

## Facteurs déterminants l'activité des loups dans un environnement dominé par l'homme et variabilité individuelle face aux perturbations anthropiques







*Ecology and Evolution*

WILEY

Ecology and Evolution  
Open Access

RESEARCH ARTICLE OPEN ACCESS

### Drivers of Wolf Activity in a Human-Dominated Landscape and Its Individual Variability Toward Anthropogenic Disturbance

Iago Ferreiro-Arias<sup>1</sup>  | Emilio José García<sup>2</sup> | Vicente Palacios<sup>2</sup>  | Victor Sazatornil<sup>3</sup>  | Alejandro Rodríguez<sup>1</sup>  | José Vicente López-Bao<sup>4</sup>  | Luis Llana<sup>5,6</sup> <sup>1</sup>Department of Conservation Biology and Global Change, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla, Spain | <sup>2</sup>ARCA, People and Nature, Oviedo, Spain | <sup>3</sup>Conservation Biology Group, Forest Science and Technology Centre of Catalonia (CTFC), Solsona, Spain | <sup>4</sup>Biodiversity Research Institute (University of Oviedo—CSIC—Principado de Asturias), Oviedo University, Mieres, Spain | <sup>5</sup>A.RE.NA.—Asesores en Recursos Naturales, Lugo, Spain | <sup>6</sup>Facultade de Ciencias, Área de Zooloxía, Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Universidade da Coruña, A Coruña, SpainCorrespondence: Iago Ferreiro-Arias ([iago.ferreiro@ebd.csic.es](mailto:iago.ferreiro@ebd.csic.es)) | Luis Llana ([llana@arenatural.com](mailto:llana@arenatural.com))

Received: 30 March 2024 | Revised: 13 September 2024 | Accepted: 20 September 2024

#### Résumé

Les loups (*Canis lupus*) présentent des schémas d'activité contrastés à travers leur aire de répartition. Le passage d'habitudes diurnes à nocturnes au sein des populations et entre celles-ci semble être principalement déterminé par les niveaux localisés d'activité humaine, des réactions ambivalentes face à ces perturbations ayant été rapportées parmi les populations. Pourtant, les facteurs déterminants et la variabilité individuelle sous-jacente des schémas d'évitement temporel vis-à-vis des humains restent inexplorés. Nous avons équipé 26 loups de colliers GPS-GSM, obtenant ainsi 54 721 localisations. Nous avons utilisé les longueurs de pas, les angles de virage et les données d'accéléromètre issues des localisations enregistrées pour déduire l'activité à l'aide de modèles de Markov cachés (Conners, M. G., T. Michelot, E. I. Heywood, et al. 2021. « Les modèles de Markov cachés identifient les principaux modes de déplacement dans les données d'accéléromètre et de magnétomètre de quatre espèces d'albatros. » *Movement Ecology* 9, n° 1 : 1-16.). Nous avons ensuite exploré la probabilité d'activité en fonction d'un ensemble d'indicateurs de perturbations anthropiques à différentes échelles spatiales et son interaction avec différentes périodes de la journée en ajustant des modèles de Markov cachés au niveau de la population et au niveau individuel. Les loups étaient principalement actifs au crépuscule et la nuit, mais des variations d'activité sont apparues entre les individus tout au long de la journée. Nous n'avons pas constaté d'effets clairs au niveau de la population des prédicteurs de perturbations anthropiques, car ceux-ci étaient masqués par un large éventail de réponses spécifiques à chaque individu, variant de positives à négatives, la variabilité interindividuelle des réponses changeant en fonction des différents prédicteurs et des périodes de la journée. Nos résultats suggèrent une stratégie non uniforme des loups pour adapter leur comportement à des environnements dominés par l'homme, soulignant davantage le rôle des parcelles de

végétation agissant comme un refuge fonctionnel pour atténuer les effets des perturbations anthropiques et favoriser la persistance de l'espèce dans des paysages dominés par l'homme. Cette étude révèle pour la première fois la **variabilité individuelle** des réponses des loups aux perturbations humaines. En appliquant des modèles de Markov cachés aux données issues des colliers GPS-GSM déployés sur 26 loups, nous avons constaté une **variation significative** entre les individus dans leurs réponses à différents niveaux de pression anthropique et à différents moments de la journée, mettant en évidence une stratégie non uniforme pour faire face aux perturbations dans les paysages dominés par l'homme. Nos résultats soulignent la **diversité** des ajustements comportementaux employés par les loups pour persister dans ces environnements et mettent en évidence l'importance cruciale des zones de végétation servant de refuge.

**Mots-clés** : variabilité comportementale, audace, *Canis lupus*, réponse individuelle, abri, évitement temporel

## 1. INTRODUCTION

Une grande variabilité des schémas d'activité a été observée chez les mammifères, et en particulier chez les carnivores (Bennie et al. 2014). Cette variabilité souligne la nature **adaptative** des réactions comportementales face à diverses pressions écologiques, ce qui détermine en fin de compte la **dépendance au contexte** dans l'utilisation du cycle diurne et nocturne entre les espèces, voire entre les populations (Ferreiro-Arias et al. 2021). **Par conséquent**, cette **adaptabilité** chez diverses espèces de mammifères peut entraîner des disparités substantielles dans les profils d'activité entre les populations dans différents contextes écologiques (Bennie et al. 2014 ; Ensing et al. 2014 ; Ferreiro-Arias et al. 2021 ; Gaynor et al. 2018).

Dans le cas des loups (*Canis lupus*), plusieurs études ont rapporté des schémas d'activité contrastés à travers leur aire de répartition, présentant une activité diurne, crépusculaire, nocturne ou bimodale (Ciucci et al. 1997 ; Eriksen et al. 2011 ; Mech 1992 ; Reichmann et Saltz 2005). Au sein de ces différents contextes écologiques, plusieurs facteurs ont été identifiés pour expliquer les schémas d'activité dominants. **Par conséquent**, les périodes pendant lesquelles les loups sont actifs peuvent varier en fonction de facteurs tels que le sexe, l'âge, l'état physiologique et le statut social (Eggermann et al. 2009 ; Jedrzejewski et al. 2001 ; Theuerkauf et al. 2003), ainsi qu'en fonction des différentes saisons de reproduction (par exemple, l'accouplement ou l'élevage des petits) (Rio-Maior et al. 2018 ; Theuerkauf et al. 2003 ; Tsunoda et al. 2009). Au-delà de ces facteurs intrinsèques, toute une série d'influences extrinsèques contribue également à la variabilité des rythmes d'activité. Des facteurs externes, tels que la disponibilité des proies (Ballard et al. 1991 ; Mech et Merrill 1998), l'activité humaine (Ciucci et al. 1997 ; Mancinelli et al. 2019), ou même les conditions météorologiques et les phases lunaires, peuvent contribuer à expliquer les fluctuations de l'activité des loups (Fancy et Ballard 1995 ; Kolenosky et Johnston 1967 ; Mech et Cluff 2011).

Bien que les facteurs mentionnés précédemment aient un impact sur l'activité des loups, le passage d'habitudes diurnes à nocturnes semble être principalement déterminé par les niveaux localisés d'activité humaine dans les régions tempérées (Theuerkauf 2009 ; Martínez-Abraín et al. 2023). **Plusieurs études ont montré que les loups sont capables de percevoir le risque négatif lié à la mortalité induite par l'homme, et qu'ils sont capables d'éviter les moments et les lieux où le risque associé aux rencontres avec l'homme est le plus élevé**

(Carricondo-Sanchez et al. 2020 ; Llaneza et al. 2016 ; McNay 2002 ; Mech et Cluff 2011 ; Sazatornil et al. 2016 ; et Theuerkauf, Jedrzejewski, Schmidt et Gula 2003). **Cependant**, plusieurs études ont rapporté que les loups peuvent présenter des réponses comportementales contrastées et ambivalentes face aux perturbations anthropiques (Dennehy, Llaneza et López-Bao 2021 ; Martinez-Abraín et al. 2023 ; Zimmermann et al. 2014). Cette variabilité suggère une tendance des loups à **adapter** leur comportement en fonction du degré de **présence humaine** plutôt que des différences de densité des **infrastructures** (c'est-à-dire les agglomérations ou les routes), ce qui peut revêtir une importance particulière lorsqu'ils s'adaptent à des paysages fortement influencés par l'homme (Dennehy, Llaneza et López-Bao 2021 ; Llaneza et al. 2016 ; Sazatornil et al. 2016). **Ainsi**, une telle **flexibilité comportementale** impliquerait que les ajustements comportementaux manifestés par les loups en **réponse** à des conditions écologiques distinctes pourraient potentiellement conduire à des comportements très variables entre les populations et même entre les individus.

**Néanmoins**, les études faisant état de ces adaptations comportementales et de ces schémas d'évitement ne parviennent souvent pas à explorer de manière approfondie la diversité individuelle qui sous-tend ces réponses (Ciucci et al. 1997 ; Kusak, Skrbinek et Huber 2005 ; Mancinelli et al. 2019 ; Theuerkauf, Jedrzejewski, Schmidt et Gula 2003 ; Theuerkauf et al. 2003 ; Zimmermann et al. 2014). Différents individus peuvent manifester des réactions variées face à la présence humaine, influencées par leur **accoutumance** à l'homme (Carricondo-Sanchez et al. 2020 ; McNay 2002), mais peu d'études ont pleinement exploré la **variation interindividuelle** chez les loups en matière d'évitement des perturbations humaines, ce qui limite les conclusions à un évitement spatial systématique des infrastructures humaines, principalement au niveau de la population (Carricondo-Sanchez et al. 2020). D'autres études ont souligné que les disparités dans la manière dont les loups évitent la présence humaine pourraient provenir de distinctions réelles de personnalité, potentiellement façonnées au cours de leurs **premières** années (Milleret et al. 2019 ; Sanz-Pérez et al. 2018). Cette suggestion découle d'un lien entre les caractéristiques des territoires nats des loups et leurs préférences en matière d'habitat à l'âge adulte. **Il est à noter que les couples de loups Scandinaves ont montré une tendance à fréquenter moins souvent les zones proches des humains lorsque leurs territoires nats présentaient des niveaux plus élevés d'empiètement humain, ce qui contraste avec les loups nés dans des régions où l'influence anthropique est moindre** (Milleret et al. 2019). **Ainsi**, dans les zones dominées par l'homme où les loups ont réussi à persister, ils ont peut-être adapté leur comportement pour minimiser les rencontres avec les humains en adoptant des comportements d'évitement et en se montrant plus méfiants envers les zones à forte activité humaine.

Dans cette étude, nous avons tiré parti d'une population de loups persistant dans un paysage fortement dominé par l'homme au nord-ouest de la péninsule Ibérique, après une longue période de persécution humaine intense, afin d'explorer comment l'activité des loups est influencée par les humains et d'étudier la variabilité individuelle des réponses d'évitement temporel des loups face à différents types de perturbations anthropiques. Les loups Ibériques constituent un sujet d'étude approprié pour explorer l'impact des perturbations humaines sur la variation individuelle de l'activité des loups. L'histoire de la vie des loups Ibériques est marquée par une persécution humaine historique et intense, illustrée par l'estimation d'environ 15 000 loups tués en seulement cinq ans au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle (Rico et Torrente

2000). Cette persécution systématique a précédé une **contraction** considérable de l'aire de répartition des loups en Ibérie (Clavero et al. 2022 ; Nores et López-Bao 2022 ; Valverde 1971). Après une période intense de persécution vers le milieu du XX<sup>ème</sup> siècle, seules deux populations de loups subsistaient dans les années 1970 : la grande population du nord-ouest de la péninsule Ibérique (partagée avec le Portugal) (Chapron et al. 2014 ; Valverde 1971), et trois petits noyaux dans la région de la Sierra Morena, tous aujourd'hui éteints (López-Bao et al. 2018). Après ce **goulot d'étranglement**, les données suggèrent une diminution de la diversité génétique de la population de loups Ibériques (Lobo, López-Bao et Godinho 2023 ; Salado et al. 2022). On peut donc supposer que cette persécution historique a profondément influencé le comportement et l'écologie des loups qui persistent dans ces paysages dominés par l'homme (Sazatornil et al. 2016).

## 2. MATERIEL et METHODES

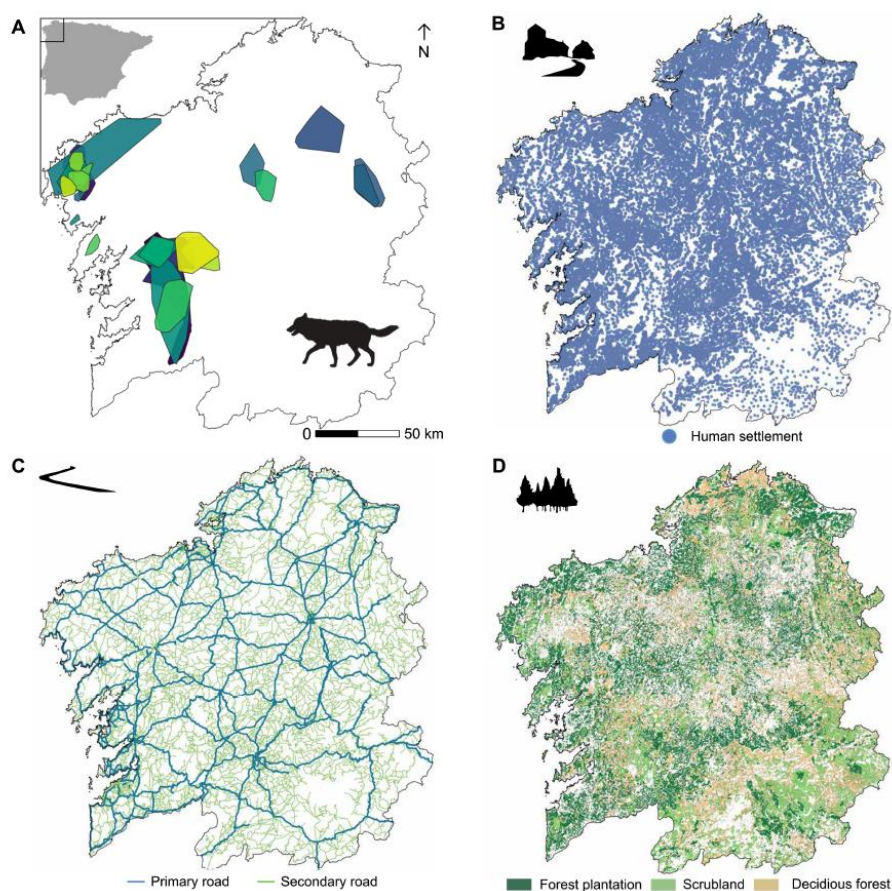
### 2.1. Zone d'étude

Cette étude a été menée en Galice (nord-ouest de l'Espagne ; environ 30 000 km<sup>2</sup>), où les loups ont toujours été présents au cours des deux derniers siècles (Clavero et al. 2022 ; Núñez-Quiros, García-Lavandera et Llaneza 2007). **Au cours des dernières décennies, les paysages galiciens ont subi une transformation, passant d'un terrain à dominante agricole à des paysages caractérisés par de vastes plantations de pins et d'eucalyptus** (Calvo-Iglesias, Fra-Paleo et Diaz-Varela 2009). Cette transformation s'est accompagnée d'une prolifération d'infrastructures humaines tant en milieu rural que naturel, contribuant à façonner des paysages profondément marqués par l'activité humaine (Llaneza, López-Bao et Sazatornil 2012). Outre les plantations forestières, le paysage se caractérise également par des pâturages destinés à l'élevage, qui couvrent tous deux environ 55% de la région. Les maquis indigènes et les forêts de feuillus couvrent respectivement environ 17% et 10% (Équipe technique nationale du SIOSE 2022). La Galice se caractérise par une forte densité de population (93,7 habitants/km<sup>2</sup>), mais les établissements humains sont très dispersés (environ 3 établissements humains/km<sup>2</sup>) avec une densité moyenne de routes revêtues de 3,5 km/km<sup>2</sup> (INE 2010) (Figure 1). Les loups occupent la majeure partie de la Galice (91% de la Galice selon les estimations de 2021-2022) et affichent une tendance stable au cours de la dernière décennie (2013-2015 *vs.* 2021-2022), d'après les estimations des meutes reproductrices (Llaneza et al. 2015, 2022).

### 2.2. Captures de loups et collecte de données

Les données de cette étude proviennent d'un échantillon de 26 loups capturés et suivis entre 2006 et 2014. Le sexe et l'âge ont été déterminés in situ ( $n_{\text{mâles}} = 14$ ,  $n_{\text{femelles}} = 12$ ). L'âge a été déterminé en évaluant le profil dentaire et les individus ont été classés en subadultes (1-2 ans,  $n = 19$ ) ou adultes ( $> 2$  ans,  $n = 10$ ) (Gipson et al. 2000). Les loups ont également été classés en membres de meute ( $n = 22$ ) et non-membres de meute (loups dispersés et solitaires,  $n = 6$ ). **Pour classer les loups en membres de meute et non-membres de meute, nous avons étudié les déplacements des loups par rapport à l'emplacement des sites de tanières et de rendez-vous.** Nous avons suivi des protocoles établis utilisant des points d'hurllement utilisés pour la surveillance des loups dans la péninsule Ibérique (Llaneza, Garcia et López-Bao 2014 ; Palacios et al. 2016). **De plus**, nous avons intégré les données sur l'emplacement de ces sites à des observations visuelles occasionnelles de loups munis ou non d'un collier. Les loups qui se sont présentés à plusieurs reprises près d'une tanière ou d'un lieu de rendez-vous spécifique avec des louveteaux, ou qui ont été observés avec d'autres membres de la meute

ou des louveteaux, ont été classés comme membres de la meute. Les loups L04, L21 et L43 ont d'abord été classés comme membres de la meute et ont quitté leur meute au cours de la surveillance (Tableau S1). Les loups ont été suivis à l'aide de colliers GPS-GSM (modèles Tellus T3H et T5H de Followit, Suède).



**FIGURE 1.** Zone d'étude indiquant la situation de la Galice au sein de la péninsule Ibérique et la répartition des territoires des loups suivis dans le cadre de cette étude (A), la répartition spatiale des zones d'habitation (B), des routes revêtues (C) et des zones de refuge (D)

Les colliers GPS-GSM ont été programmés pour enregistrer la localisation des loups toutes les 2 heures. Les loups inclus dans cette étude ont été capturés à l'aide de pièges à mâchoires Belisle (Edouard Belisle, Sainte-Véronique, Qc, Canada) et immobilisés chimiquement par injection intramusculaire de 0,10 mg/kg de médétomidine (Dormitor, Merial, Lyon, France). Les procédures de capture sur le terrain ont été menées dans le respect de la réglementation sur le bien-être animal, conformément aux autorisations 19/2006, 71/2009, 86/2011 et 95/2013 délivrées par le gouvernement régional de Galice (Xunta de Galicia). Les procédures de terrain ont été menées dans le respect de la réglementation sur le bien-être animal (décret espagnol 53/2013). L'immobilisation a été levée par injection intramusculaire d'atipamézole (Revertor, Merial, Lyon, France).

Les individus capturés ont été jugés cliniquement sains au moment de la capture, ne présentant que des lésions mineures liées au piégeage (par exemple, des écorchures). Pour chaque site, nous avons extrait les informations de date et d'heure des colliers GPS-GSM, ainsi que les heures de lever et de coucher du soleil auprès de l'Institut géographique national Espagnol (<https://astronomia.ign.es/>). Afin de mieux classer les enregistrements d'activité en comportements nocturnes ou diurnes, nous avons subdivisé une période de 24 heures en

4 classes : l'aube (1 heure avant et après le lever du soleil) ; le jour (1 heure après le lever du soleil jusqu'à 1 heure avant le coucher du soleil) ; le crépuscule (1 heure avant et après le coucher du soleil) ; et la nuit (1 heure après le coucher du soleil et 1 heure avant le lever du soleil).

### **2.3. Détermination de l'activité des loups à l'aide de modèles de Markov cachés**

Nous avons utilisé des modèles de Markov cachés (ci-après HMM) pour déduire les états comportementaux sous-jacents (inactif ou actif) pour chaque emplacement. Nous avons d'abord divisé les traces de chaque loup chaque fois que des emplacements manquaient et que les périodes entre deux enregistrements consécutifs dépassaient 4 h (Michelot, Langrock et Patterson 2016). Nous avons ensuite ajusté des HMM à deux états en tenant compte de séries chronologiques successives de positions afin de calculer la longueur de pas et l'angle de virage à chaque instant (Michelot, Langrock et Patterson 2016).

Les longueurs de pas ont été définies comme la distance entre des localisations consécutives, tandis que les angles de virage ont été définis comme l'amplitude des changements de direction entre deux pas successifs. Les longueurs de pas ont été ajustées à une distribution gamma avec une longueur de pas moyenne de 0,1 pour les comportements inactifs et de 1 pour les comportements actifs, avec un écart-type correspondant de 0,1 et 1, respectivement. Nous avons en outre inclus un paramètre de masse nulle pour traiter une distribution des longueurs de pas présentant un gonflement vers zéro (Michelot, Langrock et Patterson 2016). Nous avons ajusté les angles de rotation à une distribution de von Mises, avec un angle de rotation moyen et une concentration angulaire de 3,14 (c'est-à-dire  $\pi$ ) et 0,5 pour les états inactifs, et de 0 et 5 pour les états actifs, respectivement. Outre les longueurs de pas et les angles de virage, nous avons inclus les données de l'accéléromètre comme troisième flux de données dans les HMM afin de mieux définir les états comportementaux « actifs » et « inactifs » (Connors et al. 2021 ; McClintock et Michelot 2018). Nous avons inclus la somme des valeurs des axes X et Y enregistrées par l'accéléromètre au moment où chaque coordonnée GPS a été enregistrée, car elle fournit des mesures fiables de l'activité qui complètent les longueurs de pas et les angles de virage (Petroelje et al. 2020). Étant donné que les enregistreurs d'accéléromètre ne fournissent que des valeurs positives et discrètes, nous avons utilisé une distribution binomiale négative avec un paramètre de taille de 0,01 pour les états inactifs et de 30 pour les états actifs, et un paramètre de probabilité de 0,8 pour les états inactifs et de 0,3 pour les états actifs. Nous nous attendions à trouver un état « actif » caractérisé par de longues longueurs de pas, des angles de rotation proches de zéro indiquant une directionnalité dans le mouvement et des valeurs d'accéléromètre élevées. À l'inverse, nous avons anticipé qu'un état « inactif » refléterait des longueurs de pas considérablement courtes entre des emplacements successifs, de grands angles de virage et des valeurs d'accéléromètre proches de zéro (Franke et al. 2006 ; Ylitalo, Heikkinen et Kojola 2021).

Afin d'ajuster un HMM, la fonction de vraisemblance, qui évalue la plausibilité des données observées compte tenu d'un ensemble de valeurs de paramètres, doit être optimisée numériquement (Michelot, Langrock et Patterson 2016). Pour minimiser la log-vraisemblance négative dans nos HMM, nous avons utilisé l'argument « `retryFits` » de la fonction `fitHMMO` réglé sur 30 tentatives, ce qui introduit des perturbations aléatoires des estimations de paramètres au minimum actuel (McClintock et Michelot 2018). Le meilleur modèle parmi ces 30 tentatives a été sélectionné en identifiant celui présentant la

vraisemblance maximale la plus élevée. Les HMM ont été ajustés à l'aide du package « momentuHMM » (McClintock et Michelot 2018) dans le logiciel statistique R (R Core Team 2022).

#### 2.4. Données spatiales et covariables

Nous avons extrait les valeurs de différents indicateurs de perturbation humaine. À petite échelle (1 km<sup>2</sup>), nous avons extrait des informations sur la densité de population humaine et les distances entre les emplacements des loups et les agglomérations humaines les plus proches, les routes principales et secondaires, ainsi que la couverture refuge. Pour ce faire, nous avons créé des couches raster à résolution variable pour chaque prédicteur, en utilisant les ressources de données disponibles via l'Infrastructure de données spatiales de Galice (IDEG, <http://mapas.xunta.gal/ideg>). Nous avons également extrait des informations à l'échelle du domaine vital (c'est-à-dire le domaine vital) concernant la disponibilité de la couverture refuge et le volume de trafic moyen par heure. À cette fin, nous avons extrait le pourcentage de couverture refuge et le volume de trafic à l'intérieur d'une enveloppe convexe estimée à partir d'une approche de densité par noyau utilisant 90% des localisations de chaque individu (Worton 1989).

Nous avons estimé la disponibilité de la couverture d'utilisation des sols susceptible de servir de refuge fonctionnel pour les loups, tant à petite qu'à grande échelle, afin de tester son influence sur les schémas d'activité de l'espèce. Nous avons défini la couverture refuge comme la proportion de la superficie occupée par la couverture végétale susceptible d'offrir un abri aux loups (c'est-à-dire des zones de broussailles denses principalement représentées par *Erica* spp. et *Ulex* spp., des plantations d'arbres et des forêts de feuillus). Nous avons extrait la taille des parcelles de plantations, de forêts, de broussailles denses et d'autres classes d'utilisation des sols susceptibles d'offrir un abri aux loups à partir des couches d'utilisation des sols disponibles dans le Système d'information sur l'occupation des sols en Espagne (Équipe technique nationale du SIOSE 2022). Nous avons ensuite rasterisé les couches spatiales avec une résolution de 10 × 10 m et calculé la proportion occupée par les parcelles de refuge disponibles dans un rayon de 1 km pour chacun des emplacements obtenus ainsi que pour l'enveloppe convexe estimée à partir de 90% des emplacements. À cette fin, nous avons utilisé le package R « landscapesmetrics » (Hesselbarth et al. 2019).

Afin d'estimer le niveau d'activité humaine à grande échelle, nous avons utilisé comme indicateur l'intensité moyenne horaire (HAI) du trafic disponible dans les rapports annuels sur le trafic du Département des infrastructures et de la mobilité de la Xunta de Galicia (<https://infraestructurasemobilidadexunta.gal/portada>). Ces rapports détaillés fournissent le volume de trafic horaire moyen par tronçon routier pour chaque jour de la semaine de tous les mois, de 1993 à 2021. Nous avons extrait les segments routiers présents dans chaque aire de répartition des loups, puis le volume de trafic correspondant à l'heure et à la date de chaque localisation de loup. Ensuite, nous avons calculé le volume de trafic horaire total en additionnant l'ensemble des enregistrements de chaque tronçon routier se trouvant à l'intérieur de l'enveloppe convexe estimée.

Pour extraire les valeurs de densité de population humaine, nous avons utilisé des données contenant la localisation validée de plus de 30 000 agglomérations humaines ainsi que leur taille en 2010, ce qui a permis d'obtenir une caractérisation fine et robuste de la grande

dispersion des habitants dans la région. Nous avons utilisé l'outil « Kernel Density » du logiciel ArcGIS Pro (Environmental Systems Research Institute 2023), en exploitant la couche de fichiers de formes mentionnée précédemment contenant les emplacements des entités de population. Au cours de ce processus, nous avons attribué un poids à chaque point en fonction de la taille de la population de l'entité correspondante. Cela a donné lieu à une grille de 1 x 1 km représentant la taille estimée de la population humaine par kilomètre carré. Par la suite, nous avons attribué la valeur de la densité de population humaine à chaque emplacement de loup inclus dans cette cellule.

Pour extraire les valeurs des distances euclidiennes par rapport aux établissements humains et aux routes principales et secondaires, nous avons créé trois couches raster de 10 × 10 m représentant la distance euclidienne entre le centre de chaque cellule raster et l'infrastructure humaine la plus proche, à l'aide de l'outil « Euclidean Distance » du logiciel ArcGIS Pro (Environmental Systems Research Institute 2023). Pour les routes revêtues, nous avons d'abord reclassé les routes en routes principales et secondaires en fonction de l'intensité du trafic, de la présence de clôtures et du nombre de voies (Dennehy, Llana et López-Bao 2021), puis nous avons calculé la distance entre le centre de chaque cellule et l'élément linéaire le plus proche. Pour chaque infrastructure humaine, nous avons attribué la valeur de la distance euclidienne à chaque localisation de loup incluse dans cette cellule.

## 2.5. Estimation des effets des perturbations anthropiques sur l'activité des loups

Afin de déterminer les principaux facteurs liés aux perturbations anthropiques à l'origine des changements entre les états comportementaux « actif » et « inactif », nous avons utilisé un ensemble de prédicteurs comme covariables dans les HMM (voir la section Données spatiales et covariables). Au lieu de regrouper tous les prédicteurs dans un ensemble de modèles plausibles différents et d'effectuer une sélection de modèles basée sur des critères d'information (par exemple, l'AIC ou le BIC), nous nous sommes appuyés sur un ensemble d'hypothèses a priori pour construire la structure fixe de nos modèles et tester l'influence des différents facteurs de perturbation anthropique (voir le Tableau S2 pour une description détaillée des prédicteurs et des hypothèses). **Ainsi**, nous avons inclus séparément comme covariables les interactions entre le moment de la journée (c'est-à-dire l'aube, le jour, le crépuscule et la nuit) et les prédicteurs suivants : couverture de refuge à petite échelle, densité de population humaine, volume de trafic horaire, distance euclidienne jusqu'à la localité humaine la plus proche, et distances jusqu'aux routes principales et secondaires les plus proches. **Enfin**, nous avons également inclus un terme d'interaction entre la densité de population humaine et la couverture de refuge à l'échelle du domaine vital afin de tester si la couverture végétale pouvait atténuer les effets de la densité de population humaine sur l'activité globale des loups.

Les prédicteurs continus ont été préalablement mis à l'échelle et centrés afin d'éviter les problèmes de convergence lors de l'exécution des modèles. Nous avons également testé la multicolinéarité des prédicteurs en calculant les facteurs d'inflation de variance (VIF) et les coefficients de corrélation de Pearson par paires à l'aide des paquets `car` et `corrplot`, respectivement (Fox et al. 2007 ; Wei et al. 2017) (Figure S1). Le loup L43 n'a pas été inclus dans l'analyse de modélisation car nous n'avons pas pu estimer plusieurs valeurs de prédicteurs.

## 2.6. Analyse de la variabilité interindividuelle des réponses des loups

Afin d'étudier les effets des prédicteurs de perturbations anthropiques sur le comportement des loups, nous avons ajusté plusieurs HMM. Dans un premier temps, nous avons ajusté un HMM au niveau de la population à l'aide des données de tous les loups afin d'estimer un ensemble unique de paramètres représentant les relations moyennes entre les prédicteurs et le comportement des loups à l'échelle de l'ensemble de la population. Pour une analyse détaillée de la variabilité individuelle, nous avons appliqué une approche individuelle en ajustant un HMM distinct pour chaque loup. Chaque HMM individuel a conservé les mêmes covariables que celles spécifiées par nos hypothèses a priori (Tableau S2). Cette méthode permet d'estimer des coefficients spécifiques à chaque individu pour chaque prédicteur, capturant ainsi les réponses uniques de chaque loup à chaque indicateur de perturbation anthropique. Étant donné que cette approche ne garantit pas la cohérence de la classification des états comportementaux entre les individus, nous avons inspecté visuellement les distributions dépendantes de l'état dérivées pour chaque flux de données et chaque individu. **Cependant**, notre objectif étant uniquement de classer deux états comportementaux (c'est-à-dire actif *vs.* inactif), nous estimons que toute variabilité observée ne constitue pas un obstacle significatif à l'inférence et à l'interprétation précises de nos résultats. **Par conséquent**, les probabilités stationnaires issues du HMM au niveau de la population refléteraient les tendances et les réponses générales de l'ensemble de la population. **En revanche**, les probabilités stationnaires issues de chaque HMM individuel révéleraient la manière dont des loups spécifiques réagissent à divers prédicteurs, permettant ainsi d'examiner à la fois les tendances à l'échelle de la population et les comportements propres à chaque individu. Pour extraire et visualiser les probabilités stationnaires, nous avons utilisé la fonction `plotStationary` du package « `momentuHMM` » (McClintock et Michelot 2018).

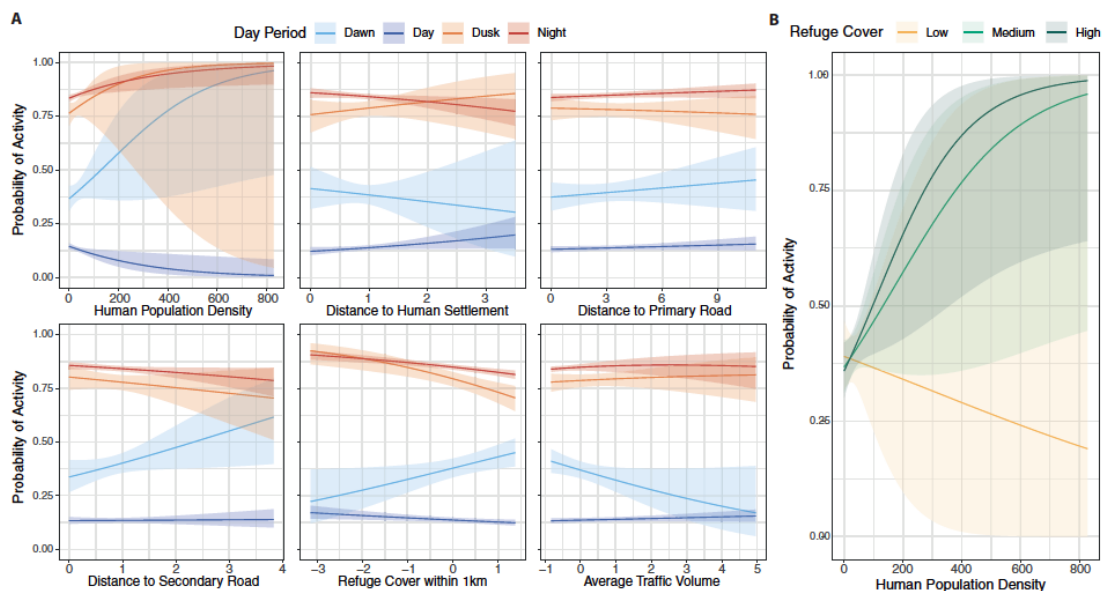
Afin d'estimer les probabilités stationnaires conditionnelles d'activité, nous avons fixé les valeurs de tous les prédicteurs continus à leurs valeurs médianes. Pour les prédicteurs catégoriels, nous avons conservé le niveau de référence du facteur afin d'isoler l'effet du prédicteur d'intérêt. Pour une visualisation spécifique des distributions individuelles de l'activité sur différentes périodes de la journée, les prédicteurs continus ont été classés en trois catégories : faible, moyen et élevé, définies respectivement sur la base des valeurs du premier quartile, de la médiane et du troisième quartile. La visualisation du modèle a été réalisée à l'aide du package « `ggplot2` » (Wickham 2016). Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel statistique R v. 4.2.2 (R Core Team 2022).

## 3. RESULTATS

Les dispositifs GPS-GSM ont enregistré des traces correspondant à un total de 54 721 localisations de loups provenant de 26 individus, couvrant environ 109 442 heures d'échantillonnage. La moyenne ( $\pm$  écart-type) du nombre de jours d'échantillonnage par individu était de 193 ( $\pm$  100) jours (intervalle : 52-397) (Tableau S1). Le pourcentage moyen ( $\pm$  ET) de localisations manquantes par individu était de 12,5% ( $\pm$  16,9%) (Tableau S1).

### 3.1. Paramètres et probabilités dépendants de l'état

La division de notre ensemble de données en traces complètes a entraîné une réduction d'environ 10% du nombre de localisations disponibles pour les HMM. Les HMM ont convergé avec succès dans tous les modèles au cours des 30 tentatives, parvenant à un consensus sur les paramètres dépendants de l'état. Pour le HMM au niveau de la population, la moyenne ( $\pm$  écart-type) de la longueur de pas et la moyenne (et la concentration) des angles de virage pour les emplacements inactifs étaient respectivement de 0,03 ( $\pm$  0,03) km et -3,14 rad (0,5) (Figure S2). Pour les comportements actifs, la moyenne ( $\pm$  SD) de la longueur de pas et la moyenne (et la concentration) des angles de virage étaient respectivement de 1,45 ( $\pm$  1,63) km et 0,12 rad (0,12) (Figure S2). Les paramètres de masse nulle pour la longueur de pas étaient de  $3,5 \times 10^{-5}$  pour les états inactifs et de  $3,1 \times 10^{-4}$  pour les états actifs. De plus, la moyenne ( $\pm$  SD) de la somme des valeurs de l'accéléromètre à deux axes était de 3,32 ( $\pm$  0,09) pour les états inactifs et de 25,31 ( $\pm$  0,36) pour les états actifs, respectivement (Figure S2).



**FIGURE 2.** Effets au niveau de la population des facteurs prédictifs de perturbations anthropiques sur l'activité des loups. Le panneau A présente la probabilité stationnaire d'activité en fonction de l'interaction entre divers facteurs prédictifs et le moment de la journée. Le panneau B illustre l'interaction entre la densité de population humaine et la couverture de refuge à l'échelle du domaine vital sur l'activité globale des loups. La couverture de refuge a été classée en trois catégories (faible, moyenne et élevée) en fonction des valeurs du premier quartile, de la médiane et du troisième quartile, respectivement. Les zones ombrées le long de chaque ligne indiquent les intervalles de confiance à 95% correspondants

Les probabilités de transition d'état basées sur les valeurs moyennes des covariables indiquent que la probabilité que les loups restent dans l'état inactif est de 0,87, tandis que la probabilité de transition vers l'état actif est de 0,13. **À l'inverse**, la probabilité de rester dans l'état actif est de 0,36, tandis que la probabilité de transition vers l'état inactif est de 0,64. Les distributions en régime permanent des longueurs de pas et de l'accélération diffèrent largement entre les états comportementaux, indiquant une séparation claire des états comportementaux en fonction des variations des profils de signaux obtenus à partir des accéléromètres et des distances entre des emplacements consécutifs (Figure S2). Les angles de virage ont présenté des distributions de densité plates dans les deux états, ce qui implique des directions de mouvement aléatoires (Figure 2).

### 3.2. Réponses temporelles aux perturbations anthropiques

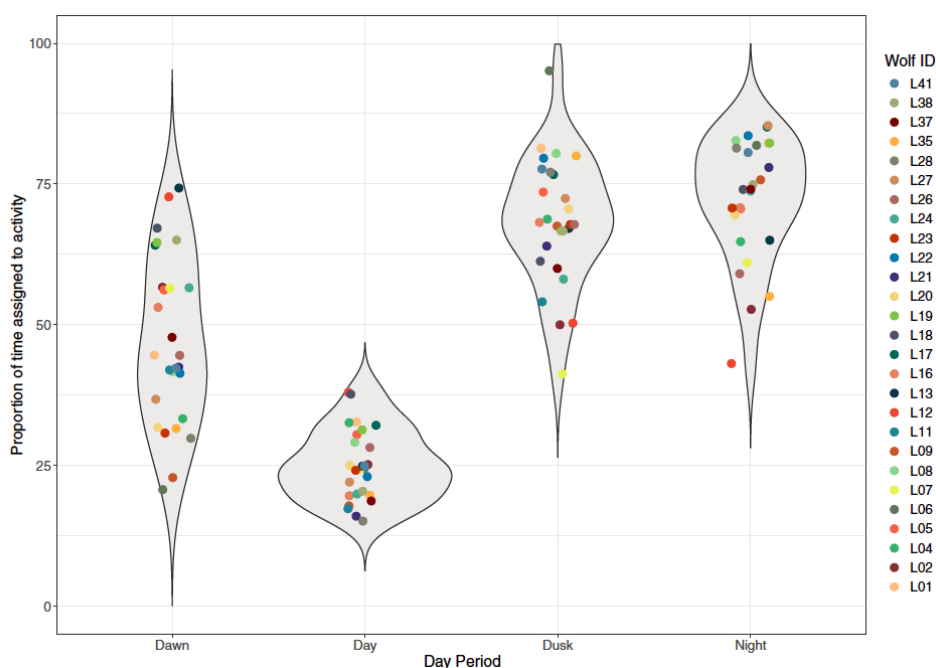
Dans l'ensemble, pour la plupart des prédicteurs liés aux perturbations anthropiques, nous avons observé soit une absence d'effets, soit de faibles tendances au niveau de la population sur la probabilité d'activité pendant la nuit, le crépuscule et la journée (Figure 2A). Nous avons constaté des tendances positives à l'aube pour la densité de population humaine, les distances par rapport aux routes principales et secondaires, et la couverture de refuge à petite échelle (Figure 2A). À l'inverse, nous avons constaté des tendances négatives à l'aube pour les distances par rapport aux établissements humains et le volume de trafic (Figure 2A). De plus, on observait une faible tendance chez les loups à réduire leur activité diurne à mesure que la densité de population humaine augmentait et que la distance par rapport aux établissements humains diminuait (Figure 2A). En revanche, nous avons observé un effet clair de l'interaction entre la densité de population humaine et l'étendue de la couverture de refuge à l'échelle du domaine vital sur l'activité globale des loups (Figure 2B). Lorsque la couverture de refuge est élevée ou moyenne à l'échelle du domaine vital, la probabilité d'activité augmente malgré une densité de population humaine plus élevée. À l'inverse, lorsque la couverture de refuge est faible, la probabilité d'activité diminue considérablement à mesure que la densité de population humaine augmente (Figure 2B).

### 3.3. Variabilité interindividuelle au sein des schémas d'évitement temporel

Les loups présentaient des différences interindividuelles marquées dans la proportion de temps où ils étaient actifs au cours des différentes périodes de la journée (Figure 3). Au niveau de la population, les loups passaient une plus grande partie de leur temps à être actifs pendant la nuit et au crépuscule par rapport à l'aube ou aux périodes diurnes. Nous avons constaté une variabilité interindividuelle considérable dans la proportion de temps passé en activité à l'aube, allant d'environ 23% à 75% du temps, qui diminuait considérablement pendant les heures de jour (Figure 3). À l'inverse, une variabilité interindividuelle modérée dans la proportion de temps passé en activité a été observée au crépuscule et pendant la nuit (Figure 3).

Dans l'ensemble, nous avons constaté que les réponses individuelles aux différents prédicteurs de perturbation anthropique étaient très diverses, présentant à la fois des effets négatifs et positifs selon le prédicteur et le moment de la journée (Figure 4). Plus précisément, les réponses individuelles à la densité de population humaine ont présenté une variabilité importante. À des densités de population élevées, la variabilité tant individuelle qu'interindividuelle de la probabilité d'activité des loups a augmenté de manière marquée, certains loups affichant des tendances négatives prononcées tandis que d'autres présentaient des tendances positives, même pendant la journée (Figures 4 et 5). En revanche, lorsque la densité de population humaine était moyenne ou faible, la variabilité des réponses diminuait de manière significative (Figure 5). En ce qui concerne les distances par rapport aux zones habitées, aux routes principales et aux routes secondaires, nous avons observé des réactions ambivalentes similaires chez les loups (Figure 4). Certains loups s'approchaient de ces éléments à différents moments de la journée, tandis que d'autres ne montraient aucun effet (par exemple, L12) ou les évitaient systématiquement (par exemple, L27) (Figure 4). Ce schéma de variabilité était cohérent pour toutes les catégories de prédicteurs (faible, moyenne et élevée) et toutes les périodes de la journée (Figure 5). En ce qui concerne le volume de trafic, nous avons constaté que la variabilité tant individuelle qu'interindividuelle était plus faible à tous les moments de la journée (Figures 4 et 5). De plus, à mesure que la couverture de refuge diminuait, les loups ont affiché des réactions ambivalentes pendant la journée, le

crépuscule et la nuit, avec des effets à la fois positifs et négatifs selon la quantité de couverture de refuge disponible (Figure 4). **Cependant**, la variabilité interindividuelle de l'activité a diminué pendant les périodes d'aube et avec l'augmentation de la disponibilité de la couverture de refuge à petite échelle (Figure 5).



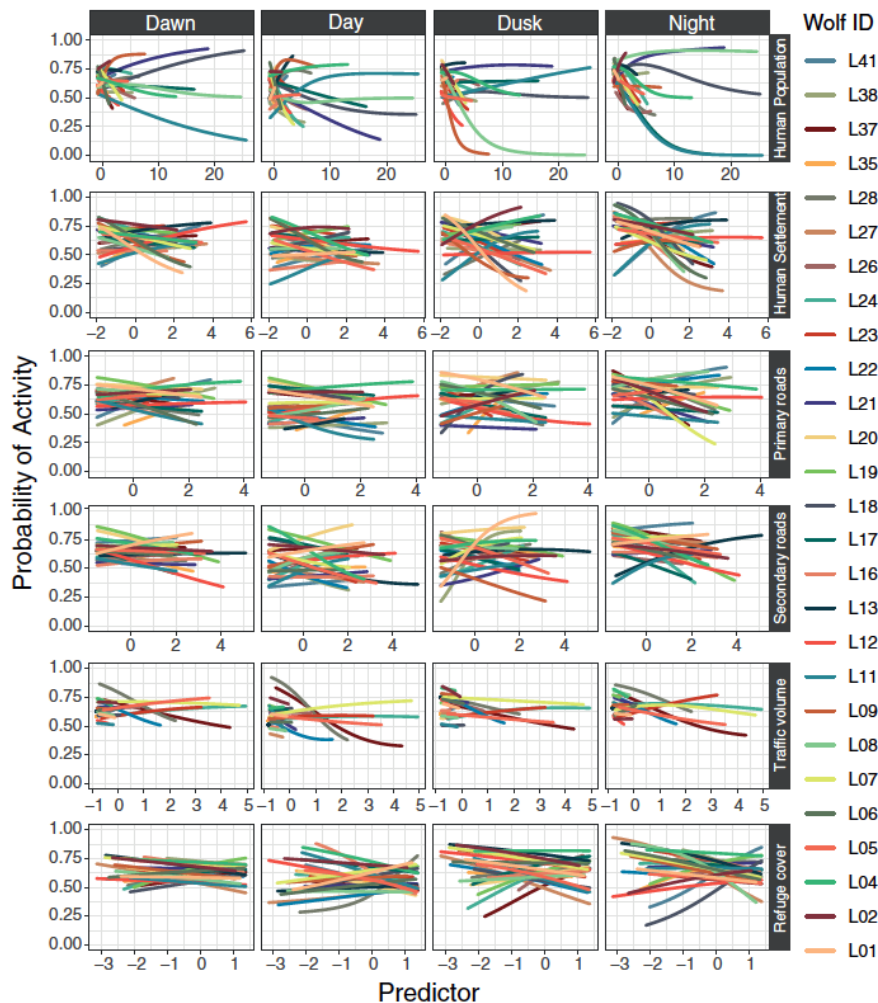
**FIGURE 3.** Proportion de temps consacrée à l'activité au cours des différentes périodes de la journée. Les graphiques en violon correspondant à chaque période de la journée illustrent la variabilité, au sein de la population de loups, de la proportion de temps pendant laquelle les individus sont actifs. Les points colorés indiquent les valeurs spécifiques à chaque individu concernant la proportion de temps passé à être actif

#### 4. DISCUSSION

Nos conclusions contribuent à la compréhension de la manière dont les loups adaptent leur comportement pour faire face à l'activité humaine et mettent en évidence la **variabilité interindividuelle** de ces réactions. En accord avec des études antérieures, nos résultats renforcent l'idée que, dans les paysages dominés par l'homme, les loups sont principalement nocturnes afin de réduire le risque d'exposition aux humains (Ciucci et al. 1997 ; Kusak, Skrbinek et Huber 2005 ; Mancinelli et al. 2019 ; Vila 1995). Cela s'inscrit dans le concept **d'évitement temporel**, selon lequel les loups adaptent leur comportement pour éviter les périodes de forte activité humaine, réduisant ainsi le risque de mortalité induite par l'homme (Gaynor et al. 2018 ; Kronfeld-Schor et Dayan 2003).

Comme prévu, une densité de population humaine plus élevée était associée à une activité diurne réduite, soulignant la **sensibilité** des loups à la présence humaine. Les effets négatifs sur l'activité diurne étaient plus prononcés à mesure que la proximité des établissements humains augmentait. **À l'inverse**, nous avons constaté un effet positif de la densité de population humaine sur l'activité nocturne, au crépuscule et à l'aube, indiquant ainsi que les loups pourraient profiter de ces moments pour s'aventurer plus près de ces zones lorsque la présence humaine est moindre. Ce comportement est cohérent avec des schémas d'évitement spatio-temporels fondés sur l'idée que les loups évitent activement les zones à forte activité humaine afin de réduire le risque de rencontre avec les humains (Mancinelli et al. 2019 ; Theuerkauf, Jedrzejewski, Schmidt et Gula 2003). **De même**, des études récentes ont également montré que les loups Ibériques évitaient de traverser certaines catégories de routes

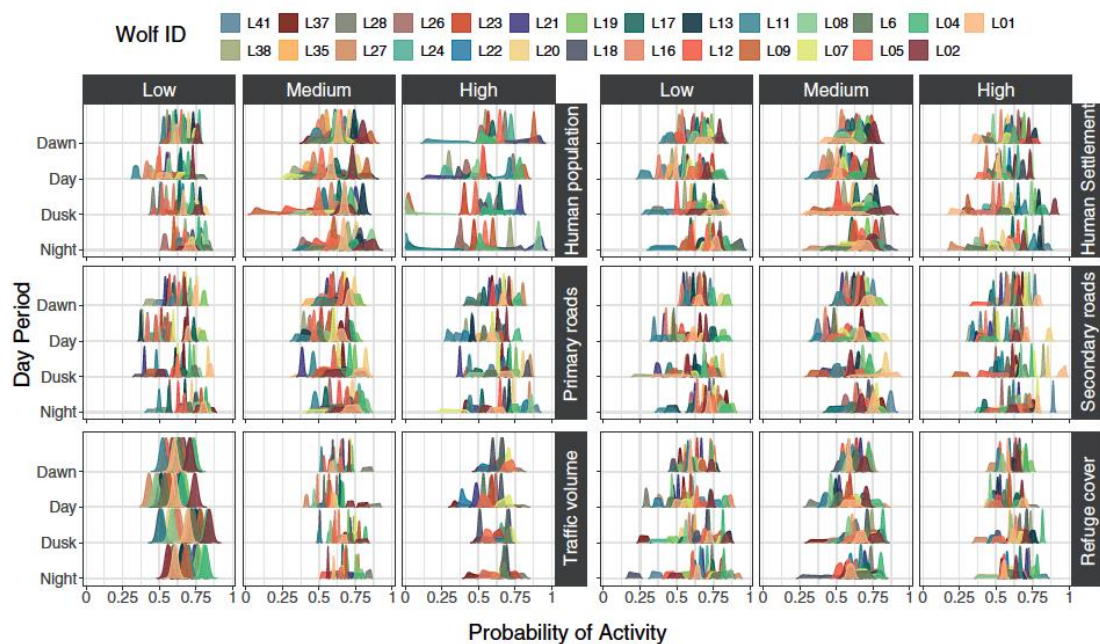
à certaines périodes de la journée, lorsque le trafic était le plus dense, ce qui renforce l'idée que les routes revêtues influencent le comportement des loups en raison du volume de trafic (c'est-à-dire de l'activité humaine) plutôt qu'en raison de la simple présence de routes (Dennehy, Llana et López-Bao 2021).



**FIGURE 4.** Réactions individuelles des loups aux perturbations anthropiques. Chaque colonne correspond à un moment différent de la journée. Chaque ligne, de haut en bas, représente un facteur prédictif différent lié aux perturbations anthropiques : densité de population humaine, distance par rapport aux zones habitées, distance par rapport aux routes principales, distance par rapport aux routes secondaires, volume de trafic horaire et couverture de refuge à petite échelle. Les lignes colorées dans chaque panneau représentent les réactions de loups individuels au facteur prédictif correspondant

La **couverture de refuge**, représentée par la végétation offrant un abri aux loups, a également joué un rôle dans la modulation de l'activité en atténuant les effets des perturbations humaines. Des niveaux plus élevés de couverture de refuge à petite échelle étaient légèrement associés à une activité nocturne et crépusculaire réduite et à une activité accrue à l'aube, indiquant que les zones offrant davantage d'abris pourraient encourager les loups à être plus actifs pendant cette période. **En revanche**, nous avons observé un effet d'interaction clair entre la densité de population humaine et la quantité de couverture de refuge à l'échelle du domaine vital sur l'activité globale des loups. Ce résultat souligne l'importance des caractéristiques de l'habitat à grande échelle pour atténuer les effets néfastes de la présence humaine. Alors que la couverture de refuge à petite échelle présentait des effets variables et spécifiques à chaque individu, elle n'a pas démontré d'impacts aussi forts et cohérents au niveau de la population. Cela suggère qu'à une échelle spatiale plus large, la

disponibilité d'une couverture de refuge étendue peut jouer un rôle crucial en permettant aux loups de maintenir leurs niveaux d'activité malgré les pressions anthropiques. La capacité des zones de refuge étendues à atténuer les impacts négatifs de la densité humaine met en évidence la nécessité de stratégies de conservation axées sur la préservation et l'amélioration de vastes zones contiguës de végétation agissant fonctionnellement comme refuge pour les loups. Cela pourrait s'avérer particulièrement vital dans les régions confrontées à une emprise humaine croissante, où le maintien ou la restauration d'une couverture de refuge substantielle au sein des domaines vitaux des loups pourrait être essentiel pour soutenir leur réadaptation écologique et leur adaptabilité comportementale (Grilo et al. 2019 ; Llaneza et al. 2016 ; Sazatornil et al. 2016). **Nos résultats soulignent donc l'importance de maintenir des parcelles de végétation pouvant servir de refuges efficaces pour les loups d'un point de vue fonctionnel** (Grilo et al. 2019 ; Llaneza et al. 2016 ; Sazatornil et al. 2016), afin de faciliter la persistance des loups dans des paysages dominés par l'homme.



**FIGURE 5.** Graphique de densité par crête illustrant les distributions individuelles de la probabilité d'activité et les différences interindividuelles selon les niveaux de perturbation anthropique et les moments de la journée. L'axe des y représente le moment de la journée, et l'axe des x indique la probabilité d'activité. Le graphique est organisé en six colonnes (trois catégories de valeurs prédictives respectives : faible, moyenne et élevée) et trois lignes : la première ligne affiche la densité de population humaine (à gauche) et la distance par rapport aux établissements humains (à droite), la deuxième ligne montre la distance par rapport aux routes principales (à gauche) et la distance par rapport aux routes secondaires (à droite), et la troisième ligne présente le volume de trafic horaire (à gauche) et la couverture de refuge à petite échelle (à droite). Chaque courbe de densité est colorée en fonction de l'identifiant individuel du loup. Des courbes de densité plus épaisses indiquent une plus grande variabilité individuelle, tandis que des courbes plus étroites et plus pointues suggèrent une variabilité moindre. Un chevauchement plus important entre les courbes de densité indique une variabilité interindividuelle moindre, tandis qu'un chevauchement moindre indique une variabilité plus élevée pour un niveau de prédicteur donné au cours d'une période spécifique de la journée

L'une des contributions significatives de notre étude est l'exploration, pour la première fois, de cette **variabilité interindividuelle** dans les réponses des loups face aux perturbations anthropiques. Il est remarquable que nous ayons observé une variabilité individuelle substantielle dans l'évitement temporel des loups face aux indicateurs de perturbation humaine, ce qui masque des effets clairs au niveau de la population, suggérant une stratégie

non uniforme des loups pour s'adapter aux environnements dominés par l'homme. Dans l'ensemble, cette variabilité a masqué les effets des prédicteurs au niveau de la population, mais elle était particulièrement évidente dans les réactions à la densité de population humaine, où certains loups ont montré des tendances négatives claires dans leur activité, tandis que d'autres ont affiché des tendances positives, même pendant les heures de jour. **Cela met en évidence la complexité du comportement des loups et leur capacité d'adaptation spécifique à chaque individu.** **De plus**, les réponses ambivalentes à la distance par rapport aux établissements humains et aux routes indiquent que les loups peuvent employer diverses stratégies, certains individus s'approchant de ces éléments tandis que d'autres les évitent systématiquement. Ce schéma suggère que les loups sont capables de **plasticité comportementale**, ajustant potentiellement leur activité pour équilibrer les risques et les avantages de la proximité humaine. **Ainsi**, notre examen complet des prédicteurs met en évidence la nature complexe et variable des réponses des loups aux perturbations anthropiques.

Les **stratégies d'évitement** temporel vis-à-vis des humains (c'est-à-dire une nocturnité accrue) ont été identifiées comme l'un des principaux mécanismes favorisant la coexistence entre les humains et les carnivores, renforçant la persistance des grands prédateurs dans les paysages dominés par l'homme (Lamb et al. 2020). Compte tenu de la persécution historique des loups dans les paysages Ibériques (Clavero et al. 2022 ; Nores et López-Bao 2022 ; Núñez-Quiros, García-Lavandera et Llana 2007 ; Rico et Torrente 2000), les comportements nocturnes peuvent être favorisés d'un point de vue adaptatif en réduisant la mortalité induite par l'homme. Les différences dans les réponses individuelles et les **personnalités** au sein du comportement animal peuvent s'expliquer par des pressions adaptatives (Dall, Houston et McNamara 2004 ; Wilson 1998), ce qui se traduit souvent par des populations polymorphes composées d'individus enclins à prendre des risques et d'individus averse au risque (Bombieri et al. 2021 ; Wolf et al. 2007). Ce spectre de comportements peut avoir des conséquences systémiques sur la valeur sélective globale des individus au sein d'une population (Smith et Blumstein 2008) et l'existence d'un gradient le long du spectre timidité-audace peut devenir particulièrement pertinente dans les populations soumises à la persécution. Cela peut entraîner des changements subséquents dans l'équilibre des fréquences comportementales au sein des populations, ajoutant une nuance à notre compréhension des stratégies adaptatives employées par les animaux en réponse à des menaces externes (Wolf et al. 2007). **Ainsi**, si, au cours du cycle de vie des loups Ibériques, une nocturnité accrue et des comportements d'aversion au risque se sont maintenus sur plusieurs générations, favorisés par une mortalité réduite due à l'activité humaine, cela pourrait potentiellement entraîner des changements dans le comportement des loups au niveau de la population (Martinez-Abraín et al. 2023).

**Cependant**, notre compréhension des facteurs influençant les **traits comportementaux** reste encore assez limitée. Il est plausible que cette tendance soit un trait adaptatif hérité au fil des générations, peut-être développé en réponse à la pression sélective contre les comportements qui attirent les loups vers les activités humaines, un phénomène déjà observé chez d'autres espèces (Agnvall et al. 2012 ; Carrete et al. 2016). **De plus**, les conditions de naissance pourraient jouer un rôle dans le façonnement de ce comportement d'évitement et dans la variabilité individuelle de ces réponses spatio-temporelles (Carricondo-Sanchez et al. 2020 ; Milleret et al. 2019). **Si l'apprentissage avant l'indépendance peut y contribuer,**

certains éléments indiquent que la peur des humains a une influence génétique (Carricondo-Sanchez et al. 2020 ; Fox 1972 ; Hall et al. 2015 ; Milleret et al. 2019 ; Saetre et al. 2006). Étant donné qu'une part importante de la mortalité des loups est liée aux humains (Blanco et Cortés 2007 ; Rico et Torrente 2000), il est raisonnable de penser que la capacité à éviter les humains pourrait être un trait avantageux soumis à des pressions de sélection induites par l'homme.

Ce comportement peut se manifester comme une composante innée (Saetre et al. 2006), acquise auprès des parents (Milleret et al. 2019), ou une combinaison des deux. **Cependant**, établir une relation directe entre les schémas d'évitement et des conditions environnementales spécifiques est difficile, ce qui rend spéculative la détermination de la véritable adaptabilité des comportements observés. Bien que nous nous soyons concentrés sur l'analyse des schémas d'évitement temporels et de leur variabilité interindividuelle, il est crucial de reconnaître ces limites, soulignant la nécessité de recherches supplémentaires pour valider ces hypothèses. De futures études explorant le lien entre la variabilité comportementale et la parenté génétique pourraient apporter des éclairages intéressants sur l'adaptabilité des loups à différents scénarios écologiques et à des paysages dominés par l'homme.

#### References

- Agnvall, B., M. Jöngren, E. Strandberg, and P. Jensen. 2012. "Heritability and Genetic Correlations of Fear-Related Behaviour in Red Junglefowl—Possible Implications for Early Domestication." *PLoS One* 7, no. 4: e35162. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035162>.
- Ballard, W. B., L. Ayres, C. Gardner, and J. Foster. 1991. "Den Site Activity Patterns of Gray Wolves, *Canis lupus*, in Southcentral Alaska." *Canadian Field-Naturalist* 105, no. 4: 497–504.
- Bennie, J. J., J. P. Duffy, R. Inger, and K. J. Gaston. 2014. "Biogeography of Time Partitioning in Mammals." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, no. 38: 13727–13732. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216063110>.
- Blanco, J. C., and Y. Cortés. 2007. "Dispersal Patterns, Social Structure and Mortality of Wolves Living in Agricultural Habitats in Spain." *Journal of Zoology* 273, no. 1: 114–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x>.
- Bombieri, G., V. Penteriani, M. D. M. Delgado, C. Groff, L. Pedrotti, and K. Jerina. 2021. "Towards Understanding Bold Behaviour of Large Carnivores: The Case of Brown Bears in Human-Modified Landscapes." *Animal Conservation* 24, no. 5: 783–797. <https://doi.org/10.1111/acv.12680>.
- Calvo-Iglesias, M. S., U. Fra-Paleo, and R. A. Diaz-Varela. 2009. "Changes in Farming System and Population as Drivers of Land Cover and Landscape Dynamics: The Case of Enclosed and Semi-Openfield Systems in Northern Galicia (Spain)." *Landscape and Urban Planning* 90, no. 3: 168–177. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.10.025>.
- Carrete, M., J. Martínez-Padilla, S. Rodríguez-Martínez, N. Reboló-Ifrán, A. Palma, and J. L. Tella. 2016. "Heritability of Fear of Humans in Urban and Rural Populations of a Bird Species." *Scientific Reports* 6, no. 1: 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep31060>.
- Carricondo-Sanchez, D., B. Zimmermann, P. Wabakken, et al. 2020. "Wolves at the Door? Factors Influencing the Individual Behavior of Wolves in Relation to Anthropogenic Features." *Biological*

- Conservation* 244: 108514. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108514>.
- Chapron, G., P. Kaczensky, J. D. C. Linnell, et al. 2014. "Recovery of Large Carnivores in Europe's Modern Human-Dominated Landscapes." *Science* 346, no. 6216: 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>.
- Clucchi, P., L. Boltani, F. Francisci, and G. Andreoli. 1997. "Home Range, Activity and Movements of a Wolf Pack in Central Italy." *Journal of Zoology* 243, no. 4: 803–819. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x>.
- Clavero, M., A. García-Reyes, A. Fernández-Gil, E. Revilla, and N. Fernández. 2022. "On the Misuse of Historical Data to Set Conservation Baselines: Wolves in Spain as an Example." *Biological Conservation* 276: 109810.
- Connors, M. G., T. Michelot, E. I. Heywood, et al. 2021. "Hidden Markov Models Identify Major Movement Modes in Accelerometer and Magnetometer Data From Four Albatross Species." *Movement Ecology* 9, no. 1: 1–16.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston, and J. M. McNamara. 2004. "The Behavioural Ecology of Personality: Consistent Individual Differences From an Adaptive Perspective." *Ecology Letters* 7, no. 8: 734–739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>.
- Dennehy, E., L. Llana, and J. V. López-Bao. 2021. "Contrasting Wolf Responses to Different Paved Roads and Traffic Volume Levels." *Biodiversity and Conservation* 30, no. 11: 3133–3150.
- Eggermann, J., R. Gula, B. Pirga, et al. 2009. "Daily and Seasonal Variation in Wolf Activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland." *Mammalian Biology* 74, no. 2: 159–163. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.05.010>.
- Ensing, E. P., S. Clutti, F. A. de Wijs, et al. 2014. "GPS Based Daily Activity Patterns in European Red Deer and North American Elk (*Cervus elaphus*): Indication for a Weak Circadian Clock in Ungulates." *PLoS One* 9, no. 9: e106997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106997>.
- Environmental Systems Research Institute. 2023. *ArcGIS Pro (Version 2.9) [Computer Software]*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Eriksen, A., P. Wabakken, B. Zimmermann, et al. 2011. "Activity Patterns of Predator and Prey: A Simultaneous Study of GPS-Collared Wolves and Moose." *Animal Behaviour* 81, no. 2: 423–431. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.011>.
- Fancy, S. G., and W. B. Ballard. 1995. "Monitoring Wolf Activity by Satellite." In *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*, edited by L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, 329–333. Edmonton, Alberta: Occasional Publication.
- Ferreiro-Arias, I., J. Isla, P. Jordano, and A. Benítez-López. 2021. "Fine-Scale Coexistence Between Mediterranean Mesocarnivores Is Mediated by Spatial, Temporal, and Trophic Resource Partitioning." *Ecology and Evolution* 11, no. 22: 15520–15533. <https://doi.org/10.1002/ece3.8077>.
- Fox, J., G. G. Friendly, S. Graves, et al. 2007. "The Car Package." *R Foundation for Statistical Computing* 1109: 1431.
- Fox, M. W. 1972. "Socio-Ecological Implications of Individual Differences in Wolf Litters: A Developmental and Evolutionary Perspective." *Behaviour* 41, no. 3–4: 298–313. <https://doi.org/10.1163/156853972X00077>.
- Franke, A., T. Caelli, G. Kuzyk, and R. J. Hudson. 2006. "Prediction of Wolf (*Canis lupus*) Kill-Sites Using Hidden Markov Models." *Ecological Modelling* 197, no. 1: 237–246. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.043>.
- Gaynor, K. M., C. E. Hohnowski, N. H. Carter, and J. S. Brashares. 2018. "The Influence of Human Disturbance on Wildlife Nocturnality." *Science* 360, no. 6394: 1232–1235. <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>.
- Gipson, P. S., W. B. Ballard, R. M. Nowak, and L. D. Mech. 2000. "Accuracy and Precision of Estimating Age of Gray Wolves by Tooth Wear." *Journal of Wildlife Management* 64, no. 3: 752. <https://doi.org/10.2307/3802745>.
- Grillo, C., P. M. Lucas, A. Fernández-Gil, et al. 2019. "Refuge as Major Habitat Driver for Wolf Presence in Human-Modified Landscapes." *Animal Conservation* 22, no. 1: 59–71. <https://doi.org/10.1111/acv.12435>.
- Hall, N. J., K. Lord, A.-M. K. Arnold, C. D. L. Wynne, and M. A. R. Udell. 2015. "Assessment of Attachment Behaviour to Human Caregivers in Wolf Pups (*Canis lupus lupus*)." *Behavioural Processes* 110: 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.11.005>.
- Hesselbarth, M. H. K., M. Sciaini, K. A. With, K. Wiegand, and J. Nowosad. 2019. "LandscapeMetrics: An Open-Source R Tool to Calculate Landscape Metrics." *Ecography* 42, no. 10: 1648–1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>.
- INE. 2010. *Censo de Población y Vivienda [Dataset]*. Madrid, Spain: Instituto Nacional de Estadística.
- Jedrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jedrzejewska, and H. Okarma. 2001. "Daily Movements and Territory Use by Radio-Collared Wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland." *Canadian Journal of Zoology* 79, no. 11: 1993–2004. <https://doi.org/10.1139/z01-147>.
- Kolenosky, G. B., and D. H. Johnston. 1967. "Radio-Tracking Timber Wolves in Ontario." *American Zoologist* 7, no. 2: 289–303.
- Kronfeld-Schor, N., and T. Dayan. 2003. "Partitioning of Time as an Ecological Resource." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, no. 1: 153–181. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>.
- Kusak, J., A. M. Skrbínšek, and D. Huber. 2005. "Home Ranges, Movements, and Activity of Wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian Part of Dinarids, Croatia." *European Journal of Wildlife Research* 51, no. 4: 254–262. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0111-2>.
- Lamb, C. T., A. T. Ford, B. N. McLellan, et al. 2020. "The Ecology of Human-Carnivore Coexistence." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117, no. 30: 17876–17883. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922097117>.
- Llana, L., E. J. García, and J. V. López-Bao. 2014. "Intensity of Territorial Marking Predicts Wolf Reproduction: Implications for Wolf Monitoring." *PLoS One* 9, no. 3: e93015.
- Llana, L., E. J. García, V. Palacios, and J. V. López-Bao. 2015. *Censo de Lobo Ibérico En Galicia*, 61. Xunta de Galicia (Spanish Administrative Institution): Consellería de Medio Ambiente.
- Llana, L., E. J. García, V. Palacios, V. Sazatornil, and J. V. López-Bao. 2016. "Resting in Risky Environments: The Importance of Cover for Wolves to Cope With Exposure Risk in Human-Dominated Landscapes." *Biodiversity and Conservation* 25: 1515–1528.
- Llana, L., J. V. López-Bao, and V. Sazatornil. 2012. "Insights Into Wolf Presence in Human-Dominated Landscapes: The Relative Role of Food Availability, Humans and Landscape Attributes." *Diversity and Distributions* 18, no. 5: 459–469.
- Llana, L., V. Palacios, A. Marcos, et al. 2022. *Estudio poblacional del lobo ibérico en Galicia, 2021–2022*. Xunta de Galicia (Spanish Administrative Institution): Consellería de Medio Ambiente, Territorio e Vivenda.
- Lobo, D., J. V. López-Bao, and R. Godinho. 2023. "The Population Bottleneck of the Iberian Wolf Impacted Genetic Diversity but Not Admixture With Domestic Dogs: A Temporal Genomic Approach." *Molecular Ecology* 32, no. 22: 5986–5999.
- López-Bao, J. V., F. Fleurke, G. Chapron, and A. Trouwborst. 2018. "Legal Obligations Regarding Populations on the Verge of Extinction

- In Europe: Conservation, Restoration, Recolonization, Reintroduction." *Biological Conservation* 227: 319–325.
- Mancinelli, S., M. Falco, L. Boltani, and P. Ciucci. 2019. "Social, Behavioural and Temporal Components of Wolf (*Canis lupus*) Responses to Anthropogenic Landscape Features in the Central Apennines, Italy." *Journal of Zoology* 309, no. 2: 114–124. <https://doi.org/10.1111/jzo.12708>.
- Martínez-Abraín, A., Á. Llinares, L. Llana, et al. 2023. "Increased Grey Wolf Diurnality in Southern Europe Under Human-Restricted Conditions." *Journal of Mammalogy* 104, no. 4: 846–854. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad003>.
- McClintock, B. T., and T. Michelot. 2018. "momentuHMM: R Package for Generalized Hidden Markov Models of Animal Movement." *Methods in Ecology and Evolution* 9, no. 6: 1518–1530. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12995>.
- McNay, M. E. 2002. "Wolf-Human Interactions in Alaska and Canada: A Review of the Case History." *Wildlife Society Bulletin (1973–2006)* 30, no. 3: 831–843.
- Mech, L. D. 1992. "Daytime Activity of Wolves During Winter in Northeastern Minnesota." *Journal of Mammalogy* 73, no. 3: 570–571. <https://doi.org/10.2307/1382025>.
- Mech, L. D., and H. D. Cluff. 2011. "Movements of Wolves at the Northern Extreme of the Species' Range, Including During Four Months of Darkness." *PLoS One* 6, no. 10: e25328.
- Mech, L. D., and S. B. Merrill. 1998. "Daily Departure and Return Patterns of Wolves, *Canis lupus*, From a Den at 80 (Degree) N Latitude." *Canadian Field-Naturalist* 112, no. 3: 515–517.
- Michelot, T., R. Langrock, and T. A. Patterson. 2016. "moveHMM: An R Package for the Statistical Modelling of Animal Movement Data Using Hidden Markov Models." *Methods in Ecology and Evolution* 7, no. 11: 1308–1315. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12578>.
- Milleret, C., A. Ordiz, A. Sanz-Pérez, et al. 2019. "Testing the Influence of Habitat Experienced During the Natal Phase on Habitat Selection Later in Life in Scandinavian Wolves." *Scientific Reports* 9, no. 1: 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42835-1>.
- Nores, C., and J. V. López-Bao. 2022. "Historical Data to Inform the Legal Status of Species in Europe: An Example With Wolves." *Biological Conservation* 272: 109639.
- Núñez-Quirós, P., R. García-Lavandera, and L. Llana. 2007. "Análisis De La Distribución Histórica Del Lobo (*Canis lupus*) En Galicia: 1850, 1960 y 2003." *Ecología* 21: 195–206.
- Palacios, V., J. V. López-Bao, L. Llana, C. Fernández, and E. Font. 2016. "Decoding Group Vocalizations: The Acoustic Energy Distribution of Chorus Howls is Useful to Determine Wolf Reproduction." *PLoS One* 11, no. 5: e0153858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153858>.
- Petroelje, T. R., J. L. Belant, D. E. Beyer, and N. J. Svoboda. 2020. "Identification of Carnivore Kill Sites is Improved by Verified Accelerometer Data." *Animal Biotelemetry* 8, no. 1: 18. <https://doi.org/10.1186/s40317-020-00206-y>.
- R Core Team. 2022. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Manual]. <https://www.R-project.org/>.
- Reichmann, A., and D. Saltz. 2005. "The Golan Wolves: The Dynamics, Behavioral Ecology, and Management of an Endangered Pest." *Israel Journal of Zoology* 51, no. 2: 87–133.
- Rico, M., and J. P. Torrente. 2000. "Caza y Rarificación Del Lobo En España: Investigación histórica y Conclusiones Biológicas." *Galemys* 12: 163–179.
- Río-Maior, H., P. Beja, M. Nakamura, and F. Álvares. 2018. "Use of Space and Homesite Attendance by Iberian Wolves During the Breeding Season." *Mammalian Biology* 92: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.03.014>.
- Saetre, P., E. Strandberg, P.-E. Sundgren, U. Pettersson, E. Jazin, and T. F. Bergström. 2006. "The Genetic Contribution to Canine Personality." *Genes, Brain and Behavior* 5, no. 3: 240–248. <https://doi.org/10.1111/j.1601-183X.2005.00155.x>.
- Salado, I., M. Preick, N. Lupiáñez-Corpas, et al. 2022. "Loss of Mitochondrial Genetic Diversity Despite Population Growth: The Legacy of Past Wolf Population Declines." *Genes* 14, no. 1: 75.
- Sanz-Pérez, A., A. Ordiz, H. Sand, et al. 2018. "No Place Like Home? A Test of the Natal Habitat-Biased Dispersal Hypothesis in Scandinavian Wolves." *Royal Society Open Science* 5, no. 12: 181379. <https://doi.org/10.1098/rsos.181379>.
- Sazatornil, V., A. Rodríguez, M. Klaczek, et al. 2016. "The Role of Human-Related Risk in Breeding Site Selection by Wolves." *Biological Conservation* 201: 103–110.
- SIOSE National Technical Team. 2022. *High Resolution Land Cover/Land Use Information System in Spain (HR SIOSE)*. Dirección General del Instituto Geográfico Nacional. Subdirección General de Cartografía y Observación del Territorio. <https://www.siose.es/>.
- Smith, B. R., and D. T. Blumstein. 2008. "Fitness Consequences of Personality: A Meta-Analysis." *Behavioral Ecology* 19, no. 2: 448–455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>.
- Theuerkauf, J. 2009. "What Drives Wolves: Fear or Hunger? Humans, Diet, Climate and Wolf Activity Patterns." *Ethology* 115, no. 7: 649–657. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01653.x>.
- Theuerkauf, J., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, and R. Gula. 2003. "Spatiotemporal Segregation of Wolves From Humans in the Białowieża Forest (Poland)." *Journal of Wildlife Management* 67, no. 4: 706–716. <https://doi.org/10.2307/3802677>.
- Theuerkauf, J., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, et al. 2003. "Daily Patterns and Duration of Wolf Activity in the Białowieża Forest, Poland." *Journal of Mammalogy* 84, no. 1: 243–253. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0243:DPADOW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0243:DPADOW>2.0.CO;2).
- Tsunoda, H., R. Gula, J. Theuerkauf, et al. 2009. "How Does Parental Role Influence the Activity and Movements of Breeding Wolves?" *Journal of Ethology* 27, no. 1: 185–189. <https://doi.org/10.1007/s10164-008-0106-z>.
- Valverde, J. A. 1971. "El Lobo Español." *Montes* 159: 229–241.
- Vilà, C. 1995. "Observations on the Daily Activity Patterns in the Iberian Wolf." In *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*, 335–340. Edmonton, Alberta: University of Alberta Press.
- Wei, T., V. Simko, M. Levy, Y. Xie, Y. Jin, and J. Zemla. 2017. "Package 'corrplot.'" *Stat* 56, no. 316: e24.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wilson, D. S. 1998. "Adaptive Individual Differences Within Single Populations." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353, no. 1366: 199–205.
- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Lelmar, and F. J. Weissing. 2007. "Life-History Trade-Offs Favour the Evolution of Animal Personalities." *Nature* 447, no. 7144: 581–584. <https://doi.org/10.1038/nature05835>.
- Worton, B. J. 1989. "Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies." *Ecology* 70, no. 1: 164–168. <https://doi.org/10.2307/1938423>.
- Ylitalo, A.-K., J. Heikkinen, and I. Kojola. 2021. "Analysis of Central Place Foraging Behaviour of Wolves Using Hidden Markov Models." *Ethology* 127, no. 2: 145–157. <https://doi.org/10.1111/eth.13106>.
- Zimmermann, B., L. Nelson, P. Wabakken, H. Sand, and O. Liberg. 2014. "Behavioral Responses of Wolves to Roads: Scale-Dependent Ambivalence." *Behavioral Ecology* 25, no. 6: 1353–1364. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru134>.

#### Supporting Information

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section.