

Les loups sur la glace : utilisation de l'habitat et sélection des plans d'eau par les loups pendant l'hiver

Animal Behaviour 231 (2026) 123401

Contents lists available at ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav

Wolves on ice: habitat use and selection of water bodies by wolves during winter

Wessel Veenbrink ^{a, *}, Barbara Zimmermann ^a, Håkan Sand ^b, Camilla Wikenros ^b, Petter Wabakken ^a, Martin Mayer ^{a, c}

^a Department of Forestry and Wildlife Management, University of Inland Norway, Koppang, Norway
^b Department of Ecology, Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden
^c Department of Ecoscience, Aarhus University, Aarhus, Denmark



Résumé

Les mammifères terrestres sont liés à bien des égards aux plans d'eau, bien que les études sur le choix de l'habitat dans les paysages anthropiques négligent souvent l'importance de l'eau. La recolonisation de certaines régions d'Europe par le loup gris, *Canis lupus*, ainsi que les progrès de la technologie GPS, ont permis d'étudier en détail les déplacements spatiaux de ce grand carnivore dans des paysages influencés par l'homme. Nous avons étudié l'utilisation, la sélection de l'habitat et la longueur des déplacements des loups par rapport aux plans d'eau dans la forêt boréale pendant l'hiver. Nous avons émis l'hypothèse que les loups choisissent les plans d'eau les plus grands pendant les périodes de gel et les utilisent comme couloirs de déplacement pour se déplacer efficacement, à l'instar des routes forestières. Nous avons utilisé des analyses de sélection des pas à partir des données de 71 loups adultes équipés de colliers GPS dans 44 territoires de loups en Scandinavie afin d'étudier la sélection de l'habitat en fonction des plans d'eau, de l'heure de la journée et de la saison. L'étude comprenait plus de 50 000 positions GPS enregistrées toutes les 4 heures entre 2001 et 2023. Les loups ont choisi les lacs et les rivières pendant les périodes de gel, en particulier la nuit, la longueur de leurs pas augmentant lorsqu'ils se déplaçaient sur la glace. La neige profonde a généralement entravé la longueur des pas des loups, mais pas plus sur l'eau gelée que dans d'autres habitats. Ces résultats indiquent que les loups utilisent les plans d'eau gelés comme couloirs de déplacement pour faciliter leur mobilité pendant l'hiver, peut-être afin de réduire le risque de rencontre avec des humains. Nos conclusions soulignent la capacité d'adaptation des loups et, plus généralement, contribuent à notre compréhension des schémas de déplacement et de l'utilisation de l'espace par les mammifères dans la zone boréale. © 2025 Les auteurs). Publié par Elsevier Ltd pour le compte de l'Association for the Study of Animal Behaviour. Il s'agit d'un article en libre accès sous licence CC BY (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Mots-clés : plan d'eau gelé, sélection de l'habitat, zone riveraine, route, Scandinavie, analyse de la sélection des pas

INTRODUCTION

Les plans d'eau relient les systèmes trophiques aquatiques et terrestres, augmentant ainsi la productivité, la richesse et la diversité des espèces dans les zones environnantes (Burgis et al., 2007). La plupart des mammifères terrestres sont en partie liés aux zones riveraines, car celles-ci constituent la principale source d'eau douce nécessaire à leur hydratation, à leurs fonctions corporelles et à leur thermorégulation (Campbell & Norman, 1998 ; Degen, 1997). Plusieurs mammifères prédateurs terrestres se sont adaptés pour utiliser l'eau, comme les ours bruns, *Ursus arctos*, qui chassent le saumon migrateur, *Oncorhynchus keta* (Levi et al., 2020 ; Mangipane et al., 2020) ; les jaguars, *Panthera onca*, qui chassent des proies aquatiques (Franco et al., 2018) ; et les loups, *Canis lupus*, qui tendent des embuscades aux castors d'Amérique du Nord, *Castor canadensis*, et pêchent (Freund et al., 2023 ; Gable et al., 2018).

Les plans d'eau sont fortement affectés par la **saisonnalité**, en particulier dans les régions boréales et arctiques de l'hémisphère nord. Les grandes étendues d'eau libre (lacs et, dans une moindre mesure, rivières) pendant l'été peuvent entraver les déplacements et **fragmenter** le paysage (Leblond et al., 2016 ; Newton et al., 2017) tout en fournissant des ressources. En hiver, une grande partie de cette eau gèle et laisse place à de nouveaux terrains (Banfield, 1954). Cela peut faciliter les déplacements, réduisant ainsi les coûts énergétiques. Par exemple, les ours polaires, *Ursus maritimus* (Pagano et al., 2021), les renards arctiques, *Vulpes lagopus* (Pamperin et al., 2008) et les caribous, *Rangifer tarandus caribou* (Leblond et al., 2016), utilisent la glace (de mer) comme partie intégrante de leur domaine vital et pour leurs mouvements de migration et de dispersion. **Cependant**, la question de savoir si et comment la disponibilité des plans d'eau affecte l'écologie et l'utilisation de l'espace par les espèces terrestres dans les écosystèmes boréaux, en particulier en Scandinavie, est un sujet négligé dans la recherche écologique.

Le loup gris, *C. lupus*, l'un des principaux prédateurs au sommet de la chaîne alimentaire des écosystèmes boréaux, a recolonisé une grande partie de l'Europe du Nord depuis sa quasi-extinction (Chapron et al., 2014 ; Ordiz et al., 2015 ; Wabakken et al., 2001). Il a été démontré précédemment que les loups utilisent les plans d'eau pour se nourrir et se déplacer en Amérique du Nord (Latham et al., 2011 ; Mech, 1981), en particulier le long de la côte nord-ouest du Pacifique (Roffler et al., 2018). Par exemple, on a constaté que les loups chassent fréquemment près des plans d'eau (Bojarska et al., 2017 ; K. E. Kunkel & Pletscher, 2000) et sur la glace (Kauffman et al., 2007 ; McPhee et al., 2012 ; Webb, 2010), tandis que les proies ongulées cherchent refuge dans l'eau comme stratégie de survie (Mech et al., 2015). **De plus**, les **plans d'eau gelés** pourraient servir de **corridors** de déplacement (Kingdon et al., 2025 ; Kittle et al., 2017 ; Newton et al., 2017), à l'instar des routes, des sentiers et des lignes électriques (Johnson-Bice et al., 2023 ; Muhly et al., 2019). **Cependant**, l'utilisation des infrastructures humaines par les loups, en particulier les routes principales, est principalement limitée à la nuit et varie en fonction de la densité routière, probablement afin de maintenir un comportement discret vis-à-vis des humains (Bojarska et al., 2020 ; Zimmermann et al., 2014). **Ainsi**, les plans d'eau gelés peuvent être utilisés comme corridors de déplacement lorsque l'influence humaine est forte, car les loups ont tendance à éviter les zones à forte densité humaine, qu'ils perçoivent comme un risque (Hebblewhite & Merrill, 2008 ; Ordiz et al., 2015). **À l'inverse**, les grands fleuves sont situés au fond des vallées, où la neige est moins

profonde et où les proies s'accumulent pendant l'hiver (Bunnefeld et al., 2011 ; Mysterud et al., 2011 ; Ordiz et al., 2020), mais où se trouvent également des routes et des habitations.

On sait que la neige affecte les mammifères de la zone boréale (Boelman et al., 2019), entraînant une augmentation des coûts énergétiques liés aux déplacements (Crête & Larivière, 2003) et une diminution de l'activité motrice (Droghini & Boutin, 2018a, 2018b ; Melin et al., 2023). **Par conséquent**, les loups pourraient choisir des habitats où la profondeur de neige est moindre pendant les périodes de fortes chutes de neige (K. Kunkel & Pletscher, 2001). La neige pourrait être moins profonde sur l'eau gelée, car elle fond et gèle à plusieurs reprises sur la glace et forme de la neige-glace (Jeffries et al., 2005), ou elle est emportée par le vent sur les grands lacs (Bengtsson, 1986 ; Burgis et al., 2007) ou commencer à s'accumuler plus tardivement que sur les terres environnantes si l'eau n'est pas encore gelée lors des premières chutes de neige. **Cependant**, les routes forestières sont déneigées de manière irrégulière (Zimmermann et al., 2014) et seulement partiellement, ce qui entraîne probablement une augmentation du trafic humain sur les sections déneigées et une accumulation de neige profonde défavorable à la mobilité sur les sections non déneigées.

Dans l'ensemble, on sait peu de choses sur l'importance de l'eau pour les loups en Europe, y compris en Scandinavie, et sur l'influence de la glace. L'objectif principal de cette étude était d'étudier l'utilisation et la sélection de l'habitat des loups par rapport aux plans d'eau pendant l'hiver. Nous avons émis l'hypothèse (**H1**) que les loups sélectionneraient les plans d'eau en fonction de leur capacité à faciliter ou à entraver leurs déplacements. Nous avons prédit que les loups choisiraient les plans d'eau plus grands recouverts de glace (lacs, rivières) pour les utiliser comme couloirs de déplacement (similaires à des routes), mais qu'ils les éviteraient pendant les périodes sans glace, car ceux-ci pourraient alors plutôt entraver leurs déplacements (alors que nous nous attendions à ce que les petits cours d'eau ne facilitent ni n'entravent les déplacements, indépendamment de la couverture de glace).

De plus, nous avons émis l'hypothèse (**H2**) que les loups adapteraient leur utilisation des plans d'eau en fonction de l'heure de la journée, en fonction de leurs habitudes d'activité et du risque de rencontre avec des humains. Nous avons prédit qu'ils utiliseraient davantage les plans d'eau gelés pendant la nuit, lorsque les loups sont généralement plus actifs et que le risque de rencontre avec des humains est faible, et que pendant la journée, les loups choisiraient les rivières recouvertes de glace pour se déplacer plutôt que les routes ou les lacs (dépourvus de couverture végétale) afin de réduire le risque de rencontre avec des humains. **En outre**, nous avons émis l'hypothèse (**H3**) que les distances parcourues par les loups varieraient en fonction des caractéristiques des plans d'eau et de la profondeur de la neige, en raison de leur incidence sur l'efficacité des déplacements. Nous avons donc prédit une **augmentation** de la **longueur des pas** des loups lorsqu'ils se déplacent sur la glace, car les plans d'eau gelés facilitent les déplacements linéaires et peuvent présenter une profondeur de neige moindre que les habitats environnants. **Enfin**, nous avons émis l'hypothèse (**H4**) que la profondeur de la neige influencerait sur l'utilisation des routes forestières par les loups, selon que celles-ci sont déneigées ou non. Nous avons prédit que les loups réduiraient leur utilisation des routes forestières lorsque la neige est plus profonde et que les routes ne sont pas déneigées, car la neige plus profonde entrave l'efficacité des déplacements, les obligeant à choisir des sections de route déneigées où le risque de rencontre avec des humains est plus élevé (en raison de la concentration du trafic à ces endroits). **À travers ces hypothèses**, cette

par km². Les territoires avaient une densité de population humaine moyenne de 8,32 personnes par km² (Earth Science Data System, NASA, 2024). La longueur moyenne du rivage était de 2012 ± 1598 km par territoire (lacs 605 ± 516 km, rivières 286 ± 342 km, ruisseaux 1120 ± 883 km). La densité fluviale par territoire était de 0,22 + 0,14 km/km². La superficie moyenne couverte par les lacs par territoire était de 60 ± 57 km². La principale proie des loups Scandinaves est l'élan, *Alces alces*, qui représente 73% de la biomasse alimentaire pendant l'hiver, le chevreuil étant une espèce proie secondaire (Sand et al., 2016). Les proies plus petites comprennent le castor Eurasiens (*Castor fiber*), le blaireau (*Meles meles*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), le lièvre variable (*Lepus timidus*), le tétras lyre (*Tetrao urogallus*) et le tétras lyre (*Lyrurus tetrix*) (Di Bernardi et al., 2021 ; Sand et al., 2016).

Préparation des données GPS

L'ensemble de données original comprenait 72 360 positions GPS hivernales, définies entre le 10 octobre (généralement la première couverture de glace) et le 1^{er} mai (généralement la dernière couverture de glace) pour 92 loups. Nous avons supprimé les 7 premiers jours de données après la capture d'un individu et avons utilisé les données des hivers où un individu disposait de plus de 14 jours de données. **De plus**, comme les couples reproducteurs se déplacent principalement ensemble (Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Nordli et al., 2023), nous n'avons conservé que l'individu présentant le plus grand nombre de positions GPS par territoire et par hiver si les deux adultes étaient équipés d'un collier. Nous avons converti les positions GPS individuelles des loups en traces, à l'aide de la fonction `make_track` du package `R amt` (Signer et al., 2019, 2024), pour l'analyse de sélection des étapes (SSA) (Avgar et al., 2016) dans R (R Core Team, 2024). **Nous avons rééchantillonné les traces à des positions toutes les 4 heures avec une tolérance de 15 minutes, puis nous les avons transformées en pas (distance parcourue entre les positions GPS toutes les 4 heures)** à l'aide de la fonction `steps_by_burst`. Après le rééchantillonnage, nous avons obtenu 50 077 pas réels toutes les 4 heures provenant de 71 individus (44 territoires). Chaque pas réel comprend une position de départ et d'arrivée, un angle de virage et une longueur de pas. À l'aide de la fonction `random_steps`, nous avons généré 10 pas aléatoires pour chaque pas réel (Signer et al., 2019 ; Zimmermann et al., 2014). Cela a permis de créer un ensemble de données regroupant les pas des loups, chaque ensemble comprenant un pas réel et 10 pas aléatoires, pour un total de 549 871 pas. Chaque ensemble de pas réels et aléatoires s'est vu attribuer un identifiant de pas.

Données climatiques

Pour déterminer les périodes pendant lesquelles les plans d'eau étaient recouverts de glace (ci-après « périodes de glace »), nous avons utilisé les données de température quotidiennes obtenues à partir du package `R nasapower` (Sparks et al., 2024), en récupérant les données de la NASA avec une résolution de 0,5 × 0,625 degré (NASA Langley Research Center POWER Project, 2024). Nous avons récupéré les températures moyennes quotidiennes en °C à 2 m au-dessus du sol pour chaque centroïde de territoire. Comme il n'existe pas de données publiques disponibles sur la couverture de glace dans la zone d'étude, et que les différents plans d'eau gèlent à des moments et dans des conditions différentes, nous avons défini les périodes de glace en fonction d'un ensemble d'exigences de base et d'indices climatiques standard (Reig-Gracia et al., 2021). Cela sert d'indicateur et permet de saisir la majeure partie de la période hivernale pendant laquelle les plans d'eau sont gelés. La période de gel

commence lorsque les températures moyennes quotidiennes de l'air sont inférieures à 0°C pendant 14 jours consécutifs (gel moyen). La période de gel **se termine** lorsque la température moyenne quotidienne est supérieure à 0°C pendant 10 jours consécutifs. Les dates des périodes de gel ont ensuite été mises en correspondance avec les positions des loups par date. Cela a permis de créer une colonne binaire indiquant les plans d'eau recouverts de glace (= 1) ou non recouverts de glace (= 0) pour chaque territoire et chaque hiver. **En outre**, nous avons récupéré les données quotidiennes moyennes sur l'épaisseur de la neige en cm pour chaque territoire et chaque hiver à partir du package *nasapower* (Sparks et al., 2024).

Variables paysagères et humaines

Pour les variables paysagères et anthropiques, nous avons utilisé plusieurs couches vectorielles et raster, qui ont été traitées dans QGIS 3.28.14-Firenze (QGIS Development Team, 2024). Les données vectorielles SIG pour l'eau, les routes et les bâtiments ont été récupérées auprès de la Direction Norvégienne des ressources en eau et de l'énergie (NVE, 2024) et N50-kartdata auprès de l'Autorité cartographique Norvégienne (Kartverket, 2024) pour la Norvège, et Topografi 50 auprès du Service topographique suédois pour la Suède (Lantmateriet, 2024). Nous avons classé les plans d'eau en lacs, rivières (> 5 m de largeur) ou ruisseaux (tous les plans d'eau plus petits). Nous avons classé les routes en routes forestières ou routes principales. Les routes forestières étaient principalement des routes en gravier, tandis que les routes principales étaient goudronnées. Nous avons utilisé la densité de lignes dans QGIS pour générer des cartes de densité des routes forestières et des routes principales. Nous avons utilisé le raster Tree Cover Density de 2012 (résolution spatiale de 20 m), 2015 (20 m) et 2018 (10 m ; Agence européenne pour l'environnement, 2024a) pour tenir compte du type d'habitat, les densités élevées indiquant des forêts denses et les densités faibles indiquant des habitats ouverts. Nous avons utilisé un raster de modèle numérique d'élévation (MNE), composé de données provenant du DTM50 pour la Norvège (Kartverket, 2024) et du quadrillage Markhöjd-modell 50 pour la Suède (Lantmateriet, 2024), tous deux avec une résolution de 50 × 50 m. Enfin, nous avons utilisé le MNE pour générer une couche de pente à l'aide de la fonction de pente dans QGIS.

Nous avons ensuite calculé les distances entre le lac, la rivière, le ruisseau, la route principale, la route forestière et le bâtiment les plus proches à la fin de chaque étape. Nous avons également extrait l'altitude, la pente et les densités des routes principales, des routes forestières et de la couverture arborée à la fin de chaque étape. Afin de déterminer si une étape se trouvait sur l'eau, nous avons créé une zone tampon de 10 m autour des plans d'eau afin de minimiser les étapes potentielles sur les rivages et de tenir compte simultanément des erreurs GPS potentielles. Des études antérieures ont utilisé des distances variables pour classer les positions des loups sur des éléments linéaires, en tenant généralement compte des distances comprises entre 0 et 50 m par rapport à l'élément, en fonction de l'objectif de l'étude (Whittington et al., 2005 ; Zimmermann et al., 2014). Nous avons utilisé le même seuil pour déterminer si les positions des loups se trouvaient sur des routes forestières ou des routes principales. Afin de tenir compte des habitudes des loups, qui sont principalement actifs la nuit et se reposent pendant la journée (Mech, 1992 ; Sand et al., 2005 ; Sunde et al., 2024 ; Theuerkauf et al., 2003), les ensembles de données ont été divisés en jour et nuit à l'aide du package *suncalc* (Thieurmel & Elmarhraoui, 2022), que nous avons utilisé pour calculer les heures de lever et de coucher du soleil pour chaque territoire et chaque date. Les

positions prises entre le lever et le coucher du soleil ont été classées comme journalières et celles entre le coucher et le lever du soleil comme nocturnes. Pour les analyses de sélection des pas, nous avons classé chaque pas en fonction de son horodatage de fin, tandis que pour les analyses de longueur des pas, nous avons utilisé l'horodatage médian entre le début et la fin du pas.

Analyses statistiques

Tout d'abord, nous avons exploré les schémas spatiaux des loups par rapport aux plans d'eau en comparant les proportions de positions qui se terminaient sur des plans d'eau en fonction du type de plan d'eau (lac, rivière, ruisseau), du jour ou de la nuit et des périodes avec ou sans glace. Nous avons utilisé un ensemble de modèles candidats (**Tableau 1**) pour analyser la sélection de l'habitat, consistant en des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) avec une famille binomiale et un lien logit à l'aide du package `glmmTMB` (Brooks et al., 2017). Comme variable de réponse, nous avons utilisé un terme binaire de 1 pour les pas réels et de 0 pour les pas aléatoires. Les modèles complets (**Tableau 1**) comprenaient la présence sur un plan d'eau (on = 1) ou non (off = 0 ; séparément pour les lacs, les rivières et les ruisseaux) comme variables prédictives principales, y compris les interactions avec la variable binaire pour la période de glace. Le terme binaire pour la présence sur les routes forestières a été inclus en interaction avec la profondeur de la neige. En outre, nous avons inclus la distance par rapport au bâtiment le plus proche, la densité des routes principales, la densité des routes forestières, la densité du couvert forestier, la pente et l'altitude comme variables prédictives supplémentaires, afin de tenir compte d'autres facteurs susceptibles d'influencer le choix de l'habitat des loups. Nous avons inclus l'identifiant du pas imbriqué dans l'identifiant du loup afin de nous assurer que le modèle comparait chaque pas réel aux pas aléatoires générés qui lui appartenaient. Nous avons analysé les données séparément pour le jour et la nuit afin de tenir compte des schémas d'activité des loups.

Afin de déterminer si les loups utilisaient les plans d'eau pour se déplacer plus efficacement pendant l'hiver, nous avons utilisé la longueur des pas réels (définie comme la distance parcourue entre les positions GPS toutes les 4 heures) comme variable de réponse et avons exécuté des séries de modèles candidats (**Tableau 1**) GLMM avec une famille gamma et un lien logarithmique. Nous n'avons utilisé ici que les longueurs de pas supérieures à 200 m afin d'exclure les pas des loups au repos, et uniquement les positions GPS pendant les périodes de glace. Le modèle complet (**Tableau 1**) contenait les variables binaires indiquant si le pas actuel et/ou précédent se terminait sur des lacs, des rivières, des ruisseaux ou des routes forestières (un ou les deux sur l'eau/la route = 1, les deux hors de l'eau/la route = 0) afin d'analyser le déplacement vers et depuis ces éléments, y compris les interactions avec la profondeur de la neige. Nous avons inclus les pas se terminant sur des routes forestières comme variable de réponse afin de comparer l'utilisation des plans d'eau avec les couloirs de déplacement déjà connus. Nous n'avons pas inclus les étapes sur les routes principales, car le nombre d'étapes réelles sur les routes principales était faible ($N = 156$ pour tous les individus pendant les périodes de gel). La distance des bâtiments, la densité des routes principales, la densité des routes forestières, l'altitude, la pente et la densité du couvert forestier ont été incluses comme effets fixes et l'identifiant du loup comme effet aléatoire. Là encore, les données ont été analysées séparément pour le jour et la nuit.

Tableau 1. Modèles candidats pour la sélection de l'habitat, y compris le modèle complet et le modèle à interception seule, pour les analyses de la sélection de l'habitat et de la longueur des pas

Model name	Model structure
Habitat selection daytime/night-time models	
Intercept-only model	selection - 1 + (1 Wolf ID / Step ID)
Full model	selection - On lake * Ice period + On river * Ice period + On stream * Ice period + On forest road * Snow depth + Building distance + Main road density + Forest road density + Elevation + Slope + Tree cover density + Sex + (1 Wolf ID / Step ID)
Water model	selection - On lake + On river + On stream + (1 Wolf ID / Step ID)
Water and ice model	selection - On lake * Ice period + On river * Ice period + On stream * Ice period + (1 Wolf ID / Step ID)
Road model	selection - On forest road + (1 Wolf ID / Step ID)
Road and snow model	selection - On forest road * Snow depth + (1 Wolf ID / Step ID)
Human model	selection - Building distance + Main road density + Forest road density + (1 Wolf ID / Step ID)
Landscape model	selection - Elevation + Slope + Tree cover density + Snow depth + (1 Wolf ID / Step ID)
Step length daytime/night-time models	
Intercept-only model	step length - 1 + (1 Wolf ID / Step ID)
Full model	step length - To/from lake * Snow depth + To/from river * Snow depth + To/from stream * Snow depth + To/from forest road * Snow depth + Building distance + Main road density + Forest road density + Elevation + Slope + Tree cover density + Sex + (1 Wolf ID)
Water model	step length + To/from lake + To/from river + To/from stream + (1 Wolf ID)
Water and ice model	step length - To/from lake * Snow depth + To/from river * Snow depth + To/from stream * Snow depth + (1 Wolf ID)
Road model	step length - To/from forest road + (1 Wolf ID)
Road and snow model	step length - To/from forest road * Snow depth + (1 Wolf ID)
Human model	step length - Building distance + Main road density + Forest road density + (1 Wolf ID)
Landscape model	step length - Elevation + Slope + Tree cover density + Snow depth + (1 Wolf ID)

Given are the model names and model structures. Models for daytime/night-time analyses had the same structure and are therefore described together.

Toutes les variables continues ont été mises à l'échelle et testées pour leur corrélation. La distance par rapport aux routes principales n'a pas été incluse dans les analyses, car la distance par rapport aux routes principales et la densité des routes principales (corrélation de Pearson $r = -0,63$) étaient fortement corrélées. Pour chaque analyse, nous avons créé un ensemble de huit modèles candidats basés sur nos hypothèses, y compris un modèle complet et un modèle à interception seule (Tableau 1). Les modèles ont été comparés à l'aide du package MuMin (Barton, 2024) et le meilleur modèle a été sélectionné sur la base de l'AICc (Tableaux S3 à S6). Les estimations des variables à effet fixe dont les intervalles de confiance (IC) à 95% chevauchaient zéro ont été considérées comme non informatives (Arnold, 2010 ; Tableaux S5 et S6). Les graphiques de sélection montrent la force de sélection relative (RSS sur une échelle logarithmique, calculée à partir du coefficient de sélection relative pour « on » divisé par « off » (Avgar et al., 2017).

Note éthique

Les loups ($N = 92$) ont été suivis sur la neige, immobilisés à l'aide d'un pistolet à fléchettes alimenté au CO₂ depuis un hélicoptère et équipés de colliers GPS (GPS-Simplex ou Tellus, TVP Positioning, Lindesberg, Suède, et GPS-Plus, Vectronic Aerospace, Berlin, Allemagne, <https://www.vectronic-aerospace.com> ; Sand et al., 2005). La durée de la poursuite en hélicoptère a toujours été réduite à quelques minutes (moyenne de 5,75 min, intervalle de 1,0 à 20,0 min, médiane de 1,0 min) et la durée totale de l'anesthésie (de l'injection de la fléchette à la réveil) était en moyenne de 90,3 min (intervalle de 17 à 160 minutes, médiane de 98,5 min ; Ausilio, n.d.). Toutes les procédures de capture, de manipulation et de pose de colliers ont été effectuées par du personnel qualifié, conformément à des protocoles biomédicaux standardisés (Arnemo & Evans, 2017) et aux directives internationales (Comité d'éthique de l'ASAB/Comité de protection des animaux de l'ABS, 2025).

Les autorisations et approbations éthiques nécessaires ont été fournies par l'Agence suédoise pour le bien-être des animaux (n° 5.8.18-18473/2020, C 150/ 15, 407/12) et le Comité norvégien d'éthique pour les animaux de laboratoire (FOIS ID 7224, 15370 et 26561). Le poids des colliers GPS ne dépassait pas 2% du poids corporel des loups et ceux-ci étaient équipés d'unités mécaniques préprogrammées pour se détacher après 900 jours (même en cas de défaillance prématurée de la batterie). Les colliers GPS ont fonctionné en moyenne (\pm SD) pendant 148 ± 146 jours, avec un taux de réussite moyen de $85 \pm 14\%$.

Pour la période 1998-2024, six cas de mortalité liée à la capture ont été recensés (2,7% des individus, 1,9% des captures), voir Arnemo et al. (2006) et Liberg et al. (2011).

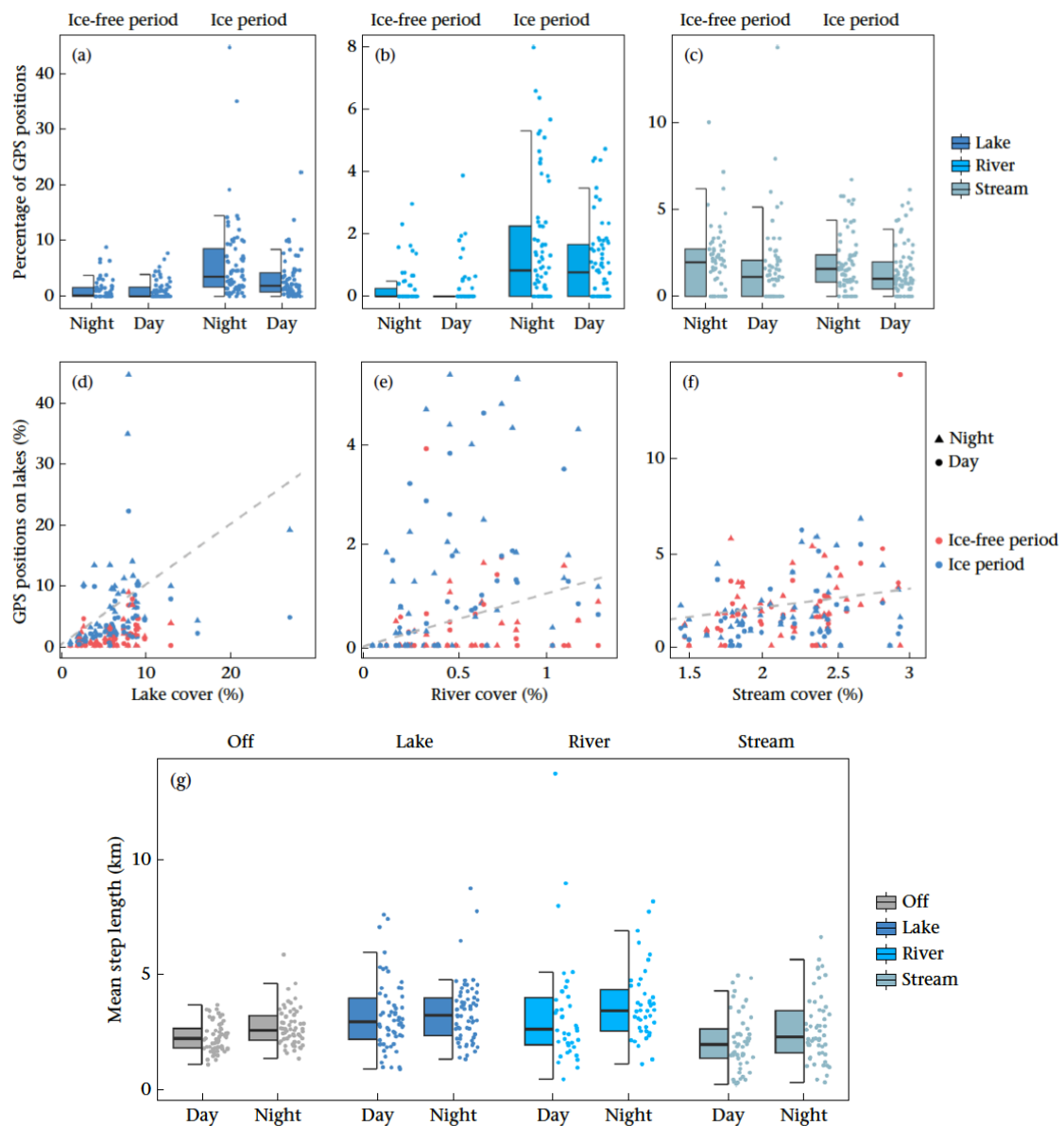


Figure 2. Diagrammes en boîte comparant les pourcentages de positions GPS de 71 loups individuels sur (a) des lacs, (b) des rivières et (c) des ruisseaux, en comparant les périodes sans glace (colonnes de gauche) et les périodes avec glace (colonnes de droite). Les graphiques de la rangée du milieu montrent les pourcentages de positions GPS des loups sur (d) les lacs, (e) les rivières et (f) les ruisseaux, par rapport à la couverture (%) de ces plans d'eau par territoire. Les formes indiquent la nuit (triangles) et le jour (cercles), et les couleurs indiquent les périodes de glace (bleu) et les périodes sans glace (rouge). La ligne pointillée indique les positions proportionnellement à la disponibilité. Le graphique du bas (g) montre la longueur moyenne des pas (km) pour chaque loup, divisée par lacs, rivières, ruisseaux et hors de toutes les caractéristiques, et séparée par nuit et jour.

Les graphiques (a) à (f) sont basés sur l'ensemble des données, tandis que (g) est basé uniquement sur les pas actifs (longueur des pas > 200 m) pendant les périodes de glace. Les boîtes à moustaches des graphiques (a) à (c) et (g) représentent la médiane, l'écart interquartile (IQR) et la dispersion des données (moustaches), tandis que les points dispersés indiquent les observations individuelles, les valeurs au-delà des moustaches représentant les valeurs aberrantes statistiques (1,5 x IOR).

RESULTATS

Les positions GPS des loups qui se sont terminées sur l'eau tout au long de l'hiver ont représenté en moyenne (\pm SE) $6,9 \pm 0,6\%$ du total des positions (Tableau S2, Figure 2). La proportion de positions sur des plans d'eau était 2,2 fois plus élevée pendant les périodes de

gel ($8,6 \pm 0,9\%$) que pendant les périodes sans glace ($3,9 \pm 0,4\%$). Cette utilisation accrue des plans d'eau pendant les périodes de glace concernait les lacs et les rivières, avec des proportions de positions sur l'eau 3,8 et 4,0 fois plus élevées pendant les périodes de glace que pendant les périodes sans glace, respectivement (Tableau S2). Les ruisseaux étaient légèrement moins utilisés pendant les périodes de glace que pendant les périodes sans glace (Tableau S2).

Sélection de l'habitat

Pour les analyses diurnes et nocturnes, le modèle complet était le modèle le plus performant (Tableaux S3 et S5). Pendant les nuits sans glace, les loups évitaient les lacs et n'évitaient ni ne choisissaient les rivières (Fig. 3a). Pendant les nuits avec couverture de glace, les loups choisissaient les lacs et les rivières (Fig. 3a). La probabilité de choisir les rivières pendant les périodes de gel était similaire à celle de choisir les chemins forestiers (Fig. 3a). Les ruisseaux n'étaient ni choisis ni évités pendant les nuits, quelle que soit la couverture de glace (Fig. 3a). Les loups ont choisi des distances plus importantes par rapport aux bâtiments, une densité de routes principales plus faible, une densité de chemins forestiers plus faible, une altitude plus basse, une pente plus raide et une densité de couverture arborée plus élevée (Tableau S5).

Pendant la journée, les loups évitaient les lacs, mais moins pendant les périodes de gel (Fig. 3b). Les loups ont choisi les rivières pendant les périodes de gel, mais n'ont montré aucune préférence ni aucun évitement pour les rivières pendant les périodes sans gel (Fig. 3b). Les ruisseaux n'étaient ni choisis ni évités, quelle que soit la période de gel (Fig. 3b). Les loups ont choisi les routes forestières pendant la nuit, quelle que soit la profondeur de la neige, tandis que l'augmentation de la profondeur de la neige les a amenés à éviter les routes forestières pendant la journée (Fig. 3c). Comme pendant la nuit, les loups ont choisi des distances plus importantes par rapport aux bâtiments, une densité moindre de routes principales et forestières, une altitude plus basse, une pente plus raide et une densité de couverture arborée plus élevée pendant la journée (Tableau S5).

Longueur des pas

Le modèle complet était le modèle le plus performant parmi les modèles candidats (Tableau S4). Pendant les jours et les nuits d'hiver, les loups se déplaçaient sur de plus grandes distances lorsqu'ils se déplaçaient sur les lacs, les rivières et les routes forestières plutôt qu'en dehors de ceux-ci, mais les distances étaient plus courtes pendant la journée que pendant la nuit (Fig. 4a). La longueur des pas diminuait généralement avec l'augmentation de la profondeur de la neige, également lorsqu'ils se déplaçaient sur les routes forestières et les rivières, mais pas lorsqu'ils se déplaçaient sur les lacs (Fig. 4b-d). La longueur des pas augmentait à proximité des bâtiments, lorsque la densité des routes forestières était plus faible, lorsque la densité des routes principales était plus élevée (uniquement la nuit), lorsque la pente était moins forte, lorsque l'altitude était plus faible et lorsque la densité du couvert forestier était plus faible (Tableau S6).

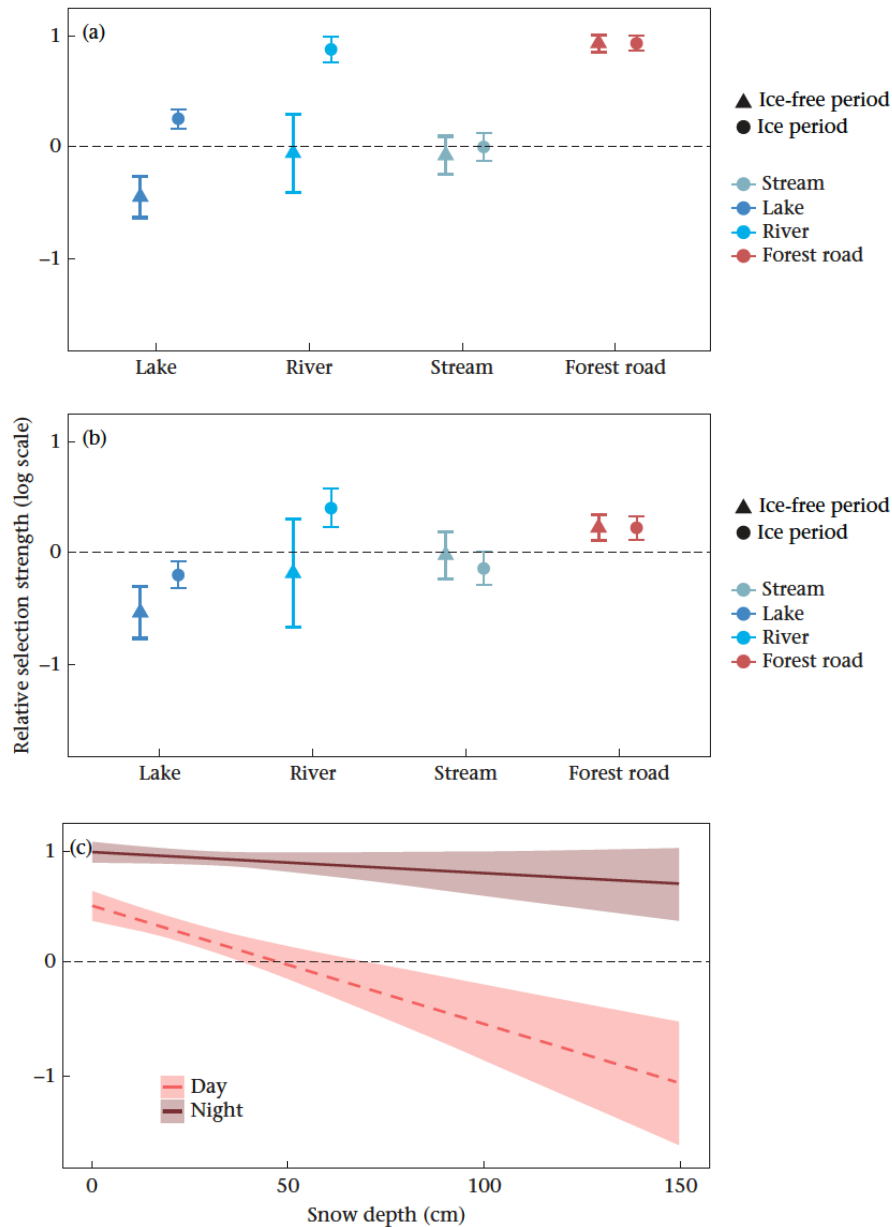


Figure 3. Graphiques d'effet de l'analyse de sélection par étapes (SSA) à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM), montrant la force de sélection relative (RSS, échelle logarithmique) des ruisseaux, lacs, rivières et chemins forestiers pendant les périodes de gel (cercles) et les périodes sans glace (triangles) pendant l'hiver (a) la nuit et (b) le jour. (c) Le graphique du bas montre la RSS (échelle logarithmique) des routes forestières pendant les nuits d'hiver (ligne continue plus foncée) et les jours d'hiver (ligne pointillée plus claire) avec la profondeur de neige. Dans chaque graphique, les valeurs positives indiquent une sélection relative, les valeurs négatives indiquent un évitement relatif et 0 indique aucune différence par rapport aux caractéristiques « hors service » (ligne horizontale en pointillés). (a) — (b) Les moustaches et (c) les ombres représentent les intervalles de confiance à 95 % dérivés des limites de prédiction du modèle.

DISCUSSION

Cette étude a examiné les schémas de déplacement et la sélection d'habitat des loups par rapport aux plans d'eau dans la zone boréale de Scandinavie. Nous avons constaté que les loups privilégiaient les lacs et les rivières pendant les périodes de gel et augmentaient la longueur de leurs pas lorsqu'ils se déplaçaient sur les lacs et les rivières gelés. Nous discutons ci-dessous de la manière dont ces résultats nous aident à mieux comprendre l'utilisation des plans d'eau gelés par les mammifères terrestres.

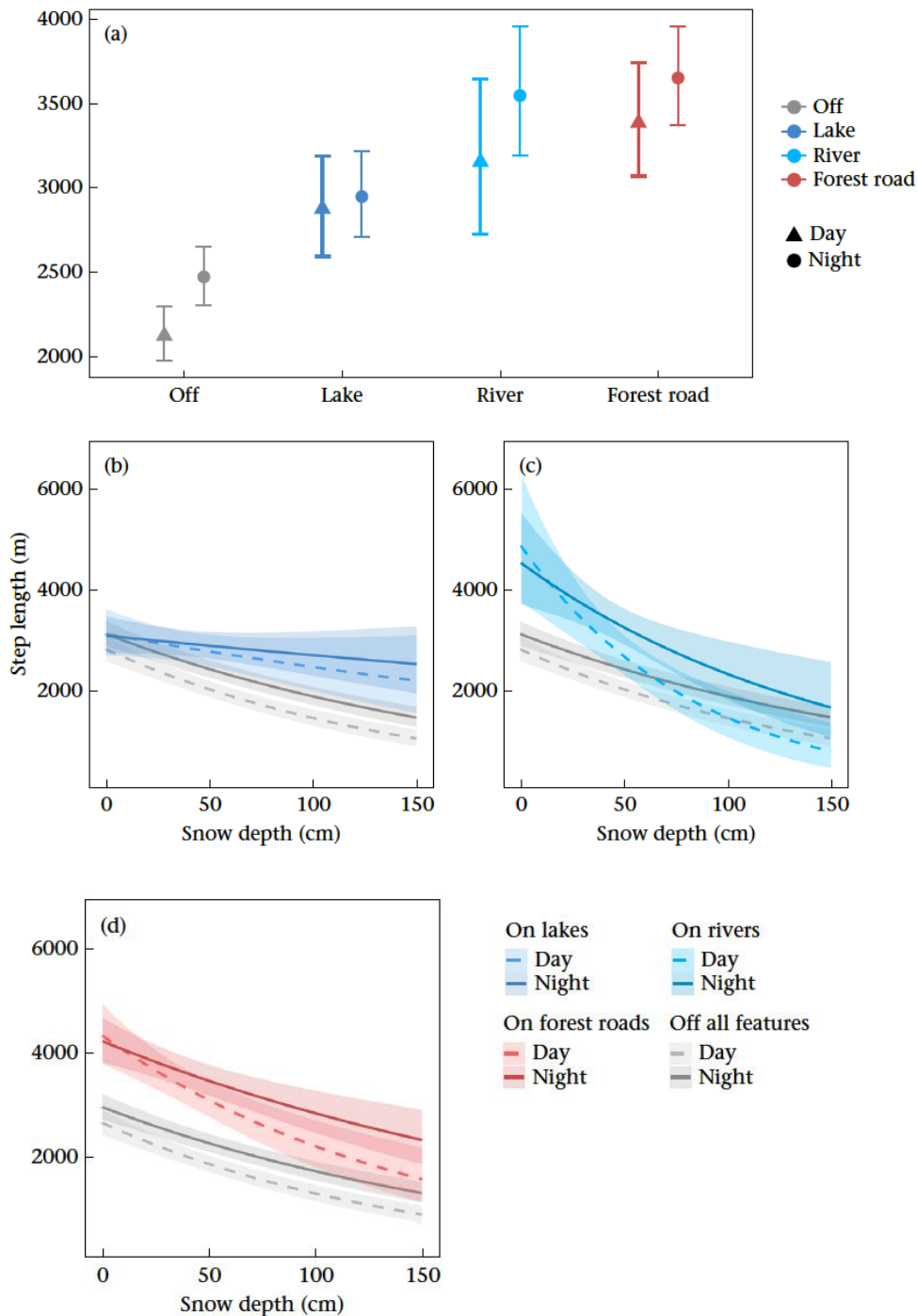


Figure 4. (a) Graphiques d'effet de l'analyse de la longueur des pas à partir de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM), montrant la longueur des pas lors des déplacements vers/depuis les lacs (bleu foncé), les rivières (bleu clair), les routes forestières (rouge) et tous les autres habitats (gris) pendant les jours d'hiver (triangles) et les nuits (cercles). Les graphiques du bas (b-d) montrent l'effet de la profondeur de la neige sur la longueur des pas en interaction avec (b) les lacs, (c) les rivières et (d) les chemins forestiers. Les lignes représentent l'effet pendant la nuit (lignes pleines) et pendant la journée (lignes pointillées), et les lignes grises font référence à la longueur des pas dans tous les autres habitats comme référence. (a) Les moustaches et (b) à (d) les ombres représentent les intervalles de confiance à 95% dérivés des limites de prédiction du modèle

Nos résultats montrent que les loups évitaient les lacs pendant les périodes sans glace en hiver, ce qui indique que les grands plans d'eau ouverts créent des **effets de barrière** pour les mammifères terrestres (Leblond et al., 2016 ; Newton et al., 2017). **À l'inverse**, les loups ont privilégié les lacs et les rivières pendant les périodes de gel (H1), ce qui indique que les loups sont capables d'identifier et de s'adapter à ce changement saisonnier. Cette adaptation

est similaire à l'utilisation des eaux gelées par d'autres espèces. Par exemple, la couverture de glace a eu une influence positive sur les taux de déplacement et la directionnalité des caribous, ces derniers privilégiant la couverture de glace lorsqu'ils traversaient de grands plans d'eau (Leblond et al., 2016). Il n'y avait pas de sélection ou d'évitement des cours d'eau, avec ou sans couverture de glace, peut-être parce que les cours d'eau sont trop petits pour avoir un effet de barrière pour les loups (Kingdon et al., 2025) ou pour fonctionner comme des éléments linéaires de connexion pour les déplacements pendant les périodes glaciales, et que la neige profonde pourrait les recouvrir complètement dans le paysage. Les loups ont choisi les plans d'eau gelés principalement pendant la nuit (**H2**), ce qui suggère qu'ils les utilisent davantage lorsqu'ils sont actifs, plutôt que pendant la journée, lorsque leur activité est moindre (Sand et al., 2005 ; Theuerkauf et al., 2003), de manière similaire à l'utilisation des routes forestières (Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Zimmermann et al., 2014).

Les plans d'eau gelés plus grands pourraient former des corridors reliant des zones clés des territoires des loups, à l'instar des éléments linéaires créés par l'homme, tels que les routes forestières (Johnson-Bice et al., 2023 ; Malcolm et al., 2020 ; Muhly et al., 2019). Des recherches antérieures identifiaient les plans d'eau gelés comme des corridors de déplacement suggéraient que les loups n'utilisaient les plans d'eau gelés que dans les zones où les éléments anthropiques étaient peu nombreux ou absents (Kittle et al., 2017 ; Newton et al., 2017). **En revanche**, nos résultats indiquent que les loups ont choisi les plans d'eau gelés alors que les routes forestières étaient largement disponibles (densité moyenne de 1,14 km/km²). Les loups se déplaçaient plus efficacement sur la glace que lorsqu'ils ne se déplaçaient pas sur la glace, comme le montre la longueur de pas plus importante lorsqu'ils se déplaçaient sur des plans d'eau gelés plus grands, tant pendant la journée que pendant la nuit (**H3**). La longueur des pas était comparable sur les rivières gelées et les routes forestières, comme l'ont montré Musiani et al. (1998).

De plus, l'utilisation des plans d'eau gelés pendant la nuit par les loups pourrait être corrélée à une forte densité de proies et à des altitudes plus basses avec moins de neige (Hjeljord, 2001 ; Myrnerud et al., 2011). Les rivières gelées, souvent situées dans des vallées, peuvent servir de couloirs de déplacement et de zones d'alimentation pour les proies, augmentant ainsi potentiellement les chances de rencontrer des proies. Par exemple, il a été démontré que les orignaux migrent en partie vers les vallées pendant l'hiver (Bunnefeld et al., 2011) et que les loups suivent leur migration saisonnière comme stratégie de chasse (Ordiz et al., 2020). Bien que les loups ne choisissent pas nécessairement de chasser près des plans d'eau gelés (McPhee et al., 2012), on a constaté qu'ils tuaient fréquemment leurs proies près ou sur l'eau gelée (Bojarska et al., 2017 ; K. E. Kunkel & Pletscher, 2000, 2001 ; Webb, 2010).

L'effet de la neige sur le choix des chemins forestiers n'a été observé que pendant la journée, ce qui confirme en partie l'hypothèse selon laquelle les loups utilisent moins les chemins forestiers lorsque la profondeur de la neige augmente (**H4**). Comme les routes forestières sont déneigées de manière irrégulière (Zimmermann et al., 2014) ou seulement partiellement, seules les sections déneigées facilitent une mobilité efficace (sauf lorsque l'épaisseur de neige est relativement faible). **Cependant**, pendant la journée, les routes déneigées peuvent également voir leur trafic humain augmenter, ce qui entraîne un compromis entre l'efficacité des déplacements et le risque accru de rencontre avec des humains.

De plus, la couverture neigeuse sera moins importante dans les forêts à forte densité d'arbres que dans les zones ouvertes adjacentes (y compris les routes forestières). Les coyotes sont connus pour choisir leur habitat à une échelle très fine, fortement influencée par l'épaisseur de la neige (Crête & Larivière, 2003 ; Murray & Boutin, 1991), ce qui suggère qu'un comportement similaire pourrait se produire chez les loups. Comme notre variable d'épaisseur de neige était à une échelle spatiale et temporelle grossière, nous suggérons qu'il pourrait exister une relation plus complexe et à plus petite échelle entre le choix des couloirs de déplacement par les loups et la neige que nous n'avons pu démêler. **Cependant**, nous avons constaté des effets clairs de l'épaisseur de neige sur la longueur des pas, montrant que la longueur des pas des loups était effectivement entravée par une neige plus profonde (Droghini & Boutin, 2018a), mais pas plus sur les plans d'eau et les routes que dans d'autres habitats. La longueur des pas des loups est restée assez stable lorsqu'ils se déplaçaient sur des lacs gelés avec une profondeur de neige accrue dans le territoire, ce qui pourrait s'expliquer par un microclimat différent sur les lacs par rapport à d'autres types d'habitats (Bengtsson, 1986 ; Burgis et al., 2007) et par la formation de neige-glace entraînant une profondeur de neige moins importante sur les lacs (Jeffries et al., 2005). **La longueur des pas des loups était plus faible sur les rivières gelées uniquement pendant la journée, ce qui suggère que les loups n'utilisent peut-être pas les rivières pour se déplacer sur de longues distances pendant la journée.**

Lorsqu'on interprète la **longueur des pas** par rapport à des éléments linéaires, qu'ils soient artificiels ou naturels, il est important d'aborder les conclusions avec prudence, car ces résultats doivent être nuancés et sont mieux compris lorsqu'ils sont combinés à d'autres facteurs importants pour les loups. **Les éléments linéaires conduisent à des déplacements plus directs, augmentant ainsi directement la probabilité de distances plus longues entre les pas** (Dickie et al., 2017, 2020). L'augmentation de la longueur des pas sur les éléments linéaires confirme cette hypothèse, **mais, combinée aux résultats sur la sélection de l'habitat, notre étude montre que les loups ont activement choisi les plans d'eau gelés comme couloirs de déplacement.** L'intervalle d'échantillonnage de 4 heures de nos données GPS était trop grossier pour analyser en détail les schémas d'utilisation de l'espace par les loups sur les plans d'eau gelés. **Enfin**, notre étude a été limitée par notre estimation des périodes de gel, car nous ne disposons pas de données détaillées sur la couverture de glace. **Par conséquent**, nos estimations n'ont pas pu tenir compte des différences de type, de taille et de profondeur des plans d'eau, d'altitude, de débit ou de température de l'eau, qui pourraient affecter la couverture et l'épaisseur de la glace.

Nos résultats apportent de nouvelles informations sur la façon dont les loups utilisent l'eau et contribuent à notre compréhension de la mobilité des mammifères dans les régions boréales. Nous montrons que les loups sont très adaptables en ce qui concerne leur sélection d'habitat, utilisant les plans d'eau gelés pour se déplacer efficacement en hiver. Afin de mieux comprendre si les loups utilisent les plans d'eau à d'autres fins, telles que la chasse et/ou comme points de rencontre, de futures études pourraient examiner des données GPS à plus grande échelle permettant d'analyser les regroupements GPS, les sites de chasse et des comportements plus spécifiques. Par exemple, le fait de relier les sites de chasse et la densité des élans à l'eau pourrait expliquer davantage l'utilisation des plans d'eau comme stratégie de chasse en été comme en hiver. **De même**, une étude plus approfondie des sites de tanières, des lieux de rendez-vous et des lieux de repos pourrait permettre de déterminer l'importance

de la disponibilité de l'eau pendant la reproduction, l'élevage des petits et le repos. La prise en compte de l'effet de la glace, en combinaison avec d'autres variables telles que la neige et les objets fabriqués par l'homme, peut contribuer à notre compréhension des schémas de déplacement saisonniers et de l'utilisation de l'espace par les mammifères dans la zone boréale.

Supplementary Material

Supplementary material associated with this article can be found at <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2025.123401>.

References

- Arnemo, J. M., Ahlqvist, P., Andersen, R., Berntsen, F., Ericsson, G., Odden, J., Brunberg, S., Segerström, P., & Swenson, J. E. (2006). Risk of capture-related mortality in large free-ranging mammals: Experiences from Scandinavia. *Wildlife Biology*, 12(1), 109–113. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[109:ROCMIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[109:ROCMIL]2.0.CO;2)
- Arnemo, J. M., & Evans, A. L. (2017). Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx. *University of Inland Norway*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.30359.37286>
- Arnold, T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1175–1178. <https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01236.x>
- ASAB Ethical Committee/ABS Animal Care Committee. (2025). Guidelines for the ethical treatment of nonhuman animals in behavioural research and teaching. *Animal Behaviour*, 219, Article 123065. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(24\)00376-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(24)00376-2)
- Ausilio, G. (n.d.). Data regarding wolf captures in Scandinavia, unpublished raw data.
- Avgar, T., Lele, S. R., Keim, J. L., & Boyce, M. S. (2017). Relative selection strength: Quantifying effect size in habitat- and step-selection inference. *Ecology and Evolution*, 7(14), 5322–5330. <https://doi.org/10.1002/ece3.3122>
- Avgar, T., Potts, J. R., Lewis, M. A., & Boyce, M. S. (2016). Integrated step selection analysis: Bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 619–630. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12528>
- Banfield, A. W. F. (1954). The role of ice in the distribution of mammals. *Journal of Mammalogy*, 35(1), 104–107. <https://doi.org/10.2307/1376080>
- Bartoň, K. (2024). *MuMin: Multi-model inference (version 1.48.4) [computer software]*. <https://oid.org/10.32614/CRAN.package.MuMin>
- Bengtsson, L. (1986). Spatial variability of lake ice covers. *Geografiska Annaler - Series A: Physical Geography*, 68(1/2), 113–121. <https://doi.org/10.2307/521182>
- Boelman, N. T., Liston, G. E., Gurarie, E., Meddens, A. J. H., Mahoney, P. J., Kirchner, P. B., Bohrer, G., Brinkman, T. J., Cosgrove, C. L., Eitel, J. U. H., Hebblewhite, M., Kimball, J. S., LaPoint, S., Nolin, A. W., Pedersen, S. H., Prugh, L. R., Reinking, A. K., & Vierling, L. A. (2019). Integrating snow science and wildlife ecology in Arctic-boreal North America. *Environmental Research Letters*, 14(1), Article 010401. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaec1>
- Bojarska, K., Kwiatkowska, M., Skórka, P., Gula, R., Theuerkauf, J., & Okarma, H. (2017). Anthropogenic environmental traps: Where do wolves kill their prey in a commercial forest? *Forest Ecology and Management*, 397, 117–125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.013>
- Bojarska, K., Sulich, J., Bachmann, S., Okarma, H., Theuerkauf, J., & Gula, R. (2020). Opportunity and peril: How wolves use a dense network of forest roads. *Mammalian Biology*, 100(2), 203–211. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00014-0>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Benthem, K. J. van, Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bunnefeld, N., Börger, L., van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Dettki, H., Solberg, E. J., & Ericsson, G. (2011). A model-driven approach to quantify migration patterns: Individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*, 80(2), 466–476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01776.x>
- Burgis, M., Morris, P., & Troughton, G. (2007). *The world of lakes: Lakes of the world* (Vol. 15). Freshwater Biological Association.
- Campbell, G. S., & Norman, J. M. (1998). Water vapor and other gases. In G. S. Campbell, & J. M. Norman (Eds.), *An introduction to environmental biophysics* (pp. 37–51). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1626-1_3
- 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, Article 108514. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108514>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., von Arx, M., Huber, D., André, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, B., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Buřka, L., Bunikyte, R., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346(6216), 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Chapron, G., Wikenros, C., Liberg, O., Wabakken, P., Flagstad, Ø., Milleret, C., Månsson, J., Svensson, L., Zimmermann, B., Åkesson, M., & Sand, H. (2016). Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecological Modelling*, 339, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.012>
- Crête, M., & Larivière, S. (2003). Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. *Canadian Journal of Zoology*, 81(11), 1808–1814. <https://doi.org/10.1139/z03-182>
- Degen, A. A. (1997). Water requirements and water balance. In A. A. Degen (Ed.), *Ecophysiology of small desert mammals* (pp. 93–162). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-60351-8_6
- Dettki, H., Ericsson, G., Giles, T., & Norrskén-Ericsson, M. (2013). Wireless remote animal monitoring (WRAM) – A new international database e-infrastructure for telemetry sensor data from fish and wildlife. In *Proceedings Etc 2012: Convention for Telemetry, Test Instrumentation and Telecontrol* (pp. 247–256). The European Society of Telemetry.
- Di Bernardi, C., Wikenros, C., Hedmark, E., Boitani, L., Ciucci, P., Sand, H., & Åkesson, M. (2021). Multiple species-specific molecular markers using nano-fluidic array as a tool to detect prey DNA from carnivore scats. *Ecology and Evolution*, 11(17), 11739–11748. <https://doi.org/10.1002/ece3.7918>
- Dickie, M., McNay, S. R., Sutherland, G. D., Cody, M., & Avgar, T. (2020). Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology*, 89(2), 623–634. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13130>
- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R. S., & Boutin, S. (2017). Faster and farther: Wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 253–263. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12732>
- Droghini, A., & Boutin, S. (2018a). 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>
- Droghini, A., & Boutin, S. (2018b). The calm during the storm: Snowfall events decrease the movement rates of grey wolves (*Canis lupus*). *PLoS One*, 13(10), Article e0205742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205742>
- Earth Science Data Systems, NASA. (2024). Gridded population of the world, Version 4 (GPWv4): Population density, revision 11 [data set]. *NASA Earthdata*. <https://doi.org/10.7927/H49C6VHW>. Retrieved 4 May 2024, from
- European Environment Agency. (2024a). *Tree Cover Density 2018, 2015, 2012 [data set]*. Copernicus Land Monitoring Service. Retrieved 23 April 2024, from <https://land.copernicus.eu/en/products/high-resolution-layer-tree-cover-density/tree-cover-density-2018>
- European Environment Agency. (2024b). *CORINE Land Cover 2018 (V2020_20u1) [data set]*. Copernicus Land Monitoring Service. Retrieved 5 December 2024, from <https://land.copernicus.eu/en/products/corine-land-cover/clc2018>

- Franco, J. L. D. A., Drummond, J. A., & Nora, F. P. D. M. (2018). History of science and conservation of the jaguar (*Panthera onca*) in Brazil. *Historia ambiental Latinoamericana y Caribeña*, 8(2), 42–72. <https://doi.org/10.32991/2237-2717.2018v8i2.p42-72>
- Freund, D. R., Gable, T. D., Johnson-Bice, S. M., Homkes, A. T., Windels, S. K., & Bump, J. K. (2023). The ethology of wolves foraging on freshwater fish in a boreal ecosystem. *Royal Society Open Science*, 10(5), Article 230210. <https://doi.org/10.1098/rsos.230210>
- Gable, T. D., Windels, S. K., Romanski, M. C., & Rosell, F. (2018). The forgotten prey of an iconic predator: A review of interactions between grey wolves *Canis lupus* and beavers *Castor* spp. *Mammal Review*, 48(2), 123–138. <https://doi.org/10.1111/mam.12118>
- Hebblewhite, M., & Merrill, E. (2008). Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 834–844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x>
- Hjeljord, O. (2001). Dispersal and migration in northern forest deer – are there unifying concepts? *Alces*, 37(2), 353–370. <https://www.alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/591>
- Jeffries, M., Morris, K., & Duguay, C. (2005). Lake ice growth and decay in central Alaska, USA: Observations and computer simulations compared. *Annals of Glaciology*, 40, 195–199. <https://doi.org/10.3189/172756405781813807>
- Johnson-Bice, S. M., Gable, T. D., Homkes, A. T., Windels, S. K., Bump, J. K., & Bruggink, J. G. (2023). Logging, linear features, and human infrastructure shape the spatial dynamics of wolf predation on an ungulate neonate. *Ecological Applications*, 33(7), Article e2911. <https://doi.org/10.1002/eap.2911>
- Kartverket. (2024). *N50 and DTMS0 [data set]*. Retrieved 12 May 2024, from <https://www.kartverket>
- Kauffman, M. J., Varley, N., Smith, D. W., Stahler, D. R., MacNulty, D. R., & Boyce, M. S. (2007). Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator–prey system. *Ecology Letters*, 10(8), 690–700. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01059.x>
- Kingdon, K. A., Prokopenko, C. M., Dupont, D. L. J., Turner, J., Robitaille, A. L., Wiens, J., Harriman, V. B., & Vander Wal, E. (2025). Movement-integrated habitat selection reveals wolves balance ease of travel with human avoidance in a risk–reward trade-off. *Journal of Applied Ecology*, 62(5), 1091–1103. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.70031>
- Kittler, 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), Article e01783. <https://doi.org/10.1002/eecs2.1783>
- Kunkel, K. E., & Pletscher, D. H. (2000). Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 78(1), 150–157. <https://doi.org/10.1139/z99-181>
- Kunkel, K., & Pletscher, D. H. (2001). Winter hunting patterns of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management*, 65(3), 520–530. <https://doi.org/10.2307/3803105>
- Lantmateriet. (2024). *Topografi 50 and Markhöjdmmodell [data set]*. Retrieved 12 May 2024, from <https://www.lantmateriet.se>
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., Boyce, M. S., & Boutin, S. (2011). Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. *Ecological Applications*, 21(8), 2854–2865. <https://doi.org/10.1890/11-0666.1>
- Leblond, M., St-Laurent, M.-H., & Côté, S. D. (2016). Caribou, water, and ice – Fine-scale movements of a migratory arctic ungulate in the context of climate change. *Movement Ecology*, 4(1), 14. <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0079-4>
- Levi, T., Hilderbrand, G. V., Hocking, M. D., Quinn, T. P., White, K. S., Adams, M. S., Armstrong, J. B., Crupi, A. P., Darimont, C. T., Deacy, W., Gilbert, S. L., Ripple, W. J., Shakeri, Y. N., Wheat, R. E., & Wilmsers, C. C. (2020). Community ecology and conservation of bear-salmon ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.513304>
- Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., & Chapron, G. (2011). *Illegal killing of wolves in Scandinavia 1998–2011: Variation in space and time. WWF Report, Illegal hunting of large predators in Sweden*. World Wildlife Fund.
- 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>
- Mangipane, L. S., Lafferty, D. J. R., Joly, K., Sorum, M. S., Cameron, M. D., Belant, J. L., Hilderbrand, G. V., & Gustine, D. D. (2020). Dietary plasticity and the importance of salmon to brown bear (*Ursus arctos*) body size and condition in a low Arctic ecosystem. *Polar Biology*, 43(7), 825–833. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02690-7>
- 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. (1981). *The wolf: The ecology and behavior of an endangered species* (1st ed.). University of Minnesota Press.
- Mech, L. D. (1992). Daytime activity of wolves during winter in northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 73(3), 570–571. <https://doi.org/10.2307/1382025>
- Mech, L. D., Smith, D. W., MacNulty, D. R., & Landis, R. K. (2015). *Wolves on the hunt: The behavior of wolves hunting wild prey*. University of Chicago Press.
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Pusenius, J., & Packalen, T. (2023). The effect of snow depth on movement rates of GPS-collared moose. *European Journal of Wildlife Research*, 69(2), 21. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01650-w>
- Muhly, T. B., Johnson, C. A., Hebblewhite, M., Neilson, E. W., Fortin, D., Fryxell, J. M., Latham, A. D. M., Latham, M. C., McLoughlin, P. D., Merrill, E., Paquet, P. C., Patterson, B. R., Schmiegelow, F., Scurrah, F., & Musiani, M. (2019). Functional response of wolves to human development across boreal North America. *Ecology and Evolution*, 9(18), 10801–10815. <https://doi.org/10.1002/eecs3.5600>
- Murray, D. L., & Boutin, S. (1991). The influence of snow on lynx and coyote movements: Does morphology affect behavior? *Oecologia*, 88(4), 463–469. <https://doi.org/10.1007/BF00317707>
- Musiani, M., Okarma, H., & Jędrzejewski, W. (1998). Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Acta Theriologica*, 43(4), 409–416. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.98-51>
- Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Veiberg, V., & Meisingset, E. (2011). Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – A role for density dependence? *Oikos*, 120(12), 1817–1825. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19439.x>
- NASA Langley Research Center (LaRC) POWER Project. (2024). *NASA POWER [data set]*. Retrieved 10 December 2024, from <https://power.larc.nasa.gov>
- Newton, E. J., Patterson, B. R., Anderson, M. L., Rodgers, A. R., Vennen, L. M. V., & Fryxell, J. M. (2017). Compensatory selection for roads over natural linear features by wolves in northern Ontario: Implications for caribou conservation. *PLoS One*, 12(11), Article e0186525. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186525>
- 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>
- NVE. (2024). *Vassdragsdata [data set]*. Retrieved 19 April 2024, from <https://www.nve.no/kart/kartdata/vassdragsdata>
- 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), 1–14. <https://doi.org/10.1890/ES15-00243.1>
- Ordiz, A., Uzal, A., Milleret, C., Sanz-Pérez, A., Zimmermann, B., Wikenros, C., Wabakken, P., Kindberg, J., Swenson, J. E., & Sand, H. (2020). Wolf habitat selection when sympatric or allopatric with brown bears in Scandinavia. *Scientific Reports*, 10(1), 9941. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66626-1>
- Pagano, A. M., Durner, G. M., Atwood, T. C., & Douglas, D. C. (2021). Effects of sea ice decline and summer land use on polar bear home range size in the Beaufort Sea. *Ecosphere*, 12(10), Article e03768. <https://doi.org/10.1002/eecs2.3768>
- Pamperin, N. J., Follmann, E. H., & Person, B. T. (2008). Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology*, 31(11), 1421–1426. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0481-5>
- QGIS Development Team. (2024). *QGIS Geographic Information System [computer software]*. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Reig-Gracia, F., Vicente-Serrano, S. M., Dominguez-Castro, F., & Bedia-Jiménez, J. (2021). *ClimInd: Climate Indices (Version 0.1-3) [computer software]*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.ClimInd>
- Roffler, G. H., Gregovich, D. P., & Larson, K. R. (2018). Resource selection by coastal wolves reveals the seasonal importance of seral forest and suitable prey habitat. *Forest Ecology and Management*, 409, 190–201. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.025>
- 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), Article e0168062. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168062>
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrén, H., & Pedersen, H. C. (2005). Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf–ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin*, 33(3), 914–925. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[914:UGTAGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[914:UGTAGC]2.0.CO;2)
- 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/eecs3.4823>
- Signer, J., Smith, B., Reineking, B., Schlaegel, U., Fieberg, J., O'Brien, J., Niebuhr, B., Robitaille, A., Tal, A., & LaPoint, S. (2024). *amt: Animal Movement Tools (Version 0.2.0) [computer software]*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.amt>
- Sparks, A., Miguez, F., Salmon, M., & Guidoni, K. (2024). *nasapower: NASA-POWER Data from R*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.1040727>
- 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), Article e01251. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01251>
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H., Ruczyński, I., Śnieżko, S., & Gula, R. (2003). Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieża Forest, Poland. *Journal of Mammalogy*, 84(1), 243–253. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0243:DPADGW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0243:DPADGW>2.0.CO;2)
- Thieurmel, B., & Elmarhraoui, A. (2022). *suncalc: Compute sun position, sunlight phases, moon position and lunar phase (Version 0.5.1) [computer software]*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.suncalc>
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O., & Bjørvall, 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/z01-029>
- Webb, N. F. (2010). *Density, demography, and functional response of a harvested wolf population in west-central Alberta*. Canada: Bibliothèque et Archives Canada.
- Whittington, J., St Clair, C. C., & Mercer, G. (2005). Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications*, 15(2), 543–553. <https://doi.org/10.1890/03-5317>
- 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>