

Excursions extraterritoriales du lynx Eurasien (*Lynx lynx*) pendant la saison des amours à travers l'Europe

PROCEEDINGS B

royalsocietypublishing.org/journal/rspb



Research



Cite this article: Liang Y *et al.* 2026 Extra-territorial excursions of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) during the mating season across Europe. *Proc. R. Soc. B* **293**: 20252235.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2025.2235>

Received: 1 September 2025
Accepted: 24 November 2025

Extra-territorial excursions of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) during the mating season across Europe

Yutong Liang^{1,2}, Stephanie Kramer-Schadt^{3,4}, Jenny Mattisson⁵, Elisa Belotti^{6,7}, Luděk Bufka⁷, Dime Melovski⁸, Darja Slana⁹, Ole Anders¹⁰, Tomma Lilli Middelhoff¹⁰, Henrik Andren¹¹, Malin Aronsson¹¹, Jens Persson¹¹, Jakub Skorupski^{12,13}, Magdalena Tracz¹², Maciej Tracz¹², Marcin Grzegorzek¹², Roksana Baryło¹², Sarah Bauduin¹⁴, Jean-Michel Vandell¹⁴, Rok Černe⁹, Aleksander Trajbarić⁹, Martin Duľa^{15,16}, Miroslav Kutal^{15,16}, Urša Fležar^{9,17}, Lan Hočevár¹⁷, Miha Krofel¹⁷, Teresa Oliveira¹⁷, Tomislav Gomerčič¹⁸, Ira Topličanec¹⁸, Jakub Kubala¹⁹, Branislav Tám²⁰, Jarmila Krojerová-Prokešová^{21,22}, Raido Kont²³, Rafał Kowalczyk²⁴, Krzysztof Schmidt²⁴, John D. C. Linnell^{25,26}, John Odden²⁷, Anja Molinari-Jobin²⁸, Robert W. Mysłajek^{29,30}, Sabina Nowak^{29,30}, Michał Figura^{29,30}, Henryk Okarma³¹, Aivars Ornicāns³², Joe Premier^{2,†} and Marco Heurich^{1,2,26,†}

© 2026 The Authors. Published by the Royal Society under the terms of the Creative Commons Attribution License <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>, which permits unrestricted use, provided the original author and source are credited.

THE ROYAL SOCIETY
PUBLISHING

Résumé

Les excursions extra-territoriales pour l'accouplement (c'est-à-dire les déplacements de courte durée au-delà des territoires établis à la recherche d'opportunités d'accouplement) représentent une stratégie reproductive peu étudiée chez les félinés. À l'aide des données télémétriques de 125 lynx Eurasiens (172 années-lynx, 1995-2023) à travers l'Europe, nous avons étudié les schémas spatio-temporels spécifiques au sexe et les facteurs déterminants de ces excursions pendant la saison de reproduction. Dans l'ensemble, 33% des mâles et 11% des femelles ont effectué des excursions, les mâles affichant des taux plus élevés que les femelles. Les excursions des mâles ont principalement eu lieu en mars, coïncidant avec le pic de la période de conception, tandis que les femelles avaient tendance à effectuer des excursions avant ou après ce pic. La distance euclidienne médiane parcourue au-delà du domaine vital était de 6,8 km pour les mâles et de 2,6 km pour les femelles, avec des durées médianes correspondantes de 119h et 85h, respectivement. Les individus déplacés présentaient des taux d'excursion plus élevés que ceux des populations établies, ce qui suggère une recherche de partenaires dans de nouveaux environnements. Nous n'avons trouvé aucune preuve que l'influence humaine ait affecté les taux ou les distances d'excursion. Nos résultats mettent en évidence une tactique d'accouplement souvent négligée et apportent un nouvel éclairage sur les stratégies de déplacement spécifiques au sexe et dépendantes du contexte chez le lynx Eurasien. En établissant un lien entre les excursions extraterritoriales et les schémas de reproduction, notre étude éclaire les recherches futures sur le comportement de recherche de partenaires chez les félins et offre des implications pour la planification de la conservation, en particulier dans les populations isolées ou réintroduites.

1. INTRODUCTION

Les **excursions extraterritoriales, ou incursions**, désignent les déplacements de courte durée effectués au-delà du territoire habituel d'un individu, à l'issue desquels celui-ci revient (ci-après dénommés « excursions »). Chez les oiseaux [1,2] et certains mammifères (par exemple le renard roux *Vulpes vulpes* [3], le blaireau européen *Meles meles* [4], l'écureuil roux *Sciurus vulgaris* [5]), les **excursions de reproduction** sont courantes et peuvent augmenter les possibilités de reproduction en facilitant le choix du partenaire, en réduisant le risque de consanguinité et en améliorant la condition physique de la progéniture [6-8]. Malgré leur importance potentielle, ces excursions sont **peu** documentées chez les félidés, une espèce qui figure parmi les prédateurs apex les plus vulnérables et qui suscite de vives préoccupations en matière de conservation [9]. Bien que les excursions pendant la saison de reproduction, principalement chez les mâles, aient été étudiées chez quelques espèces, telles que les pumas (*Puma concolor*) [10], les schémas comportementaux et les mécanismes à l'origine de ces déplacements à petite échelle restent flous. **Pourtant**, ces mouvements peuvent influencer la condition physique des individus et la dynamique des populations, des processus essentiels à l'écologie et à l'évolution [11].

Chez les **félidés solitaires**, le succès reproductif des mâles est étroitement lié aux stratégies de déplacement qui facilitent l'accès aux femelles réceptives. Les mâles résidents peuvent défendre des territoires exclusifs afin de monopoliser les femelles [12,13], tandis que d'autres tactiques, telles que le chevauchement des territoires intra-sexuels ou les excursions sur de longues distances, sont également observées [10,14], ce qui indique une certaine flexibilité comportementale dans les déplacements des félidés à la recherche d'un partenaire. Le choix de la stratégie d'accouplement pourrait être influencé par des facteurs écologiques et sociaux, notamment le statut social des mâles (par exemple, dominant ou subordonné), la répartition des femelles, les coûts liés aux déplacements et le rapport de masculinité local [15,16]. **Par exemple**, les mâles sont plus susceptibles de maintenir leur territorialité lorsque les femelles sont spatialement prévisibles et lorsque les risques et les coûts énergétiques liés à la défense de l'accès exclusif à l'accouplement avec les femelles face à des prétendants concurrents (c'est-à-dire les confrontations agressives, les patrouilles et le marquage) sont compensés par la possibilité d'augmenter leur condition physique [17]. Les **excursions** peuvent être avantageuses pour les mâles lorsque les femelles sont peu nombreuses ou réparties de manière imprévisible. **En revanche**, les femelles font généralement preuve d'une forte fidélité au site, motivée par la nécessité d'assurer un approvisionnement alimentaire sûr et de protéger leur progéniture contre la prédation et l'infanticide [13,18]. **Néanmoins**, des excursions occasionnelles de femelles à la recherche d'un partenaire ont été documentées chez les pumas [10] et supposées chez les léopards Africains (*Panthera pardus*) [14], potentiellement pour évaluer les partenaires à l'aide d'indices olfactifs [19] ou pour éviter l'infanticide grâce à la confusion des paternités [20].

Le lynx Eurasien (*Lynx lynx* ; ci-après « lynx ») est un félin **solitaire** et territorial qui vit de l'Europe occidentale à l'Asie centrale. Les lynx sont polygames ; les mâles résidents occupent généralement un vaste territoire couvrant plusieurs femelles [21,22]. Pendant la saison des amours, les deux sexes augmentent leur taux de déplacement [23-26], y compris par des excursions occasionnelles [27,28]. Bien que le comportement spatial des femelles soit principalement déterminé par la disponibilité des proies [29], l'augmentation des

déplacements pourrait améliorer les chances d'accouplement et le succès de la conception, en particulier lorsque la densité de lynx est faible ou lorsque les mâles ont un contrôle limité sur l'accouplement [6,14,30]. **Contrairement** aux félins qui se reproduisent toute l'année, tels que les chats domestiques (*Felis catus*), les léopards (*Panthera pardus*) et les lions (*Panthera leo*), les lynx sont des reproducteurs saisonniers et mon-œstrus, avec un seul œstrus par an, généralement entre février et avril en Europe [31-33]. Les femelles sont en chaleur pendant 2 à 10 jours, période pendant laquelle elles sont sexuellement réceptives et affichent des comportements typiques tels que des cris et des roulades [33,34]. Le moment de l'œstrus peut varier géographiquement, comme l'indiquent les différences régionales dans les dates de mise bas [35]. Les interactions intersexuelles se limitent principalement à cette période de reproduction saisonnière, ce qui restreint les possibilités d'accouplement et le choix du partenaire. Les excursions de reproduction des deux sexes peuvent refléter des stratégies visant à accroître l'accès aux partenaires, mais leurs schémas de déplacement restent peu étudiés chez le lynx.

Historiquement répandu dans toute l'Europe, le lynx a connu un grave déclin de sa population en raison de la chasse, de la persécution, de la perte de son habitat et de l'épuisement de ses proies [36]. Depuis les années 1970, des programmes de réintroduction et de renforcement visent à établir des populations, à restaurer la diversité génétique et à relier les populations isolées [28,37]. La plupart des populations établies, qu'elles soient résiduelles ou réintroduites, sont désormais stables ou en augmentation [38]. **Cependant**, les individus transférés présentent souvent des différences comportementales et écologiques. Les félins élevés en captivité peuvent présenter des déficiences en matière de reproduction et d'interactions sociales [39], tandis que les lynx réintroduits ont démontré des déplacements plus prudents et moins d'excursions chez le lynx Ibérique [40], ou des préférences d'habitat modifiées chez le lynx Eurasien [41]. Ces différences comportementales peuvent influencer la condition physique, en particulier pendant la saison des amours, lorsque l'accès aux partenaires est essentiel. On ne sait pas encore si les lynx transférés adoptent des stratégies plus audacieuses pour maximiser leurs chances de reproduction ou des tactiques prudentes pour privilégier leur survie. Si des études antérieures ont examiné les mouvements et l'utilisation de l'habitat après la remise en liberté [41-43], le comportement de déplacement lié à la recherche d'un partenaire reste peu étudié. Les données télémétriques recueillies sur des gradients écologiques et anthropiques permettent d'étudier comment l'origine des individus et le contexte environnemental influencent leurs déplacements pendant la saison des amours. Ces informations sont essentielles pour comprendre l'écologie comportementale des félins réintroduits et améliorer les stratégies de conservation.

Les **excursions de reproduction** reposent principalement sur les informations relatives aux individus voisins (c'est-à-dire le marquage olfactif [44], les vocalisations [45]) et la structure du paysage [46,47], car ces facteurs déterminent la capacité des individus à retrouver des partenaires. **Cependant**, les mouvements de recherche de partenaires et les modes de communication essentiels à la réussite de l'accouplement peuvent être limités dans les paysages modifiés par l'homme. Les routes, les zones urbanisées et les zones agricoles peuvent perturber la répartition spatiale des partenaires potentiels [45,48,49]. **Si les lynx préfèrent généralement les habitats peu perturbés par l'homme [50], on ignore dans quelle mesure l'influence humaine sur le paysage affecte leur comportement d'excursion.** Cette lacune dans les connaissances est particulièrement importante en Europe, où les populations

de lynx vivent dans des paysages très fragmentés et sont confrontées à une influence humaine persistante. De nombreuses populations réintroduites en Europe centrale présentent une diversité génétique réduite et des niveaux élevés de consanguinité [51-54], ce qui souligne l'urgence de comprendre comment les paysages modifiés par l'homme influencent les mouvements liés à l'accouplement chez les lynx, qui sont essentiels au succès reproductif et à la viabilité à long terme des populations.

À l'aide d'un vaste ensemble de données télémétriques provenant de 125 lynx suivis pendant 172 années-lynx entre 1995 et 2023 dans huit populations Européennes, nous avons étudié les schémas spatio-temporels des excursions des lynx pendant la saison de reproduction. Nous avons examiné comment ces mouvements étaient influencés par le sexe, ainsi que par des facteurs écologiques et anthropiques. Nous avons développé quatre hypothèses (Figure 1) afin d'identifier les facteurs déterminants des schémas de déplacement et de fournir des informations sur les stratégies d'accouplement du lynx Eurasien et leurs implications pour la conservation à travers l'Europe.

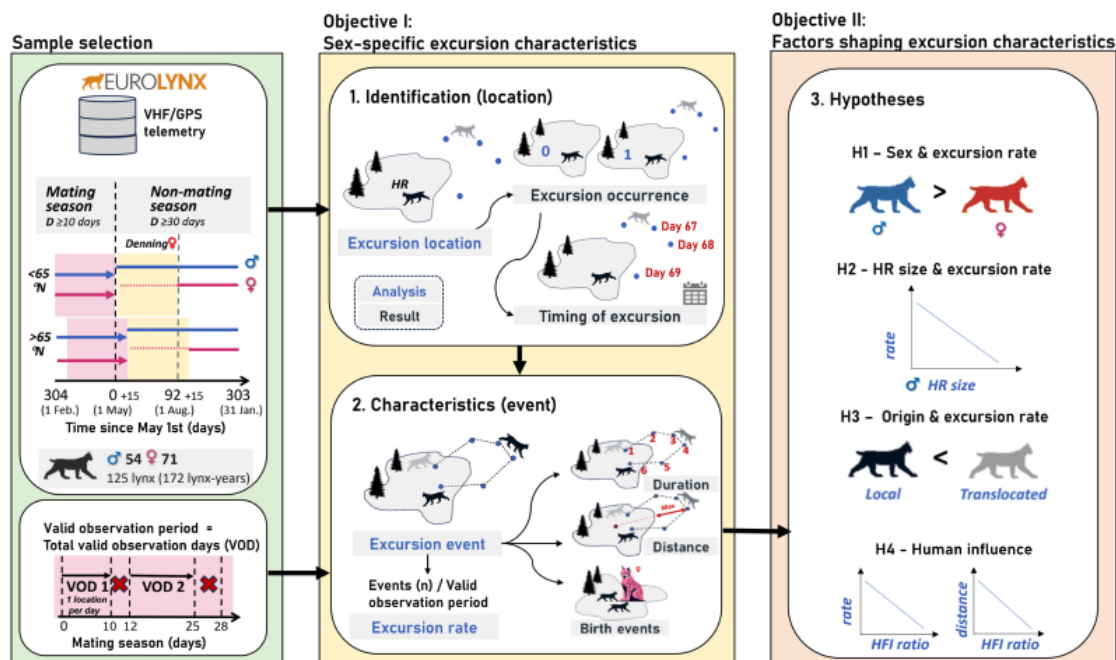


Figure 1. Flux de travail résumant la sélection des échantillons et deux objectifs : (I) étudier les caractéristiques des excursions spécifiques au sexe (voir Fig. 2b(i)-(ii)) et (II) examiner les facteurs qui déterminent les excursions à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM ; voir Fig. 2c). Nous avons testé quatre hypothèses, comme suit. (H1) Les mâles entreprennent plus d'excursions que les femelles, ce qui reflète un comportement actif de recherche de partenaires afin de maximiser les opportunités de reproduction. (H2) Les mâles ayant des territoires plus vastes (HR) effectuent moins d'excursions que ceux ayant des territoires plus petits, car les territoires plus vastes sont plus susceptibles d'englober les territoires des femelles réceptives, ce qui réduit la nécessité d'effectuer des excursions. (H3) Les lynx nés à l'état sauvage (locaux) issus de populations établies effectuent moins d'excursions que les individus transférés, ce qui reflète leur familiarité avec les ressources locales et leurs territoires stables. **À l'inverse**, les lynx transférés effectuent davantage d'excursions en raison de leur connaissance limitée de l'espace et de la nécessité de s'adapter à des environnements inconnus. (H4) La fréquence et la distance des excursions diminuent avec l'augmentation de l'influence humaine dans le paysage environnant

2. MATERIEL et METHODES

(a) Zones d'étude et sélection des échantillons

Conformément au déroulement de notre étude (Figure 1), nous avons d'abord compilé les données de localisation GPS et VHF relatives aux lynx provenant de huit populations à travers l'Europe (Figure 2). Toutes les captures et manipulations d'animaux ont été autorisées par les autorités nationales compétentes, les procédures respectant les exigences légales, éthiques et de sécurité des juridictions concernées (matériel supplémentaire électronique, Tableau S1). Les données télémétriques ont été préalablement examinées afin d'éliminer les enregistrements erronés, tels que les mouvements biologiquement invraisemblables ou les erreurs de collier [56].

Nous avons effectué toutes les analyses dans R version 4.3.0 [57]. Nous n'avons inclus que les individus **résidents** ayant des territoires établis, identifiés grâce à des modèles stables de déplacement net carré [58] et des fonctions de semi-variance [59] avec les paquets R *amt* 0.0.2.2.0 et *ctma* v.1.2.0 [60,61]. Nous nous sommes concentrés sur les résidents qui avaient atteint la maturité sexuelle au début de la saison des amours [34], en particulier les femelles âgées ≥ 21 mois et les mâles âgés ≥ 33 mois (avec une date de naissance supposée au 1^{er} mai). Bien que les mâles subadultes puissent atteindre la maturité sexuelle, ils n'ont généralement pas de territoire établi et ont donc été **exclus** des analyses.

Nous avons défini la saison des amours comme la période pendant laquelle la conception a généralement lieu, en nous basant sur les dates de naissance des lynx à travers l'Europe [35] et une gestation de 66 à 70 jours [33]. Au nord de 65° N, la saison des amours s'étendait du 15 février au 15 mai, avec 90% des naissances (pic) entre le 15 mars et le 15 avril. Au sud de 65° N, elle s'étendait du 1^{er} février au 30 avril, avec un pic entre le 1^{er} mars et le 1^{er} avril. Nous avons normalisé les analyses temporelles en définissant une année lynx comme le cycle annuel commençant à la fin de la saison des amours : le 16 mai ($>65^\circ$ N) et le 1^{er} mai ($<65^\circ$ N).

Afin de déterminer les lieux d'excursion pendant la saison des amours pour chaque année lynx, nous avons inclus les individus disposant de données GPS/VHF avec une couverture continue pendant ≥ 10 jours pendant la saison des amours et ≥ 30 jours pendant la saison précédente sans accouplement. Cela a permis d'obtenir des données sur différents mois dans un domaine vital annuel de 4 à 12 mois. Nous avons **exclu** les déplacements des femelles pendant la période de mise bas (1^{er} mai-1^{er} août, $<65^\circ$ N ; 16 mai-15 août, $>65^\circ$ N), car les déplacements limités pendant la période de soins maternels [62] ne reflètent pas l'utilisation typique de l'espace. Cette **exclusion** a permis de garantir une délimitation comparable du domaine vital des femelles avec et sans chatons, car elle était basée sur un comportement de déplacement comparable et représentatif, permettant une identification plus cohérente des excursions entre les individus. Au total, 125 individus (71 femelles, 54 mâles), représentant 172 années-lynx, répondaient à ces critères (Figures 1 et 2 ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S2). Afin de minimiser l'autocorrélation spatiale et le biais d'échantillonnage résultant des différents calendriers de suivi entre les individus, les régions et les années, nous avons normalisé les données en sélectionnant une position GPS/VHF par jour [63], plus précisément la position la plus proche de minuit, moment où les lynx sont généralement les plus actifs [64]. Les positions consécutives ont été enregistrées à au moins deux heures d'intervalle, avec un intervalle d'échantillonnage médian d'une position par 24 heures, ce qui a permis de garantir l'indépendance temporelle et la comparabilité entre les individus. Une analyse de sensibilité a été réalisée à partir de toutes les positions (matériel supplémentaire électronique, S1).

Nous avons divisé la zone d'étude en **trois écorégions** ($> 65^{\circ}$ N, nord de la Scandinavie ; $65-55^{\circ}$ N, sud de la Scandinavie et pays Baltes ; $< 55^{\circ}$ N, Europe centrale et méridionale) afin de refléter les variations des conditions environnementales, de la disponibilité des proies, de l'influence humaine, du calendrier de reproduction et de la taille de l'échantillon (Figure 2 ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S3). Nous avons classé l'origine des lynx comme « **transloqués** » (c'est-à-dire relâchés dans des populations réintroduites dans les trois ans suivant leur libération, y compris les individus « capturés dans la nature » et « élevés en captivité ») ou « **locaux** » (c'est-à-dire les lynx nés à l'état sauvage issus de populations établies ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S2). La période de trois ans correspond à environ huit mois de recherche potentielle d'un partenaire au cours de trois saisons de reproduction, ce qui correspond au délai suggéré pour évaluer le succès de la réintroduction des grands carnivores [65]. **Au total**, nous avons inclus 17 lynx déplacés (12 élevés en captivité, 5 capturés à l'état sauvage) et 108 lynx locaux.

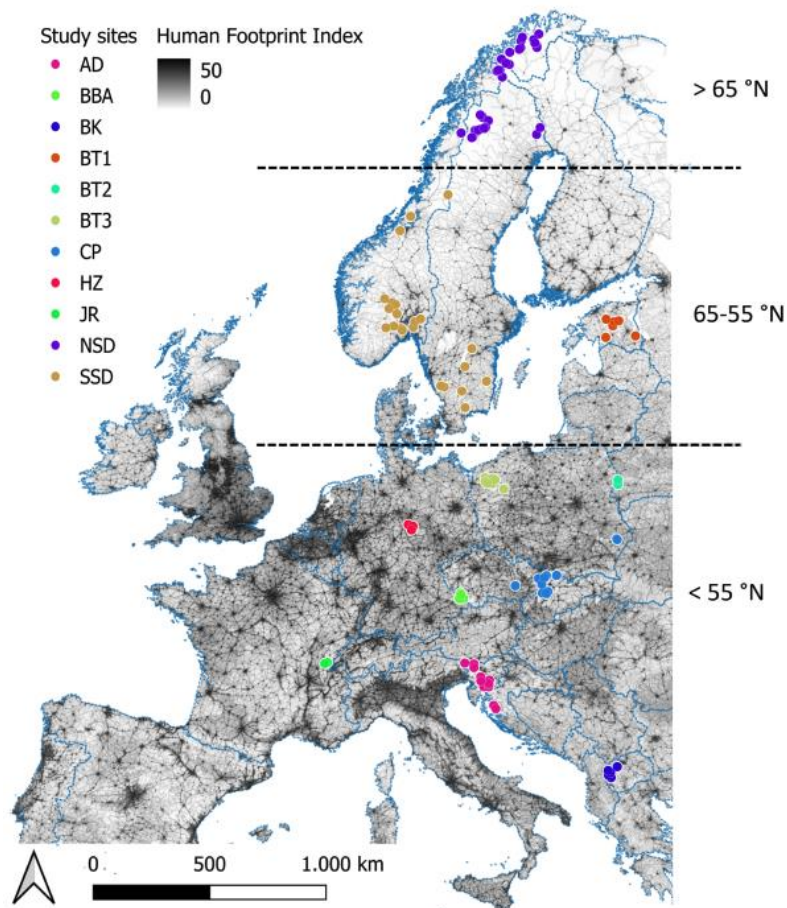


Figure 2. Les données télémétriques (1995-2023) provenant de 125 lynx à travers l'Europe ont été utilisées pour identifier les excursions. Les individus ont été regroupés en trois écorégions ($>65^{\circ}$ N, $65-55^{\circ}$ N, $<55^{\circ}$ N) et 11 sites d'étude en fonction de leur proximité géographique : Alpes-Dinarides (AD), Bohême-Bavière-Autriche (BBA), Balkans, Baltique 1 (BT1 ; Estonie), Baltique 2 (BT2 ; Biatowieza, dans l'est de la Pologne), Baltique 3 (BT3 ; Poméranie occidentale, dans le nord-ouest de la Pologne), Carpates (CP), Harz (HZ), Jura (JR), Scandinavie du Nord (NSD ; $>65^{\circ}$ N) et Scandinavie du Sud (SSD ; $<65^{\circ}$ N). Les valeurs de l'indice d'empreinte humaine (HFI) vont de 0 (faible impact ; blanc) à 50 (impact élevé ; noir) [55]

(b) Traitement des données

(i) Identification des excursions

Nous avons défini les domaines vitaux annuels à l'aide de coques convexes locales (LoCH) avec le package R *adehabitatHR* v0.4.22 [66], car elles délimitent les limites des domaines

vitaux qui suivent les caractéristiques du paysage que les individus franchissent rarement (par exemple, les rivières, les lacs, les montagnes ou les barrières artificielles), et ont été largement utilisées dans les études sur les excursions [10,67]. D'autres méthodes, telles que les estimateurs de noyau, produisent souvent des limites trop lissées qui englobent des zones inaccessibles [68,69]. À des fins de comparaison, nous avons également estimé les domaines vitaux à l'aide du polygone convexe minimal (MCP), de l'estimation de densité par noyau et de l'estimation de densité par noyau autocorrélé (matériel supplémentaire électronique, Figure S2). Nous avons délimité les frontières des domaines vitaux à l'aide de l'isoplethe à 95%, en conservant tous les emplacements et en considérant ceux situés en dehors de cette frontière comme des incursions extraterritoriales potentielles.

Nous avons défini les excursions comme des emplacements temporellement consécutifs d'un lynx individuel, au cours d'une année donnée, se produisant en dehors de son domaine vital annuel et au-delà d'une distance seuil basée sur sa distance de déplacement maximale à partir du centroïde du domaine vital (matériel supplémentaire électronique, SI et Figure S1). Les excursions comprenaient au moins deux emplacements consécutifs s'étendant sur 24 heures. Ce seuil a été appliqué afin de capturer les mouvements suffisamment longs pour représenter des incursions extraterritoriales délibérées, plutôt que des déplacements à court terme près des limites du domaine vital (par exemple, patrouilles aux frontières et marquage olfactif aux limites du domaine [24-26,70]). En nous concentrant sur les excursions plus longues, nous avons cherché à identifier les mouvements les plus susceptibles d'être associés à des comportements tels que la recherche d'un partenaire, qui étaient au centre de cette étude.

Nous avons calculé la proportion d'excursions comme le rapport entre le nombre d'individus effectuant au moins une excursion et le nombre total d'individus suivis au cours des années. Afin de comparer le moment et la synchronisation des excursions, nous avons codé les jours d'excursion comme 1 et les jours sans excursion comme 0, et avons estimé la distribution temporelle des excursions à l'aide de courbes de densité des jours d'excursion (= 1) pendant la saison des amours pour chaque sexe et chaque écorégion.

(ii) Caractéristiques des excursions

Pour chaque individu, nous avons calculé le taux d'excursion comme étant le nombre d'excursions normalisé par la période d'observation valide (jours avec un suivi cohérent à raison d'un emplacement par jour) (Figure 1). Nous avons caractérisé chaque événement d'excursion à l'aide de deux mesures : (i) la durée (c'est-à-dire le temps écoulé entre le premier et le dernier emplacement, y compris le trajet vers et depuis le domaine vital) et (ii) la distance (c'est-à-dire la distance euclidienne entre le seuil du domaine vital et l'emplacement le plus éloigné atteint ; matériel supplémentaire électronique, Figure S1). Nous avons examiné le chevauchement spatio-temporel entre les événements d'excursion et les périodes de conception estimées chez les femelles, déduites des naissances confirmées et des durées de gestation connues (matériel supplémentaire électronique, S2).

(i) Facteurs anthropiques

Nous avons utilisé l'indice d'empreinte humaine (HFI ; résolution de 1 km²) comme indicateur de l'influence humaine [55]. Cet indice intègre huit variables représentant les influences humaines directes et indirectes sur le paysage : l'étendue des environnements bâtis, les terres cultivées, les pâturages, la densité de population humaine, les lumières nocturnes, les voies ferrées, les routes et les voies navigables (Figure 2).

Pour chaque lynx ayant effectué des excursions, nous avons calculé le HFI moyen : (i) à l'intérieur du domaine vital (hrHFI) ; (ii) dans une zone tampon s'étendant sur un rayon égal à celui du domaine vital au-delà de la limite de celui-ci (bHFI), représentant l'influence humaine environnante ; et (iii) dans une zone tampon autour des lieux d'excursion valides (exHFI), dont la taille est égale à la moitié de la distance quotidienne moyenne parcourue par sexe à travers les écorégions (matériel supplémentaire électronique, Figure S3). Pour évaluer l'influence humaine en dehors des domaines vitaux, nous avons utilisé les valeurs bHFI/hrHFI et exHFI/hrHFI transformées en logarithmes ; les valeurs positives indiquaient une empreinte humaine externe plus importante, et les valeurs négatives une empreinte humaine externe plus faible par rapport à l'intérieur du domaine vital.

(c) Analyses statistiques...

3. RESULTATS

(a) Identification et caractéristiques des excursions

Dans l'ensemble, une proportion médiane plus élevée de **mâles** ont entrepris des excursions par rapport aux femelles (33%, IC à 95% = (20, 44) contre 11%, IC à 95% = (4, 18)). Les mâles ont effectué plus d'excursions que les femelles (37 contre 12), avec une **distance médiane plus importante** (6,8 km, IC à 95% = (3,4, 10) contre 2,6 km, IC à 95% = (0,7, 6,3)) et une **durée médiane plus longue** (119 h, IC à 95% = (95, 167) contre 85 h, IC à 95% = (72, 168)). Des schémas d'excursion spécifiques au sexe cohérents ont été observés dans toutes les écorégions, à l'exception d'une durée médiane plus longue pour les femelles dans le nord (Tableau 1). Les proportions d'excursions les plus élevées ont été enregistrées dans le sud (44% chez les mâles ; 17% chez les femelles) par rapport aux autres écorégions. En répétant les analyses à l'aide de tous les emplacements disponibles et de la méthode MCP (matériel supplémentaire électronique, Tableau S8), les mâles ont également montré des proportions et des distances d'excursion médianes plus importantes que les femelles dans le sud ; des distances d'excursion médianes similaires chez les mâles ont été observées dans toutes les écorégions.

Les excursions des mâles étaient **synchronisées** dans le temps autour du pic de la saison des amours, tandis que celles des femelles présentaient une répartition temporelle plus large tout au long de la saison des amours (Figure 3A). Les mâles ont commencé leurs excursions plus tard que les femelles (test de somme des rangs de Wilcoxon : $W = 2835$, différence médiane = 15 jours, IC à 95% = (8, 21)). Pour les **mâles**, le jour médian de début variait de la mi-mars dans le sud (<55°N) et le centre (55-65°N) à la mi-avril dans le nord (>65°N), **sans différence régionale apparente** (Figure 3B ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S6). Dans le sud comme dans le nord, les femelles avaient tendance à commencer leurs excursions plus tôt que les mâles (avance médiane de 11 et 38 jours, respectivement ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S6).

Tableau 1. La proportion, la distance et la durée des excursions sont présentées sous forme de médianes avec des IC à 95 %, pendant la saison des amours, par sexe et par écorégion (Nord : >65°N, Centre : 65–55°N, Sud : <55°N). Les chiffres entre parenthèses indiquent respectivement les années-lynx (ly) ou le nombre d'excursions (n)

excursion	eco-region (°N)	males: median [95% CI]	males sample size	females: median [95% CI]	females sample size
proportion (%)	>65	12 [0, 36]	12 (ly = 24)	7 [0, 18]	26 (ly = 41)
	55–65	18 [0, 47]	10 (ly = 10)	7 [0, 27]	18 (ly = 20)
	< 55	44 [26, 62]	32 (ly = 45)	17 [4, 34]	27 (ly = 32)
distance (km)	> 65	6.8 [1.1, 7.4]	3 (n = 3)	2.3 [0.1, 8.5]	3 (n = 4)
	55–65	10.4 [10.1, 10.8]	2 (n = 2)	2.8 [0.7, 11.0]	2 (n = 3)
	< 55	5.3 [2.8, 10.1]	16 (n = 32)	3.0 [0.2, 30.8]	5 (n = 5)
duration (h)	> 65	108 [93, 168]	3 (n = 3)	144 [72, 240]	3 (n = 4)
	55–65	96 [71, 120]	2 (n = 2)	74 [72, 96]	2 (n = 3)
	< 55	120 [95, 191]	16 (n = 32)	96 [72, 168]	5 (n = 5)

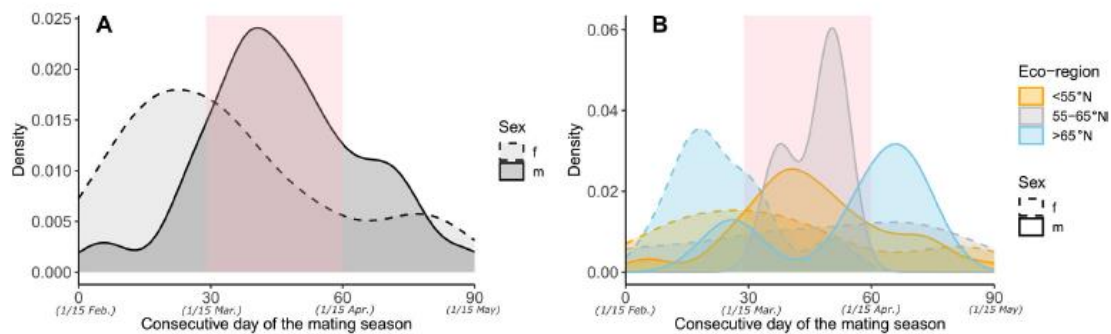


Figure 3. Répartition des jours d'excursion par (A) sexe (mâles = 188, femelles = 49) et (B) écorégions (sud (<55°N) : mâles = 170, femelles = 21 ; centre (55–65°N) : mâles = 6, femelles = 10 ; nord (>65°N) : mâles = 12, femelles = 18) depuis le début de la saison des amours (sud/centre : 1^{er} février–1^{er} mai ; nord : 15 février–15 mai). Les périodes de reproduction maximales sont indiquées en rose (sud/centre : 1^{er} mars–1^{er} avril ; nord : 15 mars–15 avril)

(b) Excursion liée au succès reproductif

Parmi les huit excursions enregistrées chez six **femelles** dont la date de mise bas a été confirmée la même année, une mise bas confirmée était liée à une excursion effectuée par la femelle pendant l'œstrus (une réintroduite en Poméranie occidentale, Pologne) (matériel supplémentaire électronique, Figure S4). Pour les **mâles**, aucune des excursions observées n'a pu être associée avec certitude à des conceptions confirmées, car aucun chevauchement spatial n'a été observé avec des femelles marquées connues pour s'être reproduites la même année. **Cependant**, étant donné le nombre limité d'individus pour lesquels des données reproductives sont disponibles, des associations potentielles ne peuvent être exclues.

4. DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons utilisé des données de suivi télémétrique pour étudier les schémas spatio-temporels spécifiques au sexe dans les excursions extraterritoriales pendant la saison des amours d'un grand félin sauvage solitaire, le lynx Eurasien, à l'échelle continentale. **Nous avons constaté que les mâles effectuaient plus d'excursions que les femelles, ce qui correspondait à notre hypothèse.** Ces déplacements étaient **synchronisés** avec la période de conception estimée, ce qui peut s'expliquer par un comportement de recherche de partenaire au-delà du territoire. **Conformément à nos attentes, les lynx transférés avaient des taux d'excursion plus élevés que les lynx locaux issus de populations établies.** Nous n'avons trouvé aucune preuve permettant d'étayer notre hypothèse selon laquelle les mâles ayant des territoires plus vastes ou vivant dans des zones plus influencées par l'homme, mesurées à l'aide de l'indice d'empreinte humaine, réduiraient leurs taux

d'excursion ou la distance parcourue. Nos résultats offrent donc un nouvel éclairage sur les stratégies de reproduction du lynx et les facteurs écologiques potentiels susceptibles d'influencer les comportements d'excursion.

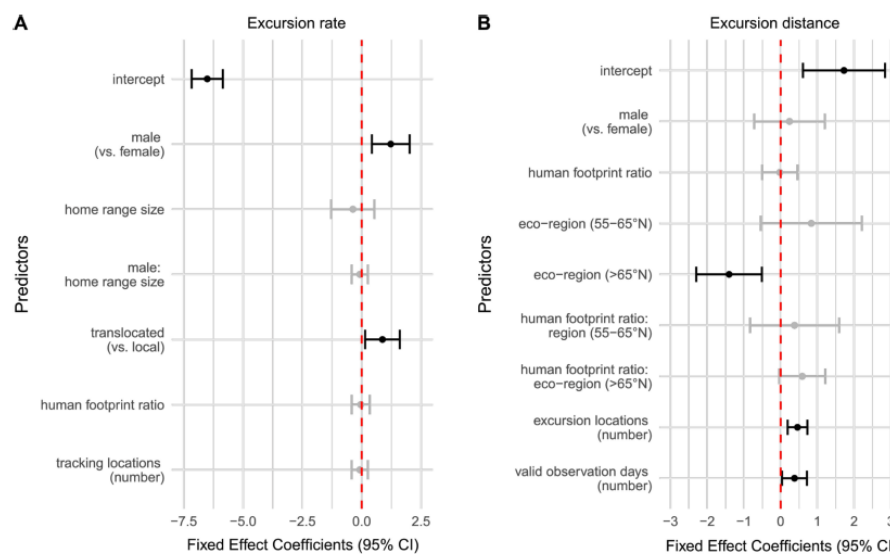


Figure 4. Les graphiques des coefficients montrent les estimations moyennes avec des intervalles de confiance (IC) à 95% : noir, IC excluant zéro ; gris, IC incluant zéro. **(A)** Le modèle à effets mixtes binomial négatif estime les taux d'excursion par sexe (mâle = 54, lynx-année = 79 ; femelle = 71, lynx-année = 93), la taille du domaine vital, l'origine (locale ($n = 109$, lynx-année = 147) par rapport à translocée ($n = 17$, lynx-année = 25)), le ratio d'empreinte humaine et l'interaction entre la taille du domaine vital et le sexe (R . conditionnel = 0,294). Variances à effets aléatoires (ID du lynx, site d'étude) < 0,001. **(B)** Le modèle à effets mixtes Gamma estime les distances parcourues (mâle = 21, lynx-année = 37 ; femelle = 10, lynx-année = 12) par sexe, ratio d'empreintes humaines, région et leurs interactions (R . conditionnel = 0,689). Variance à effet aléatoire : ID du lynx = 0,17 (SD = 0,42) ; site d'étude < 0,001

Nos résultats ont montré que les mâles ont des taux d'excursion **plus élevés** pendant la saison des amours, environ **un tiers** d'entre eux effectuant des excursions. Des excursions similaires, principalement chez les mâles, ont été signalées chez les pumas [10,80], ce qui représente, à notre connaissance, le seul cas précédemment documenté chez les félinidés solitaires. Ces mouvements, principalement chez les mâles, visent probablement à augmenter les rencontres avec des femelles réceptives [13], potentiellement pour trouver des partenaires supplémentaires au-delà des territoires établis, comme cela a été observé chez d'autres mammifères polygames tels que le putois d'Europe (*Mustela putorius*) [81]. **Le fait que la plupart des individus n'aient pas entrepris d'excursions correspond à la dépendance du lynx au marquage olfactif pour maintenir les limites territoriales et communiquer son statut social** (par exemple [23,26]). Ces signaux chimiques permettent aux individus d'annoncer leur présence et leur état reproductif sans quitter leur territoire, réduisant ainsi le besoin de rencontres directes. Les excursions peuvent augmenter les risques, exposant les individus à des voisins inconnus et à des interactions potentiellement agressives, à des blessures ou à la mort [26,82]. **Il est à noter que les excursions des mâles ont atteint leur pic de manière synchrone dans la région la plus septentrionale, ce qui correspond aux différences régionales dans le calendrier des naissances [35]. En revanche, les mouvements moins synchronisés en Europe centrale et méridionale peuvent refléter la plasticité reproductive dans des climats plus variables, où des périodes d'accouplement prolongées et des œstrus moins synchronisés chez les femelles pourraient être avantageux.** Les excursions plus **courtes** et **synchronisées** des populations **nordiques** peuvent refléter une adaptation aux fenêtres de reproduction brèves imposées par des climats plus froids et des proies limitées [83]. Si nos résultats ont mis en évidence un comportement d'accouplement dicté par les mâles, les variations

régionales dans le calendrier peuvent également refléter des différences dans la physiologie reproductive des femelles, qui restent à étudier. **En outre**, notre analyse s'est concentrée sur les mâles **résidents**, laissant de côté les phases antérieures de dispersion ou d'errance de la vie des subadultes, lorsque les mâles se disputent des territoires et une position dominante qui peuvent façonner leurs futures stratégies d'accouplement, ce qui constitue un sujet important pour de futures recherches.

Comme prévu, les femelles avaient des taux d'excursion plus faibles que les mâles, la plupart des excursions féminines ayant lieu en dehors de la période de reproduction maximale. Cela peut suggérer que les femelles s'accouplaient principalement avec des mâles résidents ou visiteurs dans leur domaine vital. L'augmentation de l'activité de marquage pendant les saisons de pré-reproduction et de reproduction [26] facilite probablement ces rencontres tout en réduisant les coûts énergétiques liés à la recherche de partenaires en dehors du domaine vital. Économiser de l'énergie et maintenir l'accès à des ressources connues [84,85] est particulièrement important pour les femelles, compte tenu des coûts liés à la gestation, à l'allaitement et à l'élevage des petits [86]. Malgré cela, nous avons observé des excursions de femelles sur plusieurs sites d'étude (matériel supplémentaire électronique, Tableau S5). **Ces résultats indiquent que les femelles effectuent occasionnellement des excursions, peut-être pour rechercher des partenaires dans les zones voisines lorsqu'aucun mâle n'est disponible dans leur territoire.** Cela pourrait être particulièrement important dans les populations petites ou isolées, où une faible densité de lynx ou une connectivité réduite des habitats peut augmenter le risque **d'effets Allee** [87]. **Les excursions avaient tendance à se produire peu avant ou après les périodes de conception estimées chez les femelles qui se reproduisaient** (matériel supplémentaire électronique, Figure S4). Les déplacements **précoces** peuvent servir à signaler le statut reproductif ou à initier l'accouplement pendant la brève phase d'œstrus, tandis que les excursions **tardives** peuvent refléter la recherche d'un partenaire lorsque le mâle local est absent dans les petites populations ou a disparu pendant la saison des amours, comme en Norvège, où la saison de chasse légale coïncide avec cette période [88].

Nous n'avons trouvé aucune preuve que les mâles ayant des territoires plus vastes effectuaient moins d'excursions, ce qui suggère que les stratégies de déplacement des mâles sont déterminées non seulement par la disponibilité des partenaires au sein de leur territoire, mais aussi par d'autres facteurs écologiques ou démographiques liés à la taille de leur territoire. Dans la population à faible densité du nord de la Scandinavie (écorégion nord, > 65 °N), les mâles conservaient de grands territoires annuels, mais effectuaient peu d'excursions (8% ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S4), peut-être parce que ces territoires englobaient déjà la plupart des partenaires disponibles, rendant peu probable que des excursions supplémentaires augmentent le succès de l'accouplement, compte tenu de la faible probabilité de rencontrer des femelles extra-territoriales dispersées. **Cependant**, pendant la courte période d'accouplement, les territoires se sont contractés et se sont concentrés autour des femelles fertiles, réduisant ainsi la nécessité d'excursions [84]. **À l'inverse**, dans une population à forte densité et à fort renouvellement dans le nord-ouest de l'Anatolie, les mâles occupaient de petits territoires chevauchant plusieurs territoires de femelles, ce qui suggère que la monopolisation territoriale peut offrir de plus grands avantages dans de telles conditions [89]. Ces différences impliquent que les mâles adaptent leurs stratégies d'accouplement aux conditions locales, en équilibrant les coûts de la défense des territoires et les avantages potentiels de la recherche de partenaires en dehors de leur

territoire. Ce compromis est probablement influencé par la distribution spatio-temporelle des femelles réceptives, qui se reflète dans le rapport de sexualité opérationnel (c'est-à-dire le nombre de mâles sexuellement actifs par femelle réceptive) et la synchronisation de l'œstrus. Lorsque le rapport est moins favorable aux mâles et que la réceptivité des femelles est asynchrone, la monopolisation peut être plus viable que la recherche de partenaires supplémentaires par des excursions [90,91].

Comme prévu, les lynx transférés présentaient des taux d'excursion plus élevés que les individus locaux dans les populations établies. En Poméranie occidentale (Pologne), les lynx élevés en captivité et transférés présentaient des proportions d'excursion particulièrement élevées (80% chez les mâles, 43% chez les femelles), certains parcourant plus de 80 km (mâles) et 30 km (femelles) au-delà de leur territoire établi avant de revenir.

Ces déplacements importants pendant la saison des amours peuvent refléter un manque de structures sociales locales ou de repères reproductifs, ou une méconnaissance de ceux-ci [80].

Par ailleurs, les variations individuelles dans les tendances exploratoires pourraient accroître la recherche de partenaires tout en augmentant l'exposition au risque [92,93]. **En outre**, nous n'avons constaté aucune différence entre les sexes dans les taux d'excursion chez les lynx transférés, ce qui pourrait indiquer une recherche active de partenaires par les deux sexes, bien que la petite taille des échantillons ait pu limiter la puissance statistique. Ce schéma correspond aux observations faites chez les lynx Ibériques réintroduits, chez lesquels une faible territorialité et une organisation spatiale instable ont persisté pendant les premières années suivant leur libération [94,95], probablement en raison d'environnements inconnus et d'une faible densité de congénères [37]. **Si certaines excursions peuvent impliquer la recherche de proies ou d'abris, leur concentration pendant la saison des amours suggère que la recherche d'un partenaire est le principal facteur**. Pour étayer cette hypothèse, tous les mâles sauvages transférés dans la population Dinarique ont effectué des excursions pendant la saison des amours, un tiers d'entre eux dépassant les 20 km. **Ensemble**, ces résultats mettent en évidence une variation individuelle prononcée dans le comportement d'excursion des lynx transférés, ce qui a des implications importantes pour l'évaluation des résultats reproductifs. La variation des stratégies de déplacement peut influencer la probabilité de rencontrer des partenaires et, en fin de compte, le succès de la reproduction dans les populations réintroduites.

Il existe de nombreuses preuves que les paysages et les activités modifiés par l'homme limitent les mouvements exploratoires des grands mammifères [96,97]. Lors de la recherche de partenaires en dehors de leur territoire, les lynx s'appuient sur des signaux sociaux tels que le marquage olfactif et la vocalisation [26,45], et le bruit de la circulation pourrait masquer les signaux vocaux à proximité des routes et des lisières de forêt [45]. Comme les marquages olfactifs se produisent principalement dans des structures forestières continues (par exemple, des conifères juvéniles, des rochers couverts de mousse) et parfois sur des structures humaines peu utilisées (par exemple, des bâtiments, des routes forestières) [23,98], la perturbation de ces indices peut limiter les excursions. Dans nos données, **cependant**, nous n'avons détecté aucun effet du ratio-empreinte humaine sur le taux ou la distance des excursions. Dans une analyse de sensibilité utilisant tous les emplacements disponibles (augmentant la proportion d'enregistrements diurnes, en particulier dans les régions où les taux d'échantillonnage sont plus élevés), le taux d'excursion semblait négativement associé

au ratio-empreinte humaine (matériel supplémentaire électronique, Tableau S9). Les mécanismes écologiques potentiels, tels que l'évitement spécifique à certaines heures des éléments humains ou les contraintes imposées par les limites de l'habitat, restent des hypothèses et nécessitent des analyses ciblées qui dépassent le cadre de notre étude. Il est également possible que ce schéma reflète des différences régionales dans l'effort d'échantillonnage plutôt qu'une véritable relation écologique, ce qui souligne l'importance d'utiliser un ensemble de données standardisé pour comparer les individus et les régions.

Bien que les excursions pendant la saison des amours soutiennent l'hypothèse de la recherche d'un partenaire comme tactique d'accouplement alternative chez le lynx, plusieurs limites doivent être prises en compte. **Premièrement**, malgré des taux d'excursion globalement biaisés en faveur des mâles, aucune excursion masculine n'a été enregistrée dans les montagnes du Jura ou en Estonie (matériel supplémentaire électronique, Tableau S5), probablement en raison de la petite taille des échantillons (matériel supplémentaire électronique, Tableau S4). **Deuxièmement**, la répétition des analyses à l'aide des limites du domaine vital basées sur le MCP (à la place du LoCH) et le recalcul des mesures d'excursion à l'aide de tous les emplacements disponibles ont donné des résultats cohérents, avec une prédominance masculine dans l'écorégion sud, confirmant ainsi que nos conclusions n'étaient pas influencées par des choix analytiques (matériel supplémentaire électronique, Tableau S8).

Dans les écorégions centrale et nord, des échantillons plus petits et déséquilibrés entre les sexes ($\approx 2:1$ femelles:mâles) ont élargi les intervalles de confiance, **réduisant** la précision plutôt qu'introduisant un biais systématique ; nous avons donc interprété les différences régionales avec prudence. **Troisièmement**, les estimations impliquant l'indice d'empreinte humaine (HFI ; 2009) doivent également être considérées avec prudence en raison du décalage temporel avec certains enregistrements télémétriques (1995-2023). **En outre**, bien que nous ayons évalué le chevauchement spatio-temporel entre les excursions et les événements de conception, le manque de données génétiques et de données sur les naissances a empêché d'établir des liens solides avec le succès reproductif. Bien que notre étude ne puisse confirmer si les excursions ont directement conduit à la reproduction, leur importance potentielle pour la conservation mérite notre attention. **Si ces mouvements facilitent l'accouplement en dehors des groupes familiaux** (par exemple ceux des Carpates [99] et de Finlande [100]), ils peuvent favoriser les échanges génétiques et atténuer la consanguinité. Ce rôle pourrait être particulièrement crucial lorsque les partenaires locaux sont absents ou éloignés pendant la saison des amours, contribuant ainsi à maintenir les taux de reproduction et la résilience des populations. Compte tenu de la corrélation positive entre les distances géographiques et génétiques [101], les excursions pourraient favoriser la viabilité et la connectivité à long terme des populations, en particulier dans les petites populations nouvellement établies ou les populations présentant une mortalité anthropique élevée.

5. Conclusion

Notre étude a mis en évidence des excursions extraterritoriales à prédominance masculine chez le lynx Eurasien pendant la saison des amours, probablement dans le but de maximiser les opportunités d'accouplement et de faciliter les rencontres avec des femelles réceptives. Cette analyse paneuropéenne apporte un nouvel éclairage sur les stratégies d'accouplement chez les félinés et met en évidence leur rôle potentiel dans la **réduction des effets fondateurs** en augmentant les probabilités de rencontres amoureuses, en particulier dans les

populations de petite taille ou nouvellement établies. Il est important de reconnaître ces schémas pour la conservation, car ces excursions peuvent accroître l'exposition aux risques anthropiques, notamment la mortalité routière, le braconnage et les conflits entre l'homme et la faune sauvage, en particulier dans les paysages dominés par l'homme d'Europe centrale et méridionale. Du point de vue de la surveillance, ces comportements ont des implications directes pour les recensements de populations de lynx. Ils devraient être pris en compte dans la conception des études par pièges photographiques combinées à la capture-recapture spatiale, la principale approche de surveillance des félinés en Europe [102], et sont susceptibles d'être pertinents pour d'autres félinés ayant des comportements de déplacement similaires. Dans la mesure du possible, les recensements devraient éviter la saison des amours, en particulier dans les zones faisant l'objet d'un renforcement par translocation. Si les recensements doivent être effectués pendant cette période, les analyses devraient tenir compte explicitement des mouvements extraterritoriaux afin de réduire les biais dans les estimations de population.

References

1. Pedersen MC, Dunn PO, Whittingham LA. 2006 Extraterritorial forays are related to a male ornamental trait in the common yellowthroat. *Anim. Behav.* **72**, 479–486. (doi:10.1016/j.anbehav.2006.02.010)
2. Schlicht L, Valcu M, Kempenaers B. 2015 Male extraterritorial behavior predicts extrapair paternity pattern in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Behav. Ecol.* **26**, 1404–1413. (doi:10.1093/beheco/arv076)
3. Iossa G, Soulsbury CD, Baker PJ, Harris S. 2008 Body mass, territory size, and life-history tactics in a socially monogamous canid, the Red Fox *Vulpes vulpes*. *J. Mammal.* **89**, 1481–1490. (doi:10.1644/07-MAMM-A-405.1)
4. Kelly DJ, Gaughran A, Mullen E, MacWhite T, Maher P, Good M, Marples NM. 2020 Extra territorial excursions by european badgers are not limited by age, sex or season. *Sci. Rep.* **10**, 9665. (doi:10.1038/s41598-020-66809-w)
5. Lane JE, Boutin S, Gunn MR, Coltman DW. 2009 Sexually selected behaviour: red squirrel males search for reproductive success. *J. Anim. Ecol.* **78**, 296–304. (doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01502.x)
6. Debeffe L *et al.* 2014 A one night stand? Reproductive excursions of female roe deer as a breeding dispersal tactic. *Oecologia* **176**, 431–443. (doi:10.1007/s00442-014-3021-8)
7. Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA. 2002 Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* **11**, 2195–2212. (doi:10.1046/j.1365-294x.2002.01613.x)
8. Pontzer H, Kamilar JM. 2009 Great ranging associated with greater reproductive investment in mammals. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **106**, 192–196. (doi:10.1073/pnas.0806105106)
9. Macdonald D, Loveridge A. 2010 *The biology and conservation of wild felids*. Oxford, UK: Oxford University Press.
10. Allen ML, Wittmer HU, Houghtaling P, Smith J, Elbroch LM, Wilms CC. 2015 The role of scent marking in mate selection by female pumas (*Puma concolor*). *PLoS One* **10**, e0139087. (doi:10.1371/journal.pone.0139087)
11. Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE. 2008 A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 19052–19059. (doi:10.1073/pnas.0800375105)
12. Caro TM, Collins DA. 1987 Male cheetah social organization and territoriality. *Ethology* **74**, 52–64. (doi:10.1111/j.1439-0310.1987.tb00921.x)
13. Sandell M. 1989 The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (ed. JL Gittleman), pp. 164–182. Boston, MA: Springer. (doi:10.1007/978-1-4757-4716-4_7)
14. le Roex N, Mann GKH, Hunter LTB, Balme GA. 2022 Relaxed territoriality amid female trickery in a solitary carnivore. *Anim. Behav.* **194**, 225–231. (doi:10.1016/j.anbehav.2022.09.022)

15. Clutton-Brock TH. 1989 Review lecture: mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond. B* **236**, 339–372. (doi:10.1098/rspb.1989.0027)
16. Sandell M, Liberg O. 1992 Roamers and stayers: a model on male mating tactics and mating systems. *Am. Nat.* **139**, 177–189. (doi:10.1086/285319)
17. Palomares F, Lucena-Pérez M, López-Bao JV, Godoy JA. 2017 Territoriality ensures paternity in a solitary carnivore mammal. *Sci. Rep.* **7**, 4494. (doi:10.1038/s41598-017-04820-4)
18. Wolff JO, Peterson JA. 1998 An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethol. Ecol. Evol.* **10**, 227–239. (doi:10.1080/08927014.1998.9522854)
19. Andersson M, Simmons LW. 2006 Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 296–302. (doi:10.1016/j.tree.2006.03.015)
20. Wolff JO, Macdonald DW. 2004 Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 127–134. (doi:10.1016/j.tree.2003.12.009)
21. Breitenmoser-Würsten C, Zimmermann F, Molinari-Jobin A, Molinari P, Capt S, Vandel JM, Stahl P, Breitenmoser U. 2007 Spatial and social stability of a Eurasian lynx *Lynx lynx* population: an assessment of 10 years of observation in the Jura Mountains. *Wildlife Biol.* **13**, 365–380. (doi:10.2981/0909-6396(2007)13[365:SASSOA]2.0.CO;2)
22. Schmidt K, Jędrzejewski W, Okarma H. 1997 Spatial organization and social relations in the Eurasian lynx population in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.* **42**, 289–312. (doi:10.4098/at.arch.97-30)
23. Allen ML, Hočevár L, de Groot M, Křofel M. 2017 Where to leave a message? The selection and adaptive significance of scent-marking sites for Eurasian lynx. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **71**, 136. (doi:10.1007/s00265-017-2366-5)
24. Jędrzejewski W, Schmidt K, Okarma H, Kowalczyk R. 2002 Movement pattern and home range use by the Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ann. Zool. Fenn.* **39**, 29–41. <http://www.jstor.org/stable/23735800>
25. Sunde P, Kvam T, Moa P, Negård A, Overskaug K. 2000 Space use by Eurasian lynxes *Lynx lynx* in central Norway. *Acta Theriol.* **45**, 507–524. (doi:10.4098/AT.arch.00-50)
26. Vogt K, Zimmermann F, Kölliker M, Breitenmoser U. 2014 Scent-marking behaviour and social dynamics in a wild population of Eurasian lynx *Lynx lynx*. *Behav. Process.* **106**, 98–106. (doi:10.1016/j.beproc.2014.04.017)
27. Breitenmoser U, Kaczensky P, Dötterer M, Breitenmoser-Würsten C, Capt S, Bernhart F, Liberek M. 1993 Spatial organization and recruitment of lynx (*Lynx lynx*) in a re-introduced population in the Swiss Jura Mountains. *J. Zool.* **231**, 449–464. (doi:10.1111/j.1469-7998.1993.tb01931.x)
28. Křofel M *et al.* 2025 Multidisciplinary monitoring and stakeholder engagement support large carnivore restoration in human-dominated landscape. *Ecol. Appl.* **35**, e70052. (doi:10.1002/eap.70052)
29. Schmidt K. 2008 Behavioural and spatial adaptation of the Eurasian lynx to a decline in prey availability. *Acta Theriol.* **53**, 1–16. (doi:10.1007/bf03194274)
30. Sullivan JD, Ditchkoff SS, Collier BA, Ruth CR, Raglin JB. 2017 Breeding behavior of female white-tailed deer relative to conception: evidence for female mate choice. *Ecol. Evol.* **7**, 2395–2402. (doi:10.1002/ece3.2845)
31. Andrews CJ, Thomas DG, Yapura J, Potter MA. 2019 Reproductive biology of the 38 extant felid species: a review. *Mammal Rev.* **49**, 16–30. (doi:10.1111/mam.12145)
32. Axnér E, Payan-Carreira R, Setterlind P, Åsbrink J, Söderberg A. 2013 Collection of field reproductive data from carcasses of the female Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Theriogenology* **80**, 839–849. (doi:10.1016/j.theriogenology.2013.06.015)
33. Painer J, Jewgenow K, Dehnhard M, Arnemo JM, Linnell JDC, Odden J, Hildebrandt TB, Goeritz F. 2014 Physiologically persistent Corpora lutea in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) – longitudinal ultrasound and endocrine examinations intra-vitam. *PLoS One* **9**, e90469. (doi:10.1371/journal.pone.0090469)
34. Jewgenow K, Painer J, Amelkina O, Dehnhard M, Goeritz F. 2014 Lynx reproduction: long-lasting life cycle of corpora lutea in a feline species. *Reprod. Biol.* **14**, 83–88. (doi:10.1016/j.repbio.2014.03.002)
35. Mattisson J *et al.* 2022 Timing and synchrony of birth in Eurasian lynx across Europe. *Ecol. Evol.* **12**, e9147. (doi:10.1002/ece3.9147)
36. Breitenmoser U. 1998 Large predators in the alps: the fall and rise of man's competitors. *Biol. Conserv.* **83**, 279–289. (doi:10.1016/S0006-3207(97)00084-0)
37. Linnell JDC, Breitenmoser U, Breitenmoser-Würsten C, Odden J, von Arx M. 2009 Recovery of Eurasian lynx in Europe: what part has reintroduction played? In *Reintroduction of top-order predators* (eds MW Hayward, MJ Somers), pp. 72–91. Oxford, UK: Blackwell Publishing. (doi:10.1002/9781444312034)
38. Kaczensky P, Ranc N, Hatlauf J, Payne JC, Boitani L. 2024 Large carnivore distribution maps and population updates 2017–2022/23. In *Report to the European Commission Under Contract no. 09.0201/2023/907799/SER/ENV.D.3: 'Support for coexistence with large carnivores', B.4 Update of the Distribution Maps*, 133. IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) and Istituto di Ecologia Applicata (IEA).
39. Jule KR, Leaver LA, Lea SEG. 2008 The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: a review and analysis. *Biol. Conserv.* **141**, 355–363. (doi:10.1016/j.biocon.2007.11.007)
40. Cisneros-Araujo P *et al.* 2024 Born to be wild: captive-born and wild Iberian lynx (*Lynx pardinus*) reveal space-use similarities when reintroduced for species conservation concerns. *Biol. Conserv.* **294**, 110646. (doi:10.1016/j.biocon.2024.110646)
41. Topličanec I, Gomerčić T, Černe R, Křofel M, Pop IM, Kubala J, Tām B, Blašković S, Sindičić M. 2022 Early post-release behaviour of Eurasian lynx translocated to the transboundary region of the Dinaric Mountains. *J. Vertebr. Biol.* **71**, 22064. (doi:10.25225/jvb.22064)
42. Skorupski J, Tracz M, Tracz M, Śmietana P. 2022 Assessment of Eurasian lynx reintroduction success and mortality risk in North-West Poland. *Sci. Rep.* **12**, 12366. (doi:10.1038/s41598-022-16589-2)
43. Vandel JM, Stahl P, Herrenschmidt V, Marboutin E. 2006 Reintroduction of the lynx into the Vosges mountain massif: from animal survival and movements to population development. *Biol. Conserv.* **131**, 370–385. (doi:10.1016/j.biocon.2006.02.012)
44. Kokko H, Rankin DJ. 2006 Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Phil. Trans. R. Soc. B* **361**, 319–334. (doi:10.1098/rstb.2005.1784)
45. Křofel M, Kos I. 2009 Recording the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) vocalization sequences on Snežnik plateau, Slovenia Beleženje sekvenc oglašanja evrazijskega risa (*Lynx lynx*) na Snežniški planoti. *Nat. Slov.* **11**, 71–72. (doi:10.14720/ns.11.1.71-72)
46. Norris DR, Stutchbury BJM. 2001 Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conserv. Biol.* **15**, 729–736. (doi:10.1046/j.1523-1739.2001.015003729.x)

47. Ramos AG, Nunziata SO, Lance SL, Rodríguez C, Faircloth BC, Gowaty PA, Drummond H. 2014 Habitat structure and colony structure constrain extrapair paternity in a colonial bird. *Anim. Behav.* **95**, 121–127. (doi:10.1016/j.anbehav.2014.07.003)
48. Giuntini S, Pedrucci L. 2023 Sex and the patch: the influence of habitat fragmentation on terrestrial vertebrates' mating strategies. *Ethol. Ecol. Evol.* **35**, 269–298. (doi:10.1080/03949370.2022.2059787)
49. Lane JE, Forrest MNK, Willis CKR. 2011 Anthropogenic influences on natural animal mating systems. *Anim. Behav.* **81**, 909–917. (doi:10.1016/j.anbehav.2011.02.003)
50. Ripari L *et al.* 2022 Human disturbance is the most limiting factor driving habitat selection of a large carnivore throughout Continental Europe. *Biol. Conserv.* **266**, 109446. (doi:10.1016/j.biocon.2021.109446)
51. Bull JK, Heurich M, Saveljev AP, Schmidt K, Fickel J, Förster DW. 2016 The effect of reintroductions on the genetic variability in Eurasian lynx populations: the cases of Bohemian–Bavarian and Vosges–Palatinian populations. *Conserv. Genet.* **17**, 1229–1234. (doi:10.1007/s10592-016-0839-0)
52. Mueller SA, Reiners TE, Middelhoff TL, Anders O, Kasperkiewicz A, Nowak C. 2020 The rise of a large carnivore population in Central Europe: genetic evaluation of lynx reintroduction in the Harz Mountains. *Conserv. Genet.* **21**, 577–587. (doi:10.1007/s10592-020-01270-w)
53. Mueller SA *et al.* 2022 Genome-wide diversity loss in reintroduced Eurasian lynx populations urges immediate conservation management. *Biol. Conserv.* **266**, 109442. (doi:10.1016/j.biocon.2021.109442)
54. Sindičić M, Polanc P, Gomerčić T, Jelenčić M, Huber Đ, Trontelj P, Skrbinišek T. 2013 Genetic data confirm critical status of the reintroduced Dinaric population of Eurasian lynx. *Conserv. Genet.* **14**, 1009–1018. (doi:10.1007/s10592-013-0491-x)
55. Venter O *et al.* 2016 Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Sci. Data* **3**, 160067. (doi:10.1038/sdata.2016.67)
56. Urbano F, Cagnacci F, InitiativeEC. 2021 Data management and sharing for collaborative science: lessons learnt from the euromammals initiative. *Front. Ecol. Evol.* **9**, 727023. (doi:10.3389/fevo.2021.727023)
57. R Core Team. 2023 R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
58. Bunnefeld N, Börger L, van Moorter B, Rolandsen CM, Dettki H, Solberg EJ, Ericsson G. 2011 A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *J. Anim. Ecol.* **80**, 466–476. (doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01776.x)
59. Fleming CH, Calabrese JM, Mueller T, Olson KA, Leimgruber P, Fagan WF. 2014 From fine-scale foraging to home ranges: a semivariance approach to identifying movement modes across spatiotemporal scales. *Am. Nat.* **183**, E154–67. (doi:10.1086/675504)
60. Calabrese JM, Fleming CH, Gurarie E. 2016 ctmm: anrpackage for analyzing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. *Methods Ecol. Evol.* **7**, 1124–1132. (doi:10.1111/2041-210x.12559)
61. Signer J, Fieberg J, Avgar T. 2019 Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecol. Evol.* **9**, 880–890. (doi:10.1002/ece3.4823)
62. Dalpiaz N *et al.* 2025 Variability in the movement and foraging behaviour of female Eurasian lynx during the denning season across Europe. *Oikos* **e11502**. (doi:10.1002/oik.11502)
63. Noonan MJ *et al.* 2019 A comprehensive analysis of autocorrelation and bias in home range estimation. *Ecol. Monogr.* **89**, 1344. (doi:10.1002/ecm.1344)
64. Heurich M *et al.* 2014 Activity patterns of Eurasian lynx are modulated by light regime and individual traits over a wide latitudinal range. *PLoS One* **9**, e114143. (doi:10.1371/journal.pone.0114143)
65. Hayward MW *et al.* 2007 The reintroduction of large carnivores to the Eastern Cape, South Africa: an assessment. *Oryx* **41**, 205–214. (doi:10.1017/s0030605307001767)
66. Calenge C, Fortmann-Roe S. 2023 adehabitatHR: home range estimation. R package version 0.4.21. (doi:10.32614/cran.package.adehabitatHR). See <https://CRAN.R-project.org/package=adehabitatHR>.
67. Hansen KW, Jordan NR, Claese MJ, Suraci JP, McNutt JW, Dhruv A, Wilmers CC. 2024 Experimental modification of African wild dog movement and behavior using translocated conspecific scent. *Biol. Conserv.* **294**, 110645. (doi:10.1016/j.biocon.2024.110645)
68. Getz WM, Fortmann-Roe S, Cross PC, Lyons AJ, Ryan SJ, Wilmers CC. 2007 LoCoH: nonparametric kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions. *PLoS One* **2**, e207. (doi:10.1371/journal.pone.0000207)
69. Worton BJ. 1995 A convex hull-based estimator of home-range size. *Biometrics* **51**, 1206. (doi:10.2307/2533254)
70. Krofel M, Hočevár L, Allen ML. 2017 Does human infrastructure shape scent marking in a solitary felid? *Mamm. Biol.* **87**, 36–39. (doi:10.1016/j.mambio.2017.05.003)
71. Davison AC, Hinkley DV. 1997 *Bootstrap methods and their application*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. (doi:10.1017/cbo9780511802843)
72. Mann HB, Whitney DR. 1947 On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Statist.* **18**, 50–60. (doi:10.1214/aoms/1177730491)
73. Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M, Bolker BM. 2017 glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R. J.* **9**, 378. (doi:10.32614/RJ-2017-066)
74. Hartig F. 2022 DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level / mixed) regression models. R package version 0.4.6. See <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.
75. Wickham H. 2016 *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*, pp. 189–201. New York, NY: Springer International Publishing. (doi:10.1007/978-3-319-24277-4_9)
76. Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. 2010 A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* **1**, 3–14. (doi:10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x)
77. Bartoni K. 2022 MuMIn: multi-model inference. R package version 1.46.0. See <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
78. Anderson DR, Burnham KP. 2002 Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *J. Wildl. Manage.* **66**, 912. (doi:10.2307/3803155)
79. Börger L, Franconi N, De michele G, Gantz A, Meschi F, Manica A, Lovari S, Coulson T. 2006 Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *J. Anim. Ecol.* **75**, 1393–1405. (doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01164.x)
80. Belden RC, McCown JW. 1996 *Florida panther reintroduction feasibility study*. Florida Game and Fresh Water Fish Commission. Final report, study no. 7507.
81. Lodé T. 2001 Mating system and genetic variance in a polygynous mustelid, the European polecat. *Genes Genet. Syst.* **76**, 221–227. (doi:10.1266/ggs.76.221)
82. Mattisson J, Segerström P, Persson J, Aronsson M, Rauset GR, Samelius G, Andrén H. 2013 Lethal male–male interactions in Eurasian lynx. *Mamm. Biol.* **78**, 304–308. (doi:10.1016/j.mambio.2012.11.006)
83. Mattisson J, Odden J, Nilsen EB, Linnell JDC, Persson J, Andrén H. 2011 Factors affecting Eurasian lynx kill rates on semi-domestic reindeer in northern Scandinavia: can ecological research contribute to the development of a fair compensation system? *Biol. Conserv.* **144**, biocon.2011.09.004. (doi:10.1016/j.biocon.2011.09.004)
84. Aronsson M, Low M, López-Bao JV, Persson J, Odden J, Linnell JDC, Andrén H. 2016 Intensity of space use reveals conditional sex-specific effects of prey and conspecific density on home range size. *Ecol. Evol.* **6**, 2957–2967. (doi:10.1002/ece3.2032)
85. López-Bao JV, Rodríguez A, Delibes M, Fedriani JM, Calzada J, Ferreras P, Palomares F. 2014 Revisiting food-based models of territoriality in solitary predators. *J. Anim. Ecol.* **83**, 934–942. (doi:10.1111/1365-2656.12226)
86. Oftedal OT, Gittleman JL. 1989 Patterns of energy output during reproduction in carnivores. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (ed. JL Gittleman), pp. 355–378. Boston, MA: Springer. (doi:10.1007/978-1-4613-0855-3_14)

87. Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP. 1999 What is the Allee effect? *Oikos* **87**, 185. (doi:10.2307/3547011)
88. Nilsen EB, Bræseth H, Odden J, Linnell JDC. 2012 Quota hunting of Eurasian lynx in Norway: patterns of hunter selection, hunter efficiency and monitoring accuracy. *Eur. J. Wildl. Res.* **58**, 325–333. (doi:10.1007/s10344-011-0585-z)
89. Mengüllioglu D, Edwards S, Hofer H, Berger A. 2021 Female and male Eurasian lynx have distinct spatial tactics at different life-history stages in a high-density population. *Ecol. Evol.* **11**, 10432–10445. (doi:10.1002/ece3.7846)
90. Eberle M, Kappeler PM. 2004 Sex in the dark: determinants and consequences of mixed male mating tactics in *Microcebus murinus*, a small solitary nocturnal primate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **57**, 77–90. (doi:10.1007/s00265-004-0826-1)
91. Weladji RB, Body G, Holand Ø, Meng X, Nieminen M. 2017 Temporal variation in the operational sex ratio and male mating behaviours in reindeer (*Rangifer tarandus*). *Behav. Process.* **140**, 96–103. (doi:10.1016/j.beproc.2017.04.011)
92. Smith BR, Blumstein DT. 2008 Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav. Ecol.* **19**, 448–455. (doi:10.1093/beheco/arm144)
93. Belgrad BA, Griffen BD. 2018 Personality interacts with habitat quality to govern individual mortality and dispersal patterns. *Ecol. Evol.* **8**, 7216–7227. (doi:10.1002/ece3.4257)
94. Rueda C, Jiménez J, Palacios MJ, Margalida A. 2021 Exploratory and territorial behavior in a reintroduced population of Iberian lynx. *Sci. Rep.* **11**, 14148. (doi:10.1038/s41598-021-93673-z)
95. Sarmiento P, Carrapato C, Eira C, Silva JP. 2019 Spatial organization and social relations in a reintroduced population of Endangered Iberian lynx *Lynx pardinus*. *Oryx* **53**, 344–355. (doi:10.1017/s0030605317000370)
96. Tucker MA *et al.* 2018 Moving in the anthropocene: global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science* **359**, 466–469. (doi:10.1126/science.aam9712)
97. Tucker MA *et al.* 2023 Behavioral responses of terrestrial mammals to COVID-19 lockdowns. *Science* **380**, 1059–1064. (doi:10.1126/science.abo6499)
98. Bouyer Y, Gervasi V, Poncin P, Beudels-Jamar RC, Odden J, Linnell JDC. 2015 Tolerance to anthropogenic disturbance by a large carnivore: the case of Eurasian lynx in south-eastern Norway. *Anim. Conserv.* **18**, 271–278. (doi:10.1111/acv.12168)
99. Krojerová-Prokešová J, Turbaková B, Jelenčík M, Bojda M, Kutal M, Skrbínšek T, Koubek P, Bryja J. 2019 Genetic constraints of population expansion of the Carpathian lynx at the western edge of its native distribution range in Central Europe. *Heredity* **122**, 785–799. (doi:10.1038/s41437-018-0167-x)
100. Holmala K, Herrero A, Kopatz A, Schregel J, Eiken HG, Hagen SB. 2018 Genetic evidence of female kin clusters in a continuous population of a solitary carnivore, the Eurasian lynx. *Ecol. Evol.* **8**, 10964–10975. (doi:10.1002/ece3.4562)
101. Schmidt K, Ratkiewicz M, Konopiński MK. 2011 The importance of genetic variability and population differentiation in the Eurasian lynx *Lynx lynx* for conservation, in the context of habitat and climate change. *Mammal Rev.* **41**, 112–124. (doi:10.1111/j.1365-2907.2010.00180.x)
102. Palmero S, Premier J, Kramer-Schadt S, Monterroso P, Heurich M. 2023 Sampling variables and their thresholds for the precise estimation of wild felid population density with camera traps and spatial capture–recapture methods. *Mammal Rev.* **53**, 223–237. (doi:10.1111/mam.12320)
103. Liang Y *et al.* 2025 Extra-territorial excursions of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) during the mating season across Europe. Zenodo. (doi:10.5281/zenodo.17492205)
104. Liang Y *et al.* 2025 Supplementary material from: Extra-territorial excursions of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) during the mating season across Europe. Figshare. (doi:10.6084/m9.figshare.c.8171352)