons mené des hurlements provoqués opportuniste dans les zones d'utilisation concentrée, révélé par télémétrie VHF (packs instrumentés).

Fonctions de sélection de ressources multi-grains

Pour chaque ordre de sélection d'habitat, nous avons utilisé des MRSF (Laforge et al. 2015) pour tenir compte des différentes tailles de grain pour différentes variables. Nous avons d'abord évalué l'effet du changement de taille de grain d'une focale de 1 variable à la fois pour déterminer l'échelle la plus parcimonieuse (c'est-à-dire, analyse à grain unique et variable ; Laforge et al. 2015). Nous fixons la granulométrie minimum à 200 m et maximale à 5 630 m, reflétant l'erreur attendue dans la localisation acoustique des lieux de rendez-vous et le rayon moyen des territoires de la meute de loups dans le PNP, respectivement. Nous avons choisi des grains de taille intermédiaire (c.-à-d. de 500 m à 5 000 m) pour refléter une échelle continue par incréments de 500m. Afin d'examiner la colinéarité parmi les 12 variables à chacune des tailles de grains, nous avons utilisé la corrélation de rangs par paires de Pearson ($r \geq 0,6$) et les facteurs d'inflation de variance ($VIF > 3$; AED R paquage; Zuur et al. 2007, 2009). Pour une variable à la fois, nous avons ensuite comparé tous les modèles avec (c'est-à-dire le modèle global) et sans (modèle quasi global), la variable focale mesurée à chaque niveau de granulométrie, en utilisant la méthode du Critère d'information d'Akaike corrigée en fonction de la taille de l'échantillon (AICc; Burnham et Anderson 2002).

RÉSULTATS

Au cours de la période 2000-2003, la superficie moyenne annuelle de l'ensemble des 5 meutes radiocontrôlés était comprise entre 99,6 et 43,8 km² (tableau S2). L'erreur moyenne de localisation VHF était de 153 ± 133 m (IC 95% 1/117-188 m). En plus des 5 packs radio-surveillés, nous avons également localisé les territoires des 4-5 autres meutes de loups dans la zone d'étude, mais nous n'avons pas obtenu suffisamment de données pour le Pack « Alessandria » pour connaître de manière fiable l'emplacement de son territoire (Fig. 1). Les territoires de la meute de loups affichent en moyenne une baisse du degré d'empreinte anthropique par rapport à l'ensemble de la zone d'étude, comme indiqué par la plus faible densité humaine et de route, une faible proportion de terres agricoles et une couverture forestière plus élevées (tableau 1).

Dans l'ensemble, de 1999 à 2003, nous avons identifié **41** sites de rendez-vous potentiels dans tous les packs au sein de PNP (Fig. 1). Cependant, 10 sites de rendez-vous étaient indiqués par une détection acoustique d'une seule réponse non répliquée et ont été exclus de l'analyse. Des 31 sites de RDV restants, localisés avec précision (c'est-à-dire par réplification, détection acoustique triangulée ou télémétrie VHF), 2 appartenaient à 2 packs manquant de données suffisantes pour s'approcher de manière fiable de leur territoire, et 7 ont été utilisés par les loups à la fin du mois d'août, lorsque la mobilité augmentant des louveteaux pouvait confondre de plus en plus les décisions de sélection (Gray 1993, Benson et al. 2015). Nous avons donc inclus dans notre analyse les MRSF de 22 sites de rendez-vous à partir de 6 packs (1 à 3 sites de rendez-vous /pack / an ; n=16 années-pack ; Tableau S1). Basé sur les enquêtes de terrain réalisées sur 14 des 23 sites de rendez-vous situés à l'origine par triangulation acoustique, l'erreur linéaire moyenne de leur l'emplacement acoustique était estimée de 149 ± 95 m (IC à 95% = 98- 201 m ; range = 29-300 m).

Limités précisément aux sites de rendez-vous (n=31), la première date où nous avons détecté acoustiquement les louveteaux était le 30 juin et le 24 octobre la plus tardive (tableau S1). Basé sur 17 sites de rendez-vous dans 6 packs pour lesquels nous avons acoustiquement estimé la première et la dernière date de présence des louveteaux sur le site, la durée d'utilisation du site de rendez-vous était en moyenne de 28 ± 17 jours, allant de 4 à 61 jours. Dans 5 meutes, nous avons détecté un minimum de 2 à 3 sites de rendez-vous de manière séquentielle utilisés au cours de la même année, qui étaient séparés à 1,4 ± 0,3 km (plage comprise entre 0,7 et 1,9 km ; IC à 95%: 1,1 à 1,7 km; n=12 distances par paires intra-groupe; 1 ≤ n ≤ 6 distances par paires/pack; Tableau S5, disponible en ligne dans Informations complémentaires). 1 seul pack a montré une fidélité sur 1 site de rendez-vous 2 années successives (Tavolara Pack, 2001-2002). Pour tous les autres packs, la distances moyennes entre les sites de rendez-vous utilisés différentes années étaient de 2,1 ± 0,9 km (fourchette de 1,1 à 3,3 km; 95% C=1,3- 2,9 km; n=61 distances par paires dans 5 meutes; 1 ≤ n ≤ 39 distances par paire par paquet; Tableau S5). La distance moyenne entre les sites de rendez-vous utilisés simultanément par les packs adjacents la même année était de 9,6 ± 3,1 km (plage allant de 6,1 à 13,5 km; IC à 95% de 6,8 à 12,3 km; n=5 par paire) distances pour 4 meutes adjacentes), et nous avons observé des distances similaire lorsque nous avons comparé tous les packs voisins indépendamment de l'utilisation simultanée du site de rendez-vous (Moyenne= 9,7 ± 3,0 km; plage = 6,1-3,5 km; IC 95% 7,0-12,3 km; n=11 paire distances dans 6 packs adjacents).

Pour la sélection de second ordre, le grain le plus parcimonieux a varié à travers les covariables (Fig. S1, disponible en ligne dans renseignements à l'appui). Le modèle multi-grain **global** était le mieux soutenue (wi1.0 ; tableau 2), correspondant à un indice de Boyce de r_s=0,94. Les loups ont sélectionné les zones de haut couvert forestier et arbustif, entrecoupé de prairies ouvertes et des pelouses, et un relief plus élevé (tableau 3). Ils ont aussi fortement évité les caractéristiques anthropiques, y compris la densité humaine, les routes principales et les sentiers à des distances plus rapprochées, mais les chemins de terre et les sentiers ont été sélectionnés à l'échelle du domaine (Tableau 3). Le grain le plus parcimonieux variait également selon les covariables dans le troisième ordre de sélection (Fig. S2, disponible en ligne aux renseignements à l'appui) ; le grain le plus parcimonieux pour la couverture forestière était nettement plus faible par rapport au deuxième ordre de sélection (tableau 3). Deux

sous-ensembles du modèle multi-grain global étaient les modèles les mieux pris en charge ($w_i=0,69$; Tableau 2), indiquant qu'au troisième ordre de sélection la densité humaine et les routes principales n'était pas si importante pour décrire la sélection de sites de rendez-vous. L'indice Boyce pour le modèle moyen était $r_s=0,88$ selon la procédure jackknife, et $r_s=0,83$ en utilisant le jeu de validation des derniers sites de rendez-vous ($n=9$). Les loups ont **situé les sites de rendez-vous à proximité de zones boisées** (à savoir, 500 m), de sentiers peu utilisés, comprenant des sentiers à des distances proches (Tableau 3).

DISCUSSION

Les loups d'Europe ont une spécificité d'habitat prononcée lors de la sélection des sites de rendez-vous. Surtout là où les loups ont été exposés à une persécution humaine, éviter la pression anthropique joue un rôle critique en affectant la décision de l'habitat. Nos résultats montrent également que la sélection d'habitat contrastée à plusieurs échelles peut mieux élucider complètement les compromis dans les réponses comportementales des loups vis à vis des caractéristiques anthropiques (Lesmerises et al. 2012). Bien que la télémétrie ait été essentielle dans notre étude pour définir les territoires et détecter certains sites de rendez-vous, capturer les loups dans de multiples meutes est coûteux et suivre par télémétrie les individus non reproducteurs peut ne pas toujours être indicatif des emplacements des sites de rendez-vous (Demma et Mech 2009, Ruprecht et al. 2012). La télémétrie du système de positionnement global a stimulé les études sur l'écologie des sites de rendez-vous du loup, dont la détection est grandement facilitée par le suivi GPS des individus reproducteurs (Demma et Mech 2009 ; Ruprecht et al. 2012 ; Ausband et al. 2016a, b). Cependant, l'adoption de techniques de terrain complémentaires pour localiser les sites de rendez-vous est avantageuse, surtout si cela implique une confirmation du terrain sur site (Ruprecht et al. 2012). Les sondages par hurlements sont rentables, et constitue une méthode d'enquête complémentaire acoustique pour localiser les sites de rendez-vous (Capitani et al. 2006, Ausband et al. 2010, Iliopoulos et al. 2014). Cependant, nous préconisons l'adoption de critères prudents (par exemple, une triangulation précise, et réponses répliquées), suivie d'une vérification sur le terrain, afin d'estimer avec précision les sites de rendez-vous. En outre, nous avertissons que l'utilisation de hurlements pour localiser les sites de rendez-vous des loups dans des pays densément peuplés **peut involontairement révéler la présence des louveteaux et mettre en péril la sécurité de l'ensemble** de la meute. En effet, c'est la raison pour laquelle nous n'avons pas effectué de hurlements répétés pour les meutes habitant les régions périphériques et plus peuplées des parties du nord et occidentales du PNP (Fig. 1).

Nous avons révélé que les loups du PNP utilisaient au moins 2 à 3 sites de rendez-vous chaque année, en changeant leur emplacement au fur et à mesure de la saison d'élevage, comme on le voit souvent dans les populations de loups (Peterson et al. 1984, Demma et Mech 2009, Ruprecht et al. 2012, Benson et al. 2015). **Cela contraste avec les descriptions dans les Apennins centraux** de l'Italie à la fin des années 1980, où les loups utilisaient un seul site de RDV toute l'année, comprenant des tanières et des lieux de rendez-vous d'été, et le site de retraite le plus fréquemment utilisé au cours de l'année (Ciucci et al. 1997). Cette différence reflète probablement l'augmentation de la disponibilité des proies sauvages (c'est-à-dire du sanglier) chez les loups dans le PNP, par rapport au manque de proie, et une source de nourriture anthropiques abondantes et prévisibles au niveau des décharges dans les années 1980 (Macdonald et al. 1980, Ciucci et al. 1997). Malheureusement, nous n'avons pas pu déterminer pourquoi certains sites de rendez-vous ont été utilisés plus longtemps que d'autres, et continuer la recherche est nécessaire pour comprendre l'écologie et les corrélats démographiques de l'utilisation différentielle des sites de rendez-vous (Ausband et al. 2016a).

Comme indiqué précédemment dans un nombre limité d'études sur la sélection des sites de rendez-vous (Norris et al. 2002, Person et Russel 2009, Kaartinen et al. 2010), nous avons constaté que les décisions comportementales des loups sont affectées à différentes tailles de grains pour différentes ressources et, plus important encore, à travers un ordre de sélection. En outre, bien que les loups aient eu des décisions similaires concernant l'habitat aux 2 ordres de sélection, la sélection détendu, intensifié ou modifié pour un habitat différent lors du choix des sites de rendez-vous par rapport à

l'établissement d'un territoire, indiquant que l'habitat la sélection chez les loups dépend de l'échelle. Dans l'ensemble, les décisions prises par les loups au sein du PNP reflètent plusieurs adaptations pour optimiser la dissimulation et la sécurité et minimiser les risques de perturbations causées par l'homme, tout en améliorant les déplacements et l'efficacité alimentaire.

Comme détecté au deuxième ordre de sélection, l'aversion du loup pour la densité humaine et des routes principales reflète leur tendance à réduire le risque associé aux perturbations humaines. Cependant, la réponse semble être intégrée dans un contexte écologique et topographique, car les loups ont sélectionné des zones forestières avec relief, mais aussi des zones ouvertes, reflétant probablement une amélioration de la dissimulation et un gain de sécurité envers les humains et une disponibilité accrue des proies principales. Parallèlement, la sélection des activités linéaires anthropiques à faible utilisation (c'est-à-dire chemins et chemins de terre, à grain grossier) a probablement contribué à une amélioration de l'efficacité de chasse et des taux de déplacement, ces derniers améliorant les taux de rencontre des proies et l'efficacité de patrouille et de marquage du territoire (Whittington et al. 2011, Lesmerises et al. 2012).

En ligne avec les conclusions précédentes, selon lequel les loups généralement évitent les routes principales à l'échelle du paysage (Thiel 1985, Mladenoff et al. 1995), même s'ils peuvent choisir des chemins et pistes de terre à faible utilisation (Thurber et al. 1994, Musiani et al. 1998), en particulier dans les zones montagneuses où ces fonctionnalités sont plus susceptibles de faciliter les taux de déplacement (Ciucci et al. 2003, Whittington et al. 2011). Cependant, notre analyse multi-échelle a révélé que la sélection pour une utilisation linéaire à faible utilisation les caractéristiques peuvent dépendre de la taille du grain, correspondant à différentes décisions de sélection prises par les loups à différentes échelles. Par exemple, au deuxième ordre de sélection, les sentiers sont sélectionnés à un grain grossier et sont susceptibles d'améliorer l'efficacité des déplacements, alors qu'à grain plus fin (par exemple, choix des sites de repos quotidiens), ils peuvent être perçus comme une source potentielle de perturbation et sont par conséquent évités.

Cette tendance est encore renforcée lorsque les loups choisissent les sites de rendez-vous et, dans cet ordre de sélection, les loups intensifient leur niveau de prudence envers les humains en renforçant la sélection d'un couvert forestier (500 m). Également, bien que les loups aient choisi des chemins de terre à l'échelle du paysage, ils les évitaient lors de la localisation des sites de rendez-vous, éventuellement parce que les loups associent les chemins de terre à une vulnérabilité importante. Comme les chemins de terre, le changement de sélection pour les terrains accidentés révèle que cette fonctionnalité est vue différemment à différentes échelles. **Bien que le relief soit sélectionné à l'échelle du paysage car il peut offrir une dissimulation et inaccessibilité de l'homme, il est évité lors de l'utilisation des sites de rendez-vous car il peut entraîner des coûts énergétiques plus élevés associés à des mouvements centripètes quotidiens, en particulier en zones montagneuses** (Person et Russel 2009, Ausband et al. 2010).

Nos résultats illustrent cette variation de sélection de l'habitat à différentes échelles et peuvent révéler des changements dans les coûts perçus et les avantages sous-jacents des décisions de sélection des loups (Lesmerises et al. 2012), révélant ainsi des **compromis** dans la sélection de l'habitat (Thompson et McGarigal 2002, Leblond et al. 2011). Il a été spéculé que lorsque les loups vivaient dans des zones densément peuplées, on s'attendrait à ce que les loups soient relativement plus tolérants aux caractéristiques anthropiques, et montrent une sélection plus forte contre les facteurs facilitant l'exposition aux risques liés aux activités humaines dans les ordres de sélection supérieurs (Sazatornil et al. 2016). Cependant, nos conclusions soutiennent que partiellement cette hypothèse, suggérant que la sélection de l'habitat dépendant de l'échelle chez les loups, pourrait être plus complexe que ce que l'on imagine. En effet, lors de la sélection des sites de rendez-vous sur le territoire, les loups de PNP ont changé de la sélection de forêts pour passer à un évitement de linéaires anthropiques. Cependant, nous n'avons pas détecté de degré de tolérance plus élevé des structures de fabrication humaine au second ordre de sélection, à ce niveau la sélection pour la densité humaine et les routes

principales était plus forte et aggravée par la sélection de terrains plus rudes afin de minimiser l'exposition aux risques liés aux activités humaines. Plutôt que de se concentrer sur les modèles, une approche centrée sur les processus peut augmenter la compréhension des différentes décisions de sélection prises par loups à différentes échelles. Par exemple, Rettie et Messier (2000) ont proposé que les animaux choisissent les facteurs limitant leur aptitude à l'échelle spatiale à laquelle ces facteurs ont plus grande hétérogénéité. Il en résulte des différences entre les échelles d'hétérogénéité spatiale des facteurs limitant et les plus pertinents pourrait informer les prévisions de l'échelle à laquelle la sélection pour un facteur donné devrait être le plus attendu (Gaillard et al. 2010). Pour les loups vivant dans des pays densément peuplés, cela pourrait correspondre à la compréhension des principales sources de mortalité d'origine humaine ou l'altération de la forme physique, et en conséquence évaluer leur variation spatiale à travers les échelles. Le même raisonnement expliquerait le fait que, dans les écosystèmes primitifs d'Amérique du Nord où les effets anthropiques sont moins apparents, la proximité de l'eau et la disponibilité des proies sont parmi les caractéristiques les plus sélectionnées par les loups lors de la sélection sites de rendez-vous (Trapp et al. 2008, Unger et al. 2009, Ausband et al. 2010, Benson et al. 2015).

En conclusion, nous reconnaissons que même si nous manquons de données sur la structure et la densité de la forêt, et en particulier la couverture au niveau du sol, ces facteurs pourraient jouer un rôle important dans la sélection des sites de rendez-vous dans le PNP (Trapp et al. 2008, Kaartinen et al. 2010, Lesmerises et al. 2012). En effet, plusieurs sites de rendez-vous de notre zone d'étude étaient situés à l'intérieur de peuplements de hêtres en régénération relativement jeunes, qui ont des densités de tiges qui fournissent probablement une excellente couverture et assure l'inaccessibilité par les humains (Fig. S3, disponible en ligne dans Informations de support). Cet aspect mérite d'autres investigations dans des conditions d'étude similaires aux nôtres, en particulier à la lumière des réflexions importantes qu'il peut retenir pour les pratiques forestières à l'intérieur des zones protégées. En outre, bien que les territoires des meutes soient en moyenne situés à plus haute altitude par rapport au reste de la zone d'étude, on a souvent constaté que l'altitude affectait la sélection de l'habitat par rapport à l'étendue du paysage (Lesmerises et al. 2012, Llaneza et al. 2012), nous avons écarté cette variable aux deux ordres de sélection, car elle était redondante avec d'autres covariables écologiquement plus informatives. Nous croyons que l'altitude reflète souvent les gradients écologiques et, dans les paysages modifiés par l'homme induise une dispersion des attributs du paysage anthropique (Capitani et al. 2006, Boutros et al. 2007). Cela ne signifie pas nécessairement que l'élévation en soi ne soit pas un descripteur important de sélection de l'habitat par les loups, mais basés sur la colinéarité, d'autres facteurs écologiques ou anthropiques peuvent transmettre des informations plus directes, explicites et significatives sur les relations entre le loup et son habitat.