

## La sélection multi-échelle de l'habitat révèle les domaines écologiques des loups lors du choix de leurs site de rendez-vous



### Résumé

Les loups sont connus pour être des généralistes en matière d'habitat, mais ils peuvent avoir des besoins critiques à certaines étapes clés de leur cycle de vie, telles que la reproduction et l'élevage des petits. En particulier dans les paysages dominés par l'homme, les loups peuvent devenir particulièrement sélectifs quant à l'emplacement de leurs tanières afin de réduire les risques et les perturbations liés à l'homme, améliorant ainsi la survie des petits. De 2005 à 2010, nous avons étudié la sélection de l'habitat par les loups lors de l'établissement de leur territoire à l'échelle du paysage (sélection de deuxième ordre) et lors de la localisation des sites de rendez-vous au sein du territoire (sélection de troisième ordre), cette dernière étant basée sur 31 sites de rendez-vous (RVs) vérifiés acoustiquement et sur le terrain dans 8 meutes du parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, un bastion historique de l'espèce dans le centre de l'Italie où les loups ont toujours coexisté avec les humains. À l'aide d'une approche hiérarchique et multi-échelle de sélection de l'habitat par le biais de fonctions de sélection des ressources multi-grains (MRSFs), nous avons étudié les facteurs environnementaux, topographiques et anthropiques qui influencent la sélection du territoire et des RVs par les loups. À l'échelle du paysage, les loups ont évité les établissements humains et les routes principales et ont privilégié les zones boisées, les zones arbustives et les terrains accidentés, susceptibles d'améliorer leur dissimulation et de réduire les risques liés à la présence humaine ; **cependant**, ils ont également sélectionné de manière positive les pâturages et les sentiers afin d'améliorer éventuellement l'efficacité de la chasse et des déplacements. Lorsqu'ils localisaient leurs RVs au sein du territoire, les loups sélectionnaient toujours des zones boisées, des zones arbustives et des pâturages, mais contrairement au deuxième ordre, ils évitaient les éléments linéaires anthropiques (routes secondaires et sentiers) et les terrains accidentés. Nos résultats confirment que la sélection de l'habitat par les loups est mieux comprise à travers une approche **multi-échelle**, qui peut révéler des compromis dans les décisions de sélection à différentes échelles spatiales.

**Mots-clés :** *Canis lupus* ; céréales ; site d'habitation ; fonction de sélection des ressources ; analyse des attributs du site ; hurlement ; sélection de l'habitat ; paysages dominés par l'homme.

## INTRODUCTION

Bien que les loups soient connus pour être des généralistes en matière d'habitat, leur cycle de vie comporte des étapes critiques qui nécessitent des ressources et des conditions spécifiques (Ciucci et al., 2024). L'une de ces étapes est celle où les loups s'occupent de leurs petits dans leur lieu de vie (c'est-à-dire leur tanière et leur site de rendez-vous ; Ausband et al., 2010 ; Ciucci et al., 2018 ; Houle et al., 2010 ; McLoughlin et al., 2004). Pendant cette période, les petits sont vulnérables, et les loups doivent donc choisir stratégiquement l'emplacement de leur tanière sur leur territoire afin d'assurer une protection adéquate contre les prédateurs, y compris les conflits territoriaux intra-espèces (Ausband et al., 2010 ; Benson et al., 2015 ; Smith et al., 2015). Une fois qu'ils ont quitté la tanière natale, les petits sont déplacés vers des sites de rendez-vous (RVs) où les loups reproducteurs et non reproducteurs s'occupent d'eux, patrouillent le site et reviennent systématiquement pour les nourrir (Ausband, Mitchell, Bassing, Nordhagen, et al., 2016 ; Demma & Mech, 2009 ; Ruprecht et al., 2012). **En général, les loups peuvent utiliser plusieurs RVs successifs de juin à septembre-octobre, même si le nombre de sites de rendez-vous peut être considérablement réduit lorsque l'empiètement humain est important** (Ciucci et al., 1997).

Dans les paysages dominés par l'homme, les loups sont sélectifs dans le choix de leurs sites de rendez-vous afin de répondre à leurs besoins écologiques tout en évitant les perturbations humaines excessives (Ahmadi et al., 2014 ; Iliopoulos et al., 2014 ; Kaartinen et al., 2010 ; Theuerkauf et al., 2003). Dans ces conditions, les RVs sont connus pour être choisis dans des zones dont les caractéristiques favorisent la dissimulation et la ségrégation par rapport aux humains, un comportement qui semble plus prononcé chez les loups Européens que chez les loups nord-Américains (Sazatornil et al., 2016). **En effet, la réponse à une perturbation particulière semble dépendre de l'historique des perturbations, un concept essentiel pour comprendre le comportement des animaux à longue durée de vie qui apprennent par transmission sociale** (Curatolo & Murphy, 1986). **En conséquence,** les loups vivant dans des paysages modifiés par l'homme semblent relativement plus tolérants aux caractéristiques anthropiques aux ordres de sélection inférieurs (c'est-à-dire aux premier et deuxième ordre de sélection ; Johnson, 1980), mais manifestent une sélection plus forte à leur rencontre aux ordres de sélection supérieurs (troisième et quatrième ordre de sélection) (Sazatomil et al., 2016). **Cependant,** même si les loups vivant dans des environnements plus préservés semblent moins tolérants envers les humains (Chapman, 1979), des études menées en Amérique du Nord suggèrent également qu'ils peuvent s'adapter à l'activité humaine, même à proximité des habitations (Thiel et al., 1998).

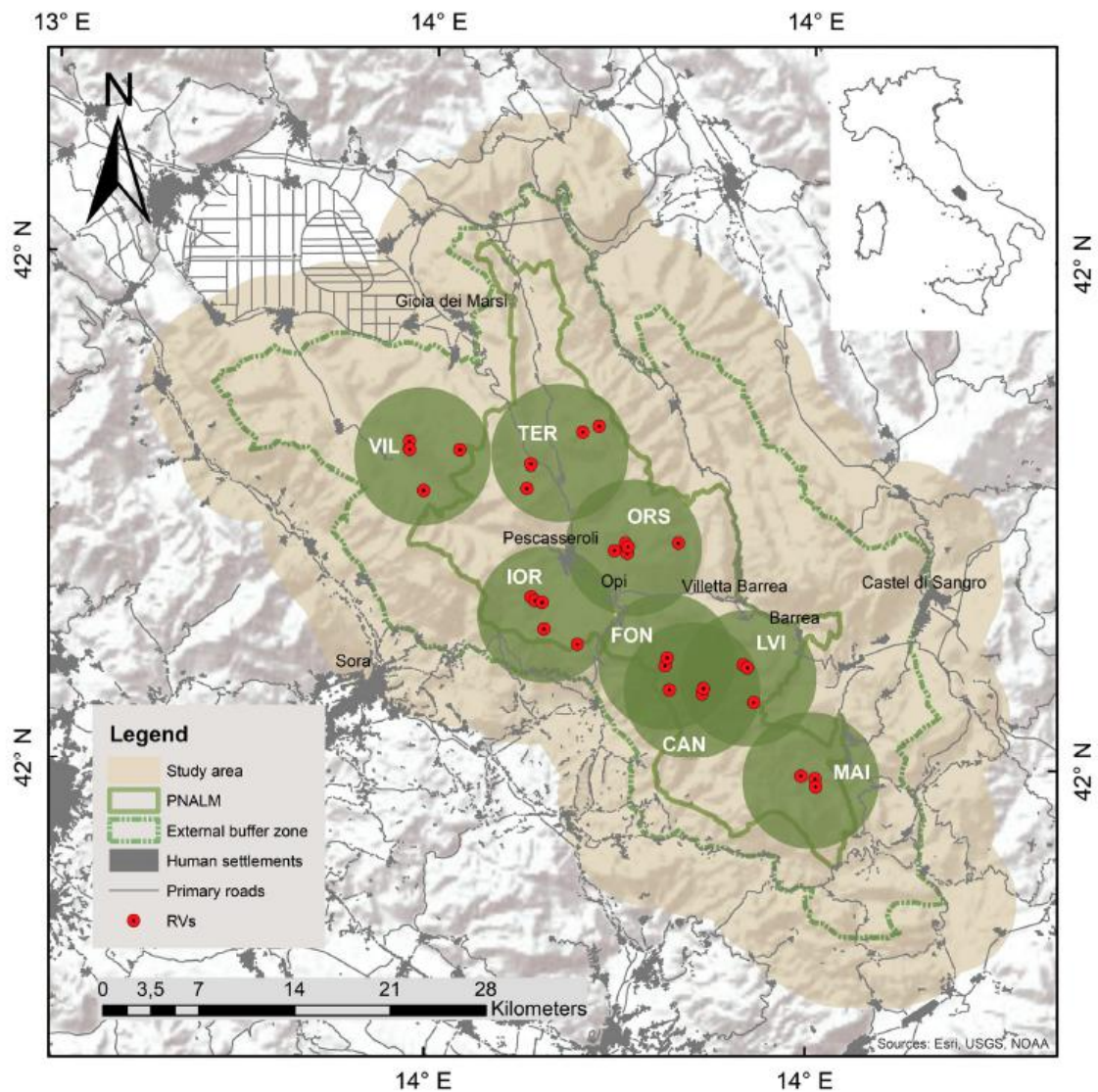
À l'instar d'autres processus de sélection de l'habitat, l'évaluation du choix du lieu de vie par les loups dépend de l'échelle et est mieux réalisée à l'aide de multiples échelles d'observation (c'est-à-dire la granularité et l'étendue ; *sensu* Wheatley & Johnson, 2009), une question trop souvent négligée dans les études précédentes sur la sélection du lieu de vie (Ciucci et al., 2024). **Tout d'abord,** les loups étant territoriaux, un cadre hiérarchique de sélection de l'habitat (Johnson, 1980) permettrait de mieux rendre compte de l'étendue scalaire de la sélection des sites de rendez-vous (c'est-à-dire que les loups choisissent un site de rendez-vous au sein de leur territoire une fois que celui-ci a été sélectionné à l'échelle du paysage ; Ciucci et al., 2018). Dans les modèles d'étude basés sur l'utilisation plutôt que sur la disponibilité (Thomas & Taylor, 2006), cela a une incidence notable sur l'endroit où les

ressources disponibles pour les loups doivent être échantillonnées. Par exemple, mesurer la disponibilité à l'échelle du paysage (c'est-à-dire la zone d'étude pour comparer la sélection des sites de rendez-vous par les loups) non seulement gonflerait les taux d'erreur de type I, mais masquerait également des changements potentiellement pertinents dans les domaines écologiques (Ciucci et al., 2018). **Deuxièmement**, par rapport aux distances fixes ou arbitrairement définies dans lesquelles mesurer les variables d'état dans les études sur les attributs des sites, les techniques de modélisation multigrain (par exemple, Laforge et al., 2015) offrent la possibilité de définir plus objectivement le grain optimal qui décrit le mieux la sélection de l'habitat.

Nous présentons ici la **sélection multi-échelle** de l'habitat par les loups lors de la localisation de leurs RVs dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise (PNALM, centre de l'Italie) qui, créé en 1923, représente depuis lors un bastion historique pour les loups en Italie. Localement, les loups ont toujours coexisté avec les humains (Zimen & Boitani, 1975) et ils prospèrent actuellement à une densité élevée (c'est-à-dire  $>5$  loups/100 km<sup>2</sup>), même si la mortalité causée par l'homme n'est pas négligeable malgré leur protection légale (Mancinelli et al., 2018). **De plus**, nous savons que l'écologie et le comportement des loups sont influencés localement par leurs interactions avec les humains (Ciucci et al., 2020 ; Mancinelli et al., 2019). **Cependant**, on sait peu de choses sur les besoins en habitat des loups pendant la saison d'élevage des petits dans cette région, où de multiples utilisations humaines (par exemple, le tourisme, la sylviculture, le pâturage du bétail) sont autorisées tout au long de l'année. À l'aide d'une approche de **modélisation multi-échelle** et sur la base de 31 RVs détectés dans 8 meutes de loups entre 2005 et 2010, nous avons donc cherché à déterminer si les caractéristiques **environnementales, topographiques et anthropiques** influençaient le choix de l'habitat des loups lors de la sélection de leurs RVs. Nous avons émis l'hypothèse que : (i) le choix de l'habitat et des RVs par les loups révélerait une tendance à éviter les perturbations humaines à l'échelle du paysage et du territoire, et (ii) le choix de l'habitat à ces deux échelles d'analyse pourrait révéler des changements dans les domaines écologiques, suggérant un **compromis** entre la sécurité vis-à-vis des humains et les besoins énergétiques des loups.

## Zone d'étude

La zone d'étude (Fig. 1), située dans les Apennins centraux (Italie), correspond au parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise (PNALM) et à sa zone tampon extérieure (1294 km<sup>2</sup>). La région est montagneuse, avec des altitudes comprises entre 400 et 2284 m et des températures variant entre 2°C en janvier et 20°C en juillet (Piovesan et al., 2003). Les précipitations sont plus fréquentes au printemps et à l'automne, et la couverture neigeuse s'étend généralement de la mi-décembre à mars. La végétation est caractérisée par des hêtres (*Fagus sylvatica*) à haute altitude et des forêts mixtes principalement représentées par des chênes (*Quercus* spp) et des érables (*Acer* spp) à basse altitude. Le fond des vallées est constitué de champs abandonnés ou cultivés de façon saisonnière, tandis qu'au-dessus de 1800 m, les prairies alpines prédominent. La densité humaine est relativement élevée (Mancinelli et al., 2019), avec une moyenne de 14,6 habitants/km<sup>2</sup>, regroupés dans quelques petits villages, tandis que la densité routière est en moyenne de 31,5 km/100 km<sup>2</sup> et de 67,4 km/100 km<sup>2</sup> pour les routes principales et secondaires, respectivement.



**Figure 1.** Emplacement général du parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise en Italie (encart), et emplacement approximatif des huit meutes de loups étudiées entre 2005 et 2010 (CAN, meute de Canneto ; Fon, meute de Fondillo ; Ior, meute de Lorio ; LVI, meute de Lago Vivo ; MAI, meute de Mainarde ; Ors, meute d'Orsara ; Ter, meute de Terraegna ; Vil, meute de Villa)

Une grande diversité d'ongulés sauvages est présente dans la région, avec des sangliers (*Sus scrofa*) et des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*), à des densités relativement élevées mais inconnues, suivis par le chamois des Apennins (*Rupicapra pirenaica ornata*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Des ours bruns (*Ursus arctos marsicanus*) sont également présents avec une population relique à une densité relativement élevée (c'est-à-dire 40 ours/1000 km<sup>2</sup> ; Ciucci et al., 2015). Des chiens en liberté sont également présents localement, en particulier autour des villages, sous la forme de chiens de travail ou de chiens errants (Ciucci et al., 2020). La sylviculture, le tourisme et l'élevage sont les activités économiques les plus importantes de la région (Ciucci et al., 2014). Les moutons (*Ovis aries*) représentent l'espèce animale la plus abondante, suivis par les chèvres (*Capra hircus*), les bovins (*Bos taurus*) et les chevaux (*Equus caballus*) (Galluzzi, 2014).

### Travail sur le terrain

De 2005 à 2010, dans le cadre d'une étude plus large sur l'écologie du loup, nous avons détecté l'emplacement et estimé l'utilisation des véhicules tout-terrain par les meutes de loups dans le PNALM. Nous avons étudié la population locale de loups (c'est-à-dire le nombre et la taille des meutes, leur emplacement et leur succès reproductif) en combinant plusieurs techniques, notamment le pistage dans la neige en hiver (de décembre à mars) et l'écoute des hurlements de loups pendant l'été (de juin à septembre), à l'aide de pièges photographiques, de techniques génétiques non invasives et de la télémétrie par GPS (Ciucci et al., 2020 ; Grottoli, 2011 ; Mancinelli et al., 2018, 2019). Plus précisément, afin de localiser les RVs, nous avons mené des enquêtes nocturnes sur les hurlements de juin à septembre chaque année dans toute la zone d'étude, selon un plan de recensement par saturation (*sensu* Harrington & Mech, 1982) diffusant les hurlements d'un loup solitaire enregistrés en captivité (Ciucci et al., 2018). En nous limitant aux chœurs de hurlements provoqués ou spontanés comprenant des louveteaux, reconnaissables à leur tonalité aiguë (Harrington et al., 2003 ; Joslin, 1967), nous avons ensuite estimé l'emplacement des RVs à l'aide d'une triangulation acoustique réalisée par 2 à 4 observateurs (Ciucci et al., 2018). **Cependant**, comme les meutes peuvent se diviser temporairement ou que les petits peuvent être déplacés entre différents sites de rendez-vous pendant l'été (Ausband, Mitchell, Bassing, Morehouse, et al., 2016 ; Frame et al., 2007 ; Ruprecht et al., 2012), nous avons confirmé l'emplacement d'un RV sur la base d'au moins deux hurlements en chœur répétés au même endroit à des jours différents et non consécutifs. Par la suite, des relevés de hurlements ont été effectués tous les 4 à 7 jours aux RVs connus afin de déterminer le nombre minimum de jours pendant lesquels les loups utilisaient le RV. Nous avons supposé qu'un RV était inoccupé après 2 à 3 sessions successives sans réponse.

Nous avons donc défini le dernier jour d'utilisation d'un RV comme la date médiane entre le dernier jour où nous avons entendu des louveteaux sur le site et le premier jour où nous n'avons obtenu aucune réponse. Si un autre RV était détecté successivement dans le même territoire de meute, nous avons estimé son premier jour d'utilisation comme la date médiane entre le dernier jour où nous avons entendu des louveteaux sur le site précédent et le premier jour où nous les avons entendus dans le nouveau RV (Ciucci et al., 2018). Pendant la période d'utilisation des RVs par les loups, nous avons uniquement surveillé leur utilisation à distance (c'est-à-dire les séances de hurlements) et n'avons jamais utilisé de pièges photographiques ni procédé à des prélèvements génétiques non invasifs sur le site afin d'éviter toute perturbation. **Cependant, une fois que nous avons obtenu des preuves acoustiques qu'un RV avait été abandonné, une équipe de 2 à 5 opérateurs a mené des enquêtes de confirmation sur le terrain, à la recherche de preuves telles que des réseaux de sentiers, de l'herbe rasée, des lits de jour, des touffes de poils de loup, des excréments de petits et des restes de proies** (Ballard & Dau, 1983 ; Ciucci et al., 2018 ; Unger et al., 2009). À des fins de modélisation, nous avons enregistré les coordonnées du centre de gravité du site de rendez-vous à l'aide d'un GPS portable, en coïncidence avec le point le plus central de toute l'activité des loups (c'est-à-dire l'endroit où la plupart des sentiers convergeaient et où la plupart des signes, en particulier les sites de couchage, ont été trouvés). Pour les RVs dont l'emplacement avait été préalablement estimé par triangulation acoustique, nous avons utilisé le centre de gravité du RV enregistré sur place pour mesurer l'erreur linéaire par rapport à l'estimation acoustique ;

nous avons également utilisé la limite supérieure de l'intervalle de confiance à 95% de ces estimations pour tous les RVs détectés comme mesure de l'imprécision attendue dans l'estimation de l'emplacement des RVs par triangulation acoustique. La même valeur a ensuite été utilisée pour représenter l'emplacement des véhicules récréatifs dans un système d'information géographique (environnement SIG) pour la modélisation ultérieure (voir ci-dessous).

### Variables relatives aux ressources

Afin de tenir compte de la sélection de l'habitat par les loups, nous avons obtenu des couches SIG de variables environnementales, topographiques et anthropiques à une résolution spatiale de 20 m (Tableau 1). Nous avons obtenu les données sur la couverture terrestre à partir de la base de données CORINE Land Cover (niveau III ; <http://dataservice.eea.europa.eu/dataservice/>). Afin de refléter les principaux types de végétation structurelle, nous avons regroupé les classes de couverture terrestre d'origine telles que présentées dans le Tableau S1. Nous avons obtenu l'altitude à partir du modèle numérique d'élévation (DEM ; Institut géographique militaire Italien), à partir duquel nous avons calculé deux indices de complexité orographique (à savoir la pente moyenne et l'indice de rugosité du terrain, TRI ; Riley et al., 1999). Les caractéristiques anthropiques linéaires ont été obtenues en intégrant les données De Agostini GeoNext et Open Street Map (OSM ; <https://osmit.it/>). Sur la base de la classification De Agostini GeoNext de l'intensité de l'utilisation des routes, nous avons distingué les routes principales, les routes secondaires et les sentiers (généralement accessibles à pied, à vélo ou à cheval).

**Tableau 1.** Variables utilisées pour développer des fonctions de sélection de ressources multigrain afin d'étudier la sélection du territoire et des sites de rendez-vous par les loups dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, 2005-2010

| Variables                  |                                          |                   | Wolf pack territories | Rendezvous sites <sup>a</sup> |
|----------------------------|------------------------------------------|-------------------|-----------------------|-------------------------------|
| Type                       | Description                              | Study area        | Mean ± sd             | Mean ± sd                     |
| Environmental <sup>b</sup> | Forest (For)                             | 57.6%             | 68.4 (±9.4) %         | 75.3 (±8.8) %                 |
|                            | Shrubland (Shrub)                        | 4.6%              | 3.9 (±4.6) %          | 2.8 (±6.7) %                  |
|                            | Pastures (Past)                          | 18.9%             | 17.4 (±5.0) %         | 2.9 (±4.1) %                  |
|                            | Agricultural (Agri) <sup>c</sup>         | 14.3%             | 1.8 (±1.2) %          | 1.7 (±9.3) %                  |
| Topographic                | Elevation (DEM) <sup>c</sup>             | 1115 (±451) m asl | 1492 (±115) m asl     | 1547 (±204) m asl             |
|                            | Mean slope <sup>c</sup>                  | 18.3 (±11.8)°     | 22.0 (±3.4)°          | 21.0 (±5.0)°                  |
|                            | Terrain roughness (TRI) <sup>d</sup>     | 4192 (±2205)      | 5081 (±766)           | 4973 (±1362)                  |
| Anthropogenic              | Human settlements <sup>e</sup>           | 1945 (±1542) m    | 3144 (±611) m         | 3617 (±1287) m                |
|                            | Primary roads (Dist_1roads) <sup>e</sup> | 1602 (±1384) m    | 2622 (±829) m         | 3186 (±1238) m                |
|                            | Secondary roads (Dist_2roads)            | 572 (±566) m      | 583 (±190) m          | 685 (±474) m                  |
|                            | Dist_1roads_human                        | 1519 (±1300)      | 2642 (±812) m         | 3098 (±1240) m                |
|                            | Trails (Dist_trails)                     | 3669 (±3711) m    | 478 (±122) m          | 526 (±292) m                  |

<sup>a</sup> Due to collinearity, not all covariates were retained in the final models.

<sup>b</sup> Calculated within a 500 m buffer around the RVs' centroid.

<sup>c</sup> Except non-vegetated and anthropogenic areas.

<sup>d</sup> Excluded from the model due to collinearity.

<sup>e</sup> Terrain roughness index range in the study area is 2.24–18636.43.

<sup>f</sup> Due to high correlation between these two variables, they were merged into a unique composite anthropogenic variable (Dist\_1roads\_human).

### Développement du modèle

Nous avons étudié la sélection de l'habitat par les loups dans les RVs, en tenant compte de la nature hiérarchique de la sélection de l'habitat (Johnson, 1980). Cela a impliqué le développement de deux fonctions de sélection de ressources multi-grains (MRSFs), l'une au deuxième ordre de sélection (c'est-à-dire la sélection des territoires à l'échelle du paysage) et l'autre au troisième ordre de sélection (c'est-à-dire la sélection des RVs au sein du territoire) (Ciucci et al., 2018). Pour modéliser la sélection de l'habitat à l'échelle du paysage, nous avons suivi un modèle de type 2 (Thomas & Taylor, 2006). Pour chaque meute,

nous avons représenté l'utilisation (codée par 1) en sélectionnant aléatoirement des points (1 point/km<sup>2</sup>) à l'intérieur du territoire de la meute (voir ci-dessous), et la disponibilité (codée par 0) en sélectionnant aléatoirement des points à l'intérieur de la zone d'étude, définie comme l'étendue comprise dans une zone tampon de 5 km au-delà de la zone tampon externe du PALM (Fig. 1), une distance qui correspond au rayon moyen du territoire des meutes de loups dans le PNALM (Mancinelli et al., 2018). Pour modéliser la sélection des RVs au sein du territoire, nous avons suivi un modèle de type 3 (Thomas & Taylor, 2006) en comparant, pour chaque meute, les RVs confirmés (c'est-à-dire utilisés, codés 1) avec des points sélectionnés au hasard (c'est-à-dire disponibles, codés 0) au sein du territoire. Seuls les RVs confirmés par triangulation acoustique répétée et vérifiés successivement par des enquêtes sur le terrain, **et dont l'utilisation était limitée au 30 septembre**, ont été inclus dans l'étude. La disponibilité aux 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> ordre de sélection a été échantillonnée à une densité de 1 point/10 km<sup>2</sup> et 1 point/km<sup>2</sup>, respectivement, car ces valeurs étaient les plus faibles permettant de stabiliser la variabilité des covariables qui seraient ensuite utilisées dans les MRSF (Fig. SI). Comme nous n'avons pu déterminer avec précision le territoire annuel de 3 des 8 meutes de loups à l'aide de la télémétrie GPS, nous avons estimé le territoire de chaque meute à l'aide d'un rayon de 5 km centré sur la position géométrique moyenne des RVs afin d'améliorer la comparabilité entre les meutes (Mancinelli et al., 2018.)

Pour les deux ordres de sélection, nous avons utilisé une approche MRSF afin de tenir compte de la taille variable des grains. En partant d'une analyse à grain unique, dans laquelle nous avons modifié la taille des grains d'une variable à la fois, et en utilisant le critère d'information d'Akaike corrigé en fonction de la taille de l'échantillon (AICc), nous avons déterminé la taille optimale des grains à laquelle les décisions de sélection des ressources sont prises (Laforge et al., 2015). Plus précisément, en utilisant la même approche de modélisation décrite ci-dessous (c'est-à-dire l'approche MRSF), nous avons d'abord estimé les différences de l'AICc (c'est-à-dire les valeurs  $\Delta AICc$  entre le modèle global et le même modèle avec la variable exclue (c'est-à-dire le modèle quasi-global), puis nous avons sélectionné la taille de grain correspondant à l' $\Delta AICc$  minimum, qui représente l'échelle la plus parcimonieuse pour cette variable (voir Laforge et al., 2015 pour plus de détails sur les MRSFs). À cette fin, pour chaque point utilisé et disponible, nous avons fixé la taille minimale des grains à 500 m, afin de tenir compte de l'erreur estimée dans la localisation acoustique des RVs, et la taille maximale à 5 000 m, reflétant le rayon moyen du territoire des loups dans le PNALM, en utilisant des incréments de 500 m et 1 000 m jusqu'à 2 000 m et au-delà, respectivement. Nous avons modélisé les effets des caractéristiques linéaires en fonction de la distance euclidienne transformée en logarithme. Les autres variables ont été modélisées sous forme de proportions à l'aide de l'outil de statistiques focales dans ARCMAP (ARCGIS 10.1, Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA, États-Unis) sur des rayons incrémentiels (de 500 à 5000 mètres) afin de représenter différentes échelles spatiales (c'est-à-dire les grains) (Figures S2 et S3).

Nous avons normalisé les variables en soustrayant la moyenne et en divisant par l'écart type, afin de permettre la comparaison des effets des covariables et d'améliorer la convergence du modèle (Zuur et al., 2009). Pour tenir compte de la colinéarité entre les variables, nous avons utilisé la corrélation de rang de Pearson ( $r > 0,7$ ) et le facteur d'inflation de la variance (VIF  $> 3$  ; package AED R ; Zuur et al., 2009). En raison de leur forte corrélation ( $r \geq 0,70$ ) pour

tous les grains d'analyse dans les deux ordres de sélection, nous avons fusionné les établissements humains et les routes principales en une nouvelle variable anthropique représentant la distance par rapport aux établissements humains et aux routes principales (Tableau 1).

Pour les deux ordres de sélection, nous avons développé des MRSFs estimant un modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) à l'aide du package R lme4 (Bates et al., 2016). Pour les deux ordres de sélection, nous avons utilisé l'ID de la meute comme effet aléatoire afin de tenir compte des observations répétées au sein d'une même meute de loups et de la variation du nombre d'observations entre les meutes (Gillies et al., 2006). Nous avons autorisé les covariables à entrer dans le modèle à différentes tailles de grains, comme indiqué précédemment par l'analyse à grain unique (Laforge et al., 2015). Nous avons normalisé les variables et pris en compte la colinéarité en utilisant la même approche que pour l'analyse à grain unique (voir ci-dessus). Afin de tenir compte du surajustement, nous avons considéré des modèles de faible complexité et réduit le nombre de modèles à comparer (Anderson, 2007). Nous n'avons pas non plus tenu compte de la variation annuelle, en supposant qu'elle n'avait pas d'incidence significative sur la sélection des RVs par les loups au cours de notre étude.

Nous avons sélectionné les modèles à l'aide de l'AIC et avons adopté des estimations moyennes d'inférence multimodèle basées sur les pondérations des modèles (package MuMIn R ; Barton, 2016, limité aux modèles dont la valeur AICc était inférieure à 2 par rapport au modèle le mieux soutenu (Burnham & Anderson, 2002). Comme peu de modèles candidats ont obtenu des poids Akaike  $> 0$ , cela a permis d'éviter le risque de résultats erronés résultant de la moyenne des estimations des paramètres d'un trop grand nombre de modèles ayant un faible poids (Grueber et al., 2011). Nous avons estimé les erreurs types inconditionnelles et les intervalles de confiance à 95% pour les paramètres moyennés et déterminé l'importance relative de chaque covariable en additionnant les poids AIC de tous les modèles dans lesquels la covariable était incluse (Burnham & Anderson, 2002).

Au deuxième ordre de sélection, nous avons utilisé une validation croisée k-fold, en supprimant 10% des observations à la fois (ensemble de données de validation) et en utilisant les données restantes (ensemble de données d'apprentissage) pour prédire les coefficients MRSF des effets fixes pour l'ensemble de données de validation, en répétant la procédure 100 fois. Nous avons ensuite divisé les valeurs prédites des MRSFs en 10 classes, en calculant pour chacune d'elles le rapport entre les fréquences relatives des observations utilisées (prédites et disponibles (attendues)) et utilisé l'indice de Boyce (Boyce et al., 2002) pour évaluer la puissance d'étalement du modèle. L'indice de Boyce est basé sur le coefficient de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) entre la valeur moyenne de chaque classe d'adéquation de l'habitat (classe) et les ratios prédits/attendus, les valeurs proches de 1 indiquant une valeur prédictive élevée. Au troisième ordre de sélection, nous avons évalué la puissance d'étalement du MRSF à l'aide de la validation croisée « leave-one-out » (LOOCV), en supprimant un RV à la fois, puis en suivant la même procédure que celle utilisée au deuxième ordre d'analyse.

Sur la base des coefficients des modèles, nous avons élaboré une carte de l'adéquation des RV pour les loups dans le PNALM. Nous avons d'abord produit une carte d'aptitude de

l'habitat au deuxième ordre, puis, sur la base de la valeur seuil qui maximise la sensibilité et la spécificité ( $P = 0,26$ ), nous avons délimité la zone au sein de la PALM où les loups ont une plus grande probabilité d'établir un territoire et avons utilisé cette zone pour projeter l'aptitude des RV au troisième ordre. Afin de faciliter l'interprétation pour la gestion pratique, nous avons ensuite discrétisé les valeurs continues en trois classes (faible, moyenne et élevée) sur la base de quantiles.

## RESULTATS

Sur les 60 sites répartis dans 9 meutes de loups où nous avons réussi à provoquer des hurlements en chœur avec des petits, 31 sites dans 8 meutes répondaient à nos critères pour être utilisés ultérieurement dans les MRSFs (3 à 7 RVs par an ; **Tableau 2**). **Nous avons détecté l'utilisation de RVs entre le 25 juin et le 30 septembre et, d'après les hurlements répétés des loups, chaque RV a été utilisé en moyenne pendant 32 jours** (écart-type : 22). Dans tous les cas, leur emplacement a été estimé par triangulation acoustique, aidée dans trois cas par la localisation GPS d'un loup équipé d'un collier dans la meute, et dans 18 cas confirmée par des enquêtes de terrain sur place (Tableau S1). En moyenne, ces dernières ont été menées 29 ( $\pm 16$  SD) jours après que les RVs aient été quittés par les loups. Sur la base des vérifications sur le terrain, l'erreur linéaire des emplacements des RVs estimés acoustiquement était en moyenne de 339 ( $\pm 180$  SD) m (IC à 95% : 300-480 m).

**Tableau 2.** Sélection d'un modèle de régression logistique à effets mixtes multigrain pour évaluer les effets des variables environnementales, topographiques et anthropiques sur le choix de l'habitat par les loups lors de l'établissement de leur territoire dans le paysage (sélection de deuxième ordre) et des RVs dans le territoire (sélection de troisième ordre) dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, en Italie centrale, entre 2005 et 2010

| Order of selection | Variables                                                                                                                                             | d.f. | AIC <sub>c</sub> | $\Delta$ AIC <sub>c</sub> | w <sub>i</sub> |
|--------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|------------------|---------------------------|----------------|
| 2nd order          | Forest <sub>5000m</sub> + Pasture <sub>5000m</sub> + Shrubland <sub>5000m</sub> + TRI <sub>500m</sub> + Dist_trails + Dist_Iroads_human               | 8    | 2279.14          | 0.00                      | 0.71           |
|                    | Forest <sub>5000m</sub> + Pasture <sub>5000m</sub> + Shrubland <sub>5000m</sub> + TRI <sub>500m</sub> + Dist_trails + Dist_Iroads_human + Dist_Iroads | 9    | 2280.93          | 1.78                      | 0.29           |
|                    | Forest <sub>5000m</sub> + Pasture <sub>5000m</sub> + TRI <sub>500m</sub> + Dist_trails + Dist_Iroads_human                                            | 7    | 2282.40          | 3.25                      | 0              |
| 3rd order          | Forest <sub>500m</sub> + Pasture <sub>3000m</sub> + Shrubland <sub>1500m</sub> + TRI <sub>500m</sub> + Dist_trails + Dist_Iroads                      | 8    | 208.17           | 0.00                      | 0.61           |
|                    | Forest <sub>500m</sub> + Pasture <sub>3000m</sub> + Shrubland <sub>1500m</sub> + TRI <sub>500m</sub> + Dist_trails + Dist_Iroads + Dist_Iroads_human  | 9    | 209.11           | 0.93                      | 0.39           |
|                    | Forest <sub>500m</sub> + Shrubland <sub>1500m</sub> + TRI <sub>500m</sub> + Dist_trails + Dist_Iroads                                                 | 8    | 211.59           | 3.41                      | 0              |

Variables' subscripts indicate the optimal grain size as estimated through single variable grain analysis (see text). All models with  $\Delta$ AIC<sub>c</sub>  $\leq 4$  are shown.

AIC<sub>c</sub>, Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size; d.f., degrees of freedom; Dist\_Iroads, distance to secondary roads; Dist\_Iroads\_human, distance to primary roads and human settlements; Dist\_trails, distance to trails; TRI, terrain roughness; w<sub>i</sub>, models' Akaike weights.

Au **deuxième** niveau de sélection, deux sous-ensembles du modèle global ont été les plus confirmés (**Tableau 2**), avec une puissance d'étalonnage adéquate (indice de Boyce :  $r = 0,76$ ). **En conséquence**, lors de l'établissement de leurs territoires dans la zone d'étude, les loups ont sélectionné des zones boisées et arbustives à grande échelle (c'est-à-dire 5 000 m), avec la présence de pâturages ; ils ont également sélectionné des zones plus accidentées et plus éloignées des routes principales et des zones habitées, et plus proches des sentiers (**Tableau 3**). Au **troisième** niveau de sélection, deux sous-ensembles du modèle global ont été les plus soutenus (**Tableau 2**), également avec une puissance d'étalonnage adéquate (indice de Boyce :  $r = 0,78$ ).

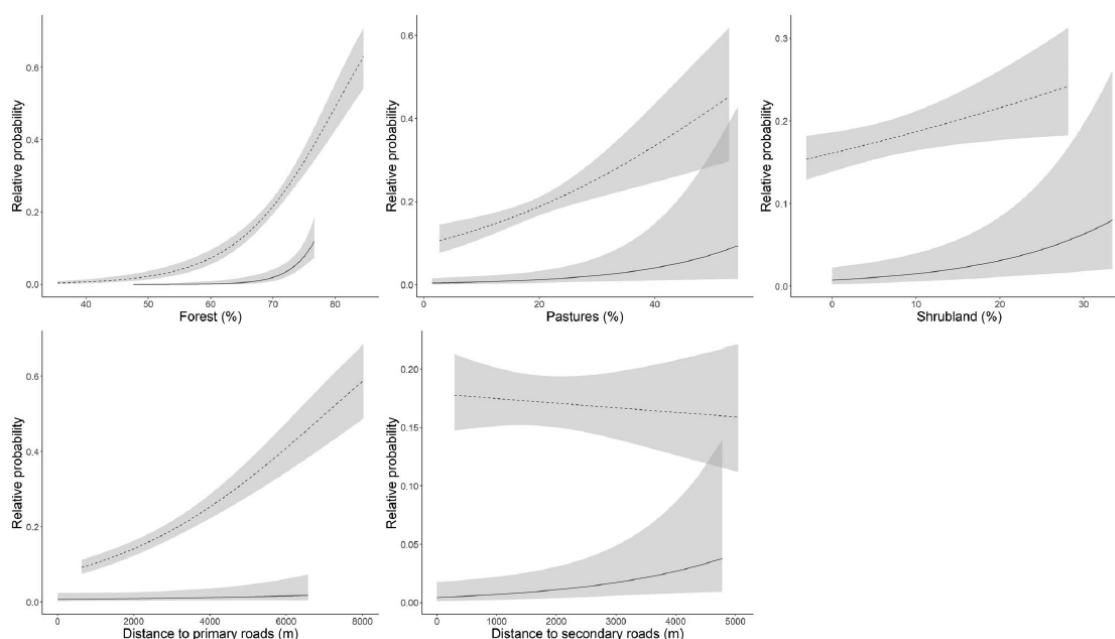
**Tableau 3.** Coefficients des fonctions de sélection des ressources multigrain pour étudier la sélection de l'habitat par les loups lors de l'établissement de territoires à l'échelle du paysage (sélection de deuxième ordre), dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, en Italie centrale, 2005-2010

| Variable                   | $\beta$ | SE    | 95% Confidence intervals |        |
|----------------------------|---------|-------|--------------------------|--------|
|                            |         |       | Lower                    | Upper  |
| Intercept                  | -1.573  | 0.077 | -1.724                   | -1.422 |
| Forest <sub>5000m</sub>    | 1.168   | 0.116 | 0.937                    | 1.395  |
| Pasture <sub>5000m</sub>   | 0.373   | 0.096 | 0.181                    | 0.566  |
| Shrubland <sub>5000m</sub> | 0.128   | 0.054 | 0.019                    | 0.231  |
| TRI <sub>500m</sub>        | 0.209   | 0.057 | 0.094                    | 0.319  |
| Dist_trails                | -0.510  | 0.079 | -0.667                   | -0.353 |
| Dist_lroads_humans         | 0.581   | 0.062 | 0.459                    | 0.681  |
| Dist_lroads                | -0.030  | 0.063 | -0.154                   | 0.093  |

Variables' subscripts indicate the optimal grain size as estimated through single variable grain analysis.

Dist\_lroads, distance to secondary roads; Dist\_lroad\_humans, distance to primary roads and human settlements; Dist\_trails, distance to trails; TRI, terrain roughness.

Comme lors de la sélection de deuxième ordre, les loups ont réagi à l'intérieur de leurs territoires à des échelles plus fines (c'est-à-dire 500-3000 m) en localisant de manière sélective les RVs dans les zones boisées et les zones arbustives avec présence de pâturages (Fig. 2). Par rapport au deuxième ordre, cependant, les loups ont relâché leur évitement des zones proches des routes principales et des zones habitées, ont accru leur évitement des zones proches des routes secondaires (Fig. 2) et ont changé leur sélection (c'est-à-dire évité) en faveur d'une orographie complexe et de la proximité des sentiers (Tableau 4 ; Fig. 3).



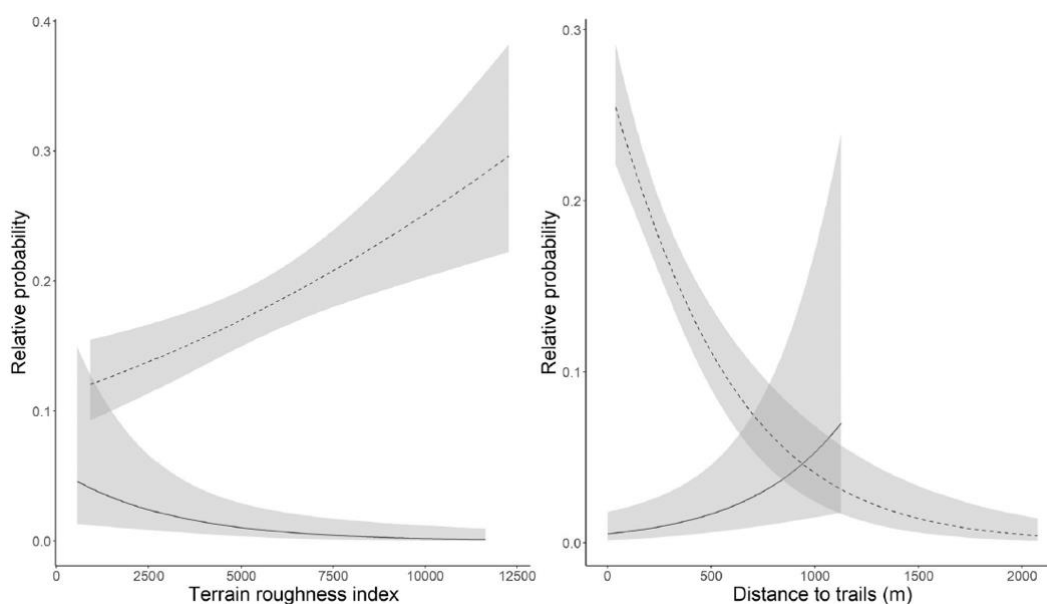
**Figure 2.** Probabilité relative que les loups établissent un territoire dans le paysage (sélection de deuxième ordre ; ligne pointillée) et trouvent un lieu de rendez-vous dans ce territoire (sélection de troisième ordre ; ligne continue) en fonction de la couverture terrestre et des variables anthropiques, sur la base de fonctions de sélection de ressources multigrain dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, dans le centre de l'Italie. Afin d'améliorer la comparabilité entre les ordres de sélection, la probabilité relative (axe y) a été normalisée en divisant les valeurs prédites par leur maximum

**Tableau 4.** Coefficients des fonctions de sélection de ressources multi-grains pour étudier la sélection de l'habitat par les loups lors de la localisation d'un véhicule utilitaire léger (RV) dans leur territoire (sélection de troisième ordre) dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, en Italie centrale, entre 2005 et 2010

| Variable                   | $\beta$ | SE    | 95% Confidence intervals |        |
|----------------------------|---------|-------|--------------------------|--------|
|                            |         |       | Lower                    | Upper  |
| Intercept                  | -4.610  | 0.566 | -5.684                   | -3.536 |
| Forest <sub>500m</sub>     | 2.580   | 0.670 | 1.440                    | 4.075  |
| Pasture <sub>3000m</sub>   | 0.588   | 0.248 | 0.100                    | 1.076  |
| Shrubland <sub>1500m</sub> | 0.528   | 0.173 | 0.187                    | 0.869  |
| TRI <sub>500m</sub>        | -0.720  | 0.271 | -1.253                   | -0.188 |
| Dist_trails                | 0.546   | 0.181 | 0.189                    | 0.903  |
| Dist_llroads_humans        | 0.092   | 0.183 | -0.205                   | 0.686  |
| Dist_llroads               | 0.546   | 0.215 | 0.124                    | 0.968  |

Variables' subscripts indicate the optimal grain size as estimated through single variable grain analysis.

Dist\_llroads, distance to ll roads; Dist\_lroad\_humans, distance to primary roads and human settlements; Dist\_trails, distance to trails; TRI, terrain roughness.



**Figure 3.** Probabilité relative que les loups établissent un territoire dans le paysage (2<sup>ème</sup> ordre de sélection ; ligne pointillée) et trouvent un lieu de rendez-vous dans ce territoire (3<sup>ème</sup> ordre de sélection ; ligne continue) en fonction (a) de l'indice de rugosité du terrain (TRI) et (b) de la distance par rapport aux sentiers, sur la base de fonctions de sélection de ressources multi-grains dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise. Afin d'améliorer la comparabilité entre les ordres de sélection, la probabilité relative (axe y) a été normalisée en divisant les valeurs prédites par leur maximum

## DISCUSSION

Réalisée dans un bastion historique des loups en Italie, où l'espèce a toujours cohabité avec les humains, notre étude confirme que, bien qu'adaptables en termes d'exigences habitat, les loups présentent des schémas de sélection spécifiques pour certains comportements et événements du cycle de vie (Ciucci et al., 2024). C'est le cas pendant la période d'élevage des petits, au cours de laquelle les loups s'occupent de leurs petits vulnérables dans des tanières et des lieux de rendez-vous (sites d'origine), dont l'emplacement révèle une sélection de caractéristiques de l'habitat susceptibles d'améliorer la survie des petits (Benson et al., 2015 ; Kaartinen et al., 2010 ; Sazatomil et al., 2016). Dans le paysage modifié par l'homme de notre zone d'étude, nous nous attendions à ce que les loups évitent les perturbations humaines à l'échelle du paysage et du territoire, une tendance qui deviendrait plus apparente lors de l'établissement de RV en sélectionnant des caractéristiques de l'habitat qui assurent une couverture et une sécurité accrue contre les humains. Les résultats que nous avons obtenus confirment nos hypothèses, révélant une réponse comportementale médiée par l'habitat chez les loups vivant dans des paysages modifiés par l'homme. Cela concorde avec des études

antérieures indiquant que l'évitement de la pression anthropique joue un rôle essentiel dans les décisions des loups en matière d'habitat, une tendance particulièrement évidente lors du choix de leur site de rendez-vous (par exemple, Iliopoulos et al., 2014 ; Kaartinen et al., 2010 ; Theuerkauf et al., 2003). Nous soulignons toutefois que, même si nous avons échantillonné la grande majorité des meutes de loups du PNALM, notre étude porte sur un nombre relativement limité de meutes et de véhicules récréatifs, ce qui nous a contraints à développer des modèles relativement simples.

**À l'échelle du paysage**, les loups du PNALM ont clairement privilégié les forêts, les zones arbustives et les terrains accidentés, toutes caractéristiques liées à la couverture végétale et aux zones difficilement accessibles par l'homme ; ils ont également privilégié les pâturages, probablement synonymes de disponibilité de proies et de terrains de chasse (Heard & Williams, 1992). La distance combinée par rapport aux établissements humains et aux routes principales a également été privilégiée, ce qui indique une tendance à minimiser les risques associés à une présence et une activité humaine plus importantes.

Dans l'ensemble, ces résultats concordent pour révéler que les loups dans les paysages modifiés par l'homme, lorsqu'ils en ont la possibilité, choisissent leurs territoires de manière à minimiser les rencontres avec les humains, ce qui nécessite des combinaisons particulières de types de couverture terrestre et d'orographie (Ciucci et al., 2018 ; Iliopoulos et al., 2014). **Cependant**, lors de l'établissement de leurs territoires, les loups ont privilégié la proximité des sentiers, ce qui suggère que la nature différente et l'intensité moindre des perturbations humaines le long des sentiers leur permettent de les exploiter pour améliorer l'efficacité de leurs déplacements (par exemple, chasse, patrouille du territoire). Il a également été rapporté ailleurs que les loups ont tendance à choisir des éléments linéaires pour faciliter leurs déplacements (Ciucci et al., 2003 ; Dickie et al., 2017 ; James & Stuart-Smith, 2000 ; Whittington et al., 2005), ce qui améliore leur efficacité par rapport aux déplacements en forêt (Dickie et al., 2017 ; Zimmermann et al., 2014) et augmente les taux de rencontre avec des proies (Dickie et al., 2017 ; Frid & Dill, 2002). **Toutefois**, sur la base des fonctions de sélection des ressources et des pas au **troisième ordre** de sélection, nous avons montré que la réponse des loups aux routes est assez complexe, variant selon les saisons et en fonction du type de route (route principale ou secondaire), de l'heure de la journée, du contexte social (membres de la meute ou loups solitaires) et du comportement (déplacement ou repos) (Mancinelli et al., 2019). **Pendant l'été**, qui correspond à la période de notre étude, les membres de la meute ont évité les routes principales tout au long de la journée, tant lorsqu'ils se déplaçaient que lorsqu'ils se reposaient, et ont montré une réponse similaire aux routes secondaires, bien qu'ils aient relâché leur vigilance lorsqu'ils se déplaçaient pendant la nuit (Mancinelli et al., 2019). Malheureusement, dans cette étude, nous n'avons pas étudié la réponse des loups aux sentiers.

Lorsqu'ils choisissaient l'emplacement de leur RV dans le territoire, les loups du PNALM continuaient à privilégier les zones boisées et arbustives, probablement pour assurer la dissimulation et la sécurité de leur portée, et privilégiaient également les pâturages, qui constituent probablement un indicateur de la présence de proies. **Contrairement au deuxième ordre de sélection, cependant**, lors du choix des emplacements des RVs, ils ont évité les terrains accidentés à petite échelle, à l'instar des loups lorsqu'ils se déplacent sur leur territoire (Mancinelli et al., 2019). En particulier dans les zones montagneuses, un terrain plus

doux à proximité des RVs serait fonctionnel pour économiser l'énergie nécessaire aux déplacements quotidiens centripètes vers et depuis les RVs (Ausband et al., 2010 ; Ciucci et al., 2018 ; Person & Russell, 2009). **De plus**, contrairement au deuxième ordre de sélection, lors du choix de l'emplacement des RVs, les loups évitaient la proximité des routes secondaires et des sentiers, car cela implique un risque accru d'impact avec les humains (Capitani et al., 2006 ; Ciucci et al., 1997, 2018 ; Person & Russell, 2009 ; Theuerkauf et al., 2003).

Grâce à notre approche de modélisation à **plusieurs échelles**, nous avons confirmé que l'étendue et l'échelle influencent notre capacité à évaluer les schémas de sélection des loups (Ciucci et al., 2018). Tout d'abord, nous avons révélé que différentes granularités expliquaient la sélection de l'habitat tant entre les variables du même ordre de sélection (par exemple, la couverture forestière et la rugosité au deuxième ordre de sélection ; **Figures 2** et S3) qu'entre les variables d'un même ordre de sélection (par exemple, la couverture forestière au deuxième et au troisième ordre de sélection ; **Figures 2** et S3).

Dans l'ensemble, ces résultats révèlent que les variables de l'habitat sont perçues différemment par les loups et que leur réponse à une variable donnée peut varier en fonction du comportement dominant (par exemple, établir un territoire ou assurer la sécurité de la progéniture). Par exemple, la plus petite échelle (c'est-à-dire 500 m) à laquelle la couverture forestière a été sélectionnée lors du choix des RVs au sein du territoire révèle l'immédiateté de la réponse des loups par rapport à la sélection plus large de la couverture sur l'ensemble du territoire (c'est-à-dire une échelle de 5 000 m ; **Tableau 2**). **Deuxièmement**, nous avons révélé que la sélection de variables d'habitat spécifiques changeait (c'est-à-dire qu'elle s'assouplissait, s'intensifiait ou changeait complètement) selon les ordres de sélection, ce qui indique des domaines écologiques possibles et les mécanismes comportementaux correspondants. Par rapport au deuxième ordre de sélection, les loups ont relâché leur évitement des établissements humains et des routes principales lors de la localisation des RVs sur le territoire (**Tableaux 3 et 4**), probablement parce que cet évitement avait déjà eu lieu lors de l'établissement du territoire à l'échelle du paysage, garantissant ainsi un niveau de sécurité adéquat.

**De même**, ils ont modifié leur réponse à l'égard des routes secondaires et des sentiers, passant d'une sélection positive à une évitement au deuxième et au troisième ordre, respectivement. Des informations similaires sur les domaines écologiques pourraient améliorer notre compréhension de la complexité inhérente et de la valeur adaptative des choix d'habitat. Par exemple, le changement de réponse envers les routes secondaires, les sentiers et la topographie accidentée entre le deuxième et le troisième ordre de sélection pourrait indiquer que, pendant la période énergivore de l'élevage des petits, les loups du PNALM choisissent stratégiquement l'emplacement des RVs afin d'améliorer l'efficacité de leurs déplacements et de leur chasse, maximisant ainsi leur apport alimentaire et minimisant le temps pendant lequel les petits sont laissés sans surveillance. **En outre**, alors que la sélection d'une topographie accidentée à l'échelle du paysage peut indiquer que les loups préfèrent les zones difficilement accessibles à l'homme, la sélection de terrains relativement plus doux à proximité des RVs suggère que les loups vivant dans les zones montagneuses ont une réponse ergonomique lorsqu'ils se déplacent de manière centripète autour du RV pendant la période d'élevage des petits. Une interprétation ergonomique du paysage par les

loux est également cohérente avec les conclusions précédentes dans le PNALM, qui montrent que les loups ont tendance à préférer une topographie plus douce lorsqu'ils se déplacent sur le territoire, par opposition à une topographie plus accidentée lorsqu'ils se reposent (Mancinelli et al., 2019).

Le choix des sites de rendez-vous par les loups dans le PNALM est très cohérent avec une étude multiscalaire **similaire** menée dans le parc national du Pollino, autre bastion historique des loups en Italie (Zimen & Boitani, 1975), situé dans le sud des Apennins, à environ 320 km au sud-est du PNALM, et caractérisé par des conditions écologiques et anthropiques très différentes (c'est-à-dire une moindre abondance de proies, une densité de loups plus faible et une densité humaine et routière plus élevée ; Ciucci et al., 2018). Bien que cette similitude reflète des approches de modélisation et des variables d'habitat comparables, il est remarquable que les schémas de sélection soient très similaires et que les deux études aient révélé les mêmes changements dans la sélection de l'habitat entre le deuxième et le troisième ordre de sélection, ce qui indique que la dépendance à l'échelle dans le choix de l'habitat par les loups peut être cohérente entre les différentes zones d'étude. Cela renforce la généralisation de nos résultats et montre comment la reproduction d'études locales peut contribuer à notre compréhension de phénomènes écologiques plus larges.

### Implications pour la gestion

La version spatialement explicite du modèle d'habitat des RVs pour les loups dans le PNALM (Fig. S4 ; également disponible en format raster) est destinée à informer et à soutenir la gestion de la conservation. **Tout d'abord**, en visualisant les zones du parc les plus susceptibles d'abriter un RV, il permet d'évaluer dans quelle mesure l'emplacement des sites de rendez-vous des loups pendant l'été est compatible avec le système de zonage interne du parc (c'est-à-dire les réglementations relatives aux activités humaines telles que le tourisme, le pâturage du bétail et la sylviculture). **Deuxièmement**, comprendre où les loups sont le plus susceptibles d'établir leurs tanières peut être utile pour prévenir la proximité et éviter le chevauchement spatio-temporel entre les RVs et les pâturages pendant la saison d'élevage des petits (Fig. S4). **Troisièmement**, l'efficacité et l'efficience des programmes de surveillance des loups pendant l'été (par exemple, au moyen des hurlements des loups, de pièges photographiques et d'échantillonnage génétique non invasif) pourraient être considérablement améliorées s'ils étaient menés dans des zones où la probabilité de présence de RV est plus élevée.

## References

- Ahmadi, M., López-Bao, J. V., & Kaboli, M. (2014). Spatial heterogeneity in human activities favors the persistence of wolves in agroecosystems. *PLoS One*, *9*, e108080.
- Anderson, D. R. (2007). *Model based inference in the life sciences: A primer on evidence*. Springer.
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Bassing, S. B., Morehouse, A., Smith, D. W., Stahler, D., & Struthers, J. (2016). Individual, group, and environmental influences on helping behavior in a social carnivore. *Ethology*, *122*, 963–972.
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Bassing, S. B., Nordhagen, M., Smith, D. W., & Stahler, D. R. (2016). Dog days of summer: Influences on decision of wolves to move pups. *Journal of Mammalogy*, *97*, 1282–1287.
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Doherty, K., Zager, P., Mack, C. M., & Holyan, J. (2010). Surveying predicted rendezvous sites to monitor gray wolf populations. *The Journal of Wildlife Management*, *74*, 1043–1049.
- Ballard, W., & Dau, J. (1983). Characteristics of gray wolf, *Canis lupus*, den and rendezvous sites in southcentral Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, *97*, 299–302.
- Barton, K. (2016). *MuMIn: multi-model inference*. (R package version 1.15.6). <http://cran.r-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Maechler, M., & Bolker, B. (2016). *lme4: linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4*. (R package version 1.1-12). <https://CRAN.Rproject.org/package=lme4>
- Benson, J. F., Mills, K. J., & Patterson, B. R. (2015). Resource selection by wolves at dens and rendezvous sites in Algonquin park, Canada. *Biological Conservation*, *182*, 223–232.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E., & Schmiegelow, F. K. (2002). Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, *157*, 281–300.
- Burnham, K., & Anderson, D. (2002). *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach* (2nd ed.). Springer-Verlag.
- Capitani, C., Mattioli, L., Avanzinelli, E., Gazzola, A., Lamberti, P., Mauri, L., Scandura, M., Viviani, A., & Apollonio, M. (2006). Selection of rendezvous sites and reuse of pup raising areas among wolves *Canis lupus* of north-eastern Apennines, Italy. *Acta Theriologica*, *51*, 395–404.
- Chapman, R. C. (1979). Human disturbance at wolf dens-a management problem. In *Proceedings of the first conference on scientific research in the National Parks, New Orleans, Louisiana, November 9–12, 1976* (No. 5, p. 323). National Park Service.

- Ciucci, P., Boitani, L., Falco, M., & Maiorano, L. (2018). Hierarchical, multi-grain rendezvous site selection by wolves in southern Italy. *The Journal of Wildlife Management*, **82**, 1049–1061.
- Ciucci, P., Boitani, L., Francisci, F., & Andreoli, G. (1997). Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *Journal of Zoology*, **243**, 803–819.
- Ciucci, P., Gervasi, V., Boitani, L., Boulanger, J., Paetkau, D., Prive, R., & Tosoni, E. (2015). Estimating abundance of the remnant Apennine brown bear population using multiple noninvasive genetic data sources. *Journal of Mammalogy*, **96**, 206–220.
- Ciucci, P., Mancinelli, S., Boitani, L., Gallo, O., & Grottoli, L. (2020). Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: Insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *Global Ecology and Conservation*, **21**, e00841.
- Ciucci, P., Masi, M., & Boitani, L. (2003). Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography*, **26**, 223–236.
- Ciucci, P., Sand, H., Åkesson, M., & Kusak, J. (2024). Wolf *Canis lupus* Linnaeus, 1758. In K. Hackländer & F. E. Zachos (Eds.), *Handbook of the mammals of Europe* (pp. 1–62). Springer International Publishing.
- Ciucci, P., Tosoni, E., Di Domenico, G., Quattrocioni, F., & Boitani, L. (2014). Seasonal and annual variation in the food habits of Apennine brown bears, central Italy. *Journal of Mammalogy*, **95**, 572–586.
- Curatolo, J., & Murphy, S. (1986). The effects of pipelines, roads, and traffic on the movements of caribou, *Rangifer tarandus*. *Canadian Field-Naturalist*, **100**, 218–224.
- Demma, D. J., & Mech, L. D. (2009). Wolf use of summer territory in northeastern Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, **73**, 380–384.
- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R. S., & Boutin, S. (2017). Faster and farther: Wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *Journal of Applied Ecology*, **54**, 253–263.
- Frame, P. F., Cluff, H. D., & Hik, D. S. (2007). Response of wolves to experimental disturbance at homesites. *The Journal of Wildlife Management*, **71**, 316–320.
- Frid, A., & Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6**, 1–11.
- Galluzzi, A. (2014). *Conflitto tra grandi carnivori ed attività zootecnica nell'Appennino centrale: Dinamica, caratteristiche e sostenibilità delle strategie di mitigazione*. PhD thesis, Università di Roma La Sapienza. [in Italian with English summary].
- Gillies, C. S., Hebblewhite, M., Nielsen, S. E., Krawchuk, M. A., Aldrige, C. L., Frair, J. L., Saher, D. J., Stevensen, C. E., & Jerde, C. J. (2006). Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 887–898.
- Grottoli, L. (2011). *Assetto territoriale ed ecologia alimentare del lupo (Canis lupus) nel Parco Nazionale d'Abruzzo Lazio e Molise*. PhD thesis, Università di Roma La Sapienza. [in Italian with English summary].
- Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., & Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 699–711.
- Harrington, F. H., Asa, C. S., Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). Wolf communication. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 66–103). University of Chicago Press.
- Harrington, F. H., & Mech, L. D. (1982). An analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *The Journal of Wildlife Management*, **46**, 686–693.
- Heard, D. C., & Williams, T. M. (1992). Distribution of wolf dens on migratory caribou ranges in the Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1504–1510.
- Houle, M., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., & Ouellet, J. P. (2010). Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology*, **25**, 419–433.
- Iliopoulos, Y., Youlatos, D., & Sgardelis, S. (2014). Wolf pack rendezvous site selection in Greece is mainly affected by anthropogenic landscape features. *European Journal of Wildlife Research*, **60**, 23–34.
- James, A. R., & Stuart-Smith, A. K. (2000). Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *The Journal of Wildlife Management*, **64**, 154–159.
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61**, 65–71.
- Joslin, P. W. (1967). Movements and home sites of timber wolves in Algonquin Park. *American Zoologist*, **7**, 279–288.
- Kaartinen, S., Luoto, M., & Kojola, I. (2010). Selection of den sites by wolves in boreal forests in Finland. *Journal of Zoology*, **281**, 99–104.
- Laforge, M. P., Vander Wal, E., Brook, R. K., Bayne, E. M., & McLoughlin, P. D. (2015). Process-focussed, multi-grain resource selection functions. *Ecological Modelling*, **305**, 10–21.
- Mancinelli, S., Boitani, L., & Ciucci, P. (2018). Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in the central Apennines, Italy. *Canadian Journal of Zoology*, **96**, 828–838.
- Mancinelli, S., Falco, M., Boitani, L., & Ciucci, P. (2019). Social, behavioral and temporal components of wolf (*Canis lupus*) responses to anthropogenic landscape features in the central Apennines, Italy. *Journal of Zoology*, **309**, 114–124.
- McLoughlin, P. D., Walton, L. R., Cluff, H. D., Paquet, P. C., & Ramsay, M. A. (2004). Hierarchical habitat selection by tundra wolves. *Journal of Mammalogy*, **85**, 576–580.
- Person, D. K., & Russell, A. L. (2009). Reproduction and den site selection by wolves in a disturbed landscape. *Northwest Science*, **83**, 211–224.
- Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M., & Schirone, B. (2003). A long-term tree ring beech chronology

- from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. *Dendrochronologia*, **21**, 13–22.
- Riley, S. J., DeGloria, S. D., & Elliot, R. (1999). Index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of Sciences*, **5**, 23–27.
- Ruprecht, J. S., Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Garton, E. O., & Zager, P. (2012). Homesite attendance based on sex, breeding status, and number of helpers in gray wolf packs. *Journal of Mammalogy*, **93**, 1001–1005.
- Sazatornil, V., Rodríguez, A., Klaczek, M., Ahmadi, M., Alvares, F., Arthur, S., Blanco, J. C., Borg, B. L., Cluff, D., Cortés, Y., Garcia, E. J., Geffen, E., Habib, B., Iliopoulos, Y., Kaboli, M., Krofel, M., Llaneza, L., Marucco, F., Oakleaf, J. K., ... Lopez-Bao, J. V. (2016). The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biological Conservation*, **201**, 103–110.
- Smith, D. W., Metz, M. C., Cassidy, K. A., Stahler, E. E., McIntyre, R. T., Almberg, E. S., & Stahler, D. R. (2015). Infanticide in wolves: Seasonality of mortalities and attacks at dens support evolution of territoriality. *Journal of Mammalogy*, **96**, 1174–1183.
- Theuerkauf, J., Rouys, S., & Jedrzejewski, W. (2003). Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Bialowieza Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 163–167.
- Thiel, R. P., Merrill, S., & Mech, L. D. (1998). Tolerance by denning wolves, *Canis lupus*, to human disturbance. *The Canadian Field-Naturalist*, **112**, 340–342.
- Thomas, D. L., & Taylor, E. J. (2006). Study designs and tests for comparing resource use and availability II. *Journal of Wildlife Management*, **70**, 324–336.
- Unger, D. E., Keenlance, P. W., Kohn, B. E., & Anderson, E. M. (2009). Factors influencing homesite selection by gray wolves in northwestern Wisconsin and east-central Minnesota. In A. P. Wydeven, T. R. Deelen, & E. J. Heske (Eds.), *Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States: An endangered species success story* (pp. 175–189). Springer.
- Wheatley, M., & Johnson, C. (2009). Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecological Complexity*, **6**, 150–159.
- Whittington, J., St. Clair, C. C., & Mercer, G. (2005). Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications*, **15**, 543–553.
- Zimen, E., & Boitani, L. (1975). Number and distribution of wolves in Italy. *Säugetierkunde*, **40**, 102–112.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H., & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, **25**, 1353–1364.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.