


# Des enregistreurs automatiques surveillent les loups sur les sites de rendez-vous : les loups adaptent-ils leurs hurlements pour vivre près des humains ?

Biodiversity and Conservation  
<https://doi.org/10.1007/s10531-022-02506-6>

ORIGINAL RESEARCH



## Automatic recorders monitor wolves at rendezvous sites: do wolves adjust howling to live near humans?

Vicente Palacios<sup>1,2</sup>  · Bárbara Martí-Domken<sup>2</sup> · Shannon M. Barber-Meyer<sup>3,4</sup> · Bilal Habib<sup>5</sup> · José Vicente López-Bao<sup>6</sup> · Douglas W. Smith<sup>7</sup> · Daniel R. Stahler<sup>7</sup> · Víctor Sazatornil<sup>8</sup> · Emilio José García<sup>1</sup> · L. David Mech<sup>3</sup>

Received: 14 July 2022 / Revised: 11 November 2022 / Accepted: 14 November 2022  
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2022

### Résumé

Nous avons utilisé des enregistreurs sonores automatiques pour étudier les **vocalisations spontanées** des loups sauvages pendant la saison d'élevage des petits autour des sites de rendez-vous de 24 meutes de loups dans six zones d'étude en Amérique du Nord, en Asie et en Europe. Entre 2018 et 2021, pour un total de 1225 jours de meute, nous avons enregistré 605 hurlements **spontanés** de loups **en chœur** et 224 séries de hurlements **solos**. L'occurrence des hurlements variait selon les zones, de 12,50 à 94,12% de jours avec hurlements. Les hurlements quotidiens variaient de 0,00 à 3,47 hurlements solos/jour et de 0,13 à 5,29 hurlements en chœur/jour. **En général, les hurlements spontanés en chœur atteignaient leur maximum entre le coucher et le lever du soleil. Le taux de hurlement dépendait de la zone, de la taille de la meute et de la densité des personnes vivant à proximité, étant plus élevé là où il y avait moins de personnes.** Les taux élevés dans le parc national de Yellowstone (plus de 800 000 visiteurs pendant l'étude) pourraient refléter une adaptation aux activités humaines telles que l'observation des loups. Un à six enregistreurs automatiques par site dans un rayon de 1000 m des sites de rendez-vous ont eu besoin de 4 à 15 jours pour détecter la meute (moyenne de 9,5) et de 5 à 21 jours (moyenne de 11,3) pour détecter les petits, dans les deux cas avec une probabilité de 95%. Nos résultats peuvent guider les programmes de surveillance des loups à l'aide d'enregistreurs sonores automatiques, une méthode prometteuse offrant des avantages par rapport aux enquêtes sur les hurlements, en particulier dans les paysages dominés par l'homme.

### INTRODUCTION

Les hurlements sont les vocalisations les plus visibles du loup gris (*Canis lupus*), permettant la communication sur de longues distances et la coordination des mouvements du groupe. Les hurlements peuvent être des manifestations territoriales (communication entre meutes), transmettant des informations sur la localisation de la meute, et minimisant les contacts entre

meutes (Harrington et Mech 1979). D'autres fonctions incluent la communication entre les membres de la meute, par exemple pour réunir des compagnons séparés (Mech 1970 ; Harrington et Asa 2003). En raison du comportement insaisissable des loups et de l'étendue de leurs territoires, l'étude des vocalisations des loups est un défi. Par conséquent, la plupart de ces études ont été réalisées avec des animaux captifs ou avec des réponses de loups sauvages à des hurlements simulés. Seules quelques études ont porté sur les vocalisations spontanées de loups sauvages (Harrington et Mech 1978, 1979 ; Nowak et al. 2007 ; McIntyre et al. 2017 ; Suter et al. 2017 ; Kershenbaum et al. 2019).

Les hurlements spontanés des loups suivent un schéma saisonnier (Harrington et Mech 1979). Les hurlements diurnes dans le parc national de Yellowstone ont atteint un pic pendant les saisons de pré-reproduction et de reproduction (hiver) et ont augmenté pendant l'été et l'automne pour atteindre un pic plus faible en octobre (McIntyre et al. 2017). En Pologne, Nowak et al. (2007) ont constaté un pic de hurlements spontanés de juillet à octobre (entre 18:00 et 00:00 h).

Les hurlements spontanés des loups captifs et les facteurs affectant la réponse des loups sauvages aux hurlements simulés ont été étudiés de manière assez détaillée. Les facteurs environnementaux tels que le vent ou l'heure de la journée influencent les deux (Harrington et Mech 1982 ; Ausband et al. 2020 ; Palacios et al. 2021). Les petites meutes répondent moins aux hurlements simulés (Harrington et Mech 1982), mais les grandes meutes mettent plus de temps à répondre (Ausband et al. 2020). **La présence de petits augmente le taux de réponse, et les petits âgés de 16 à 18 semaines sont plus susceptibles de répondre aux hurlements** (Ausband et al. 2020). Des facteurs sociaux tels que la qualité de la relation entre les membres de la meute peuvent influencer les hurlements chez les loups captifs (Mazzini et al. 2013), mais les facteurs qui influencent les hurlements **spontanés** chez les loups sauvages restent inconnus.

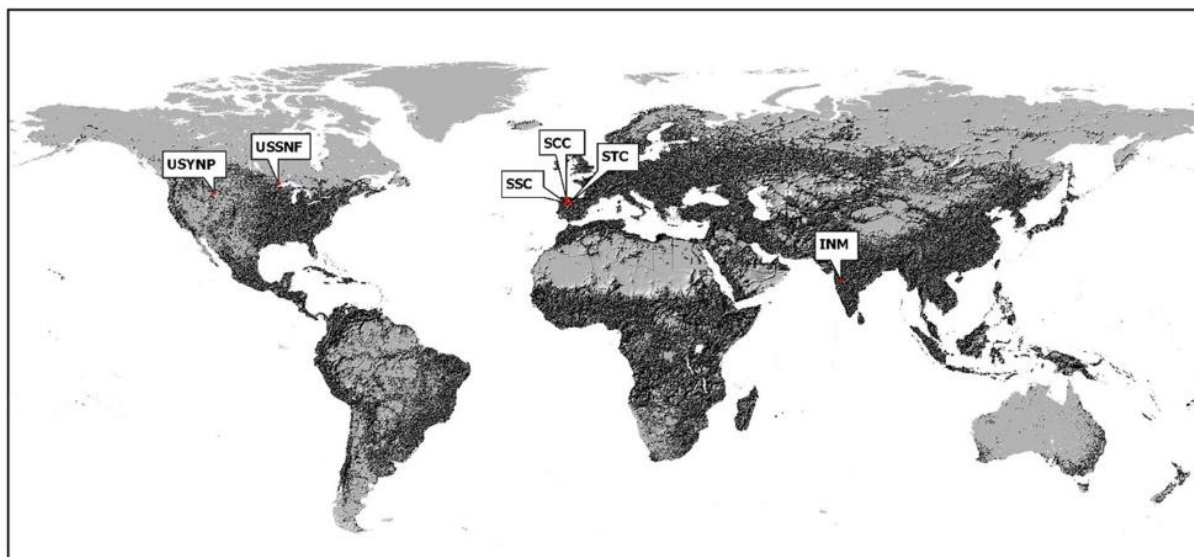
Récemment, l'utilisation des unités d'enregistrement automatique (ARUs) a augmenté dans les études sur la faune sauvage (Ramsier et al. 2012 ; Hill et al. 2017 ; Lynch et Lynch 2017). Les ARUs représentent une méthode utile et non invasive pour détecter, surveiller ou identifier les espèces qui émettent des sons (Hill et al. 2017). Elles ont été utilisées, par exemple, pour (1) détecter les vocalisations du loup à crinière, *Chrysocyon brachyurus*, (Rocha et al. 2015) et du loup gris (Suter et al. 2017 ; Kershenbaum et al. 2019 ; Barber-Meyer et al. 2020) ; (2) pour étudier les taux de vocalisation ou les modèles temporels de l'activité vocale des impalas mâles, *Aepyceros melampus* (Volodina et al. 2021) ; et (3) les hurlements spontanés des loups en captivité (Palacios et al. 2021). Les ARUs ont été proposées pour surveiller les populations de loups sauvages (Suter et al. 2017 ; Barber-Meyer et al. 2020) et pour suivre la dynamique de la recolonisation par le loup gris (Papin et al. 2018), bien que Cozzi et al. (2021) aient trouvé que le piégeage par caméra et la détection par des chiens à crottes étaient plus efficaces. Les ARUs peuvent également être utilisées pour identifier des loups individuels (Larsen et al. 2022) et pour suivre des loups par multilatération acoustique (Kershenbaum et al. 2019).

Nous avons utilisé les ARUs pour étudier les vocalisations spontanées des loups sauvages sur les **sites de rendez-vous** et les moyens d'améliorer l'efficacité du suivi des loups. Nous avons évalué (1) les taux de hurlements spontanés, (2) les facteurs environnementaux influençant l'occurrence des hurlements, et (3) le temps minimum pour atteindre une probabilité significative de détecter des petits. Nous avons prédit que les meutes plus importantes vocaliseraient davantage et que les

loux habitant des paysages dominés par l'homme hurleraient moins, probablement pour minimiser la détection par l'homme.

## METHODES

Nous avons étudié les populations de loups dans **six zones** présentant des conditions environnementales différentes et une domination variable de l'homme sur le paysage (Fig. 1) :



**Fig. 1.** Zones où les vocalisations spontanées des loups sauvages autour des sites de rendez-vous ont été évaluées : USYNP (U.S. Yellowstone National Park), USSNF (U.S. Superior National Forest), SSC (Espagne Sierra de la Culebra), SCC (Espagne Cordillera Cantábrica), STC (Espagne Tierra de Campos), et INM (Inde Maharashtra). Couche de carte de base obtenue sur <https://www.worldpop.org/>

(1) **Parc national de Yellowstone, USA (USYNP).** L'altitude varie de 1500 à 3800 m.a.s.l. La végétation va de la prairie à l'alpage, avec des prairies de haute montagne et des plateaux sans arbres. Les forêts sont communes (détaillées dans Despain 1990), et l'armoise est abondante dans les zones non boisées jusqu'à environ 2500 m. Les températures en août-septembre 2019 (pendant l'étude) variaient de -5 à 26 °C, et les températures moyennes sur 24 heures, entre 1 et 16°C. Parmi nos zones d'étude, l'USYNP a accueilli le moins d'humains (0,08 personne/ km<sup>2</sup> - obtenu dans <http://www.city-data.com/city/Yellowstone-National-Park-Wyoming.html>), bien que les visiteurs du parc au cours du mois d'août 2019 aient dépassé 800 000 (<https://www.yellowstone.co/stats.htm>). Les loups de l'USYNP appartiennent à la sous-espèce *C. l. occidentalis* et ont été réintroduits en 1995-1996, la seule population réintroduite de notre étude (Smith et al. 2020a). A l'intérieur de l'USYNP, la chasse aux loups n'est pas autorisée.

(2) **Superior National Forest, Minnesota, USA (USSNF).** L'altitude varie de 325 à 700 m.a.s.l., comprenant des marécages, des hautes terres accidentées et des crêtes rocheuses (Mech 2009). La végétation se compose principalement de conifères entrecoupés de bouleaux et de trembles en raison de l'exploitation forestière et des incendies (voir Heinselman 1993 pour plus de détails). Les températures de mi-juillet à mi-octobre 2019 (période d'étude) variaient de -3 à 30°C, et les températures moyennes sur 24 heures, de 4 à 22°C. La densité humaine est < 8 habitants/km<sup>2</sup> (Department of Natural Resources 2001). L'activité touristique comprenait 1,49 million de visiteurs dans la forêt nationale élargie de 16 000 km<sup>2</sup> en 2016 (USDA Forest Service 2016). Les loups de l'USSNF appartiennent à la sous-espèce *C. l. nubilus* (Nowak 2009 mais voir Mech et al. 2011) et y étaient légalement protégés pendant l'étude.

(3) Réserve régionale de chasse de la **Sierra de la Culebra** dans le nord-ouest de l'Espagne (SSC). L'altitude varie de 800 à 1707 m.a.s.l., et la végétation est dominée par des broussailles, des forêts de chênes et des plantations de conifères. Les températures de mi-juillet à fin octobre 2019 et de septembre 2021 variaient de -1 à 36°C, et les températures moyennes sur 24 heures, entre 6 et 25°C. Les densités humaines sont de 2 à 6 habitants/km<sup>2</sup> (registre municipal des habitants, Institut national de la statistique, obtenu sur <https://www.ine.es>). Les loups de la SSC sont des *C. l. lupus* et, pendant l'étude, ils étaient une espèce gibier (Consejería de Fomento y Medio Ambiente 2016). La SSC est l'une des destinations les plus connues pour l'observation des loups en Europe (Martínez et Pastor-Alfonso 2019). Il n'existe aucune donnée touristique officielle, mais les niveaux de tourisme sont bien inférieurs à ceux de l'USYNP ou de l'USSNF (par exemple, le Felix Rodríguez de la Fuente Wolf Center de la région a reçu ~21 000 visiteurs/an depuis 2015, [https://www.laopiniondezamora.es/comar\\_cas/2022/05/04/centro-lobo-supera-200-000-65707631.html](https://www.laopiniondezamora.es/comar_cas/2022/05/04/centro-lobo-supera-200-000-65707631.html)).

(4) **Cordillera Cantábrica, nord de l'Espagne** (SCC), la région accidentée des Asturies et une petite zone montagneuse en Galice. Les meutes étudiées occupent l'ouest de la Cordillera Cantábrica, avec des altitudes allant du niveau de la mer à 1800 m.a.s.l. La végétation est principalement constituée de broussailles, de forêts et de prairies (pâturages) utilisées par des bovins et des chevaux en liberté. Les forêts sont dominées par les hêtres, les chênes, les bouleaux et les châtaigniers anthropiques. Les broussailles prédominent et la fragmentation des forêts est élevée. Les températures pendant l'étude (juillet-octobre 2018, 2019 et 2020) varient entre 6 et 31°C, et les températures moyennes sur 24 heures, entre 13 et 24°C. Les densités humaines sont de 5 à 47 habitants/km<sup>2</sup> (registre municipal des habitants, Institut national des statistiques, obtenu sur <https://www.ine.es>). Les loups de la SCC sont des *C. l. lupus*. Pendant l'étude, quelques contrôles létaux ont été effectués par les rangers (quota annuel) en fonction du niveau de conflit (Consejería de Agroganadería y Recursos Autóctonos 2015).

(5) **Tierra de Campos, nord-ouest de l'Espagne** (STC). La zone comprend des terres agricoles plates, presque sans arbres, avec des champs de céréales et de maïs offrant un couvert aux loups pendant certaines saisons. Les forêts restantes couvrent 7% de la zone (Blanco et Cortés 2007). Les températures entre début août et fin septembre 2019 et 2021 variaient de 7 à 34°C, et les températures moyennes sur 24 heures, de 15 à 25°C. Les densités humaines sont de 2 à 7 habitants/km<sup>2</sup> (registre municipal des habitants, Institut national de la statistique, obtenu sur <https://www.ine.es>). Les loups de STC sont des *C. l. lupus* et étaient une espèce de gibier pendant l'étude (Consejería de Fomento y Medio Ambiente 2016).

(6) **Maharashtra, Inde** (INM), une région de la zone biogéographique du Deccan sujette à la sécheresse. Les principaux types d'habitats comprennent les prairies pures, les prairies parsemées d'arbustes et d'arbres, les pâturages et les champs de culture. Les prairies sont distribuées en parcelles fragmentées, formant une mosaïque de pâturages, de terres agricoles et d'établissements humains. Les températures entre début janvier et fin mars 2020 variaient de 10 à 37°C, et les températures moyennes sur 24 heures, de 17 à 29°C. Les loups de l'INM sont des *C. l. pallipes* et sont légalement protégés dans la zone d'étude (Wildlife Protection Act 1972). L'INM a une densité humaine de 224 habitants/km<sup>2</sup> dans la zone des loups (Singh et Kumara 2006).

Au total, nous avons étudié 24 meutes de loups pendant la saison d'élevage des petits (3 à USYNP, 2 à USSNF, 5 à SSC, 5 à SCC, 2 à STC et 7 à INM, toutes avec des petits (Tableau 6 en annexe), obtenant 1225 jours d'enregistrements de meutes de loups à l'aide d'ARUs (Audiomoth, version 1.1.0 et 1.2.0, Hill et al. 2017). Le travail de terrain a été effectué pendant l'été-automne 2018, 2019, 2020 et 2021, lorsque les petits restent dans les sites de rendez-vous (RS). En Inde, les naissances ayant lieu en hiver (Dave et Raval 2019), les enregistrements ont été obtenus pendant la période janvier-mars 2020. Pendant la saison des RS, l'activité de la meute se concentre sur l'élevage des petits, le seul moment où l'on peut localiser de manière fiable tous les membres de la meute en un seul endroit de manière répétée afin de pouvoir stationner des ARUs (Ausband et al. 2016 ; Gable et al. 2018). Nous avons détecté les louveteaux et localisé les RS en recherchant des indices de loups et des enquêtes sur les hurlements (Jiménez et al. 2016), des pièges à caméra (Galaverni et al. 2012), des observations de loups ou des données provenant de loups munis de colliers. Nous avons installé 1 à 6 ARUs par RS, ayant jusqu'à 3 unités enregistrant simultanément dans 75% des meutes (Tableau 6 en annexe). La plupart des ARUs (68%) ont été installées à une distance de 500 à 1000 m de la meute, allant de 200 m à 1,6 km, et ont enregistré 24 heures sur 24. Dans six meutes étudiées en Espagne, nous n'avons pas enregistré du lever au coucher du soleil (Tableau 6 en annexe). Pour nous assurer que les RS étaient actifs, nous avons utilisé les données de loups munis d'un collier (17 meutes) ou vérifié la présence de petits via des stations d'observation (5 meutes) ou simulé des hurlements tous les 5 à 10 jours (2 meutes) (Ausband et al. 2010 ; Gable et al. 2018). Nous avons considéré qu'une période de RS correspondait au temps écoulé depuis l'installation de l'ARUs jusqu'à la dernière présence de louveteau détectée. Nous avons écarté les données des nuits avec des hurlements simulés.

Nous avons utilisé les mêmes paramètres de configuration d'AudioMoth que dans Barber-Meyer et al. (2020) et Kaleidoscope Pro 5.1.9 g (Wildlife Acoustics 2017) pour sélectionner des audiofiles de vocalisations de loups (paramètres de détection du signal : plage de fréquences 300-1000 Hz, durée de détection = 3-20 s, écart inter-syllabique maximal = 1 s). Nous avons ensuite examiné les fichiers audios pour distinguer les hurlements d'un seul individu (solo) et les chœurs (>1 individu vocalisant simultanément). Nous avons déterminé que les **chœurs** comprenaient des petits lorsque les signaux vocaux étaient conformes aux descriptions des vocalisations des petits (Palacios et al. 2016). Nous avons arbitrairement regroupé toutes les vocalisations consécutives avec des intervalles de silence <60s comme un seul événement, car 60s est approximativement la durée moyenne des chœurs et des hurlements pour différentes populations de loups (Martí-Domken et al. 2022). Les événements de hurlement comprenaient des séries de hurlements **solos** (un à plusieurs hurlements par un individu) et des hurlements en **chœur** (événements pouvant également inclure des hurlements solos lorsque l'intervalle entre les vocalisations était <60s).

### Taux de hurlements

Nous avons calculé les taux de vocalisation quotidiens (taux de hurlements solos et taux de hurlements en chœur) des meutes de loups pour les périodes de RS (nombre d'événements de vocalisation/nombre de jours d'échantillonnage), en ne considérant que les jours où toutes les heures prévues ont été enregistrées. Les heures centrales de la journée correspondent généralement à l'inactivité des loups (Packard 2003). Ainsi, pour estimer les taux de vocalisation quotidiens, nous avons défini les « jours » comme étant les 24 heures commençant à midi, heure locale (les loups commencent généralement leur activité au crépuscule et la terminent à l'aube). Nous avons comparé les taux vocaux quotidiens obtenus pour les hurlements solos et les hurlements en chœur par un test *t* à deux échantillons de Welch. Pour chaque zone, nous avons évalué la variation horaire

de l'activité de hurlement comme le nombre d'événements de hurlement chaque heure/nombre de jours d'échantillonnage.

Nous n'avons pas calculé les taux de vocalisation dans deux cas : la meute 8-Mile à USYNP et la meute 7268 à USSNF. Le RS de la meute 8-Mile n'était utilisée que par une partie de la meute 8-Mile, une femelle reproductrice subordonnée et quelques autres. Les principaux loups de la meute 8-Mile avaient une autre RS en même temps à environ 15 km de là. Avec la meute 7268, le RS a été déplacé, nous avons donc dû déplacer les ARUs. Bien que certaines vocalisations aient été enregistrées, nous ne pouvions pas être sûrs que nos enregistrements comprenaient toute l'activité hurlante de la meute autour du RS pendant une période de RS.

### Facteurs influençant le comportement de hurlements

Nous avons utilisé des données météorologiques quotidiennes pour estimer les conditions météorologiques pendant les hurlements spontanés (vitesse moyenne du vent ; température moyenne, minimale et maximale ; et précipitations quotidiennes). Les données météorologiques pour les États-Unis et l'Inde ont été recueillies par <https://www.wunderground.com/history/> et, pour l'Espagne, par AEMET, <https://opendata.aemet.es/>, à partir de la station météorologique la plus proche de la zone d'étude spécifique. Nous avons également vérifié si la phase de la lune influençait les hurlements spontanés, en considérant le pourcentage de la lune éclairée par le soleil à minuit, obtenu sur <https://phasesmoon.com/>.

Pour chaque meute, nous avons sélectionné un carré de 25 km<sup>2</sup> avec le RS au centre et estimé la densité humaine qui y vit (HAB, données obtenues dans <https://www.worldpop.org/>). Comme indice de rugosité de la topographie (MEANSLOPE), nous avons utilisé Google Earth (Google Earth Pro 7.3, <https://www.google.com/earth/>, données de la carte de base de Google, Landsat 2015) pour tracer des cercles pour chaque RS (rayon = 2 km avec le RS au centre) et avons mesuré la pente moyenne de la circonférence résultante.

Nous avons utilisé les densités de loups en hiver comme indice d'abondance : 50-70/1000 km<sup>2</sup> dans le nord de Yellowstone (Smith et al. 2020a), 16/1000 km<sup>2</sup> dans la Superior National Forest (zone d'étude de 2060 km<sup>2</sup>-Barber-Meyer 2022), <10/1000 km<sup>2</sup> en Inde (Jhala et al. 2022). En Espagne, où de telles données n'étaient pas disponibles, nous avons utilisé le nombre de meutes estimé dans chaque zone (Consejería de Medio Rural y Cohesión Territorial 2021, et Consejería de Fomento y Medio Ambiente 2019). Nous avons multiplié le nombre de meutes par 4,2 loups (taille moyenne des meutes de loups Ibériques en hiver (Fernández-Gil et al. 2020)) et divisé par la zone pour estimer la densité (les loups hors meute n'ont pas été inclus). Nous avons également utilisé la taille des meutes étudiées pour évaluer l'influence du nombre de loups sur le comportement des loups hurleurs. Nous avons utilisé le nombre de jours depuis le début des enregistrements pour estimer la croissance/âge des louveteaux.

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) avec une distribution d'erreur binomiale et un lien logit pour évaluer quels facteurs influençaient la présence/absence (1) de hurlements solos dans une journée, et (2) de hurlements en chœur dans une journée. Nous avons supprimé les variables fortement corrélées (coefficient de corrélation de Pearson  $\geq 0,5$ ) pour éviter la multicollinéarité et évalué l'effet de levier et la distance de Cook (les valeurs  $< 0,2$  indiquent une influence acceptable) pour examiner les effets des valeurs aberrantes potentielles sur la régression. Enfin, nous avons inclus AREA (zone d'étude), ARUS (nombre d'ARUs utilisées), MINDIS

(distance entre le *RS* et l'ARUs la plus proche), *WIND* (vitesse moyenne quotidienne du vent) ; *TEMP* (température moyenne quotidienne) ; *PREC* (précipitations quotidiennes), *MOON* (pourcentage de lune visible), *HAB* (population humaine autour du *RS*), *MEANSLOPE*, et *AGE* (nombre de jours depuis le début des enregistrements) comme facteurs fixes, et la meute et la zone d'étude ont été incluses comme facteur aléatoire imbriqué. Nous avons construit un ensemble de GLMM concurrents en considérant toutes les combinaisons possibles en utilisant les variables sélectionnées (y compris le modèle nul, c'est-à-dire le modèle à interception seule). Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) pour classer les modèles, en sélectionnant le modèle ayant l'AIC le plus faible (Burnham et Anderson 2002). Les modèles situés à l'intérieur de deux unités AIC ont été considérés comme ayant un soutien similaire, et les poids cumulatifs AIC ont été calculés pour évaluer la force de chaque modèle. Nous avons estimé la variance expliquée par le meilleur modèle en calculant le  $R^2$  marginal (variance expliquée par les facteurs fixes) et le  $R^2$  conditionnel (variance expliquée par les facteurs fixes et aléatoires (Nakagawa et Schielzeth 2013)). Nous n'avons pas inclus dans les modèles la taille de la meute (non disponible pour toutes les meutes) ou l'abondance des loups (colinéarité avec *AREA*) et avons calculé les coefficients de corrélation de Pearson pour évaluer la relation entre les effectifs de loups (taille de la meute et abondance des loups) et les taux de hurlements. Les GLMM ont été ajustés dans le logiciel R (R Development Core Team 2016) en utilisant le paquet « *lme4* » (Bates et al. 2015).

### Détection des meutes de loups et de la présence de petits

Nous avons calculé la probabilité cumulative moyenne de détection des hurlements par zone pour estimer l'effort moyen nécessaire (en jours d'enregistrement) pour enregistrer l'activité vocale (y compris les hurlements solos et en chœur), l'activité vocale de la meute (hurlements en chœur) et l'activité vocale des petits avec une probabilité de 80 et 95%.

## RESULTATS

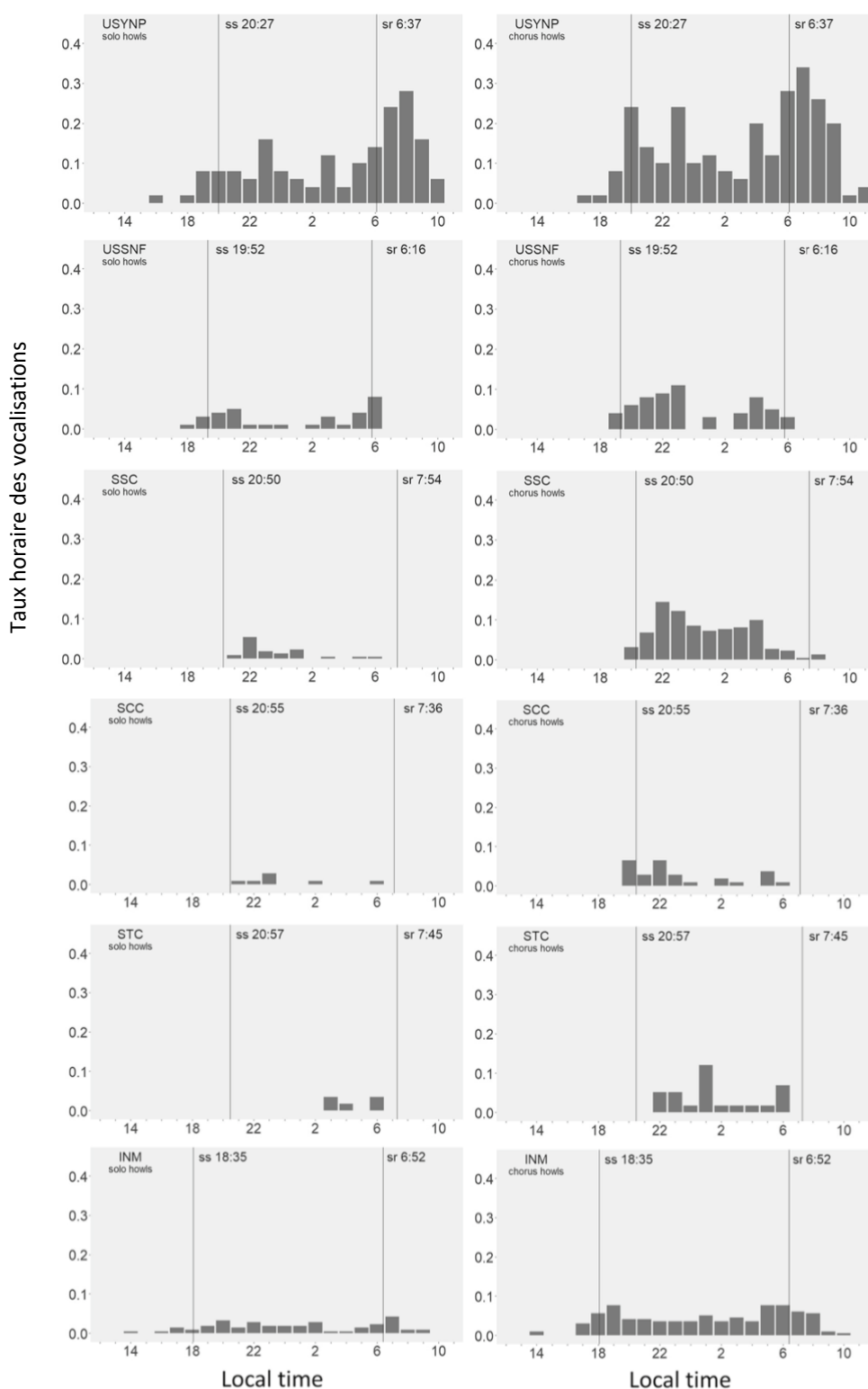
Nous avons enregistré 605 hurlements de loups en chœur et 224 séries de hurlements solos émis spontanément par 24 meutes de loups autour du *RS*. Nous avons enregistré des louveteaux dans 88% des meutes. Le pourcentage de jours avec une activité vocale spontanée variait de 12,50% en Espagne (SCC, période *RS* = 16 jours) à 94,12% aux Etats-Unis (USYNP, période *RS* = 17 jours, Tableau 7 en annexe).

Les séries de hurlements solos spontanés enregistrés dans une journée variaient de 1 à 14, mais pendant la plupart des jours de hurlements solos, nous avons enregistré un (52% des jours), deux (23%), ou trois (11%) hurlements solos. Les hurlements en chœur enregistrés dans une journée variaient de 1 à 14, la plupart des jours enregistrant 1-3 hurlements en chœur (1 : 52%, 2 : 27%, et 3 : 8% des jours).

### Taux de hurlements

Les hurlements enregistrés près du *RS* concernaient principalement des meutes. Les taux quotidiens de solo étaient inférieurs aux taux de chœur (test *t* de Welch à deux échantillons = 2,16 ; *df* = 39 ; *p* = 0,037), allant de 0 dans quatre périodes de *RS* (correspondant aux meutes SSC et SCC) à 3,47 hurlements solo/jour dans la meute Junction Butte, USYNP (Tableau 7 en annexe). Les taux de chorus quotidiens variaient de 0 (meute Carondio, SCC, et meute Nannaj, INNMM) à 5,29 chorus/jour dans la meute Junction Butte, USYNP (Tableau 7 en annexe).

Les hurlements se produisaient principalement la nuit dans la plupart des zones (Fig. 2). Les taux horaires les plus élevés ont été trouvés à USYNP où la meute de Junction Butte a vocalisé de loin le plus de toutes les meutes que nous avons étudiées. L'activité de hurlement a montré deux pics dans toutes les zones étudiées. Les hurlements en chœur se sont produits le plus souvent après le coucher du soleil à USSNF, SSC, SCC, STC, et INM, et après le lever du soleil à USYNP. Presque aucune vocalisation n'a été enregistrée avant le coucher du soleil et après son lever à USSNF, SSC, SCC, et STC. Les loups Indiens ont également hurlé avant le coucher du soleil et après son lever, et les hurlements ont atteint un pic après le lever du soleil à USYNP.





**Fig. 2.** Distribution horaire de l'activité vocale enregistrée en été autour des sites de rendez-vous (hiver 2020 dans l'INM). Taux horaires : nombre de hurlements par heure/nombre de jours d'échantillonnage. Les heures locales de coucher (ss) et de lever (sr) du soleil sont représentées par des lignes verticales (ss et sr locaux au milieu de l'étude pour chaque zone)

**Tableau 1.** Paramètres et signification statistique dans les modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) des hurlements solitaires et des hurlements en chœur (activité vocale de la meute) des loups sauvages autour des sites de rendez-vous (RS) enregistrés aux États-Unis, en Espagne et en Inde

Fixed effects	Estimate	Std. Error	z	P	R <sup>2</sup> m	R <sup>2</sup> c
<b>Solo howls vocal activity</b>						
Intercept	- 5.924	1.052	- 5.630	< <b>0.001</b>	0.23	0.34
ARUS	1.015	0.271	3.738	< <b>0.001</b>		
MINDIS	3.240	1.017	3.186	<b>0.001</b>		
WIND	- 0.274	0.081	- 3.396	< <b>0.001</b>		
<b>Chorus howls vocal activity</b>						
Intercept	- 1.944	0.767	- 2.536	<b>0.011</b>	0.14	0.19
HAB	- 0.007	0.003	- 2.86	<b>0.004</b>		
PREC	- 0.049	0.030	- 1.614	0.107		
AREA:SCC	- 0.209	0.571	- 0.365	0.715		
AREA:SSC	1.040	0.509	2.042	<b>0.041</b>		
AREA:INM	1.534	0.644	2.381	<b>0.017</b>		
AREA:USSNF	1.467	0.739	1.985	<b>0.047</b>		
AREA:USYNP	2.170	0.691	3.142	<b>0.002</b>		
TEMP	0.055	0.031	1.794	0.073		
WIND	- 0.104	0.047	- 2.200	<b>0.028</b>		

ARUS nombre d'unités d'enregistrement automatique utilisées, MINDIS distance entre le RS et l'ARU la plus proche, WIND vitesse moyenne quotidienne du vent, HAB population humaine autour du RS, PREC précipitations quotidiennes, TEMP température moyenne quotidienne, SCC Espagne Cordillera Cantábrica, SSC Espagne Sierra de la Culebra, INM Inde Maharashtra, USSNF United States Superior National Forest, USYNP United States Yellowstone National Park, R<sup>2</sup>m marginal R<sup>2</sup>, R<sup>2</sup>c conditionnel R<sup>2</sup>

**Tableau 2.** Modèles concurrents expliquant le hurlement solo spontané sur les sites de rendez-vous (RS) avec Delta AIC (différence de score AIC entre le meilleur modèle et le modèle comparé) ≤ 2

Model	AICc	Delta AIC	Weight
ARUS, MINDIS, WIND	473.17	0.00	0.23
ARUS, MINDIS, MEANSLOPE, WIND	473.59	0.41	0.18
ARUS, MEANSLOPE, WIND	474.52	1.35	0.12
ARUS, AREA, WIND	474.58	1.40	0.11
AGE, ARUS, MINDIS, WIND	474.91	1.74	0.09
ARUS, MINDIS, MOON, WIND	475.01	1.84	0.09
ARUS, MEANSLOPE, AREA, WIND	475.04	1.87	0.09
ARUS, MINDIS, MEANSLOPE, TEMP, WIND	475.06	1.89	0.09

AICc Critère d'information Akaike's avec correction de la taille de l'échantillon, AREA zone d'étude, ARUS nombre d'unités d'enregistrement automatique utilisées, MINDIS distance entre le RS et l'ARU la plus proche, WIND vitesse moyenne quotidienne du vent, TEMP température moyenne quotidienne, MOON pourcentage de lune visible, HAB population humaine autour du RS, MEANSLOPE indice de rugosité de la topographie

## Facteurs influençant le comportement de hurlement

Les hurlements solos diminuent avec la vitesse du vent et augmentent avec le nombre d'ARUs utilisées et la distance de l'ARU la plus proche du RS (Tableau 1). En considérant tous les modèles concurrents avec AIC ≤ 2, seule la vitesse du vent a affecté significativement les hurlements solos (Tableaux 2, 3). Les hurlements en chœur diminuaient avec la vitesse du vent et la densité humaine autour du RS et étaient influencés par la zone d'étude (Tableau 1). Les analyses post-hoc de Tukey

ont révélé que les loups hurlaient plus dans l'USYNP que dans le STC et le SCC ( $p = 0,019$  et  $p = 0,001$  respectivement) ; les loups du SSC hurlaient plus que ceux du SCC ( $p = 0,036$ ), et ceux de l'INM plus que les loups du SCC ( $p = 0,036$ ). En considérant tous les modèles avec  $AIC \leq 2$ , la densité humaine autour des RS et la vitesse du vent ont affecté de manière significative les hurlements des chœurs (Tableaux 4, 5).

Nous n'avons trouvé aucune relation entre les taux de vocalisation et l'abondance des loups (taux de hurlement en solo : Corrélation de rang de Spearman,  $\rho = 0,137$ ,  $p = 0,514$  ; taux de hurlements en chœur : corrélation de rang de Spearman,  $\rho = 0,322$ ,  $p = 0,116$ ). **Cependant, les taux de chorus augmentaient avec la taille de la meute et le nombre d'adultes/sous-adultes par meute** (corrélation de rang de Spearman entre la taille de la meute et les taux de chorus :  $\rho = 0,758$ ,  $p = 0,018$  ; nombre d'adultes/sous-adultes et taux de chorus :  $\rho = 0,785$ ,  $p = 0,012$  ; nombre de petits et taux de chorus :  $\rho = 0,651$ ,  $p = 0,054$ ).

**Tableau 3.** Estimations du coefficient moyen du modèle (Estimate), erreurs standard ajustées (Std. Error), valeurs z et niveau de signification (P) pour les prédicteurs inclus dans les modèles candidats sélectionnés expliquant le hurlement solo spontané sur les sites de rendez-vous (RS) (modèles avec Delta AIC- différence du score AIC entre le meilleur modèle et le modèle comparé  $\leq 2$ )

	Estimate	Std. Error	z	P
(Intercept)	- 7.389	2.709	2.726	0.006
ARUS	1.568	0.924	1.696	0.090
MINDIS	1.952	1.657	1.177	0.239
WIND	- 0.293	0.087	3.385	<b>0.001</b>
MEANSLOPE	0.043	0.067	0.646	0.518
AREA:SCC	0.945	2.255	0.419	0.675
AREA:SSC	- 0.027	0.432	0.063	0.950
AREA:INM	0.189	0.497	0.379	0.705
AREA:USSNF	- 0.507	1.320	0.384	0.701
AREA:USYNP	0.044	0.820	0.054	0.957
AGE	- 0.0004	0.003	0.154	0.878
MOON	0.0001	0.001	0.125	0.901
TEMP	0.003	0.015	0.179	0.858

AGE nombre de jours depuis le début des enregistrements, AREA zone d'étude, ARUS nombre d'ARU utilisées, MINDIS distance entre le RS et l'ARU la plus proche, WIND vitesse moyenne quotidienne du vent, TEMP température moyenne quotidienne, MOON pourcentage de lune visible, HAB population humaine autour du RS, MEANSLOPE indice de rugosité de la topographie, SCC Espagne Cordillera Cantábrica, SSC Espagne Sierra de la Culebra, INM Inde Maharashtra, USSNF United States Superior National Forest, USYNP United States Yellowstone National Park

### Détection de meutes de loups et présence de louveteaux

En moyenne, nous avons trouvé une probabilité de 80 % de détecter des vocalisations, des chœurs et des petits en 3,73, 4,45 et 5,15 jours respectivement ; et une probabilité de 95% en 7,7, 9,5 et 11,3 jours (Fig. 3). La probabilité cumulative la plus élevée de détection des hurlements s'est produite à USYNP et SSC, et la plus faible à SCC (Fig. 3).

## DISCUSSION

Nous avons étudié les hurlements spontanés chez les loups sauvages sur le site de rendez-vous (RS) dans six zones de l'aire de répartition mondiale du loup, enregistrant 829 événements de hurlements, **la plupart étant des hurlements en chœur avec des petits**. Certains chercheurs proposent que les hurlements aident à coordonner des événements tels que les départs et les déménagements autour des sites d'habitation et servent de communication à longue portée à l'intérieur de la meute lorsque les louveteaux deviennent plus mobiles (Harrington et Mech 1978).

Nos résultats comprennent d'importantes valeurs de référence utiles pour les études sur les taux et la distribution temporelle du comportement vocal chez les loups. A l'exception de la meute de Junction Butte à USYNP, avec 5,29 hurlements en chœur/jour et 3,47 hurlements en solo/jour, les taux de hurlements que nous avons obtenus sont inférieurs à ceux des loups captifs de la même sous-espèce (Palacios et al. 2021). Les taux des loups captifs devraient être plus élevés que ceux des loups sauvages car toutes les vocalisations des captifs sont facilement enregistrées, et les captifs n'ont pas besoin de limiter leurs hurlements pour minimiser la détection par les humains ou d'autres meutes de loups qui pourraient les mettre en danger (ex : infanticide ; Smith et al. 2015). Nous avons trouvé 31 et 42% de jours avec une activité vocale dans deux périodes de RS pour la meute USSNF 7282, par rapport aux 21-27% de jours dans deux autres sites de rendez-vous dans notre zone d'étude (Harrington et Mech 1978). **Cependant, la distribution horaire des hurlements en chœur était similaire dans les deux études, avec un pic à 23 heures et un pic plus faible avant le lever du soleil.**

**Tableau 4.** Modèles concurrents expliquant les hurlements spontanés en chœur sur les sites de rendez-vous (RS) avec Delta AIC (différence de score AIC entre le meilleur modèle et le modèle comparé)  $\leq 2$

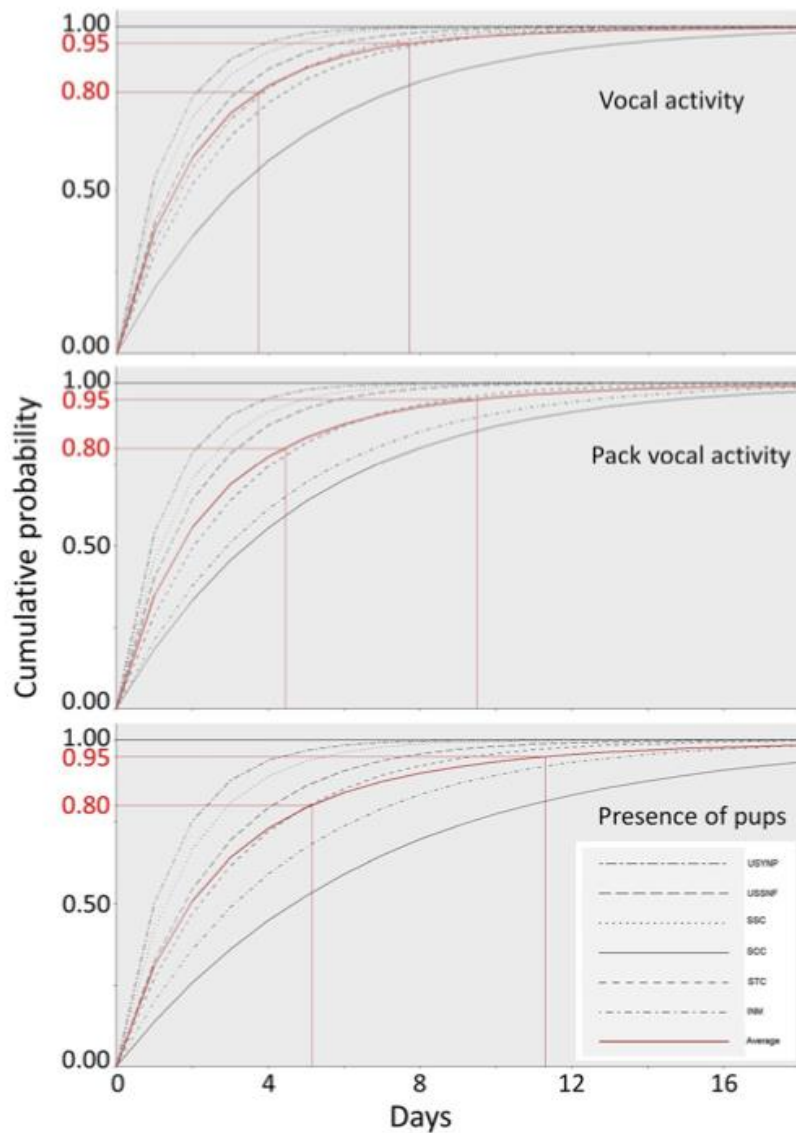
Model	AICc	DeltaAIC	Weight
<i>HAB, PREC, AREA, TEMP, WIND</i>	894.55	0.00	0.18
<i>HAB, AREA, TEMP, WIND</i>	895.39	0.84	0.12
<i>HAB, PREC, MEANSLOPE, AREA, TEMP, WIND</i>	895.56	1.01	0.11
<i>HAB, PREC, AREA, WIND</i>	895.78	1.23	0.10
<i>ARUS, HAB, PREC, AREA, TEMP, WIND</i>	895.87	1.32	0.09
<i>HAB, MOON, PREC, AREA, TEMP, WIND</i>	895.90	1.35	0.09
<i>ARUS, HAB, PREC, TEMP, WIND</i>	896.10	1.56	0.08
<i>HAB, MINDIS, PREC, AREA, TEMP, WIND</i>	896.12	1.57	0.08
<i>ARUS, HAB, AREA, TEMP, WIND</i>	896.49	1.94	0.07
<i>HAB, MOON, AREA, TEMP, WIND</i>	896.50	1.95	0.07

AICc Critère d'information d'Akaike avec correction de la taille de l'échantillon, *AREA* zone d'étude, *ARUS* nombre d'unités d'enregistrement automatique utilisées, *MINDIS* distance entre le RS et l'*ARU* la plus proche, *WIND* vitesse moyenne quotidienne du vent, *TEMP* température moyenne quotidienne, *PREC* précipitations quotidiennes, *MOON* pourcentage de lune visible, *HAB* population humaine autour du RS, *MEANSLOPE* indice de rugosité de la topographie, et *AGE* nombre de jours depuis le début des enregistrements

**Tableau 5.** Estimations du coefficient moyen du modèle (Estimate), erreurs standard ajustées (Std. Error), valeurs z et niveau de signification (P) pour les prédicteurs inclus dans les modèles candidats sélectionnés expliquant les hurlements spontanés en chœur sur les sites de rendez-vous (modèles avec Delta AIC- différence de score AIC entre le meilleur modèle et le modèle comparé  $\leq 2$ )

	Estimate	Std. Error	z	Pr(> z )
(Intercept)	-1.966	0.986	1.995	0.046
<i>HAB</i>	-0.007	0.003	2.778	<b>0.005</b>
<i>PREC</i>	-0.036	0.034	1.075	0.283
<i>AREA:SCC</i>	0.152	1.075	0.141	0.886
<i>AREA:SSC</i>	1.009	0.607	1.664	0.096
<i>AREA:INM</i>	1.463	0.758	1.929	0.054
<i>AREA:USSNF</i>	1.267	0.847	1.497	0.134
<i>AREA:USYNP</i>	2.086	1.084	1.925	0.054
<i>TEMP</i>	0.048	0.033	1.464	0.143
<i>WIND</i>	-0.106	0.047	2.247	<b>0.025</b>
<i>MEANSLOPE</i>	-0.009	0.037	0.248	0.804
<i>ARUS</i>	0.095	0.227	0.419	0.675
<i>MOON</i>	-0.0003	0.001	0.278	0.781
<i>MINDIS</i>	-0.070	0.418	0.168	0.866

*AREA* zone d'étude, *ARUS* nombre d'*ARU* utilisées, *MINDIS* distance entre le RS et l'*ARU* la plus proche, *WIND* vitesse moyenne quotidienne du vent, *TEMP* température moyenne quotidienne, *PREC* précipitations quotidiennes, *MOON* pourcentage de lune visible, *HAB* population humaine autour du RS, *MEANSLOPE* indice de rugosité de la topographie, *AGE* nombre de jours depuis le début des enregistrements, *SCC* Espagne Cordillera Cantábrica, *SSC*



**Fig. 3.** Probabilités cumulatives de détection des hurlements. Activité vocale (hurlements en solo et en chœur), activité vocale de la meute (uniquement les hurlements en chœur) et présence de petits. Les lignes rouges montrent le temps moyen de détection avec des probabilités de 80 et 95%

Le vent influence le taux de réponse des loups aux **hurlements simulés** (Joslin 1967 ; Ausband et al. 2020), y compris loin des habitations (Harrington et Mech 1982). Des facteurs tels que la vitesse du vent affectent également les hurlements spontanés en captivité (Palacios et al. 2021). **Nos résultats concordent avec ces conclusions, avec plus de vocalisations (à la fois des hurlements solos et en chœur) lorsque le vent est faible.** Ce résultat pourrait refléter le fait que les ARUs sont plus facilement détectables par vent faible ou par des vents qui transportent les vocalisations vers le détecteur (Barber-Meyer et al. 2020). Cependant, comme dans la plupart des cas nous avons utilisé plusieurs ARUs sur chaque site, cela minimiserait ce problème. Dans tous les cas, nos modèles ont montré que la météo avait un faible pouvoir explicatif, peut-être en raison de la faible variabilité des conditions météorologiques au cours de notre étude.

L'influence des **cycles lunaires** sur le comportement des animaux est bien documentée. Les éléphants (*Loxodonta africana*), par exemple, diminuent le pillage des cultures pendant la pleine lune, apparemment pour éviter la hauteur de l'activité humaine (Gunn et al. 2014). Sánchez-Ferrer et al. (2016) ont rapporté une diminution des mouvements pendant la nouvelle et la pleine lune chez des loups Mexicains captifs, dépendant de l'âge des individus, et le hurlement en chœur est négativement lié à l'augmentation du clair de lune chez les coyotes, *Canis latrans* (Bender et al. 1996). Dans notre étude, cependant, le clair de lune n'a eu **aucun effet** sur les vocalisations spontanées, ce qui est similaire aux réponses des loups sauvages aux hurlements simulés (Joslin 1967 ; Harrington et Mech 1982).

Nous avons trouvé des différences dans les facteurs influençant les hurlements en solo et en chœur. Les hurlements solos augmentaient avec le nombre d'ARUs utilisées et avec la distance de l'ARU la plus proche du RS, facteurs qui ne semblaient pas pertinents dans les modèles de hurlements en chœur. Cela pourrait être dû au fait que, près du RS, les hurlements solos déclenchent une réponse rapide des autres membres de la meute, devenant ainsi un hurlement en chœur. Le fait que les hurlements solos sont plus difficiles à détecter que les hurlements en chœur (nous nous attendons à perdre 63% des hurlements en chœur et 91% des hurlements solos émis à 0,54 km des ARUs, (Barber-Meyer et al. 2020)) pourrait expliquer le faible nombre de hurlements solos détectés et pourquoi plus le nombre d'ARUs utilisées est élevé, plus les hurlements solos sont faciles à détecter.

Nos résultats indiquent que les hurlements en chœur chez les loups sauvages dépendent de la zone, de la taille de la meute et de la densité des personnes vivant à proximité des RS. Les différences dans la zone d'étude pourraient refléter les différences entre les sous-espèces. Les hurlements diffèrent entre les sous-espèces en termes de structure acoustique (Kershenbaum et al. 2016) et de longueur des hurlements en chœur, les hurlements des loups Mexicains étant plus courts que ceux des autres loups nord-Américains (Servín 2000). De même, les loups Ibériques en captivité hurlent moins que les loups nord-Américains (Palacios et al. 2021). Cependant, notre échantillon déséquilibré, avec la plupart de nos meutes d'une seule sous-espèce, empêche l'évaluation d'un effet de sous-espèce sur les hurlements. Les différences de zone reflètent le faible nombre de hurlements en chœur au SCC par rapport à USYNP, SSC et INM, ce qui pourrait être dû au fait qu'un seul enregistreur a été utilisé pour la plupart des meutes Cantabriques ou au fait que les loups vivant dans la partie occidentale humanisée de la Cordillera Cantábrica hurlent moins que les autres loups, un sujet qui mérite des recherches supplémentaires.

Les meutes les plus importantes hurlaient plus souvent, comme dans les études précédentes et probablement parce qu'il y avait simplement plus de loups (Harrington et Mech 1978 ; Harrington 1989). Cela n'était pas vrai pour l'abondance des loups. Les manifestations territoriales acoustiques augmentent avec le nombre de concurrents (Eckenweber et Knörnschild 2013), mais en supposant que la plupart des hurlements autour du RS représentent une communication intra-meute, ce résultat pourrait être attendu car les petites meutes hurleraient moins autour du RS, même lorsque la densité de loups est élevée. Cependant, l'absence de relation entre les hurlements et la densité de loups pourrait également s'expliquer par le fait que nos mesures et la précision de l'abondance des loups variaient considérablement.

Les meutes ont vocalisé davantage là où moins de personnes vivaient près du RS, ce qui suggère que les loups **adaptent** leur comportement vocal lorsqu'ils vivent près des humains. De nombreux animaux adaptent leur comportement vocal aux sons anthropiques, en modifiant par exemple leurs

schémas temporels ou la fréquence et l'amplitude de leurs vocalisations (Francis et Barber 2013). D'autres ajustent leur activité vocale en fonction du risque de prédation qu'ils perçoivent (Abbey-Lee et al. 2016). Si la réduction de l'activité vocale augmente la survie des loups vivant près des humains, nous nous attendrions à ce que ceux qui persistent dans des paysages fortement dominés par les humains et près des zones urbaines hurlent moins. Les taux de vocalisation les plus faibles ont été observés dans les meutes présentant les plus fortes densités humaines autour de la RS dans l'INM, le SCC et le STC. En particulier, les hurlements les plus forts et les probabilités cumulées les plus élevées de détection de loups ont été observés dans la meute de Junction Butte de l'USYNP, où la population est la plus faible autour du RS mais où plus de 800 000 personnes se sont rendues pendant l'étude. Le parc national de Yellowstone est le lieu d'observation de la faune le plus emblématique au monde, et la faune y est entièrement protégée. En outre, en Espagne, le plus grand nombre de vocalisations a eu lieu dans la Sierra de la Culébra où, bien que les loups soient une espèce gibier jusqu'en septembre 2021, l'observation des loups est une activité importante et les attitudes envers les loups sont positives par rapport aux autres régions de la péninsule Ibérique (Pettersson et al. 2021). Ces résultats suggèrent que des activités et des attitudes humaines neutres ou positives pourraient contrecarrer l'effet négatif de la présence humaine sur le comportement vocal des loups.

Outre la diminution des taux de vocalisation globaux, une autre adaptation du comportement de vocalisation au risque perçu pourrait être un changement dans la distribution temporelle de l'activité vocale, car le plus grand nombre de hurlements avant le coucher et après le lever du soleil s'est produit dans USYNP et INM, où les loups sont entièrement protégés. L'activité humaine influence la sélection des sites de repos des loups (Llaneza et al. 2016) et la sélection générale de l'habitat à proximité des couloirs routiers et lors d'une activité humaine plus intense (Anton et al. 2020). Les loups minimisent le risque d'exposition sur les sites d'élevage des petits en évitant les structures humaines, en sélectionnant des abris dans la végétation et en évitant les terres agricoles (Sazatornil et al. 2016, mais voir Thiel et al. 1998). Nos résultats suggèrent que les loups hurlent moins et pendant l'obscurité probablement en raison de la perception d'un risque de la part des humains, un résultat qui mérite des recherches supplémentaires.

Les enregistreurs automatiques passifs constituent une méthode utile pour détecter la présence de loups (Suter et al. 2017 ; Barber-Meyer et al. 2020). Ici, nous montrons que les louveteaux participent couramment à des hurlements spontanés en chœur autour du RS à travers des meutes de différentes sous-espèces de loups dans différentes zones avec un habitat et une pression humaine différents. Par conséquent, l'utilisation des ARUs peut confirmer la reproduction des loups en détectant les hurlements spontanés des louveteaux. Bien que les enquêtes par simulation de hurlements puissent être très efficaces (Harrington et Mech 1982 ; Llaneza et al. 2005) et qu'elles soient largement utilisées pour étudier l'état des populations de loups (Kaczensky et al. 2013), les ARUs pourraient résoudre les principaux problèmes associés à l'obtention de réponses aux hurlements simulés : effet possible sur le comportement des loups, augmentation potentielle de la vulnérabilité aux humains, faible fiabilité des estimations à partir des réponses des loups (Palacios et al. 2017) et incertitude liée à l'absence de réponse.

Les hurlements simulés peuvent affecter les mouvements des loups. Les loups s'approchent souvent du « hurleur » humain (Murie 1944 ; Harrington et Mech 1979) ou de la boîte à hurlements (Brennan et al. 2013) des stations de hurlements et des autres membres de la meute après des hurlements simulés (Leblond et al. 2017). Leblond et al. (2017) ont suggéré qu'il était peu probable

que les hurlements simulés aient de forts effets négatifs sur les mouvements des loups, mais ont encouragé une évaluation plus approfondie. Cette suggestion mérite d'être prise en compte, notamment dans la conception de programmes de surveillance intensive des loups. Par exemple, lors d'un suivi national de la population de loups en Slovénie en 2016, 178 enquêteurs ont hurlé deux nuits consécutives dans 436 cellules de grille de  $3 \times 3$  km (Ražen et al. 2020). Les hurlements simulés dans des paysages dominés par l'homme peuvent augmenter la vulnérabilité des meutes s'ils ne sont pas correctement planifiés, surtout si les faibles taux de vocalisation que nous avons trouvés (sauf à USYNP) sont une adaptation pour minimiser les risques par les humains. D'autres problèmes liés aux enquêtes de hurlements actifs sont liés à la faible fiabilité des estimations auditives de la présence des petits et de la taille de la meute à partir des réponses des loups (Palacios et al. 2016, 2017) et aux taux de réponse. Les loups équipés de colliers émetteurs dans la forêt de Montmorency (Québec, Canada) n'ont répondu qu'à 5% des hurlements simulés (Leblond et al. 2017) et les taux de réponse des loups peuvent varier de 0,1 à 0,56 (voir l'analyse dans Leblond et al. 2017).

En utilisant des ARUs situées à 500-1000 m d'un RS occupé, nous avons enregistré de multiples hurlements de chœur incluant des petits dans 88% des meutes sans altérer le comportement des loups ou augmenter la capacité de détection par les humains. Selon la zone, 4 à 15 jours ont été nécessaires pour détecter la meute et 5 à 21 jours pour détecter les petits, avec une probabilité de 95%, les probabilités cumulées de détection des loups les plus faibles ayant été trouvées à SCC. La plupart des meutes (76%) ont été étudiées en utilisant trois ARUs dans un rayon de 1000 m, mais au SCC nous n'avons utilisé qu'une ARU par RS, ce qui pourrait avoir affecté les résultats. Bien que le nombre d'ARUs et la distance par rapport au RS n'aient pas été inclus dans le modèle de la meute, nous sommes conscients que les résultats du SCC pourraient être sous-estimés. Cependant, les informations obtenues peuvent être utilisées comme référence dans la conception de programmes de surveillance des loups.

En plus de démontrer le potentiel des ARUs pour étudier le comportement acoustique des loups, nos résultats montrent que les ARUs pourraient être utiles pour surveiller les populations de loups en complément ou même en alternative aux enquêtes sur les hurlements. Dans la présente étude, nous avons généralement déployé trois AudioMoths (~115 US\$/appareil) autour d'un RS, nous avons changé les piles tous les 10 jours (tous les ARUs de chaque RS pouvaient être vérifiés en une journée), et nous avons passé une journée à rechercher un mois d'enregistrements. Lorsque l'emplacement du RS est inconnu et que l'objectif est de détecter la reproduction, il peut être utile d'installer les ARUs dans des zones où les signes de présence du loup sont concentrés (Llaneza et al. 2005). Cette méthode peut ne pas être rentable par rapport aux pièges photographiques ou aux chiens détecteurs d'excréments pour détecter la présence de loups dans les zones à faible densité de loups (Cozzi et al. 2021), ou peut ne pas être pratique dans les grandes zones sans route, mais elle peut être très utile dans les paysages dominés par l'homme ou les zones à fort conflit, lorsque d'autres méthodes peuvent être moins adaptées.