Territorialité et dynamique des mouvements des territoires voisins des loups Scandinaves (*Canis lupus*)

SLU

Territoriality and movement dynamics of Scandinavian neighbouring wolf territories (*Canis lupus*)

Amanda Silwer

Supervisor:	**Giorgia Ausilio, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, SLU**
Assistant supervisor:	Håkan Sand, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, SLU
Examiner:	Lovisa Nilsson, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, SLU
Credits:	30 credits
Level:	A2E
Course title:	Master's thesis in Biology - Faculty of Forest Sciences
Course code:	EX1040
Course coordinating dept:	Department of Wildlife, Fish, & Environmental Studies
Place of publication:	Uppsala
Year of publication:	2025
Copyright:	All featured images are used with permission from the copyright owner.

Résumé

Le comportement **territorial** chez les loups (*Canis lupus*) joue un rôle central dans la dynamique sociale, l'accès aux ressources et la structure des populations. Bien que les meutes de loups soient généralement territoriales, il arrive que les territoires voisins se **chevauchent**. Comprendre les facteurs à l'origine de ces chevauchements permet de mieux appréhender l'organisation sociale des loups, la concurrence pour les ressources, le risque de conflits entre meutes et les déplacements individuels entre meutes, autant de facteurs qui, ensemble, influencent la dynamique globale des populations.

Cette étude examine le **chevauchement spatial** entre les territoires voisins des loups en Scandinavie à l'aide de données provenant de colliers GPS, de la parenté génétique et de la modélisation spatiale. J'ai appliqué des modèles additifs généralisés (GAM) pour modéliser la taille du chevauchement spatial (km²) entre les paires de territoires en fonction de plusieurs

covariables : (**1**) différence normalisée de taille des territoires, (**2**) statut social dyadique (couples marquant leur territoire par leur odeur *vs.* combinaisons de groupes familiaux), (**3**) parenté génétique entre les mâles alpha et entre les femelles alpha, et (**4**) temps écoulé depuis l'établissement du territoire. Ces covariables ont été sélectionnées en fonction de leur pertinence écologique et ont été dérivées de données de surveillance à long terme et de registres généalogiques.

Le chevauchement spatial était mieux prédit par les différences de taille des territoires, le statut social dyadique et la parenté génétique des femelles. Le chevauchement augmentait avec la disparité de la taille des territoires et était plus important entre les couples marquant leur territoire par leur odeur qu'entre les groupes familiaux. La parenté des femelles a montré un effet non linéaire ; le chevauchement augmentait avec la parenté initiale, mais diminuait au-delà d'un certain seuil. La parenté des mâles n'avait pas d'effet notable.

Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) complémentaires ont été utilisés pour évaluer la manière dont les loups utilisaient les différentes zones territoriales (centrale, périphérique, chevauchement). Ces modèles ont révélé que les loups passaient généralement moins de temps dans les zones de chevauchement, les couples marquant leur territoire utilisant ces zones davantage que les groupes familiaux. **De plus**, l'âge du territoire (défini comme le nombre d'années depuis sa création) était négativement associé à l'utilisation du chevauchement, ce qui suggère que les territoires plus anciens présentent une plus grande stabilité spatiale et une intrusion réduite entre les meutes.

Ensemble, ces résultats soulignent l'importance de la structure sociale, de l'histoire territoriale et des relations génétiques dans la formation des interactions spatiales entre les meutes de loups. La compréhension de ces facteurs est essentielle pour interpréter l'utilisation de l'espace par les loups dans des paysages à usages multiples et a des conséquences sur la gestion, y compris le suivi de la population.

Mots clés : Loups, *Canis Lupus*, territoire, chevauchement, analyse spatiale, analyse des mouvements, utilisation du territoire, territorialité.

1. INTRODUCTION

1.1 Structure sociale et comportement territorial des loups

Les loups (*Canis lupus*) sont des prédateurs apicaux qui présentent des structures sociales complexes et des comportements territoriaux marqués, deux éléments essentiels à leur survie et à leur reproduction (Åkesson et al. 2022). Une meute de loups type se compose d'un couple reproducteur, de leurs petits et, parfois, de subordonnés sans lien de parenté (Mech, 1999). Des recherches récentes suggèrent que les meutes de loups fonctionnent principalement comme des unités familiales cohésives, où les comportements coopératifs jouent un rôle plus important dans le leadership que les hiérarchies de dominance rigides (Kjørstad 2021 ; Nordli et al. 2023). La formation et le maintien des meutes de loups sont essentiels pour l'efficacité de la chasse, la reproduction et la protection contre les meutes concurrentes (Ausband 2024 ; Tallian et al. 2023).

La territorialité chez les loups est principalement motivée par la nécessité de sécuriser les ressources alimentaires et de réduire la compétition intraspécifique (Jedrzejewski et al. 2001 ; Schlägel et al. 2017). Les meutes défendent leur territoire par le marquage olfactif, les vocalisations et les patrouilles, ce qui contribue à minimiser les conflits directs et la propagation des maladies (Harrington & Mech 1983 ; Wehr et al. 2024). La taille du territoire

varie considérablement, de 130 à 2 590 km², en fonction de la densité des proies et des conditions écologiques (Kittle et al. 2015 ; Stępniak et al. 2020).

Des études comparatives menées dans d'autres régions, telles que le parc national de Yellowstone, fournissent un contexte important pour comprendre le comportement territorial. À Yellowstone, la forte densité de meutes et l'abondance des wapitis (*Cervus canadensis*) entraînent de fréquentes interactions territoriales et des rencontres agressives, en particulier pendant la saison de reproduction (Cassidy et al. 2015 ; Stahler et al. 2019 ; Mech & Barber-Meyer 2017). Cette dynamique contraste avec la répartition plus dispersée et la densité plus faible des territoires observées en Scandinavie, qui résultent principalement d'un régime de gestion différent dans cette région (Mattisson et al. 2013 ; Benson & Patterson 2014).

1.2 Territoires des loups Scandinaves et facteurs écologiques

La population de loups Scandinaves fait l'objet d'une surveillance étroite depuis 1978, ce qui permet d'obtenir des informations précieuses sur le comportement territorial et les facteurs écologiques qui influencent la dynamique spatiale (Wabakken et al. 2001 ; Gittleman 2019 ; Åkesson et al. 2022). Les loups Scandinaves chassent principalement les grands herbivores, tels que l'élan (*Alces alces*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*), en fonction principalement de leur densité, qui peut également influencer la taille du territoire et les stratégies de chasse (Sand et al. 2008 ; Sand et al. 2016).

La taille du territoire des loups Scandinaves varie selon les régions, principalement en fonction de la disponibilité des proies et des caractéristiques du paysage. Dans les régions nordiques, où les chevreuils sont rares et où l'élan est la principale proie, les loups ont tendance à conserver des territoires plus vastes, qu'ils étendent souvent de manière saisonnière pendant l'hiver pour suivre les mouvements de leurs proies (Mattisson et al. 2013 ; Sand et al. 2022). **En revanche**, le sud de la Scandinavie abrite une plus forte densité d'ongulés alternatifs, notamment des chevreuils, des cerfs élaphes, des daims et des sangliers, ce qui permet aux loups d'occuper des territoires plus petits et plus compacts (Mattisson et al. 2013 ; Åkesson et al. 2022). Ces schémas spatiaux reflètent des réponses adaptatives à la répartition des proies et aux besoins énergétiques (Rich et al. 2012). Si la densité forestière, l'altitude et les changements saisonniers des proies peuvent influencer le tracé des limites territoriales, ils ne semblent pas limiter la taille globale du territoire. **Au contraire**, la principale contrainte sur la taille du territoire est la densité des loups, car une pression démographique plus forte peut entraîner une réduction de la taille des territoires en raison d'une concurrence accrue (Malcolm et al. 2020 ; Gebo et al. 2022).

Alors que les loups de Yellowstone se disputent souvent les meilleures zones de proies à proximité immédiate, les loups Scandinaves évoluent dans des paysages plus fragmentés et influencés par l'homme (Mech & Barber-Meyer 2017 ; Brandell et al. 2020). Ces différences soulèvent des questions sur la manière dont les pressions écologiques et anthropiques influencent le chevauchement des territoires et les interactions entre les meutes dans les populations à faible densité (Mattisson et al. 2013 ; Benson & Patterson 2014).

1.3 Chevauchement territorial et compétition intraspécifique

En tant qu'animaux très territoriaux, les loups défendent activement leur territoire contre les meutes rivales et les individus dispersés (Harrington & Mech 1983 ; MacNulty et al. 2009). Si la territorialité sert à garantir les ressources alimentaires et à minimiser la compétition directe, certains chevauchements territoriaux se produisent, en particulier dans les zones à forte densité de proies (Wehr et al. 2024). À Yellowstone, ces chevauchements entraînent souvent des affrontements agressifs, voire des mortalités intra-espèces, en particulier pendant la saison de reproduction (Cassidy et al. 2015 ; Brandell et al. 2020). **En revanche**, les conflits directs sont moins fréquents en Scandinavie, ce qui soulève la question de savoir si les conflits territoriaux sont moins fréquents ou s'ils sont simplement plus difficiles à documenter en raison du faible ratio prédateurs/proies et des difficultés d'observation.

Malgré les risques associés aux conflits territoriaux, la compétition intraspécifique n'est pas le principal facteur de mortalité des loups en Scandinavie. Ce sont plutôt les causes induites par l'homme, telles que la chasse légale et le braconnage, qui présentent les risques les plus importants (Åkesson et al. 2022 ; Milleret et al. 2025). Depuis son retour, la population de loups Scandinave a subi des pertes importantes dues à la chasse illégale, ce qui a compromis les efforts de conservation (Liberg et al. 2011 ; Chapron et al. 2012 ; Liberg et al. 2020 ; Bischof et al. 2019).

Les **frontières territoriales** limitent également la propagation des maladies, car les loups évitent généralement les interactions directes avec les individus infectés des meutes rivales (Kittle et al. 2015 ; Kittle et al. 2017 ; Brandell et al. 2020). Outre les grands schémas territoriaux, les comportements spatiaux à plus petite échelle peuvent donner un aperçu de la dynamique interne de la vie en meute. Ces schémas de déplacement peuvent être influencés par les conditions écologiques ainsi que par des traits individuels tels que le rôle social, le statut de consanguinité ou l'âge du territoire.

1.4 Lacunes dans les connaissances et justification de l'étude

Bien que les loups Scandinaves aient fait l'objet de nombreuses études, des questions clés subsistent quant à la manière dont le chevauchement territorial se produit et aux facteurs écologiques ou sociaux qui le déterminent. Des études comparatives suggèrent que les conflits territoriaux sont plus visibles dans les populations à forte densité comme celle de Yellowstone, mais on ne sait pas si une dynamique similaire existe en Scandinavie, où les pressions écologiques sont différentes. **En outre**, le rôle des perturbations humaines, telles que la fragmentation de l'habitat et la pression de la chasse, peut modifier la stabilité des meutes et forcer les loups à se disperser dans des territoires qui se chevauchent (Lesmerises et al. 2012 ; McPhee et al. 2012 ; Tallian et al. 2019 ; Carricondo-Sanchez et al. 2020).

Il est essentiel de comprendre les causes et les conséquences du chevauchement territorial chez les loups Scandinaves pour assurer une gestion efficace de la population. Contrairement aux loups de Yellowstone, qui se livrent souvent à une concurrence agressive pour l'espace et les proies, les loups Scandinaves peuvent présenter un chevauchement territorial en raison de facteurs tels que la répartition des proies, la parenté génétique (par exemple, la parenté) ou les mécanismes **d'héritage** du territoire (Jędrzejewski et al. 2005 ; Bischof et al. 2019). Ces chevauchements sont particulièrement importants pour les efforts de surveillance, car ils peuvent compliquer le dénombrement des populations et la délimitation des territoires (Rich

et al. 2012 ; Åkesson et al. 2022). Une interprétation précise de la dynamique spatiale est donc essentielle, non seulement pour la compréhension écologique, mais aussi pour garantir la fiabilité des données de recensement et éclairer les stratégies de conservation qui reflètent la structure sociale et spatiale unique de la population de loups Scandinaves (Rich et al. 2012 ; Åkesson et al. 2022).

2. Objectifs

Dans cette thèse, j'ai cherché à quantifier la zone de chevauchement entre les territoires voisins des loups et à déterminer les facteurs qui influencent la taille de ce chevauchement. Plus précisément, ces facteurs comprenaient la différence de taille normalisée entre les territoires voisins (calculée comme la différence absolue entre la taille des territoires divisée par la moyenne des deux, ce qui fournit une mesure standardisée de l'inégalité de taille des territoires), le statut social de la meute de loups (couple marquant son territoire ou groupe familial) et le niveau de parenté entre les individus alpha de chaque meute. Mes hypothèses étaient les suivantes :

H1 : Des différences de taille normalisées plus importantes entre les territoires de loups voisins peuvent entraîner un chevauchement plus important, car ces disparités peuvent refléter des capacités concurrentielles inégales ou des besoins en ressources différents, influençant potentiellement à la fois l'étendue et la directionnalité du chevauchement territorial.
H2 : Les groupes familiaux auront le plus petit chevauchement lorsqu'ils seront voisins d'autres groupes familiaux, tandis que les couples marquant leur territoire auront le plus grand chevauchement lorsqu'ils seront voisins d'autres couples marquant leur territoire.
H3 : Une parenté génétique plus élevée entre deux individus alpha de meutes voisines correspondra à un chevauchement territorial accru, indépendamment des interactions directes entre les loups.

Dans le cadre de mon analyse **alternative**, j'ai voulu étudier la proportion de temps que chaque loup passait dans la zone centrale, périphérique et de chevauchement de son territoire, et comment le statut social et le coefficient de consanguinité de l'individu équipé d'un collier influençaient cette proportion. Dans le contexte de la dynamique des mouvements, le coefficient de consanguinité peut être un facteur influençant les tendances de dispersion des individus, y compris la probabilité d'occuper des territoires qui se chevauchent. Des facteurs génétiques tels qu'un potentiel de dispersion limité, pourraient contribuer à la variation individuelle des schémas de mouvement. J'ai émis l'hypothèse suivante :

H4 : Les groupes familiaux (adultes reproducteurs et progéniture) passent moins de temps dans les zones de chevauchement et plus de temps dans les zones centrales où la sécurité et la stabilité sont assurées en cas de portée éventuelle.
H5 : Les individus adultes consanguins territoriaux peuvent présenter une condition physique et des capacités cognitives réduites, ce qui peut limiter leur efficacité à la chasse. **En conséquence**, ils pourraient être plus enclins à pénétrer dans les zones de chevauchement à la recherche de proies tuées par la meute voisine.

H6 : Les loups provenant de territoires plus anciens passent moins de temps dans les zones de chevauchement en raison d'une plus grande stabilité territoriale et d'une meilleure connaissance des ressources.

Enfin, j'étudie la proximité spatiale et temporelle des loups individuels sur plusieurs années, en identifiant les interactions interterritoriales et en évaluant les schémas de déplacement entre les individus voisins. L'objectif était de quantifier les conditions dans lesquelles les loups s'engagent dans des interactions à courte distance en dehors de leurs territoires établis. Mes hypothèses étaient les suivantes :

H7 : Les loups dont les territoires se chevauchent davantage s'engageront dans des interactions plus fréquentes en raison d'une proximité spatiale accrue et du partage des ressources.
H8 : Les loups étroitement apparentés, tels que les individus du même sexe (femelle-femelle ou mâle-mâle) provenant de territoires voisins, peuvent présenter des taux d'interaction plus élevés, car la parenté génétique entre les individus occupant des zones adjacentes peut favoriser des comportements coopératifs tels que la défense du territoire, la tolérance aux frontières communes ou le partage des ressources.

3. METHODE

3.1 Ensemble de données

Pour cette étude, j'ai utilisé les données de localisation GPS recueillies à partir de loups équipés de colliers GPS dans le centre-sud de la Scandinavie entre 2001 et 2022 (Figure 1). Ces données ont été recueillies par le Scandinavian Wolf Research Project (SKANDULV), une initiative collaborative de longue date axée sur la surveillance et l'étude de la population de loups en Suède et en Norvège (Liberg et al. 2012). Les colliers GPS, déployés par SKANDULV, ont enregistré la position des loups à intervalles réguliers allant de 1 minute à 248 jours, avec une moyenne de 13 038 secondes (environ 3,62 heures). Toutes les procédures de pose des colliers ont respecté les directives éthiques et ont été menées sous la supervision des autorités suédoises, conformément aux cadres juridiques et avec l'accord des comités d'éthique compétents (Arnemo et al. 2007).

L'ensemble de données obtenu comprenait environ 396 000 points GPS provenant de 155 loups individuels. Pour les analyses spatiales et de mouvement, les données ont été importées et traitées dans R v4.3.3 (R Core Team 2025). L'étude a appliqué un cadre temporel biologiquement pertinent, en utilisant des « années loups » s'étendant du 1er mai au 30 avril de l'année suivante, en accord avec le cycle de reproduction et les comportements saisonniers de l'espèce.

Afin de garantir la cohérence du comportement territorial, l'ensemble de données a été filtré pour exclure les membres subordonnés de la meute et les disperseurs à longue distance. L'échantillon final ne comprenait que des individus alpha (c'est-à-dire des couples marquant leur territoire ou issus de groupes familiaux), ce qui a donné 44 identifiants de loups uniques utilisés pour l'analyse.

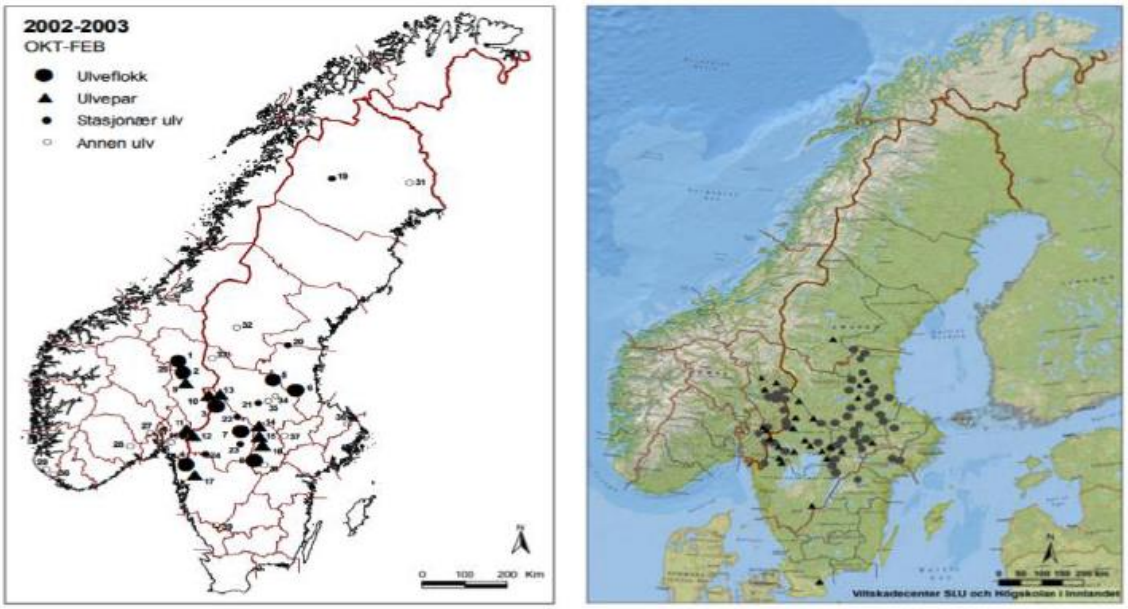

Figure 1. Zone d'étude montrant la répartition du territoire des loups en Suède et en Norvège pour les années 2002-2003 (carte de gauche) et 2020-2021 (carte de droite) (Source : Viltskadecenter SLU & Högskolan i Innlandet

3.1.1 Zone d'étude

La zone d'étude couvre l'aire de répartition géographique des loups dans le centre-sud de la Scandinavie (Figure 1). Cette région se caractérise par des forêts de conifères denses, des zones boisées mixtes et des zones humides intercalées (Eriksson & Dalerum 2018 ; Roberge et al. 2024). La zone bénéficie d'un climat tempéré, avec des hivers froids et des étés doux. Le paysage est un mélange de zones naturelles intactes et de forêts exploitées, avec quelques établissements humains et infrastructures telles que des routes et des chemins forestiers (Zimmermann et al. 2014 ; Ordiz et al. 2015).

3.2 Estimation du territoire et des chevauchements

3.2.1 Choix de la méthode

Pour identifier les territoires voisins, j'ai d'abord dû estimer la taille et les limites du territoire de chaque meute pour chaque année. J'ai décidé de tester **trois estimateurs** de domaine vital connus afin de déterminer lequel était le mieux adapté à mes questions de recherche, en veillant particulièrement à **minimiser** la **surestimation** de la taille du territoire (Boyle 2021). Ces estimateurs de domaine vital étaient les suivants : polygones convexes minimaux (MCP), enveloppe convexe locale des k plus proches voisins (k-LoCoH) et modèles de mouvement dynamique de pont brownien (dBBMM). J'ai considéré que deux territoires ou plus étaient voisins lorsque la distance entre leurs limites était inférieure ou égale à 5 kilomètres.

Polygones convexes minimaux (MCP)

La méthode MCP a été appliquée pour estimer le territoire en créant le plus petit polygone convexe qui englobe 100% des positions GPS enregistrées des loups d'un territoire chaque année (Calenge 2024). Bien que cette approche soit largement utilisée en raison de sa simplicité et de sa comparabilité entre les études, elle a tendance à surestimer la taille du territoire, en particulier lorsque les animaux effectuent des mouvements exploratoires occasionnels ou des déplacements exceptionnels (Calenge 2024).

Enveloppe convexe locale des k plus proches voisins (k-LoCoH)

La méthode k-LoCoH génère un ensemble d'enveloppes convexes autour de chaque position GPS en utilisant les 50 voisins les plus proches dans l'ensemble de données (Getz et al. 2007 ; Calenge 2024). Par rapport à la MCP, cette méthode est plus sensible à la **forme** et à **l'intensité** de l'utilisation de l'espace, ce qui permet d'exclure plus précisément les zones inutilisées ou rarement visitées (Getz et al. 2007 ; Calenge 2024). Elle contribue à réduire la surestimation de la taille du territoire tout en préservant le réalisme écologique, bien que le choix de *k* puisse influencer la fragmentation de l'enveloppe et la continuité globale du territoire (Getz et al. 2007 ; Calenge 2024).

Modèles de mouvement dynamique à pont brownien (dBBMM).
Afin d'intégrer la dynamique des **mouvements**, le modèle dBBMM a été appliqué. Ce modèle intègre les **trajectoires** de mouvement, les erreurs GPS et les intervalles de temps pour générer une distribution probabiliste de l'utilisation, ce qui permet une représentation plus nuancée de l'utilisation de l'espace (Kranstauber et al. 2024). Le dBBMM est particulièrement efficace pour capturer les **zones d'utilisation principales** et les **couloirs de déplacement**, en évitant la surestimation en se concentrant sur les zones que les loups sont susceptibles de traverser (Kranstauber et al. 2024). **Cependant**, il peut être très gourmand en ressources informatiques et sensible à la fréquence des positions GPS (Kranstauber et al. 2024).

3.2.2 Estimation du territoire
Après avoir comparé les résultats des trois estimateurs de domaine vital par rapport à mon objectif de minimiser la surestimation de la taille du territoire tout en reflétant avec précision **l'utilisation biologiquement** pertinente de l'espace, j'ai sélectionné le modèle dynamique de mouvement Brownian bridge (dBBMM) pour une analyse plus approfondie afin d'estimer la taille du territoire des loups et d'identifier les meutes voisines. Par rapport au MCP et au k-LoCoH, le dBBMM a fourni une représentation plus réaliste et biologiquement significative de l'utilisation de l'espace en intégrant les trajectoires de déplacement, les intervalles de temps et la variance comportementale des loups (Kranstauber 2019 ; Kranstauber et al. 2012). Cela a permis de mieux distinguer les **zones d'utilisation active** et les **excursions** peu fréquentes, contribuant ainsi à minimiser la surestimation de la taille du territoire (Kranstauber 2019 ; Kranstauber et al. 2012). Les territoires ont été générés à l'aide de la fonction brownian.bridge.dyn (package move ; Kranstauber et al. 2024) dans R pour chaque loup adulte et chaque année. Cela a été fait avec les paramètres clés suivants : erreur de localisation - 25, marge - 15, échelle de granularité (dimSize) - 125, intervalle de temps - 2 et extension des limites (ext) -1,2.

Les limites des territoires ont généralement été définies par les contours isoplèthes de la distribution d'utilisation (UD) à 99%, qui capturent presque toute l'utilisation habituelle de l'espace tout en excluant les excursions rares (Kranstauber et al. 2016 ; Kranstauber et al. 2024). Les années où les données GPS étaient rares, le contour UD a été ajusté à la baisse afin d'éviter toute généralisation excessive tout en garantissant l'inclusion de tous les individus.

L'UD est une surface de probabilité continue de l'utilisation de l'espace ; la zone centrale de 50% représente la plus petite zone contenant 50% de l'UD, c'est-à-dire la région présentant la plus forte probabilité d'utilisation (Kranstauber et al. 2016). Sur le plan biologique, ce

noyau devrait englober les sites intensivement utilisés tels que les lieux de repos, les tanières, les lieux de rendez-vous et les zones d'alimentation clés (Roffler & Gregovich 2018). La **zone périphérique** a été définie comme la zone restante à l'intérieur du contour UD à 99%, à l'exclusion du noyau et des zones de chevauchement. La taille finale des territoires a été calculée en kilomètres carrés à l'aide de la fonction st_area du package sf (Pebesma & Bivard 2023).

3.2.3 Estimation des chevauchements

Les limites des territoires générées par dBBMM ont été inspectées chaque année afin d'identifier les chevauchements spatiaux entre les meutes voisines. Les zones de chevauchement ont été calculées à l'aide **d'outils d'intersection spatiale** et exprimées en kilomètres carrés (Pebesma & Bivard 2023). Afin de quantifier l'asymétrie de la taille des territoires, j'ai calculé la différence normalisée de taille des territoires, définie comme la différence absolue de taille des territoires divisée par la taille moyenne des deux territoires. Cette mesure varie de 0 (territoires de taille égale) à 2 (un territoire deux fois plus grand que l'autre), offrant une mesure standardisée de la disparité spatiale.

Afin d'étudier les facteurs influençant le chevauchement spatial, j'ai construit des modèles statistiques en utilisant la superficie de chevauchement (km^2) comme variable de réponse principale. L'analyse a porté sur des dyades de territoires voisins, chevauchants et non chevauchants, définis comme des territoires situés à moins de 5 kilomètres les uns des autres. Les dyades chevauchantes partageaient un territoire physique, tandis que les dyades non chevauchantes avaient une superficie de chevauchement de 0 km^2. Cette approche a permis une évaluation complète des interactions spatiales entre différentes configurations territoriales.

Les années de départ 2001, 2007, 2014 et 2016 ont été exclues de l'analyse, car elles ne présentaient aucun chevauchement ni aucun territoire voisin. Finalement, les années 2021 et 2022 ont également été exclues en raison de données spatiales non directionnelles problématiques, ce qui a conduit à utiliser 16 années différentes au total.

3.3 Covariables

Afin d'expliquer les variations dans le chevauchement des territoires, j'ai compilé des covariables biologiquement significatives tant au niveau des territoires individuels qu'au niveau des dyades-années. Ces variables reflètent les pressions écologiques, la structure sociale et les relations génétiques qui peuvent influencer la manière dont les meutes de loups interagissent spatialement.

Chaque territoire de loups s'est vu attribuer une valeur d'âge basée sur la première année de sa création, telle que documentée dans les rapports sur la situation des loups en Scandinavie (c'est-à-dire le temps écoulé depuis la création du territoire). Le statut social, l'âge du territoire et la taille de la meute de chaque territoire ont été obtenus à partir des rapports sur le statut des loups en Scandinavie (Svensson et al. 2019, 2021, 2015, 2017, 2022 ; Wabakken et al. 2004a, 2004b, 2005, 2011, 2010, 2009, 2007, 2008, 2013, 2012, 2018, 2020, 2022). **De plus**, le coefficient de consanguinité et le degré de parenté entre les individus ont été déterminés pour tous les loups inclus dans cette étude, à partir des données fournies par SKANDULV.

3.3.1 Covariables au niveau du territoire

- **Âge du territoire** (terr_age) : Défini comme le nombre d'années écoulées depuis la création d'un territoire, sur la base des rapports sur le statut des loups en Scandinavie. Les territoires plus anciens peuvent refléter une plus grande stabilité, une défense territoriale plus forte et des connaissances locales accumulées, ce qui peut réduire les chevauchements avec les voisins.

- **Statut social** (soc_stat) : Chaque territoire a été classé soit comme un groupe familial (F), comprenant des adultes reproducteurs et leur progéniture, soit comme un couple marquant son territoire (T), un couple accouplé ou des individus marquant leur territoire sans progéniture confirmée. Les groupes familiaux peuvent défendre leur espace de manière plus agressive en raison de leur investissement reproductif, tandis que les couples peuvent être plus flexibles ou transitoires.

- **Taille de la meute** (pack_size) : Estimée annuellement pour chaque territoire. Les meutes plus importantes peuvent nécessiter davantage de ressources et d'espace, ce qui peut entraîner des territoires plus vastes ou une défense territoriale accrue. Les meutes plus petites peuvent être plus vulnérables à l'empiètement ou plus tolérantes au chevauchement.
- **Utilisation de l'espace territorial (location_type)** :
  - Noyau : contour UD de 50%, représentant la zone la plus intensément utilisée (par exemple, repos, alimentation, tanière).
  - **Périphérie** : contour UD restant de 99%, à l'exclusion des zones centrales et de chevauchement.
  - **Chevauchement** : zones où le contour UD de 99% d'une meute croise le territoire d'une autre meute.

Les emplacements GPS ont été classés en trois zones en fonction de la distribution d'utilisation (UD) dBBMM de chaque loup, et la proportion de fixes dans chaque zone a été utilisée comme indicateur du temps passé :

3.3.2 Covariables dyadiques

Les données dyadiques ont été compilées pour chaque paire unique de meutes voisines observées au cours de la même année civile. Ces covariables capturent les asymétries entre les meutes qui peuvent influencer les résultats du chevauchement :

- **Différence normalisée de taille du territoire** (norm_size_diff) : Mesure standardisée de la disparité spatiale entre deux meutes. Des différences plus importantes peuvent refléter une capacité concurrentielle ou des besoins en ressources inégaux, influençant l'étendue ou la directionnalité du chevauchement.

- **Différence de taille des meutes** (pack_size_diff) : Différence absolue du nombre d'individus par meute. Les meutes comptant plus de membres peuvent exercer une plus grande pression territoriale ou être plus résistantes à l'empiètement.

- **Différence d'âge du territoire** (terr_age_diff) : Différence en années entre le moment où chaque meute a pris possession de son territoire. Les meutes plus anciennes peuvent avoir des revendications territoriales plus fortes, tandis que les meutes plus récentes peuvent être plus exploratrices ou subordonnées.

- **Différence de chevauchement des voisins** (nr_overlap_diff) : Différence dans le nombre de meutes voisines avec lesquelles chaque territoire se chevauche. Cela peut refléter la densité locale, la fragmentation du paysage ou les niveaux de tolérance des meutes.

- **Statut social dyadique** (dyad_soc_stat) :
  - F_F : Deux groupes familiaux,
  - F_T : Un groupe familial et un couple territorial,
  - T_T : Deux couples territoriaux Ces combinaisons peuvent influencer la probabilité de chevauchement, les groupes familiaux pouvant défendre leur espace de manière plus agressive que les couples.

- Parenté génétique (Coancestry_M et Coancestry_F) : Les coefficients de parenté entre les individus des meutes voisines ont été obtenus auprès de SKANDULV (Ø. Flagstad). Ces valeurs estiment la probabilité d'une ascendance commune et peuvent influencer les comportements de tolérance ou d'évitement, en particulier dans les zones de chevauchement. Les meutes apparentées peuvent présenter une agressivité réduite et une tolérance spatiale accrue (chevauchement).

3.4 Proximité spatiale et temporelle

Afin d'évaluer la proximité spatiale et temporelle entre les loups de différents territoires, j'ai identifié les rencontres les plus proches enregistrées entre des individus voisins. Pour chaque année, toutes les paires de loups uniques ont été générées à l'aide de la fonction expand_grid() du package dplyr (Wickham et al. 2019), en excluant les combinaisons en double. Seules les paires provenant de territoires différents ont été conservées afin de saisir les interactions interterritoriales.

Pour chaque paire, les positions GPS ont été appariées temporellement à l'aide du package fuzzyjoin (Robinson 2020) avec une tolérance de 30 minutes, afin de garantir que les positions étaient enregistrées à des moments proches. Les distances euclidiennes ont ensuite été calculées entre les positions appariées, et les rencontres ont été filtrées pour n'inclure que celles situées à moins de 5 km.

3.5 Analyses statistiques…

3.5.1 Analyse statistique – chevauchement…

3.6 Analyse statistique - utilisation de l'espace territorial…

4. RESULTATS

Cette étude porte sur 23 territoires individuels créés entre 2002 et 2020 (Annexe 1.1). Le nombre minimum de territoires créés au cours d'une même année était de 2, observé pendant plusieurs années, notamment en 2002, 2003, 2005, 2006, 2008, 2013, 2015 et 2020 (Annexe

1.1). Le nombre le plus élevé a été enregistré en 2010, avec 8 territoires établis (Annexe 1.1). **En moyenne**, environ 3,44 territoires ont été établis par an au cours de la période de 16 ans examinée (Annexe 1.1). La taille des territoires varie considérablement, les zones centrales s'étendant de 1,6 km² à 389 km² et la superficie totale des territoires de 69 km² à 3 768 km² (Annexe 1.1). Les meutes pouvaient compter de 2 à 12 individus, avec une moyenne de 4 loups (Annexe 1.1). À l'aide du modèle dBBMM, 32 territoires chevauchants et 5 territoires voisins (c'est-à-dire ne se chevauchant pas, mais voisins à moins de 5 kilomètres) ont pu être enregistrés (Annexe 1.2). Les zones de chevauchement variaient de 0,3 à 840 km², avec une médiane d'environ 35 km² et un **chevauchement proportionnel** moyen d'environ 10% (Annexe 1.2).

4.1 Analyse des chevauchements

Le meilleur modèle expliquant la variation des chevauchements spatiaux entre les territoires de loups voisins était celui qui incluait la différence normalisée de taille des territoires, le statut social dyadique (F-F, F-T, T-T) et le coefficient de co-ascendance entre les femelles alpha des meutes voisines (AIC = 653,7098 ; Tableau 1 ; Annexe 2.1).

Tableau 1. Résultats de la sélection des modèles pour les modèles additifs généralisés (GAM) candidats prédisant la superficie de chevauchement (km²) entre les territoires des loups en Scandinavie. Les modèles concurrents varient en fonction de l'ensemble des prédicteurs inclus et de la forme fonctionnelle de ces prédicteurs, s(covariate, $k = 5$) indiquant un terme lisse avec une dimension de base $k = 5$, et I(covariate)^2 indiquant la covariable au carré. Les modèles ont été classés selon le critère d'information d'Akaike (AIC), ΔAIC représentant la différence par rapport au modèle AIC le plus bas. Les colonnes indiquent le nom du modèle, la formule, les degrés de liberté estimés (df), l'AIC et le ΔAIC

Model name	Model formula	df	AIC	ΔAIC
Full smooth model	Overlap area (km²) ~ s(norm_size_diff, k=5) + dyad_soc_status + s(coancestry_F, k=5) + s(coancestry_M, k=5)	8,97	653,7098	0
Smooth model 1	Overlap area (km²) ~ s(norm_size_diff, k=5) + dyad_soc_status + s(coancestry_F, k=5)	7,79	669,0191	15,3092
Smooth model 2	Overlap area (km²) ~ s(norm_size_diff, k=5) + dyad_soc_status + s(coancestry_F, k=5) + coancestry_M	8,97	653,7099	1,0096E-05
Smooth model 3	Overlap area (km²) ~ s(norm_size_diff, k=5) + dyad_soc_status + coancestry_F + coancestry_M	7,00	684,3434	30,6335
Smooth model 4	Overlap area (km²) ~ s(norm_size_diff, k=5) + dyad_soc_status + I(coancestry_F)² + coancestry_M	7,00	684,3434	30,6335

Le modèle final avait un $R2$ ajusté de 0,6, ce qui suggère que tous les prédicteurs sélectionnés ont contribué de manière significative à la variation du chevauchement territorial (Tableau 2).

Le terme lissé pour la parenté génétique des femelles (Coancestry_F) a montré une relation positive avec le chevauchement et était statistiquement significatif (p = 0,0092), indiquant une relation non linéaire entre le chevauchement spatial et la coancestralité des femelles (Figure 2 ; Tableau 2). **En revanche**, la parenté génétique des mâles (Coancestry_M) n'a pas montré de signification statistique (p = 0,112) ; Tableau 2 ; Annexe 2.1).

Le statut social dyadique a montré un effet important (p < 0,01), le chevauchement étant le plus faible pour les groupes familiaux voisins (F_F) et le plus élevé pour les paires voisines marquant leur territoire (T_T) (Figure 4 ; Tableau 2). La différence normalisée de taille du

territoire a également montré une relation non linéaire significative avec le chevauchement spatial ($p < 0,1$) (Figure 4 ; Tableau 2).

Tableau 2. Résumé du modèle additif généralisé (GAM) complet et lissé prédisant la superficie ajustée de chevauchement (km²) entre les territoires des loups en Scandinavie. Le modèle a été ajusté avec une distribution de Tweedie ($p = 1,25$) et une fonction de liaison μ0,1. Les coefficients paramétriques sont présentés sous forme d'estimations, d'erreurs types, de statistiques de test et de valeurs p pour les prédicteurs catégoriels. Les termes lisses sont présentés avec leurs degrés de liberté effectifs (edf), leurs degrés de liberté de référence (ref.df), leurs statistiques de test et leurs valeurs p. Les mesures de performance du modèle comprennent le R^2 ajusté (R_sq_adj), la déviance expliquée, le score de validation croisée généralisée (GCV), l'estimation de l'échelle et la taille de l'échantillon (*n*)

Modell formula:	overlap_area_km2_adj ~ s(norm_size_diff, k = 5) + dyad_soc_status + s(Coancestry_M, k = 5) + s(Coancestry_F, k = 5) + s(terr_age_diff, k = 5)				
	Family: Tweedie (1.25)				
	Link function: mu^0.1				
Parametric coefficients	**term**	**estimate**	**std.error**	**statistic**	**p.value**
	(Intercept)	1,189339	0,099236	11,9849	1,51E-12
	dyad_soc_status F_T	0,380131	0,103002	3,690535	0,000956
	dyad_soc_status T_T	0,469899	0,118645	3,960544	0,000466
Approximate significance of smooth terms	**term**	**edf**	**ref.df**	**Statistic**	**p.value**
	s(norm_size_diff)	1,000001	1,000001	12,218	0,001364
	s(Coancestry_M)	1,000133	1,000266	2,69135	0,112043
	s(Coancestry_F)	2,970543	3,484063	4,221032	0,009192
	R_sq_adj	**Deviance_explained**	**GCV**	**Scale_est**	**n**
	0,6	70,6	33,936	22,146	36

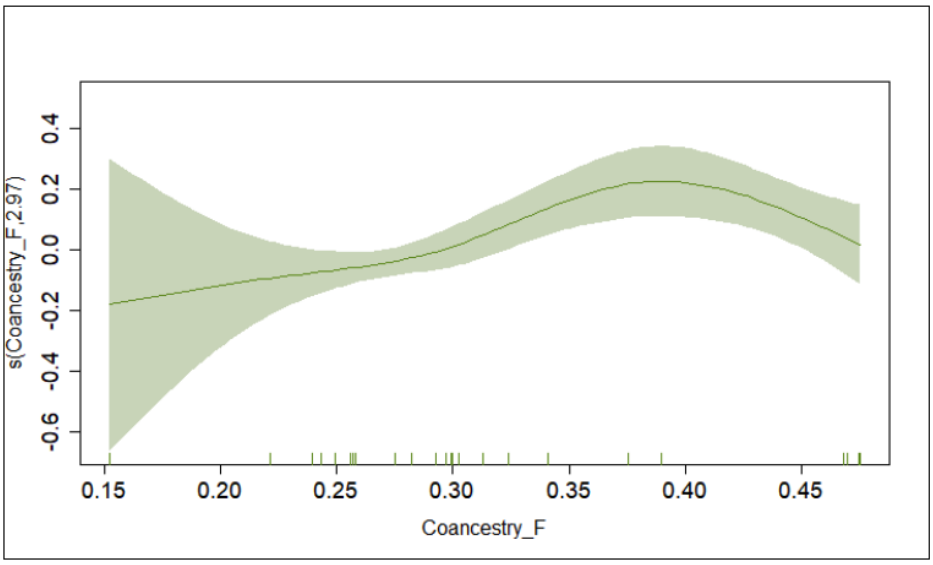

Figure 2. Graphique d'effet partiel montrant comment la parenté génétique des femelles (Coancestry_F) influence le chevauchement territorial ajusté (km²). La courbe représente la relation prévue, tandis que la bande verte ombrée indique l'intervalle de confiance à 95%, reflétant l'incertitude entourant la prévision

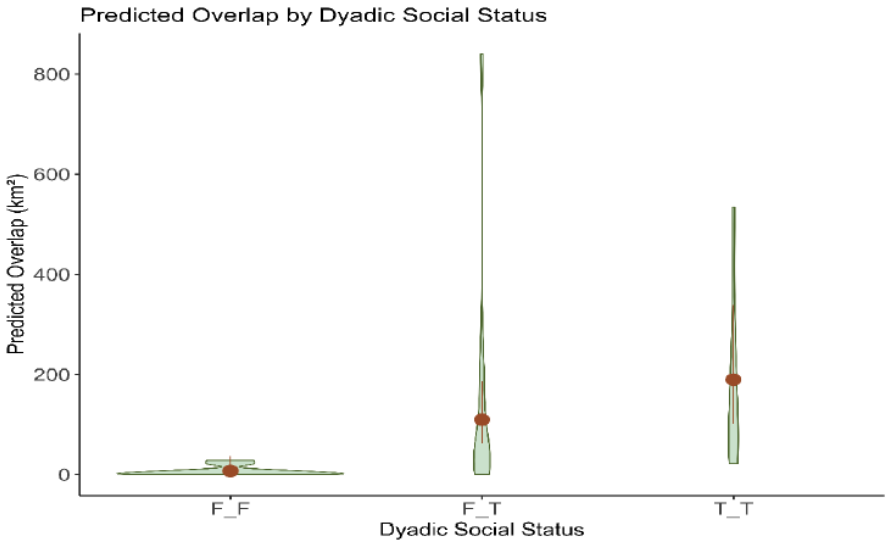

Figure 3. Chevauchement territorial prévu (km²) entre les catégories de statut social dyadique. L'axe des x montre trois types d'appariement social : deux groupes familiaux (F_F), un groupe familial et un couple territorial (F_T), et deux couples territoriaux (T_T). L'axe des y représente la zone de chevauchement prévue par le modèle. Les formes en violon indiquent la distribution et la dispersion des valeurs de chevauchement observées pour chaque appariement social, tandis que les marqueurs rouges indiquent le chevauchement moyen prévu avec des intervalles de confiance à 95 %. Ensemble, ces éléments illustrent à la fois la gamme des variations observées et l'estimation par le modèle du chevauchement moyen entre les groupes sociaux

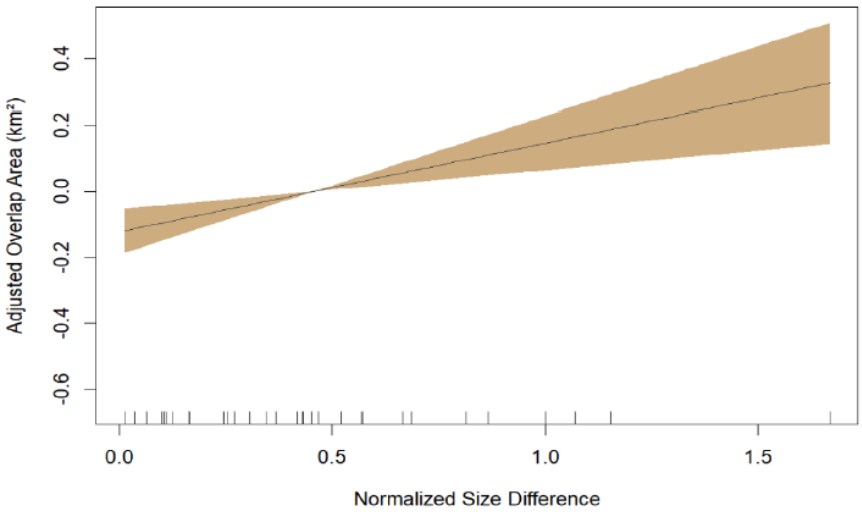

Figure 4. Relation entre norm_size_diff (axe x) et sa fonction lissée s(norm_size_diff, 1) (axe y). Le graphique montre une relation positive entre les deux variables. La zone ombrée représente l'intervalle de confiance

4.2 Utilisation de l'espace territorial

Parmi les modèles testés, la structure la mieux étayée était celle qui incluait le type d'emplacement, le statut social (soc_stat) et l'âge du territoire (terr_age), ainsi que leurs interactions (modèle 3 : prop ~ location_type × soc_stat + location_type × terr_age + (1 | Wolf_ID)). Ce modèle offrait un ajustement solide avec relativement peu de paramètres (AIC = -254,2 ; Tableau 3, Annexe 3.2), suggérant que la **structure sociale** et la **durée d'occupation** du territoire jouent tous deux un rôle clé dans la façon dont les loups utilisent les différentes zones spatiales.

Tableau 3. Résultats de la sélection des modèles pour les modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) candidats prédisant la proportion de temps passé par les loups dans différentes zones territoriales (centrale, périphérique, chevauchement). Tous les modèles incluent une interception aléatoire pour l'identité individuelle des loups (Wolf_ID) afin de tenir compte des mesures répétées. Les effets fixes varient d'un modèle à l'autre, les termes d'interaction étant spécifiés à l'aide de location_type × covariate afin de vérifier si l'utilisation de l'espace spécifique à une zone varie en fonction du statut social (soc_stat), du coefficient de consanguinité et de l'âge du territoire. Les modèles ont été classés selon le critère d'information d'Akaike (AIC), ΔAIC représentant la différence par rapport au modèle AIC le plus bas. Les colonnes indiquent le nom du modèle, la formule, les degrés de liberté estimés (df), l'AIC et le ΔAIC

Model name	Model formula	df	AIC	ΔAIC
Full model	prop ~ location_type × soc_stat+ location_type × inbreeding_coef + location_type × terr_age + (1 | Wolf_ID	14	-249,7252	4,4986
Model 1	prop ~ location_type × soc_stat + (1 | Wolf_ID)	8	-249,4370	4,7868
Model 2	prop ~ location_type × soc_stat+ location_type × inbreeding_coef + (1 | Wolf_ID)	11	-244,3697	9,8541
Model 3	prop ~ location_type × soc_stat + location_type × terr_age + (1 | Wolf_ID)	11	-254,2238	0

Tableau 4. Résumé des résultats du modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) pour le modèle 3, qui examine la proportion de temps que les loups passent dans différentes zones territoriales (centrale, périphérique, chevauchement). Le modèle comprend des effets fixes pour le type d'emplacement, le statut social (soc_stat_1) et l'âge du territoire (terr_age_1), ainsi que leurs interactions, et une interception aléatoire pour Wolf_ID afin de tenir compte des mesures répétées. La variable de réponse a été modélisée à l'aide d'une distribution bêta avec un paramètre de dispersion de 2,69. Avec l'estimation de la taille des effets (estimate), l'erreur type de l'estimation (std. error), la valeur Z - indiquant la distance entre un coefficient et zéro en écarts-types, Pr(>|z|) est la valeur p associée à la statistique Z. Sont également inclus le résultat AIC, le critère d'information bayésien (BIC), la log-vraisemblance (lokLik), la déviance 2*log(L) et les degrés de liberté résiduels (df.resid)

Model 3 formula: prop ~ location_type * soc_stat_1 + location_type * terr_age_1 + (1 | Wolf_ID)

Dispersion parameter for beta family: 2,69

Conditional model:	**Estimate**	**Std. Error**	**Z value**	**Pr(>|z|)**
(Intercept)	-0,546	0,199	-2,746	**0,006**
location_typePeripheral	0,291	0,279	1,042	0,297
location_typeOverlap	-1,122	0,303	-3,703	**0,000**
soc_statT	-0,449	0,206	-2,176	**0,030**
terr_age	0,026	0,017	1,577	0,115
location_typePeripheral:soc_statT	0,447	0,291	1,537	0,124
location_typeOverlap:soc_statT	1,082	0,312	3,467	**0,001**
location_typePeripheral:terr_age	0,003	0,023	0,147	0,883
location_typeOverlap:terr_age	-0,070	0,025	-2,736	**0,006**
AIC	**BIC**	**logLik**	**2*log(L)**	**df.resid**
-254,2	-213,3	138,1	-276,2	297

Il convient de noter que l'interaction entre le type d'emplacement et le statut social a révélé des différences comportementales spécifiques à chaque zone entre les groupes familiaux et les couples territoriaux, tandis que l'inclusion de l'âge du territoire a mis en évidence que les meutes établies de longue date peuvent présenter une utilisation plus **stable** ou plus **concentrée** de l'espace. Bien que le modèle complet comprenait tous les prédicteurs, y compris le coefficient de consanguinité et ses interactions, il n'a pas amélioré de manière substantielle le pouvoir explicatif (AIC = -249,73 ; Tableau 3, Annexe 3.1), ce qui indique que la parenté génétique peut avoir moins d'influence que les facteurs sociaux et temporels pour expliquer l'utilisation de l'espace territorial.

J'ai constaté un effet significatif de l'interaction entre le statut social et le type de zone, les **couples territoriaux** passant plus de temps que les deux adultes des meutes familiales dans les zones de chevauchement (p = 0,006) (Figure 5 ; Tableau 4).

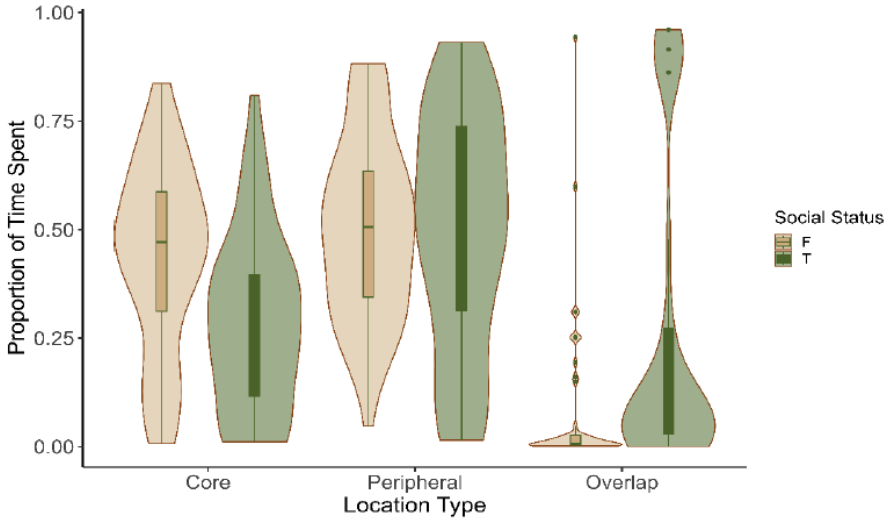

Figure 5. Proportion du temps passé dans les types d'emplacements centraux (à gauche), périphériques (au milieu) et chevauchants (à droite) par statut social des groupes familiaux (F, beige) et des couples territoriaux (T, vert). Le diagramme en boîte à l'intérieur du diagramme en violon montre la médiane (ligne en gras), l'écart interquartile (bords de la boîte), la dispersion des données (moustaches) et les valeurs aberrantes (points au-delà des moustaches), ce qui permet de résumer la répartition du temps passé dans différents types d'emplacements

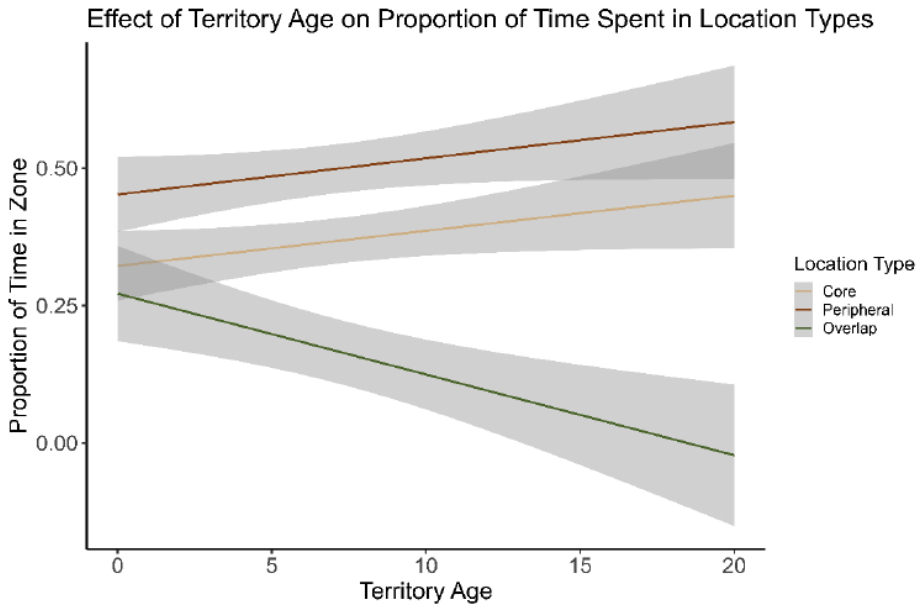

Figure 6. Illustration de l'influence de l'âge d'un territoire sur la proportion de temps passé dans différents types d'emplacements : central (ligne beige), périphérique (ligne marron) et chevauchement (ligne verte). Le temps passé dans les zones de chevauchement diminue avec l'âge du territoire. Les zones ombrées autour de chaque ligne indiquent les intervalles de confiance

Le modèle indique que les loups passent en général beaucoup **moins** de temps dans les zones de chevauchement (p < 0,001, Tableau 4 ; Figure 5), tandis que les zones périphériques ne montrent aucun effet significatif (p = 0,297, Tableau 4). **De plus**, le statut social influence l'utilisation des lieux, les couples marquant leur territoire (T) passant beaucoup plus de temps dans les zones de chevauchement que les adultes vivant en groupes familiaux (p = 0,001,

Tableau 4 ; Figure 5). L'âge du territoire a un effet négatif sur l'utilisation des zones de chevauchement, ce qui suggère que les territoires plus anciens conduisent à passer moins de temps dans ces zones (p = 0,0062, Tableau 4 ; Figure 6).

4.3 Résultats de proximité spatiale et temporelle

Les calculs de proximité ont révélé que toutes les rencontres observées se sont produites à des distances supérieures à 300 mètres, la majorité d'entre elles dépassant 1 km (Annexe 4). La rencontre simultanée la plus proche enregistrée dans l'ensemble de données concernait le loup M0109 et le loup M0402 en 2003/2004, à une distance d'environ 366 mètres, enregistrée au même moment (Tableau 5 ; Annexe 4). 103 rencontres à moins de 5 km ont pu être enregistrées avec des différences spatiales et temporelles variables (Tableau 5).

Tableau 5. Ce tableau présente les statistiques descriptives des rencontres avec des loups survenues dans un rayon de 5 km, résumant à la fois la proximité spatiale et temporelle. Il comprend des mesures clés telles que le minimum, le maximum, la moyenne, la médiane, les quartiles et l'écart type pour la distance entre les loups (en mètres) et la différence de temps entre leurs déplacements (en heures)

Min distance	q1 distance	Median distance	Mean distance	q3 distance	Max distance	Sd distance
366,742	1850,154	2769,238	2984,927	4236,256	4996,614	1344,725
Min time_diff	**q1 time_diff**	**Median time_diff**	**Mean time_diff**	**q3 time_diff**	**Max time_diff**	**Sd time_diff**
0	0	0,016	0,093	0,25	0,266	0,117

5. DISCUSSION

5.1 Différences dans le chevauchement

Les résultats de cette étude montrent que la taille des territoires des loups, leurs **zones centrales** et leurs **zones de chevauchement** sont loin d'être statiques ; **au contraire**, elles fluctuent considérablement au fil du temps (Annexe 1). Pour les territoires qui ont pu être estimés sur plusieurs années, tant les limites territoriales que les zones centrales ont présenté des changements notables, soulignant la nature dynamique de l'utilisation de l'espace par les loups (Kittle et al. 2015).

Ce schéma correspond aux conclusions précédentes en matière d'écologie des loups. Kochetov (2023) a documenté des tendances similaires dans la réserve naturelle nationale de la forêt centrale Russe (CFNR), démontrant que les loups ajustent les limites de leur territoire et de leur zone centrale en fonction de plusieurs facteurs, notamment les conditions locales de l'habitat et la disponibilité des proies. Des études antérieures montrent que la taille des territoires des loups en Scandinavie ne dépendait pas du nombre de meutes, mais plutôt de la disponibilité des ressources (Mattisson et al. 2013). Les études de Kittle et al. (2015) et Lake et al. (2015) fournissent des preuves solides que les habitats à faible densité de proies obligent les loups à étendre leurs territoires pour couvrir des zones de chasse plus vastes, tandis que dans les régions où les proies sont abondantes, les loups peuvent conserver des territoires plus petits tout en assurant une nourriture suffisante à la meute.

Mech (1994) intègre le concept de « zones tampons » comme espaces neutres entre les zones centrales des meutes et les frontières territoriales, ce qui peut contribuer à réduire les confrontations directes. Dans les grands territoires des loups Scandinaves, ces zones tampons pourraient jouer un rôle plus important dans la prévention des conflits immédiats, tandis qu'à Yellowstone, la population plus dense et les territoires plus petits pourraient

entraîner des taux de rencontre plus élevés et des conflits territoriaux plus fréquents (Cubaynes et al. 2014 ; Cassidy et al. 2015).

La variabilité observée dans les zones de chevauchement dans cette étude (Tableau 5 ; Annexe 1) reflète probablement une combinaison d'influences environnementales, écologiques et sociales. Si l'on sait que des facteurs tels que la disponibilité des proies, les conditions saisonnières et les caractéristiques du paysage influencent le comportement spatial (par exemple, Kittle et al. 2015, 2017 ; Kochetkov 2023 ; Lake et al. 2015 ; Sand et al. 2022), ils n'expliquent que partiellement les variations observées. L'intégration de facteurs génétiques et démographiques permet de mieux comprendre comment les loups adaptent leur utilisation de l'espace et interagissent avec les meutes voisines (Jędrzejewski et al. 2005).

5.1.1 Quels sont les facteurs qui influencent le chevauchement ?

Cette étude a identifié plusieurs **facteurs prédictifs** de la variation de la taille du chevauchement territorial entre les meutes de loups. Dans l'ensemble, les zones de chevauchement étaient peu utilisées par rapport aux zones centrales et périphériques (Tableau 4 ; Figure 5). La taille du chevauchement augmentait avec le degré de parenté des femelles jusqu'à des niveaux modérés, après quoi l'effet se stabilisait. Des combinaisons spécifiques du statut social des meutes et des différences d'âge des territoires voisins influençaient également l'étendue du chevauchement. Ces résultats suggèrent que la parenté, la structure sociale et l'histoire territoriale contribuent toutes à la manière dont les loups négocient l'espace partagé.

Parenté génétique et chevauchement

L'effet de la parenté génétique des femelles suggère que les **liens génétiques** communs entre les femelles adultes des territoires voisins contribuent à un chevauchement territorial **plus** important. La relation était non linéaire, la taille du chevauchement augmentant lorsque la parenté était faible à modérée, puis plafonnant lorsque la parenté était plus élevée. Cela suggère qu'une parenté modérée peut favoriser la **tolérance** dans les zones frontalières partagées, mais que des liens génétiques très étroits ne conduisent pas nécessairement à une augmentation supplémentaire du chevauchement. La **cohésion sociale** entre les femelles apparentées peut faciliter la coopération ou réduire les conflits territoriaux (Hamilton 1963 ; Messier 1985 ; Randall et al. 2007 ; Pacheco et al. 2024). **En revanche**, la parenté génétique des mâles (Coancestry_M, $p = 0{,}112$; Tableau 2 ; Annexe 2.2) n'a pas montré d'effet statistiquement significatif, ce qui suggère que les interactions entre mâles ne façonnent pas le chevauchement territorial de la même manière que pour les femelles (Tableau 2).

Le rôle des liens génétiques dans le chevauchement territorial soulève des questions intéressantes concernant les mécanismes de sélection par la parenté chez les loups. Une explication possible du chevauchement territorial plus important observé chez les femelles génétiquement apparentées est la tolérance fondée sur la parenté. Pacheco et al. (2024) ont constaté que les descendantes femelles ont tendance à rester dans leur territoire natal plutôt que de se disperser, s'accouplant souvent avec un mâle immigrant non apparenté afin de réduire la consanguinité tout en conservant des liens génétiques forts au sein de la meute (Liberg et al. 2005 ; Milleret et al. 2019). Cette **philopatrie** féminine entraîne une plus grande parenté génétique au sein des territoires, ce qui peut influencer les comportements de partage de l'espace et le chevauchement territorial. **De même**, Lehman et al. (1992) ont démontré

que les louves présentent une dispersion à courte distance, ce qui renforce les liens génétiques entre les individus territoriaux.

La parenté entre les femelles peut favoriser la cohésion sociale et la tolérance spatiale, permettant potentiellement aux femelles étroitement apparentées de meutes voisines de maintenir des zones territoriales qui se chevauchent avec moins de conflits. Cela correspond aux conclusions tirées chez d'autres canidés, tels que les loups d'Éthiopie, où la dispersion favorisant les femelles a été associée à une structuration familiale et à une dynamique coopérative qui renforcent la stabilité locale (Randall et al. 2007). Bien que la coopération entre meutes soit peu probable, la présence de parents dans des territoires adjacents peut refléter une tolérance sélectionnée par la parenté, ce qui contribue à expliquer les schémas de chevauchement accru observés entre les dyades apparentées dans cette étude (Hamilton 1963).

Contrairement aux femelles, les loups mâles se dispersent généralement sur de plus longues distances pour établir de nouveaux territoires (Lehman et al. 1992 ; Wabakken et al. 2015). Cette dispersion à grande échelle réduit la probabilité que les mâles territoriaux voisins soient étroitement apparentés, ce qui se traduit par des valeurs de coancestralité généralement faibles parmi les dyades mâles adjacentes. Si cela peut aider à expliquer le pouvoir explicatif limité de la coancestralité mâle dans la prédiction du chevauchement territorial, il est également important de se demander si la variation de la coancestralité mâle était comparable à celle observée chez les femelles. Si la variation était tout aussi élevée, la faible valeur prédictive pourrait refléter des schémas biologiques plutôt qu'un manque de résolution statistique. Cette interprétation correspond aux conclusions observées chez d'autres canidés, tels que les loups d'Éthiopie (Randall et al. 2007), chez lesquels l'utilisation de l'espace par les mâles semble davantage influencée par l'accès aux partenaires et les opportunités d'établissement que par la proximité des parents (Storch et al. 2024).

Structure sociale et comportement spatial

Le statut social semble être un facteur déterminant de la zone de chevauchement, car les couples marquant leur territoire (T_T) présentent des valeurs de chevauchement significativement plus élevées que les groupes familiaux (F_F) (Figure 3). Ce modèle peut refléter une tolérance spatiale accrue ou un chevauchement des itinéraires de déplacement entre les couples marquant leur territoire, peut-être dû à la concurrence pour les ressources ou à des comportements territoriaux différents (Werba et al. 2021). Dans le même ordre d'idées, nous constatons également que les résultats révèlent un effet d'interaction significatif entre le statut social et le type de zone, indiquant que les couples territoriaux passent beaucoup plus de temps dans les zones de chevauchement que les meutes familiales (Figure 5 ; Tableau 4).

Les valeurs de chevauchement plus faibles observées dans les groupes familiaux peuvent indiquer des stratégies de défense territoriale plus fortes, les meutes établies maintenant des frontières plus strictes pour protéger leurs ressources et leur progéniture (Schlägel et al. 2017). **En revanche**, les couples territoriaux peuvent fréquenter plus souvent les zones de chevauchement, peut-être en raison d'une plus grande flexibilité dans l'utilisation de l'espace par rapport aux meutes plus importantes (Messier 1985 ; Jedrzejewski et al. 2001). Cela correspond aux recherches antérieures suggérant que les unités sociales plus petites

présentent souvent des frontières territoriales plus fluides que les groupes familiaux plus importants et mieux établis (Messier 1985 ; Cassidy et al. 2015).

L'utilisation des zones de chevauchement peut également être influencée par la disponibilité des proies (Petroelje et al. 2019). Si les proies sont plus grosses, plus difficiles à chasser ou rares dans le domaine d'un couple territorial, celui-ci peut être contraint de se déplacer vers des territoires voisins où les proies sont plus accessibles (Wehr et al. 2024). Les variations saisonnières des schémas de migration des proies ont également un impact sur l'utilisation de l'espace, car les loups adaptent leurs déplacements afin d'optimiser leur succès à la chasse (McPhee et al. 2012 ; Kuijper et al. 2014 ; Wehr et al. 2024).

Les groupes familiaux ont tendance à passer plus de temps dans les zones centrales pendant la saison d'élevage des petits, car les parents doivent trouver un équilibre entre la défense du territoire et les soins aux petits (Messier 1985 ; Mech & Harper 2002 ; Schlägel et al. 2017). Des études sur la phénologie de la mise bas et le succès reproductif des loups indiquent que le comportement territorial change considérablement en fonction des cycles de reproduction, avec une augmentation des comportements défensifs, tels que le marquage olfactif, les vocalisations et la dissuasion active des intrus, observés lorsque les petits sont présents (Jedrzejewski et al. 2001 ; Schlägel et al. 2017 ; Mech & Harper 2002). Cela pourrait entraîner une réduction de la surveillance du territoire pendant cette période, ce qui pourrait limiter l'utilisation fréquente des zones de chevauchement par les meutes voisines (Schlägel et al. 2017).

Âge du territoire et dynamique de chevauchement

L'effet négatif de l'âge du territoire sur l'utilisation des chevauchements suggère que les territoires plus anciens passent moins de temps dans les zones de chevauchement. Une explication plausible est qu'à mesure que les territoires vieillissent, leurs frontières deviennent plus stables, ce qui réduit la probabilité d'interactions entre les meutes dans les zones contestées.

Cela pourrait s'expliquer par l'établissement à long terme des territoires, les loups renforçant au fil du temps des divisions spatiales claires, ce qui minimise la nécessité de changements territoriaux fréquents. **Cependant**, cette constatation soulève également d'autres questions : les territoires plus anciens conservent-ils un sentiment plus fort d'exclusivité territoriale, ou la diminution du chevauchement est-elle une conséquence des schémas de déplacement établis dans les zones centrales ? L'étude de l'influence des territoires de longue date sur la flexibilité des déplacements pourrait fournir des informations supplémentaires sur le comportement à long terme des loups en matière d'utilisation de l'espace.

Stahler et al. (2019) ont mené une recherche à long terme dans le parc national de Yellowstone et ont constaté que les meutes dont les territoires sont établis de longue date conservent souvent des zones centrales cohérentes au fil du temps, tandis que les meutes récemment perturbées présentent des frontières plus fluides ou changeantes. Ces territoires stables étaient généralement associés à des taux plus faibles de conflits et de renouvellement entre meutes. **En revanche**, les territoires plus jeunes, en particulier ceux formés après une dispersion ou un renouvellement de la meute, présentent souvent davantage de chevauchements avec les meutes voisines, probablement en raison d'une concurrence

continue pour l'espace et de limites sociales ou de marquage olfactif moins établies (Stahler et al. 2019). Cela est particulièrement évident dans les régions à forte densité comme la partie nord du parc de Yellowstone, où les meutes plus récentes connaissent souvent davantage de conflits territoriaux et un taux de mortalité plus élevé (Stahler et al. 2019). **Ainsi**, bien qu'il ne s'agisse pas d'une règle universelle, l'âge du territoire peut influencer la stabilité spatiale, les territoires plus anciens reflétant souvent des frontières sociales et écologiques plus établies.

5.1.2 Proximité

L'ensemble de données utilisé dans cette analyse présente certaines limites qui affectent la capacité à tirer des conclusions définitives sur les interactions entre les loups (Benson & Patterson 2014). Une contrainte majeure est la variation de la durée du suivi GPS. Alors que certains loups ont été suivis pendant une année entière, d'autres n'ont été suivis que pendant quelques mois. Cette incohérence réduit la comparabilité des schémas de déplacement entre les individus et les années, ce qui peut conduire à passer à côté d'interactions (Merrill & Mech 2003).

De plus, la fréquence des relevés GPS variait considérablement, allant de 1 minute à 248 jours, avec une moyenne de 13 038 secondes (environ 3,62 heures). Cette irrégularité augmente la probabilité que des rencontres potentielles aient eu lieu entre les emplacements enregistrés, mais n'aient pas été capturées en raison de lacunes dans le suivi. **En conséquence**, de nombreuses interactions à courte distance ont pu passer inaperçues, rendant les conclusions définitives sur les rencontres directes peu concluantes (Merrill & Mech 2003). Malgré ces limites, les résultats suggèrent que si les loups peuvent habiter des territoires qui se chevauchent, les interactions directes à courte distance ont rarement été enregistrées dans l'ensemble de données. La proximité observée indique que certains individus ont pu se trouver dans le même voisinage à certains moments, s'adonnant potentiellement à la navigation territoriale, au marquage olfactif ou à des interactions indirectes. **Cependant**, sans données de suivi à plus haute résolution, il reste incertain si ces cas ont impliqué des rencontres réelles (Merrill & Mech 2003 ; Benson & Patterson 2014).

La faible incidence des cas enregistrés de proximité entre loups correspond à la rareté des cas de meurtres entre loups en Scandinavie, où l'agressivité intra-espèce survient généralement lors de conflits territoriaux. Bien que les rencontres directes semblent peu fréquentes d'après les données disponibles, un total de 9 cas, dont deux équipés de colliers GPS, ont été signalés (Svensson et al. 2019, 2021, 2015, 2017, 2022 ; Wabakken et al. 2004a, 2004b, 2005, 2011, 2010, 2009, 2007, 2008, 2013, 2012, 2018, 2020, 2022). Une méthode d'échantillonnage GPS à plus haute fréquence pourrait renforcer les analyses futures des conflits territoriaux et des interactions sociales entre les loups, en fournissant une compréhension plus détaillée de leur dynamique spatiale (Merrill & Mech 2003 ; Benson & Patterson 2014 ; Werba et al. 2021). Cela renforce l'hypothèse selon laquelle, bien que les loups puissent partager des territoires qui se chevauchent, les cas enregistrés d'interactions à courte distance restent rares dans l'ensemble de données actuel.

5.2 Faiblesses de cette étude

L'interprétation des résultats de cette thèse nécessite un examen attentif des limites de l'ensemble de données. Les données GPS, couvrant la période 2002-2022, comprenaient 152

identifiants de loups uniques. **Cependant**, des incohérences dans les calendriers entre les individus, ainsi que des défaillances techniques de plusieurs colliers, ont entraîné des irrégularités dans les données. Certains colliers n'ont enregistré qu'un nombre limité de localisations, tandis que d'autres ont montré des changements de localisation extrêmes, parfois à plusieurs kilomètres d'intervalle en peu de temps. En raison de ces incohérences, un filtrage et un traitement importants ont été nécessaires pour garantir un ensemble de données solide et fiable pour l'analyse.

Conscients de ces difficultés, plusieurs mesures ont été prises pour identifier l'approche la plus appropriée pour estimer les territoires. Diverses techniques ont été testées sur des loups adultes et juvéniles afin de déterminer quels individus pouvaient être inclus sans fausser excessivement les données (Boyle 2021). Bien que la méthode k-LoCoH se soit révélée prometteuse, elle nécessitait des estimations individuelles des territoires, ce qui s'est avéré impraticable compte tenu des contraintes de l'ensemble de données (Getz et al. 2007 ; Winner et al. 2018). **De plus**, le temps de traitement dans R constituait une limitation importante, chaque calcul k-LoCoH prenant environ 45 minutes par territoire, ce qui le rendait impossible à réaliser dans les délais impartis pour cette thèse.

Compte tenu de ces facteurs, la méthode dBBMM a finalement été choisie comme la plus appropriée. La méthode dBBMM a donné des résultats satisfaisants, conciliant fiabilité et délais disponibles, tout en garantissant une estimation robuste des territoires des loups malgré les limites connues de l'ensemble de données (Kranstauber 2019 ; Kranstauber et al. 2012).

En raison d'incohérences spatiales et temporelles, plusieurs loups adultes ont été exclus de l'ensemble de données, ce qui a entraîné la suppression de certains territoires et de chevauchements potentiels. Si ce raffinement a permis de garantir que seules les données les plus fiables ont été utilisées, il signifie également que certaines interactions territoriales n'ont peut-être pas été prises en compte dans cette étude. Une enquête plus approfondie, s'appuyant sur des méthodologies améliorées et un calendrier prolongé, pourrait potentiellement fournir des informations supplémentaires sur les limites territoriales et les schémas de chevauchement (Fieberg & Kochanny 2005 ; Winner et al. 2018). **Cependant**, cela ne signifie pas que les résultats actuels sont plus faibles ou plus forts ; ils reflètent plutôt un ensemble de données plus solide et plus fiable, garantissant que les conclusions sont basées sur les informations les plus robustes et les plus précises disponibles au moment de l'analyse (Boyle 2021).

5.3 Éthique, durabilité et conservation

Cette étude contribue à une compréhension plus nuancée de la façon dont les loups utilisent l'espace en relation avec la structure sociale, la parenté génétique et **l'histoire territoriale**. En identifiant les facteurs qui influencent le chevauchement territorial, tels que le rôle du statut social, la parenté et **l'âge du territoire**, ces résultats peuvent éclairer des stratégies de gestion plus ciblées et plus éthiques (Storch et al. 2024). Par exemple, le fait de reconnaître que les couples territoriaux peuvent présenter un chevauchement spatial plus important que les groupes familiaux suggère que certaines configurations sociales peuvent être plus sujettes aux **conflits** ou à **l'instabilité** (Werba et al. 2021). Ces connaissances peuvent aider les gestionnaires de la faune sauvage à anticiper les zones de tension potentielle entre les meutes et à améliorer la précision de la surveillance en clarifiant les zones où les limites territoriales

peuvent être floues. Cela peut à son tour réduire le risque d'erreurs de comptage des meutes ou des individus et contribuer à éviter des mesures de contrôle létales inutiles en favorisant la coexistence grâce à une planification spatiale proactive (Liberg et al. 2011 ; Cassidy & McIntyre 2016 ; Liberg et al. 2020 ; Werba et al. 2021).

Du point de vue de la durabilité, la compréhension de la manière dont les loups négocient l'espace et réagissent aux pressions écologiques, notamment la disponibilité des ressources, les caractéristiques du paysage ou les perturbations humaines, peut guider la conception des zones protégées et des corridors fauniques (Droghini & Boutin 2018 ; Sunde et al. 2021 ; Miltz et al. 2024).

Les effets écologiques des loups, tels que les cascades trophiques, dépendent fortement du contexte dans les paysages anthropiques, où les activités humaines peuvent atténuer ou rediriger la dynamique prédateur-proie (Ausilio et al. 2021). L'intégration de cette compréhension dans l'analyse spatiale renforce la planification de la conservation et reconnaît la complexité de la coexistence entre les humains et la faune sauvage (Ausilio et al. 2021 ; Miltz et al. 2024). Veiller à ce que les territoires soient suffisamment vastes et écologiquement viables pour soutenir des structures de meutes stables réduit le risque de fragmentation, d'échec de dispersion et de goulots d'étranglement génétiques, qui sont des préoccupations majeures pour la viabilité à long terme des populations (Jędrzejewski et al. 2005 ; Droghini & Boutin 2018). Cela est particulièrement pertinent pour la présente étude, qui examine le chevauchement spatial et la dynamique des territoires chez les loups Scandinaves. Le chevauchement des territoires, l'instabilité des structures sociales ou la réduction de l'espace disponible peuvent être le signe d'une concurrence accrue ou d'une pression de dispersion, ce qui peut nuire à la diversité génétique et à la cohésion des meutes (Jędrzejewski et al. 2005 ; Droghini & Boutin 2018). En identifiant les schémas spatiaux liés aux facteurs sociaux et écologiques, cette recherche contribue à l'élaboration de stratégies de gestion mieux informées visant à maintenir des territoires viables et à promouvoir la stabilité des populations.

Il est important de noter que ces résultats ont également une pertinence directe pour le conflit actuel entre les humains et les loups en Scandinavie (Liberg et al. 2011 : Liberg et al. 2020). Dans les régions où les loups partagent leur espace avec les communautés rurales, le bétail et les chasseurs, il est essentiel de comprendre les facteurs qui déterminent la stabilité et les mouvements territoriaux (Lesmerises et al. 2012 ; Sunde et al. 2021 ; Sunde et al. 2024). Plus nous comprenons comment les territoires des loups sont façonnés par la dynamique sociale, les conditions écologiques et les caractéristiques du paysage, mieux nous sommes équipés pour prédire et gérer leur comportement spatial (Karlsson et al. 2007 ; Cassidy & McIntyre 2016 ; Sells et al. 2021). La **stabilisation** des territoires des loups grâce à une planification éclairée de la conservation pourrait réduire la fréquence des événements de dispersion et des changements territoriaux qui rapprochent les loups des activités humaines (Karlsson et al. 2007 ; Sunde et al. 2024). En maintenant des territoires écologiquement viables et socialement stables, les loups sont moins susceptibles d'abandonner ou de déplacer leur aire de répartition à la recherche de partenaires, de proies ou d'espaces qui les conduisent souvent dans des zones dominées par l'homme où le risque de conflit est plus élevé (Sand et al. 2022 ; Ditmer et al. 2023). Cela peut contribuer à réduire le risque de prédation du bétail, à atténuer

la peur ou la frustration des résidents locaux et à favoriser une plus grande tolérance envers les loups dans le paysage (Karlsson et al. 2007).

De plus, cette recherche soutient l'utilisation de méthodes de surveillance, telles que le suivi par GPS et la modélisation spatiale, qui sont conformes aux normes éthiques de la recherche sur la faune sauvage. Bien que des défis subsistent, notamment la couverture limitée des colliers et la difficulté d'observer les interactions comportementales, cette étude démontre comment des conclusions écologiques solides peuvent encore être tirées à partir des données disponibles, minimisant ainsi le recours à des méthodes intrusives.

Enfin, en contribuant à la compréhension scientifique du comportement des loups, ces travaux favorisent un débat public plus éclairé. Dans des régions comme la Scandinavie, où les loups peuvent cohabiter avec les humains, la coexistence nécessite non seulement des connaissances écologiques, mais aussi la confiance de la société (Lesmerises et al. 2012 ; Chakrabarti et al. 2023 ; Sunde et al. 2024). Une recherche transparente et fondée sur des preuves contribue à combler le fossé entre les objectifs de conservation et les préoccupations du public, en favorisant des politiques à la fois scientifiquement fondées et socialement acceptables (Chakrabarti et al. 2023).

5.4 Implications et recherches supplémentaires

Une analyse comportementale plus approfondie dans les zones de chevauchement territorial pourrait fournir des informations précieuses sur la dynamique entre les meutes, notamment l'agressivité, l'évitement et la coopération potentielle (Sells et al. 2021). **Cependant**, la synchronisation des données GPS entre les individus est difficile en raison de la couverture limitée des colliers, ce qui introduit un biais d'échantillonnage et limite l'interprétation comportementale (Fieberg & Kochanny 2005). Contrairement aux études menées à Yellowstone qui combinent le GPS et les observations visuelles (Kittle et al. 2015), de telles approches multimodales sont moins réalisables en Scandinavie en raison de la densité des forêts et des contraintes logistiques.

Les recherches futures devraient explorer comment la structure sociale, telle que la dominance, le statut reproductif ou la composition de la meute, influence le comportement de chevauchement (Bryce et al. 2022 ; Werba et al. 2021 ; Wikenros et al. 2021). La compréhension de ces dynamiques pourrait améliorer les modèles écologiques et éclairer les stratégies de conservation, notamment en anticipant les réponses aux perturbations de la meute ou aux pressions démographiques.

Les caractéristiques **topographiques** telles que les montagnes et les rivières façonnent souvent les limites des territoires, agissant comme des barrières naturelles qui réduisent les conflits et favorisent la fidélité au territoire (Karlsson et al. 2007 ; Sells et al. 2021). La **structure** de l'habitat doit donc être considérée comme une variable clé dans les modèles de formation et de **persistance** des territoires (McPhee et al. 2012 ; Kauffman et al. 2007).

Le contexte écologique, y compris les prédateurs sympatriques et les perturbations humaines, module également l'utilisation de l'espace. Par exemple, une perturbation accrue peut conduire à une défense plus importante du périmètre ou à un repli vers les zones centrales (Lesmerises et al. 2012 ; Milleret et al. 2018 ; Fowler et al. 2022).

La variation temporelle des données de suivi limite la détection des changements à petite échelle dans l'utilisation du territoire. Les territoires des loups étant dynamiques, le chevauchement peut être **temporel** plutôt que spatial, reflétant des changements saisonniers ou une succession passive plutôt qu'un conflit direct (Demma & Mech 2011).

Enfin, la répartition des ressources et les conditions environnementales, telles que la disponibilité des proies, la rigueur de l'hiver et les changements d'habitat liés au climat, contribuent probablement à la variation de la taille et du chevauchement des territoires (Kuijper et al. 2014 ; Droghini & Boutin 2018 ; Bryce et al. 2022). Une meilleure compréhension de ces facteurs est essentielle pour décoder la manière dont les loups gèrent la concurrence et la coexistence, et pour orienter la planification de la conservation dans les paysages dominés par l'homme (Karlsson et al. 2007 ; Sells et al. 2021 ; Storch et al. 2024 ; Chakrabarti et al. 2023).

6. Conclusion

Cette étude met en évidence l'interaction complexe entre la structure sociale, la dynamique territoriale et le comportement spatial dans la formation des schémas de chevauchement territorial chez les loups. Le statut social est apparu comme un facteur déterminant tant pour l'étendue du chevauchement que pour le temps passé par les loups dans les zones partagées, ce qui suggère que la nature des relations sociales entre les meutes voisines joue un rôle central dans la médiation de la tolérance spatiale. Il est à noter que les paires territoriales présentaient un chevauchement plus important que les groupes familiaux, ce qui indique que certaines configurations sociales peuvent être plus flexibles ou moins territoriales dans leurs limites spatiales.

Contrairement aux attentes, la taille de la meute n'a pas eu d'influence significative sur le chevauchement, contrairement aux différences de taille des territoires. Des disparités plus importantes dans la taille des territoires étaient associées à un chevauchement accru, ce qui implique que l'asymétrie spatiale peut créer des opportunités ou des pressions d'empiètement, en particulier lorsqu'un territoire est nettement plus petit ou plus restreint. **En outre**, les résultats soulignent l'influence potentielle du comportement philopatrique et de la sélection basée sur la parenté dans la promotion de la tolérance entre les groupes voisins. Le chevauchement était plus prononcé entre les individus apparentés, ce qui confirme l'idée que la parenté génétique peut réduire l'agressivité territoriale et faciliter la coexistence grâce à des stratégies de sélection par la parenté.

Ensemble, ces résultats soulignent l'importance de prendre en compte à la fois les facteurs sociaux et écologiques lors de l'interprétation du comportement spatial des loups. Une meilleure compréhension de ces dynamiques peut éclairer les stratégies de conservation visant à maintenir des structures de meute stables, à minimiser les conflits et à soutenir la viabilité à long terme des populations dans les paysages dominés par l'homme.

References

Åkesson, M., Svensson, L., Flagstad, Ø., Wabakken, P. & Frank, J. (2022). Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. *The Journal of Wildlife Management*, 86 (4). https://doi.org/10.1002/jwmg.22206

Arnemo, J.M., Evans, A., Fahlman, Å., Ahlqvist, P., Andrén, H., Brunberg, S., Liberg, O., Odden, J., Persson, J., Sand, H., Segerström, P., Sköld, K., Strømseth, T.H., Ole-Gunnar Støen, Swenson, J.E. & Petter Wabakken (2007). Biomedical Protocols for Free-ranging Brown Bears, Gray Wolves, Wolverines and Lynx Editors. https://doi.org/10.13140/rg.2.2.30359.37286

Ausband, D.E. (2024). Lifetime reproductive characteristics of gray wolves. *Journal of Mammalogy*, 105 (6). https://doi.org/10.1093/jmammal/gyae042

Ausilio, G., Sand, H., Månsson, J., Mathisen, K.M. & Wikenros, C. (2021). Ecological Effects of Wolves in Anthropogenic Landscapes: The Potential for Trophic Cascades Is Context-Dependent. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.577963

Benson, J.F. & Patterson, B.R. (2014). Spatial overlap, proximity, and habitat use of individual wolves within the same packs. *Wildlife Society Bulletin*, 39 (1), 31–40. https://doi.org/10.1002/wsb.506

Bischof, R., Milleret, C., Dupont, P., Chipperfield, J., Åkesson, M., Brøseth, H. & Kindberg, J. (2019). Estimating the size of the Scandinavian wolf population with spatial capture-recapture and conversion factors. *80*, 57. [2025-02-03]

Boyle, S.A. (2021). Home Range Analysis. *Spatial Analysis in Field Primatology*, 129–151. https://doi.org/10.1017/9781107449824.009

Brandell, E.E., Fountain-Jones, N.M., Gilbertson, M.L.J., Cross, P.C., Hudson, P.J., Smith, D.W., Stahler, D.R., Packer, C. & Craft, M.E. (2020). Group density, disease, and season shape territory size and overlap of social carnivores. Farine, D. (ed.) (Farine, D., ed.) *Journal of Animal Ecology*, 90 (1). https://doi.org/10.1111/1365-2656.13294

Brooks, Mollie,E., Kristensen, K., Benthem, Koen,J. ,van, Magnusson, A., Berg, Casper,W., Nielsen, A., Skaug, Hans,J., Mächler, M. & Bolker, Benjamin,M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9 (2), 378. https://doi.org/10.32614/rj-2017-066

Bryce, C.M., Dunford, C.E., Pagano, A.M., Wang, Y., Borg, B.L., Arthur, S.M. & Williams, T.M. (2022). Environmental correlates of activity and energetics in a wide-ranging social carnivore. *Animal biotelemetry*, 10 (1), 1–1. https://doi.org/10.1186/s40317-021-00272-w

Calenge, C. (2024). adehabitatHR: Home Range Estimation. https://github.com/clementcalenge/adehabitathr

Carricondo-Sanchez, D., Zimmermann, B., Wabakken, P., Eriksen, A., Milleret, C., Ordiz, A., Sanz-Pérez, A. & Wikenros, C. (2020). Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biological Conservation*, 244 (108514), 108514. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108514

Cassidy, K.A., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., Smith, D.W. & Mech, L.D. (2015). Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology*, 26 (5), 1352–1360. https://doi.org/10.1093/beheco/arv081

Cassidy, K.A. & McIntyre, R.T. (2016). Do gray wolves (Canis lupus) support pack mates during aggressive inter-pack interactions? *Animal Cognition*, 19 (5), 939–947. https://doi.org/10.1007/s10071-016-0994-1

Chakrabarti, S., Wikenros, C., Borg, B., Jhala, Y. & Bump, J. (2023). Editorial: New century wolf conservation and conflict management. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11 (1174661). https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1174661

Chapron, G., Andrén, H., Sand, H. & Liberg, O. (2012). *Demographic Viability of the Scandinavian Wolf Population*. SWEDISH ENVIRONMENTAL PROTECTION AGENCY: A Report by SKANDULV.

Cubaynes, S., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., Quimby, K.A., Smith, D.W. & Coulson, T. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (Canis lupus). Boutin, S. (ed.) (Boutin, S., ed.) *Journal of Animal Ecology*, 83 (6), 1344–1356. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12238

Demma, D.J. & Mech, L.D. (2011). Accuracy of Estimating Wolf Summer Territories by Daytime Locations. *The American Midland Naturalist*, 165 (2), 436–445. https://doi.org/10.1674/0003-0031-165.2.436

Ditmer, M.A., Wittemyer, G., Zeller, K.A., Breck, S.W., Fletcher, R.J. & Crooks, K.R. (2023). Predicting dispersal and conflict risk for wolf recolonization in Colorado. Journal of Applied Ecology, 60 (11). https://doi.org/10.1111/1365-2664.14504

Droghini, A. & Boutin, S. (2018). Snow conditions influence grey wolf (Canis lupus) travel paths: the effect of human-created linear features. *Canadian Journal of Zoology*, 96 (1), 39–47. https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0041

Eriksson, T. & Dalerum, F. (2018). Identifying potential areas for an expanding wolf population in Sweden. *Biological Conservation*, 220 (8), 170–181. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.019

Fieberg, J. & Kochanny, C.O. (2005). QUANTIFYING HOME-RANGE OVERLAP: THE IMPORTANCE OF THE UTILIZATION DISTRIBUTION. Lanham (ed.) (Lanham, ed.) *Journal of Wildlife Management*, 69 (4), 1346–1359. https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)69%5B1346:qhotio%5D2.0.co;2

Fowler, N.L., Petroelje, T.R., Kautz, T.M., Svoboda, N.J., Duquette, J.F., Kellner, K.F., Beyer, D.E. & Belant, J.L. (2022). Variable effects of wolves on niche breadth and density of intraguild competitors. *Ecology and Evolution*, 12 (2). https://doi.org/10.1002/ece3.8542

Gebo, B., Takele, S. & Shibru, S. (2022). Effects of prey abundance on carnivore populations in the Faragosa-Fura landscape of the Southern Rift Valley, Ethiopia. *Global Ecology and Conservation*, 34, e02029. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02029

Getz, W.M., Fortmann-Roe, S., Cross, P.C., Lyons, A.J., Ryan, S.J. & Wilmers, C.C. (2007). LoCoH: Nonparameteric Kernel Methods for Constructing

Coulson, T. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (Canis lupus). Boutin, S. (ed.) (Boutin, S., ed.) *Journal of Animal Ecology*, 83 (6), 1344–1356. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12238

Demma, D.J. & Mech, L.D. (2011). Accuracy of Estimating Wolf Summer Territories by Daytime Locations. *The American Midland Naturalist*, 165 (2), 436–445. https://doi.org/10.1674/0003-0031-165.2.436

Ditmer, M.A., Wittemyer, G., Zeller, K.A., Breck, S.W., Fletcher, R.J. & Crooks, K.R. (2023). Predicting dispersal and conflict risk for wolf recolonization in Colorado. Journal of Applied Ecology, 60 (11). https://doi.org/10.1111/1365-2664.14504

Droghini, A. & Boutin, S. (2018). Snow conditions influence grey wolf (Canis lupus) travel paths: the effect of human-created linear features. *Canadian Journal of Zoology*, 96 (1), 39–47. https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0041

Eriksson, T. & Dalerum, F. (2018). Identifying potential areas for an expanding wolf population in Sweden. *Biological Conservation*, 220 (8), 170–181. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.019

Fieberg, J. & Kochanny, C.O. (2005). QUANTIFYING HOME-RANGE OVERLAP: THE IMPORTANCE OF THE UTILIZATION DISTRIBUTION. Lanham (ed.) (Lanham, ed.) *Journal of Wildlife Management*, 69 (4), 1346–1359. https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)69%5B1346:qhotio%5D2.0.co;2

Fowler, N.L., Petroelje, T.R., Kautz, T.M., Svoboda, N.J., Duquette, J.F., Kellner, K.F., Beyer, D.E. & Belant, J.L. (2022). Variable effects of wolves on niche breadth and density of intraguild competitors. *Ecology and Evolution*, 12 (2). https://doi.org/10.1002/ece3.8542

Gebo, B., Takele, S. & Shibru, S. (2022). Effects of prey abundance on carnivore populations in the Faragosa-Fura landscape of the Southern Rift Valley, Ethiopia. *Global Ecology and Conservation*, 34, e02029. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02029

Getz, W.M., Fortmann-Roe, S., Cross, P.C., Lyons, A.J., Ryan, S.J. & Wilmers, C.C. (2007). LoCoH: Nonparameteric Kernel Methods for Constructing

Rodgers, A.R., Shuter, J., Street, G.M., Thompson, I.D., Vander Vennen, L.M. & Fryxell, J.M. (2015). Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. Lele, S. (ed.) (Lele, S., ed.) *Journal of Animal Ecology*, 84 (5), 1177–1186. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12366

Kittle, A.M., Anderson, M., Avgar, T., Baker, J.A., Brown, G.S., Hagens, J., Iwachewski, E., Moffatt, S., Mosser, A., Patterson, B.R., Reid, D.E.B., Rodgers, A.R., Shuter, J., Street, G.M., Thompson, I.D., Vander Vennen, L.M. & Fryxell, J.M. (2017). Landscape-level wolf space use is correlated with prey abundance, ease of mobility, and the distribution of prey habitat. *Ecosphere*, 8 (4). https://doi.org/10.1002/ecs2.1783

Kjørstad, E. (2021). *Wolf packs don't actually have alpha males and alpha females, the idea is based on a misunderstanding*. *www.sciencenorway.no*. https://www.sciencenorway.no/ulv/wolf-packs-dont-actually-have-alpha-males-and-alpha-females-the-idea-is-based-on-a-misunderstanding/1850514

Kochetkov, V.V. (2023). The Wolf (Canis lupus L.): Territory or Habitat. *Biology bulletin reviews*, 13 (3), 321–328. https://doi.org/10.1134/s2079086423090074

Kranstauber, B. (2019). Modelling animal movement as Brownian bridges with covariates. *Movement Ecology*, 7 (1). https://doi.org/10.1186/s40462-019-0167-3

Kranstauber, B., Kays, R., LaPoint, S.D., Wikelski, M. & Safi, K. (2012). A dynamic Brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *Journal of Animal Ecology*, 81 (4), 738–746. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01955.x

Kranstauber, B., Smolla, M. & Safi, K. (2016). Similarity in spatial utilization distributions measured by the earth mover's distance. Freckleton, R. (ed.) (Freckleton, R., ed.) Methods in Ecology and Evolution, 8 (2), 155–160. https://doi.org/10.1111/2041-210x.12649

Kranstauber, B., Smolla, M. & Scharf, A.K. (2024). Visualizing and Analyzing Animal Track Data [R package move version 4.0.6]. 4.2.6. https://cran.r-project.org/package=move [2025-05-30]

Kuijper, D.P.J., Verwijmeren, M., Churski, M., Zbyryt, A., Schmidt, K., Jędrzejewska, B. & Smit, C. (2014). What Cues Do Ungulates Use to Assess Predation Risk in Dense Temperate Forests? Sueur, C. (ed.) (Sueur, C., ed.) *PLoS ONE*, 9 (1), e84607. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084607

Lake, B.C., Caikoski, J.R. & Bertram, M.R. (2015). Wolf (Canis lupus) Winter Density and Territory Size in a Low Biomass Moose (Alces alces) System. *ARCTIC*, 68 (1), 62–62. https://doi.org/10.14430/arctic4458

Lehman, N., Clarkson, P., Mech, L.David., Meier, ThomasJ. & Wayne, RobertK. (1992). A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30 (2). https://doi.org/10.1007/bf00173944

Lesmerises, F., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2012). Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 276, 125–131. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.025

Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Bensch, S. (2005). Severe inbreeding depression in a wild wolf

Canis lupus

population. *Biology Letters*, 1 (1), 17–20. https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0266

Liberg, O., Aronson, Å., Sand, H., Wabakken, P., Maartmann, E., Svensson, L. & Åkesson, M. (2012). Monitoring of wolves in Scandinavia. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 23 (1). https://doi.org/10.4404/hystrix-23.1-4670

Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P. & Chapron, G. (2011). Illegal killing of wolves in Scandinavia 1998 – 2011: variation in space and time. *WWF Rapport, Illegal jakt på stora rovdjur i Sverige*,

Liberg, O., Suutarinen, J., Åkesson, M., Andrén, H., Wabakken, P., Wikenros, C. & Sand, H. (2020). Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population size and negatively to legal culling. *Biological Conservation*, 243 (108456), 108456. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108456

MacNulty, D.R., Smith, D.W., Mech, L.D. & Eberly, L.E. (2009). Body size and predatory performance in wolves: is bigger better? *Journal of Animal Ecology*, 78 (3), 532–539. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01517.x

Malcolm, K., Cheveau, M. & St-Laurent, M.-H. (2020). Wolf habitat selection in relation to recreational structures in a national park. *Journal of Mammalogy*, 101 (6), 1638–1649. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa115

Mattisson, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J.D.C., Rauset, G.R. & Pedersen, H.C. (2013). Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia*, 173 (3), 813–825. https://doi.org/10.1007/s00442-013-2668-x

McPhee, H.M., Webb, N.F. & Merrill, E.H. (2012). Hierarchical predation: wolf (Canis lupus) selection along hunt paths and at kill sites. *Canadian Journal of Zoology*, 90 (5), 555–563. https://doi.org/10.1139/z2012-021

Mech, L.D. (1994). Buffer Zones of Territories of Gray Wolves as Regions of Intraspecific Strife. *Journal of Mammalogy*, 75 (1), 199–202. https://doi.org/10.2307/1382251

Mech, L.D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*, 77 (8), 1196–1203. https://doi.org/10.1139/z99-099

Mech, L.D. & Barber-Meyer, S.M. (2017). Seasonality of intraspecific mortality by gray wolves. *Journal of Mammalogy*, 98 (6), 1538–1546. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx113

Mech, L.D. & Boitani, L. (2004). Wolves: behavior, ecology, and conservation. *Choice Reviews Online*, 41 (09), 41–530841–5308. https://doi.org/10.5860/choice.41-5308

Mech, L.D. & Harper, E.K. (2002). Differential use of a Wolf, Canis lupus, pack territory edge and core. *The Canadian field-naturalist*, 116 (2), 315–316. https://doi.org/10.5962/p.363444

Merrill, S.B. & Mech, L.D. (2003). The usefulness of GPS telemetry to study wolf circadian and social activity. *Wildlife Society Bulletin*, 31 (4), 947–960. [2025-05-27]

Messier, F. (1985). Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Canadian Journal of Zoology*, 63 (2), 239–245. https://doi.org/10.1139/z85-037

Milleret, C., Dupont, P., Dey, S., Brøseth, H., Kindberg, J., Turek, D., Valpine, P. de, Åkesson, M., Wabakken, P., Zimmermann, B. & Bischof, R. (2025). Map of death: spatially explicit mortality of the grey wolf. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 292 (2053). https://doi.org/10.1098/rspb.2025.0948

Milleret, C., Ordiz, A., Chapron, G., Andreassen, H.P., Kindberg, J., Månsson, J., Tallian, A., Wabakken, P., Wikenros, C., Zimmermann, B., Swenson, J.E. & Sand, H. (2018). Habitat segregation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape. *Ecology and Evolution*, 8 (23), 11450–11466. https://doi.org/10.1002/ece3.4572

Milleret, C., Ordiz, A., Sanz-Pérez, A., Uzal, A., Carricondo-Sanchez, D., Eriksen, A., Sand, H., Wabakken, P., Wikenros, C., Åkesson, M. & Zimmermann, B. (2019). Testing the influence of habitat experienced during the natal phase on habitat selection later in life in Scandinavian wolves. *Scientific Reports*, 9 (1). https://doi.org/10.1038/s41598-019-42835-1

Miltz, C., Eriksen, A., Wikenros, C., Wabakken, P., Sand, H. & Zimmermann, B. (2024). Will future wind power development in Scandinavia have an impact on wolves? *Wildlife Biology*, 2024 (6). https://doi.org/10.1002/wlb3.01250

Nordli, K., Wabakken, P., Eriksen, A., Sand, H., Wikenros, C., Maartmann, E. & Zimmermann, B. (2023). Spatial and temporal cohesion of parents and offspring in a social large carnivore. *Animal Behaviour*, 197, 155–167. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.12.006

Ordiz, A., Milleret, C., Kindberg, J., Månsson, J., Wabakken, P., Swenson, J.E. & Sand, H. (2015). Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia. *Ecosphere*, 6 (12), art284. https://doi.org/10.1890/es15-00243.1

Pacheco, C., Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F. & Godinho, R. (2024). Relatedness-based mate choice and female philopatry: inbreeding trends of wolf packs in a human-dominated landscape. *Heredity*, 132 (4), 211–220. https://doi.org/10.1038/s41437-024-00676-3

Pebesma, E. & Bivard, R. (2023). *Spatial Data Science: With Applications in R*. Chapman and Hall/CRC.

Petroelje, T.R., Belant, J.L., Beyer, D.E. & Svoboda, N.J. (2019). Subsidies from anthropogenic resources alter diet, activity, and ranging behavior of an apex predator (Canis lupus). *Scientific Reports*, 9 (1). https://doi.org/10.1038/s41598-019-49879-3

R Core Team (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. *R Foundation for Statistical Computing*. https://www.r-project.org/

Randall, D.A., Pollinger, J.P., Wayne, R.K., Tallents, L.A., Johnson, P.J. & Macdonald, D.W. (2007). Inbreeding is reduced by female-biased dispersal and mating behavior in Ethiopian wolves. *Behavioral Ecology*, 18 (3), 579–589. https://doi.org/10.1093/beheco/arm010

Rich, L., Mitchell, M.S., Gude, J.A., Sime, C.A. & Van Vuren, D.H. (2012). Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana. *Journal of Mammalogy*, 93 (3), 722–731. http://dx.doi.org/10.2307/23259968

Roberge, C., Dahlgren, J., Nilsson, P., Wikberg, P. & Fridman, J. (2024). Forest statistics 2024. *Department of Forest Resource Management, Swedish University of Agricultural Sciences Umeå*,

Robinson, D. (2020). Join Tables Together on Inexact Matching [R package fuzzyjoin version 0.1.6]. *R-project.org*, 0.1.6. https://cran.r-project.org/package=fuzzyjoin

Roffler, G.H. & Gregovich, D.P. (2018). Wolf space use during denning season on Prince of Wales Island, Alaska. Wildlife Biology, 2018 (1).

Poland. *Mammal Research*, 65 (4), 629–638. https://doi.org/10.1007/s13364-020-00514-x

Storch, I., Tallian, A., Boitani, L., Bernardi, C.D., Kusak, J., Şekercioğlu, Ç., Smith, D., Vucetich, J. & Zimmermann, B. (2024). Wolves across borders. *Wildlife Biology*, 2024 (6). https://doi.org/10.1002/wlb3.01417

Sunde, P., Collet, S., Nowak, C., Thomsen, P.F., Hansen, M.R., Schulz, B., Matzen, J., Michler, F.-U., Vedel-Smith, C. & Olsen, K. (2021). Where have all the young wolves gone? Traffic and cryptic mortality create a wolf population sink in Denmark and northernmost Germany. *Where have all the young wolves gone? Traffic and cryptic mortality create a wolf population sink in Denmark and northernmost Germany.* , 14 (5). https://doi.org/10.1111/conl.12812

Sunde, P., Kjeldgaard, S.A., Mortensen, R.M. & Olsen, K. (2024). Human avoidance, selection for darkness and prey activity explain wolf diel activity in a highly cultivated landscape. *Wildlife Biology*, 2024 (6). https://doi.org/10.1002/wlb3.01251

Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Åkesson, M., Flagstad, Ø. & Hedmark, E. (2019). Inventering av varg vintern 2018-19. *Beståndsstatus för stora rovdjur i Skandinavien*, 1. [2025-04-08]

Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Carlos, C.P., Flagstad, Ø. & Åkesson, M. (2021). Inventering av varg vintern 2020-21. *Beståndsstatus för stora rovdjur i Skandinavien*, 1. [2025-04-08]

Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Flagstad, Ø. & Åkesson, M. (2015). Inventering av varg vintern 2014-15. *Beståndsstatus för stora rovdjur i Skandinavien*, 1. [2025-04-08]

Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Flagstad, Ø. & Åkesson, M. (2017). Inventering av varg vintern 2016-17. *Beståndsstatus för stora rovdjur i Skandinavien*, 1. [2025-04-08]

Svensson, L., Wabakken, P., Maartmann, E., Nordli, K., Flagstad, Ø., Danielsson, A., Hensel, H., Pöchhacker, K. & Åkesson, M. (2022). Inventering av varg vintern 2022-2023. *Nina.no*, 1. https://doi.org/978-82-426-4783-2

Tallian, A., Ciucci, P., Milleret, C., Smith, D., Stahler, D., Wikenros, C. & Ordiz, A. (2019). Wolves in a Human World: Social Dynamics of the Northern Hemisphere's Most Iconic Social Carnivore. *Social Strategies of Carnivorous Mammalian Predators*, 89–138. https://doi.org/10.1007/978-3-031-29803-5_10

Tallian, A., Ordiz, A., Zimmermann, B., Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., Bergqvist, G. & Kindberg, J. (2021). The return of large carnivores: Using hunter observation data to understand the role of predators on ungulate populations. *Global Ecology and Conservation*, 27 (e01587), e01587. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01587

Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Rønning, H. & Kojola, I. (2004a). Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2002-2003. *Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2002-2003*, Oppdragsrapport nr. 2. [2025-04-03]

Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Strømseth, T.H. & Kojola, I. (2004b). Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2003-2004. *Ulv i Skandinavia - Statusrapport for vinteren 2003-2004*, Oppdragsrapport nr. 6

Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H. & Kojola, I. (2005). Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2004-2005. *Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 2004-2005*, Oppdragsrapport nr. 6. [2025-04-08]

Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H., Maartmann, E., Svensson, L., Åkesson, M., Flagstad, Ø., Liberg, O. & Kojola, I. (2011). Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 2010-2011. Oppdragsrapport nr. 1

Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H., Maartmann, E., Svensson, L., Flagstad, Ø., Hedmark, E., Liberg, O. & Kojola, I. (2010). Ulv i Skandinavia: statusrapport for vinteren 2009-2010. Oppdragsrapport nr. 4. [2025-04-08]

Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H., Maartmann, E., Svensson, L. & Kojola, I. (2009). Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2008-2009. *Ulv i Skandinavia Statusrapport for vinteren 2008-2009*, Oppdragsrapport nr. 6

Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H., Svensson, L. & Kojola, I.

https://doi.org/10.2981/wlb.00468

Ruiz, J.S., Montesinos, A., Ramírez, G.H. & Hiriart, J.C. (2023). Generalized Linear Mixed Models for Proportions and Percentages. *Springer eBooks*, 209–278. https://doi.org/10.1007/978-3-031-32800-8_6

Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C. & Wabakken, P. (2016). Prey Selection of Scandinavian Wolves: Single Large or Several Small? *PLOS ONE*, 11 (12), e0168062–e0168062. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168062

Sand, H., Liberg, O., Wikenros, C., Åkesson, M., Zimmermann, B. & Wabakken, P. (2022). Spatial dynamics in the Scandinavian wolf population – effects of increased population size and culling. isbn:%20978-91-576-9953-4

Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, Ö., Pedersen, H.C. & Liberg, O. (2008). Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates? *Oecologia*, 156 (1), 53–64. https://doi.org/10.1007/s00442-008-0969-2

Schlägel, U.E., Merrill, E.H. & Lewis, M.A. (2017). Territory surveillance and prey management: Wolves keep track of space and time. *Ecology and Evolution*, 7 (20), 8388–8405. https://doi.org/10.1002/ece3.3176

Sells, S.N., Mitchell, M.S., Podruzny, K.M., Gude, J.A., Keever, A.C., Boyd, D.K., Smucker, T.D., Nelson, A.A., Parks, T.W., Lance, N.J., Ross, M.S. & Inman, R.M. (2021). Evidence of economical territory selection in a cooperative carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288 (1946), 20210108. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0108

Signer, J., Fieberg, J. & Avgar, T. (2019). Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, 9 (2), 880–890. https://doi.org/10.1002/ece3.4823

Stahler, E.E., Smith, D.W. & Stahler, D.R. (2019). Wolf Turf: A Glimpse at 20 Years of Wolf Spatial Ecology in Yellowstone. *Yellowstone Science*, 24 (1). https://www.nps.gov/articles/wolf-turf.htm

Stępniak, K.M., Niedźwiecka, N., Szewczyk, M. & Myslajek, R.W. (2020). Scent marking in wolves Canis lupus inhabiting managed lowland forests in

(2007). Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2006-2007. *Ulv i Skandinavia Statusrapport for vinteren 2006-2007*, Oppdragsrapport nr. 6

Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H., Svensson, L. & Kojola, I. (2008). Ulv i Skandinavia : statusrapport for vinteren 2007-2008. *Ulv i Skandinavia Statusrapport for vinteren 2007-2008*, Oppdragsrapport nr. 6

Wabakken, P., Sand, H., Andreassen, H.P., Maartmann, E., Flagstad, Ö., Åkesson, M., Liberg, O. & Wikenros, C. (2015). Density-dependent dispersal distances of Scandinavian wolves. *A report from the Scandinavian Wolf Research Project (SKANDULV) to the Swedish Environmental Protection Agency (SEPA)*,. https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/wabakken-et-al-2015-density-dependent-dispersal-distances-of-scandinavian-wolves.pdf [2025-06-08]

Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. (2001). The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology*, 79 (4), 710–725. https://doi.org/10.1139/cjz-79-4-710

Wabakken, P., Svensson, L., Kojola, I., Maartmann, E., Strømseth, T.H., Flagstad, Ø., Åkesson, M. & Zetterberg, A. (2013). Ulv i Skandinavia og Finland: Sluttrapport for bestandsovervåking av ulv vinteren 2013-2013. Oppdragsrapport nr. 5. [2025-04-08]

Wabakken, P., Svensson, L., Kojola, I., Maartmann, E., Strømseth, T.H., Flagstad4, Ø., Åkesson, M. & Zetterberg, A. (2012). Ulv i Skandinavia og Finland: Sluttrapport for bestandsovervåking av ulv vinteren 2011-2012. Oppdragsrapport nr. 5. [2025-04-08]

Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Åkesson , M. & Flagstad, Ø. (2018). Bestandsovervåking av ulv vinteren 2017-2018. *Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia*, 1. [2025-04-08]

Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Nordli, K., Flagstad, Ø. & Åkesson , M. (2020). Bestandsovervåking av ulv vinteren 2019-2020. *Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia*, 1. [2025-04-08]

Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Nordli, K., Flagstad, Ø. & Åkesson , M. (2022). Bestandsovervåking av ulv vinteren 2021-2022. *Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia*, 1. [2025-04-08]

Wehr, N., Moore, S., Isaac, E., Kellner, K., Millspaugh, J. & Belant, J. (2024). Spatial overlap of gray wolves and ungulate prey changes seasonally corresponding to prey migration. *Movement Ecology*, 12 (22)

Werba, J.A., Stuckert, A.M., Edwards, M. & McCoy, M.W. (2021). Stranger Danger: A meta-analysis of the dear enemy hypothesis. *Behavioural Processes*, 194 (104542), 104542. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104542

Wikenros, C., Gicquel, M., Zimmermann, B., Flagstad, Ø. & Åkesson, M. (2021). Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288 (1948). https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0207

Winner, K., Noonan, M.J., Fleming, C.H., Olson, K.A., Mueller, T., Sheldon, D. & Calabrese, J.M. (2018). Statistical inference for home range overlap. Scales, K. (ed.) (Scales, K., ed.) *Methods in Ecology and Evolution*, 9 (7), 1679–1691. https://doi.org/10.1111/2041-210x.13027

Wood, S.N., Pya, N. & Säfken, B. (2016). Smoothing Parameter and Model Selection for General Smooth Models. *Journal of the American Statistical Association*, 111 (516), 1548–1563. https://doi.org/10.1080/01621459.2016.1180986

Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, 25 (6), 1353–1364. https://doi.org/10.1093/beheco/aru134