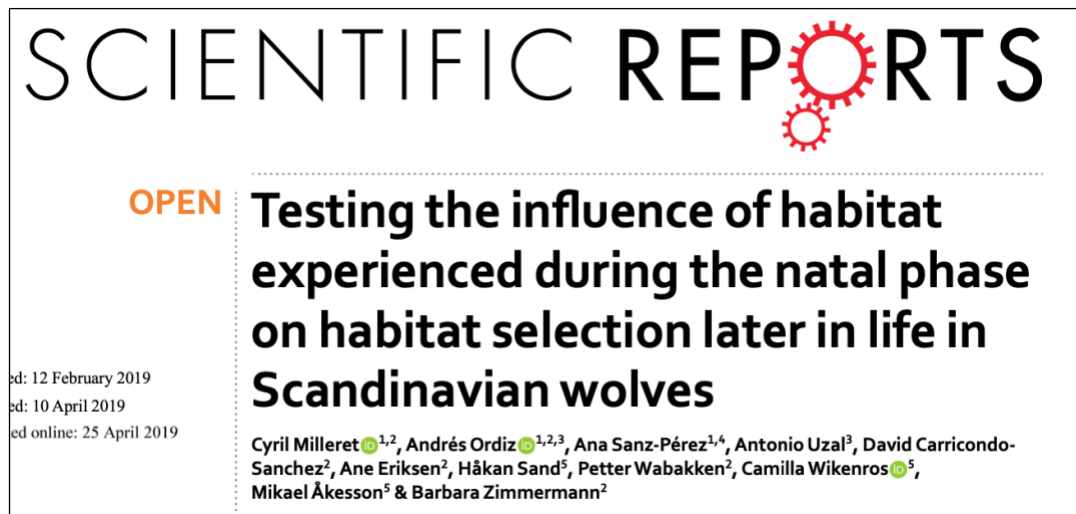


Tester l'influence de l'habitat expérimenté pendant la phase natale sur la sélection de l'habitat plus tard dans la vie des loups Scandinaves



Sci Rep 9, 6526 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42835-1>

Résumé

L'induction des préférences de l'habitat natal (IPNH) se produit lorsque les caractéristiques de l'habitat natal influencent la future sélection de l'habitat d'un animal. Cependant, l'influence de l'IPNH après la phase de dispersion a reçu pour le moment une attention remarquablement faible. Nous avons testé si l'exposition aux humains dans l'habitat natal aide à comprendre pourquoi certains loups adultes *Canis lupus* peuvent approcher les établissements humains plus que d'autres conspécifiques, une question à la fois écologique et de gestion. Nous avons quantifié les modèles de sélection d'habitats dans les domaines vitaux à l'aide des fonctions de sélection des ressources et des données GPS de 21 couples de loups en Scandinavie. Nous avons identifié le territoire natal de chaque loup avec l'attribution génétique parentale, et nous avons utilisé des caractéristiques liées à l'homme dans le territoire natal pour estimer le degré d'influence anthropique au début de la vie de chaque loup. Lorsque la femelle du couple de loups adultes est née dans une zone à fort degré d'influence anthropique, le couple de loups avait tendance à sélectionner des zones plus éloignées des humains, par rapport aux paires de loups des territoires nats à faible degré d'influence anthropique. Toutefois, le modèle étant statistiquement faible, nous suggérons que notre approche méthodologique puisse être utile dans d'autres systèmes pour mieux comprendre l'IPNH et informer la gestion sur les interactions homme-faune.

INTRODUCTION

La prise de décision animale, telle que la sélection des domaines vitaux, peut être influencée par les conditions natales et les premières phases d'apprentissage^{1,2}. Il a également été démontré que ces conditions, y compris les relations sociales et l'environnement de la petite enfance, influencent la fitness individuelle à un stade ultérieur de la vie^{3,5}. L'utilisation de l'habitat d'une génération donnée peut également être influencée par les choix faits par la génération précédente^{6,7}. L'effet de l'habitat natal sur les préférences de sélection d'habitat a généralement été appelé « induction des préférences d'habitat natal » (ci-après, IPNH)². Cette hypothèse prédit que les individus sont plus susceptibles de sélectionner des habitats ayant des caractéristiques similaires à celles de leur territoire natal, peut-

être comme moyen efficace de trouver un habitat convenable. L'IPNH a été mis en évidence chez plusieurs taxons, y compris des mammifères tels que les souris des broussailles *Peromyscus boylii*⁸ et l'écureuil roux du mont Graham *Tamiasciurus hudsonicus grabamensis*⁹.

La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique se déroulant à plusieurs échelles spatio-temporelles, où l'individu est constamment confronté au défi de sélectionner un habitat convenable pour maximiser sa condition physique¹⁰. Ce processus hiérarchique se produit à quatre échelles spatiales, à savoir la sélection du premier ordre à l'échelle de la distribution, la sélection du deuxième ordre à l'échelle individuelle du domaine vital, la sélection du troisième ordre à l'échelle du patch dans un domaine vital et le quatrième ordre à une échelle fine de sélection d'un site ou d'un élément spécifique dans un patch¹¹. Il a été suggéré que les facteurs les plus limitants devraient être sélectionnés/évités à l'échelle spatiale la plus large¹². Malgré un soutien mixte¹⁰, cette idée implique que la sélection de l'habitat à une échelle spatiale donnée est le résultat de contraintes de sélection d'habitat à d'autres échelles spatiales¹⁰.

Même si les caractéristiques de l'habitat natal pouvaient influencer les préférences d'habitat au deuxième ordre, un individu peut également montrer des préférences pour les stimuli ressentis dans son territoire natal au troisième ou au quatrième ordre, par exemple, lors de la sélection d'une parcelle d'habitat dans son domaine vital. Cependant, l'influence des conditions de début de vie sur la sélection de l'habitat a été principalement liée à la dispersion et à l'établissement du domaine vital². En effet, Miller et al.¹³ ont souligné que les effets potentiels de l'expérience natale sur la sélection de l'habitat après la dispersion et l'établissement du territoire ont reçu étonnamment peu d'attention, bien qu'elle constitue la période la plus longue de la vie d'un individu et la plus importante pour son aptitude. Miller et al.¹³ est l'une des très rares études traitant de cet effet potentiel, mais voir¹⁴. Ils ont constaté que l'environnement social natal modifiait les décisions de nourriture des femelles adultes de la punaise du cactus, *Chelinidea vittiger aequoris*, c'est-à-dire que les femelles élevées seules étaient plus susceptibles de se nourrir davantage des congénères que les femelles élevées dans des environnements sociaux¹³.

En ce qui concerne les vertébrés, la préférence pour le type d'habitat natal a été utilisée comme un facteur expliquant éventuellement les adaptations comportementales des renards *Vulpes vulpes* pour exploiter les habitats urbains, c'est-à-dire que les renards nés et élevés dans les zones urbaines étaient plus susceptibles d'utiliser ces zones plus tard dans la vie que les autres renards^{15, 16}. Cependant, la relation entre le comportement du renard et l'IPNH n'a pas été testée. Chez les oiseaux, les milans des marais *Rostrhamus sociabilis* étaient plus susceptibles de nicher dans des zones humides présentant des caractéristiques similaires à celles de leur zone humide natale, quelle que soit la distance de dispersion¹⁷. Fait intéressant, les milans des marais en dispersion qui se reproduisent dans des habitats de type natal ont eu un succès et une productivité de nidification inférieurs à ceux des milans des marais qui ont choisi différents habitats¹⁷. Cela indique que les environnements natals peuvent avoir des effets à long terme sur l'individu, même chez les animaux très mobiles et de grande envergure^{17,19}, et cela montre également que l'IPNH ne garantit pas une sélection optimale de l'habitat.

Pour les grands carnivores, moins d'une poignée d'études ont porté sur l'IPNH¹⁹⁻²¹. Ces études ont testé l'hypothèse de l'IPNH pendant l'établissement du domaine vital et ont montré des résultats contrastés. Étant donné que les grands carnivores sont des espèces hautement cognitives, on peut

s'attendre à ce que différents types d'expériences précoces puissent jouer un rôle plus tard dans la vie, au-delà de l'effet potentiel sur la dispersion et l'établissement du domaine vital. Par exemple, les humains peuvent être une source importante de perturbations et présenter un risque de mortalité pour les grands carnivores^{22,23}, ce qui conduit généralement à éviter les humains, les infrastructures anthropiques et les zones de forte activité humaine, par exemple²⁴. Par conséquent, les expériences avec les humains pendant la phase natale peuvent être un stimulus qui reflète le comportement des carnivores et la sélection de l'habitat tout au long de la vie d'un individu.

Les loups Scandinave *Canis lupus* habitent des paysages modifiés par l'homme dans lesquels la mortalité d'origine humaine est élevée^{22,23}. Probablement en conséquence, les loups évitent systématiquement les caractéristiques humaines à différentes échelles spatiales^{25,26}. Ici, nous avons testé si les loups qui étaient exposés à des environnements caractérisés par différents degrés d'influence anthropique pendant leur phase natale, exprimaient différents modèles de sélection d'habitat une fois qu'ils se sont dispersés avec succès, c'est-à-dire après s'être installés sur un territoire. Au-delà de l'avancement de nos connaissances sur l'écologie des grands carnivores, cette question suscite également l'intérêt de la direction. En effet, cette étude fait suite à l'appel lancé par l'Agence Norvégienne pour l'environnement²⁷, qui a montré son intérêt pour expliquer l'utilisation par les loups des zones proches des établissements humains et des infrastructures, car la présence de tels comportements peut à terme entraîner des conflits avec les humains. Conformément à cet appel, nous avançons dans les connaissances actuellement rares sur l'IPNH sur les grands carnivores.

Nous avons proposé **trois hypothèses alternatives** concernant les mécanismes à l'origine de la variation individuelle de la sélection de l'habitat des loups par rapport aux structures humaines du paysage dans leur domaine vital adulte (Fig. 1) : **premièrement**, nous avons supposé que les loups nés dans des zones à forte activité humaine sont plus susceptibles d'avoir vécu des rencontres rapprochées, peut-être négatives avec des humains au cours des premiers stades de leur vie, et évitent ainsi l'activité humaine et les caractéristiques humaines du paysage à l'âge adulte. En revanche, les loups exposés à un faible degré d'activité humaine pendant leur phase natale peuvent présenter une sélection de caractéristiques humaines car ils sont moins susceptibles d'avoir eu des expériences avec des humains, mais peuvent en avoir bénéficié ; par exemple, utiliser les routes pour se déplacer et/ou se nourrir de sources de nourriture anthropiques (Fig. 1, ligne grise en pointillés).

La **deuxième hypothèse** suggère que les loups présentent un IPNH et choisissent ainsi des caractéristiques d'habitat dans leur domaine vital adulte qui sont similaires à leur habitat natal. En conséquence, les individus exposés à un degré élevé d'activité humaine pendant leur phase natale peuvent sélectionner des caractéristiques humaines à l'âge adulte, tandis que les loups exposés à un faible degré d'activité humaine pendant leur phase natale peuvent éviter les caractéristiques humaines à l'âge adulte, car ces caractéristiques ne sont pas familières (Fig. 1, trait plein noir).

La **dernière hypothèse** suggère que l'évitement des caractéristiques humaines par les loups adultes est relativement rigide à l'exposition natale car l'évitement humain est un comportement inné qui a évolué en réponse à des taux historiquement élevés de mortalité d'origine humaine et à une fitness réduite pour les individus vivant à proximité des humains^{28,29} (Fig. 1, ligne pointillée noire plate). Le

degré de socialisation requis pour que les loups captifs perdent leur timidité envers les humains indique que cette peur peut impliquer une composante génétique^{30,31}.

Cette étude se situe à l'interface entre l'écologie et la gestion et peut s'avérer utile pour les gestionnaires de la faune en Scandinavie et ailleurs. Plusieurs populations de grands carnivores recolonisent actuellement des paysages dominés par l'homme (par exemple, Bruskotter et Shelby³² en Amérique du Nord, Chapron et al.³³ en Europe). Par conséquent, les agences de gestion qui tentent de faciliter la coexistence à long terme entre l'homme et les carnivores ont de plus en plus besoin de comprendre la sélection de l'habitat et l'utilisation de l'habitat des carnivores dans les zones proches des populations humaines.

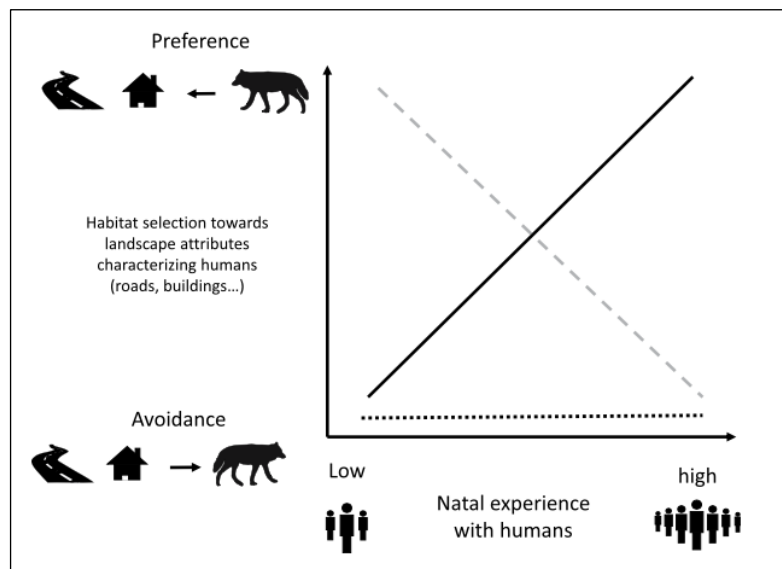


Figure 1. Description des différentes réponses dans les modèles de sélection de l'habitat des loups adultes vis-à-vis des caractéristiques du paysage liées à l'homme, attendues à différents degrés d'expérience natale avec l'homme. La ligne grise en pointillé négatif décrit les cas où des individus qui ont eu une expérience négative avec un niveau élevé d'activités humaines pendant leur phase natale éviteraient les humains plus tard dans la vie. La ligne continue noire positive décrit les cas où des individus qui avaient une vaste expérience avec les humains au cours de leur phase natale deviendraient moins timides envers les humains et sélectionneraient des zones plus proches des humains plus tard dans la vie (conformément à l'IPNH). La ligne noire horizontale en pointillés décrit les cas où l'évitement des caractéristiques humaines est relativement élevé et indépendant de l'expérience avec les humains. Tous les chiffres ont été réalisés par les auteurs

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude. La zone d'étude était située dans le centre-sud de la Scandinavie, dans l'aire de reproduction des loups (Fig. 2). Les types d'habitats sont dominés par la forêt boréale de conifères, entrecoupée de tourbières et de lacs. Les principales espèces d'arbres sont l'épinette de Norvège *Picea abies*, le pin sylvestre *Pinus sylvestris* et les bouleaux *Betula pendula* et *B. pubescens*³⁴. Bien que la densité humaine moyenne dans l'aire de répartition des loups soit faible (avec <1 habitant / km² dans de vastes zones³⁵), la densité des routes en gravier est élevée en raison des pratiques de gestion forestière intensive (4,6 fois plus élevée que la densité de routes pavées, qui était de $0,19 \pm 0,02$ km / km²). L'original *Alces alces* et, dans une moindre mesure, le chevreuil *Capreolus capreolus* sont les proies de base de la plupart des meutes de loups Scandinaves^{36,37}.

Animaux étudiés. Emplacements GPS. Nous avons obtenu des informations détaillées sur le modèle de sélection de l'habitat des loups adultes dans leurs domaines vitaux à l'aide de données

GPS³⁸. De 2001 à 2015, 21 couples de loups ont été capturés et équipés de colliers GPS-GSM (VECTRONIC Aerospace GmbH, Berlin, Allemagne) selon des procédures vétérinaires éthiquement approuvées (décrites dans Arnemo et al.³⁹). Les loups étudiés étaient des disperseurs réussis, c'est-à-dire des membres d'un couple détenteurs d'un territoire. Nous avons spécifiquement utilisé des emplacements GPS qui ont été enregistrés à haute fréquence (généralement des intervalles de 30 à 60 minutes) souvent à des fins d'études intensives de prédation^{36,37,40}. Étant donné que les couples de loups passent la plupart de leur temps ensemble, sauf pendant la période de reproduction⁴¹, nous n'avons conservé que les données GPS du membre du couple avec le plus grand nombre d'emplacements GPS pour l'analyse, tout en faisant toujours référence aux emplacements des couples de loups.

Informations sur le territoire natal et le pedigree. Les autorités Norvégiennes et Suédoises de gestion de la faune effectuent une surveillance approfondie des loups basée sur le suivi dans la neige chaque hiver, où les observations des marques olfactives territoriales et du sang œstral sont enregistrées et collectées pour localiser et distinguer les territoires des loups^{23,42,43}. Les analyses ADN ont permis de reconstituer un pedigree presque complet de la population, sur la base d'échantillons invasifs, y compris des tissus de loups morts récupérés et du sang de loups capturés, et des échantillons non invasifs, notamment des crottes et des poils⁴³. L'identité parentale des individus munis d'un collier GPS a été déterminée à partir de l'attribution de filiation génétique, et l'emplacement du territoire natal a ensuite été déduit en fonction des positions des échantillons d'ADN et des traces de neige associées des parents identifiés sur leur territoire établi. Lorsque les parents ont été observés pendant plusieurs hivers, nous avons utilisé tous les emplacements disponibles du couple parental pour calculer le centre du territoire natal, car l'année de naissance de la progéniture munie d'un collier GPS n'était pas toujours possible à déterminer. Nous avons ensuite utilisé une zone tampon de la taille moyenne du domaine vital des loups (1000 km²; Mattisson et al.⁴⁴) autour de chaque centre de territoire pour approximer la zone occupée par le territoire natal^{23,26}.

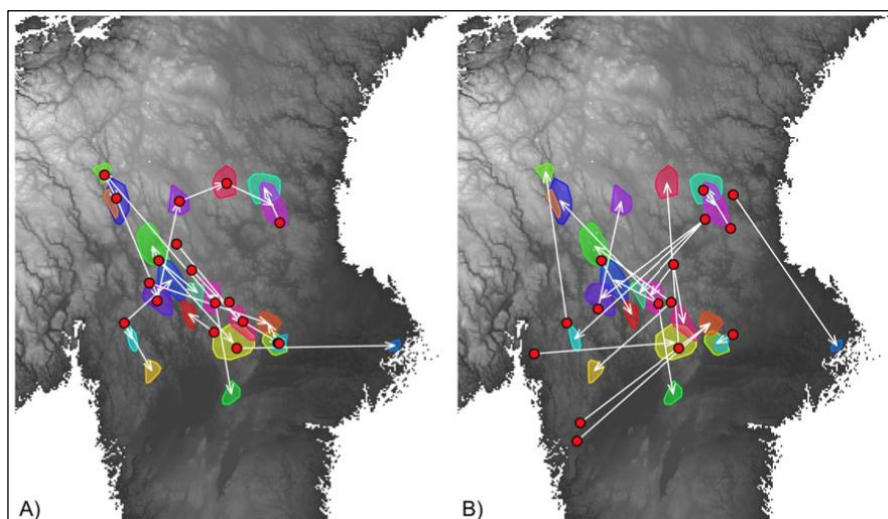


Figure 2. Cartes de dispersion des loups femelles (A) et mâles (B) étudiés dans le centre de la Scandinavie de 2001 à 2015. Les flèches blanches relient l'emplacement du centroïde d'un territoire natal (représenté par un point rouge) au centroïde du domaine vital de l'individu une fois installé et apparié (représenté par un polygone convexe minimal coloré à 100%). Les cartes d'arrière-plan blanc à gris représentent respectivement une altitude élevée à basse

RESULTATS

Sélection de l'habitat. Les couples de loups évitaient généralement les traits humains ; 40 des 45 couples de loups avaient des coefficients positifs pour la distance par rapport aux principales caractéristiques humaines (Information supplémentaire 3, tableau S3.1) et sélectionnées pour les zones boisées, c'est-à-dire que 40 des 45 couples de loups avaient des coefficients positifs pour la forêt (Information supplémentaire 3, tableau S3. 1), conformément aux résultats précédents sur les loups Scandinaves et d'autres grandes populations de carnivores habitant des paysages dominés par l'homme.

Conditions natales. Le premier axe de l'ACP expliquait 57,3% de la variation et a été retenu pour les analyses. Cet axe fait la distinction entre les territoires natals caractérisés par un degré élevé (valeurs positives) et un degré faible (valeurs négatives) d'influence anthropique (Fig. 3). Le deuxième axe opposait les territoires natals avec une densité élevée ou faible de routes et de bâtiments secondaires, mais n'a pas pu être utilisé pour tester notre hypothèse car il ne caractérisait pas les zones à forte influence humaine par rapport à faible.

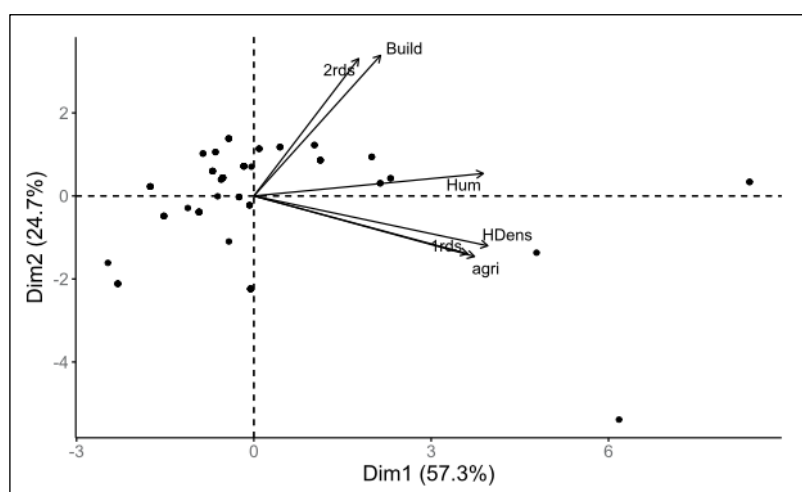


Figure 3. Scores des territoires de naissance des loups étudiés (dans le centre de la Scandinavie de 2001 à 2015) sur les premiers et deuxième axes (« Dim1 » et « Dim2 », respectivement) de l'analyse en composante principale « 2^{ème} » : densité des routes secondaires ; « build (Constructions) » : densité du bâtiment ; « Hum » : proportion de zones anthropiques ; « 1rds » : densité de la route principale ; « HDens » : densité humaine ; « Agri » : proportion de types de paysages agricoles

Quelle que soit la méthode utilisée pour définir la disponibilité (MCP/kernel), et si nous avons inclus tous les emplacements GPS des loups ou seulement les positions pendant le voyage, les modèles nuls avaient les valeurs AIC les plus faibles, sauf lors de la modélisation de la sélection en fonction de la distance à tous les humains incluant uniquement les positions de déplacement (tableau 1). Néanmoins, les modèles intégrant les caractéristiques humaines du territoire natal des loups figuraient toujours parmi les meilleurs modèles ($\Delta AIC < 2$), et cela semblait plus clair pour les femelles que pour les mâles (tableaux 1 et 2). Le coefficient bêta de *Natal_F* était toujours positif, ce qui suggère que les couples de loups composés d'une femelle née dans une zone caractérisée par un degré élevé d'influence anthropique avaient tendance à éviter les zones proches des humains dans leurs domaines vitaux (figures 4 et 5, informations supplémentaires 4). L'un des modèles pris en charge suggérait que cet effet était légèrement plus prononcé en hiver qu'en été (tableau 1, figures 4 et 5), même si l'effet saisonnier était très faible et n'a été retenu dans aucun

autre modèle candidat avec delta AIC <2 (Tableaux 1 et 2). Pour les mâles, les coefficients de régression et leur signe étaient moins concluants (Information supplémentaire 4).

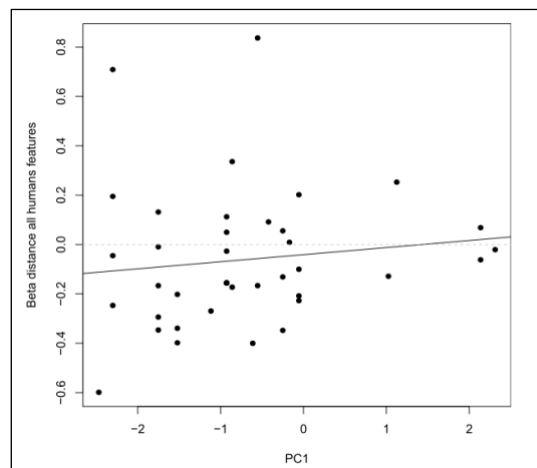


Figure 4. Relations entre le comportement du couple de loups vis-à-vis de la variable « Distance à toutes les caractéristiques humaines » pour tous les emplacements GPS des loups étudiés dans leur domaine vital adulte dans le centre de la Scandinavie de 2001 à 2015 et leur exposition à l'influence anthropique sur le territoire natal (PC1, les valeurs positives et négatives indiquent un degré élevé et faible d'influence anthropique, respectivement). Un bêta positif suggère d'éviter les zones proches des caractéristiques humaines (c'est-à-dire que la caractéristique humaine est une covariable de distance, qui indique la sélection de zones éloignées des caractéristiques humaines)

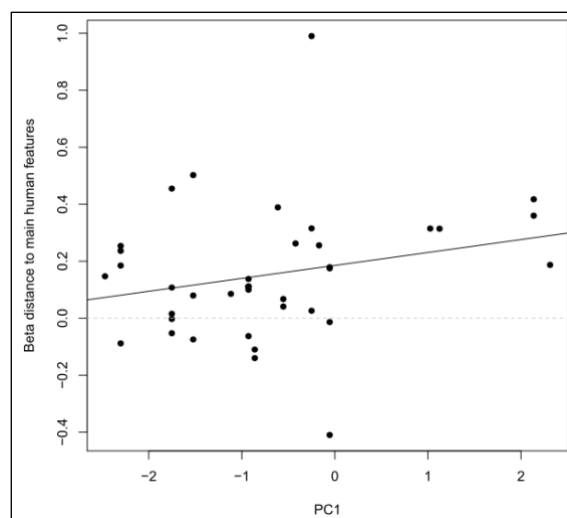


Figure 5. Relations entre le comportement du couple de loups vis-à-vis de la variable « Distance aux principales caractéristiques humaines » (à l'exclusion des routes secondaires) pour les emplacements GPS des loups étudiés alors qu'ils se déplaçaient dans leur domaine vital adulte dans le centre de la Scandinavie de 2001 à 2015 et leur exposition aux humains influence sur le territoire natal (PC1, les valeurs positives et négatives indiquent un degré élevé et faible d'influence anthropique, respectivement). Un bêta positif suggère d'éviter les zones proches des caractéristiques humaines (c'est-à-dire que la caractéristique humaine est une covariable de distance, qui indique la sélection de zones éloignées des caractéristiques humaines)

DISCUSSION

Nos résultats fournissent des preuves, **mais statistiquement faibles**, d'une relation entre les caractéristiques du territoire natal d'un grand carnivore et ses modèles de sélection d'habitat dans son domaine vital adulte. Les couples de loups Scandinaves avaient tendance à utiliser moins les zones proches des humains dans leurs domaines vitaux si leurs territoires natals étaient caractérisés par un empiètement humain plus élevé, par rapport aux loups nés dans des zones à faible degré

d'influence anthropique. L'influence des caractéristiques natales du territoire semble plus prononcée pour les femelles que pour les mâles. Le modèle était faible, car les modèles contenant les caractéristiques natales du territoire étaient tout aussi supportés que le modèle nul, qui avait généralement le score AIC le plus faible. Néanmoins, les résultats sont restés cohérents dans tous les modèles utilisant tous ou seulement les emplacements GPS pendant le voyage, et avec la disponibilité de l'habitat définie avec des polygones convexes minimum ou des techniques de noyau.

L'étude d'un invertébré sous-social par Miller et al.¹³ a montré que les premières expériences pouvaient influencer sur les décisions de sélection de l'habitat des adultes, ce qui indique que de tels effets peuvent se produire chez d'autres espèces. Pour les mammifères, il a été avancé qu'une préférence pour des types d'habitats similaires à ceux de naissance pourrait expliquer l'adaptation comportementale des renards séjournant et exploitant les habitats urbains où ils sont nés^{15,16}. Cependant, la question de savoir si l'IPNH est un mécanisme impliqué dans la répartition des renards et la sélection de l'habitat n'a pas été testée, et nous n'avons connaissance d'aucune étude confirmant une relation entre les caractéristiques de l'habitat natal et la sélection d'habitat de troisième ou quatrième ordre après la dispersion et l'établissement du domaine vital. Par conséquent, nos résultats, suggérant une relation entre les conditions natales et la sélection de l'habitat dans les domaines vitaux des loups adultes, pourraient être considérés comme nouveaux.

Nous en savons encore très peu sur les mécanismes derrière les traits de comportement, comme l'évitement humain. Il se peut que l'évitement humain soit un **trait génétiquement hérité** qui a évolué en réponse à la sélection contre des traits qui amènent les loups à graviter vers l'activité humaine, comme suggéré pour plusieurs espèces d'oiseaux^{28,29}, et les conditions natales peuvent tonifier davantage ce comportement d'évitement. En effet, le fait d'éviter les caractéristiques humaines peut être influencé par l'apprentissage avant l'indépendance⁶. **Pourtant, l'héritabilité de la peur des humains a été suggérée pour exister chez plusieurs espèces d'oiseaux^{28,29}**. Le degré de socialisation requis pour que les loups captifs perdent leur timidité envers les humains indique fortement que cette peur des humains a également une composante génétique chez les loups^{30,31}. Parce que la plus grande mortalité des carnivores, y compris la mortalité des loups, est causée par les humains en Scandinavie^{22,23,55} et ailleurs^{56,57}, il semble raisonnable de soutenir qu'éviter les humains pourrait être un trait avantageux et un sujet de sélection soit comme un comportement inné, comportement appris par les parents, ou une combinaison de ceux-ci.

Nos résultats indiquent que les loups nés dans des territoires natales avec un degré élevé d'influence anthropique (Fig. 3) avaient tendance à éviter les caractéristiques humaines dans leurs domaines vitaux adultes plus que les loups nés dans des régions plus éloignées (tableaux 1, 2 ; figures 4, 5) suggèrent que l'apprentissage pendant la phase natale peut jouer un rôle dans les décisions comportementales des loups plus tard dans la vie. De tels schémas n'ont pas été documentés auparavant, à notre connaissance, mais on pourrait s'y attendre chez un animal doté de capacités **cognitives**, comme le loup. Il a été démontré que les ours bruns *Ursus arctos* font preuve d'évitement humain à toutes les échelles spatiales et temporelles²⁴, parfois en réponse claire à des activités humaines spécifiques. Par exemple, les ours deviennent plus nocturnes lorsque la saison de chasse annuelle commence⁵⁸ et juste après avoir rencontré des humains dans la forêt⁵⁹. Des expériences similaires peuvent également expliquer pourquoi les loups nés dans des zones à plus haut degré d'influence anthropique avaient tendance à éviter les caractéristiques humaines dans leur

domaine vital établi plus que les loups nés dans des zones moins influencées par les humains, où ils avaient probablement moins de chances d'interagir avec les humains et donc d'apprendre de leurs propres expériences.

Les résultats suggèrent que dans les territoires des loups, le déplacement des couples de loups par rapport aux structures humaines a montré une relation plus cohérente avec les caractéristiques de l'habitat natal de la femelle que celle du mâle. Autrement dit, les couples de loups composés d'une femelle née dans une zone caractérisée par un degré élevé d'influence anthropique avaient tendance à éviter les zones proches des humains (tableaux 1 et 2). **Dans les territoires des loups, le couple territorial se déplace principalement ensemble, sauf pendant la période de mise bas⁶⁰.** Cependant, le rôle spécifique du mâle et de la femelle dans la sélection de l'habitat n'est pas connu. Chez les oiseaux, la sélection des sites de nidification par les couples de mésanges charbonnière *Parus major* est influencée par les premières expériences du mâle, mais pas de la femelle^{7,61}. Chez une espèce de mammifère (l'écureuil volant de Sibérie *Pteromys volan*; Selonon et al.⁶²), l'utilisation de l'espace par les femelles semblait être liée à la disponibilité des ressources alimentaires, au comportement reproducteur et/ou à la défense de la progéniture, tandis que l'utilisation de l'espace par les mâles était largement déterminée par la distribution spatio-temporelle des partenaires. De plus, les femelles semblaient plus prudentes que les mâles. Par exemple, les orques femelles *Orcinus orcas* sont particulièrement prudentes à l'approche des humains⁶³, et les femelles écureuils volants de Sibérie occupent et se déplacent principalement dans des parcelles de forêt uniques et appropriées, tandis que les mâles, dont les domaines vitaux sont plus grands, se déplacent sur des terrains plus fragmentés⁶⁴. **En Scandinavie, les loups, et en particulier les femelles, semblaient établir des territoires avec des caractéristiques d'habitat similaires à celles de leur territoire natal¹⁹.** La sélection de l'habitat des couples de loups est probablement le résultat d'interactions complexes entre les deux membres des couples et leur environnement. Bien que la littérature suggère un comportement sexospécifique, nos résultats ne nous permettent pas de tirer des conclusions, mais mettent en évidence un potentiel de recherches intéressant sur le rôle de chacun des membres du couple dans la sélection de l'habitat du couple.

Il existe plusieurs possibilités pour expliquer la faiblesse statistique de nos résultats. Nous avons utilisé des variables spatiales décrivant les caractéristiques humaines du paysage comme approximation pour caractériser le degré d'influence anthropique que les loups subissent dans leurs territoires nats. D'autres facteurs liés à l'homme rencontrés pendant la phase natale peuvent également jouer un rôle important dans la formation du comportement des adultes. Par exemple, l'exposition à des événements stressants au début de la vie a des effets sur le comportement adulte d'un individu, comme le montre à la fois les rongeurs⁶⁵ et les humains par exemple ⁶⁶. Pour les loups, certains événements stressants à un stade précoce de la vie (p. ex., rencontres directes avec des humains ou augmentation soudaine des perturbations humaines dues à la chasse), pourraient jouer un rôle important dans la formation du comportement des loups adultes. Par conséquent, nos variables caractérisant l'exposition humaine peuvent avoir été trop grossières pour trouver un modèle clair, et/ou il pourrait y avoir des facteurs de confusion que nous ne pourrions pas incorporer à la bonne échelle dans nos analyses. Par exemple, les loups se reproduisent au printemps-été, ce qui influence probablement leur comportement plus que tout autre facteur à cette période de l'année, par exemple, les femelles restent sur le site de reproduction la plupart du temps pour élever des petits⁶⁷. L'original est la proie de base des loups Scandinaves³⁷. Ainsi, la répartition locale de l'original au cours d'une période donnée pourrait être un facteur clé de la sélection de

l'habitat du loup. En hiver, les orignaux se regroupent temporairement dans certaines parties du centre de la Scandinavie, atteignant des densités aussi élevées que 5–6 orignaux/km² dans les zones d'hivernage à basse altitude lorsque la couverture de neige devient très profonde à des altitudes plus élevées⁶⁸. Si les orignaux sont à proximité de routes déneigées, de voies ferrées ou de villages, par exemple, les loups peuvent choisir ces zones pour chasser efficacement. Nous avons utilisé la densité des orignaux au niveau du territoire des loups comme approximation de l'influence potentielle des proies dans la sélection de l'habitat des loups, mais nous n'avons pas eu accès à une variable décrivant la répartition des orignaux à une échelle spatiale plus fine.

L'occurrence de l'IPNH peut aider à comprendre et à prévoir la sélection de l'habitat et l'utilisation de l'habitat à différentes échelles d'habitat, et c'est un besoin opportun maintenant que les grands carnivores recolonisent d'anciennes aires de répartition³³. Les déplacements à proximité des infrastructures humaines augmentent le risque de mortalité pour les grands carnivores⁶⁹, générant potentiellement des pièges écologiques où la survie et donc la fitness sont plus faibles à proximité des établissements humains et des routes que dans les zones plus éloignées (par exemple, Penteriani et al.⁷⁰). En fait, cela pourrait être une raison plausible pour laquelle nous avons trouvé un certain soutien à notre hypothèse 1 (Fig. 1). Notre étude a été menée à la demande d'une agence de gestion afin de mieux comprendre pourquoi certains loups semblaient être proches des villages en Scandinavie (Miljødirektoratet²⁷). Dans ce contexte, le fait de constater que les loups subissant un degré plus élevé d'empiètement humain au début de leur vie avaient tendance à éviter les caractéristiques humaines à l'âge adulte, suggère que les villages n'attirent pas les loups vers leur proximité en Scandinavie, ce qui est une constatation réconfortante. Néanmoins, les autorités chargées de la recherche et de la gestion des loups doivent continuer à surveiller la situation étant donné le faible soutien statistique de nos résultats et le rétablissement en cours de la population de loups en Scandinavie²⁶, ce qui peut progressivement exposer certains loups à des zones où l'empiètement humain est plus important.

Nous suggérons que notre approche méthodologique est utile pour les loups et d'autres espèces en Scandinavie et ailleurs. Le paysage Scandinave est plus homogène et a une densité humaine inférieure à celle de l'Europe centrale et méridionale, par exemple¹⁹. Par conséquent, le modèle apparent que nous avons trouvé chez les loups Scandinaves peut être différent dans des scénarios avec des niveaux plus contrastés d'empiètement humain. Comme indiqué précédemment, le manque de recherche sur l'influence de l'expérience natale sur la sélection de l'habitat plus tard dans la vie, et aux troisième et quatrième ordre, est frappant¹³. Nous espérons que notre étude stimulera davantage de recherches sur l'importance potentielle des expériences de début de vie pour la sélection d'habitats des grands carnivores, étant donné les implications que cela peut avoir pour la conservation et la gestion de ces espèces et de celles avec lesquelles elles interagissent, y compris nous les humains. De plus, l'augmentation continue de la taille de la population humaine et la fragmentation de l'habitat causée par l'homme vont probablement se poursuivre, et la faune devrait faire face à des défis croissants. Une meilleure connaissance de l'IPNH peut être cruciale dans la gestion des interactions homme-animal, ainsi que pour la survie et la conservation à long terme des espèces, des populations et de la diversité des habitats dans ce monde de plus en plus dominé par l'homme.