

Les perturbations humaines, les proies et les abris déterminent les déplacements des grands prédateurs dans les paysages anthropiques

Behavioral Ecology, 2026, 37, arag037

<https://doi.org/10.1093/beheco/arag037>

Published: 13 April 2026

Original Article



OXFORD

Human disturbance, preys and refuge cover shape top predator movements in anthropogenic landscapes

Iago Ferreiro-Arias ^{1,2*}, Iris Martínez ³, Emilio José García⁴, Vicente Palacios ⁴, Víctor Sazatornil ⁵, Alejandro Rodríguez ¹, José Vicente López-Bao ⁶, and Luis Llana ^{3,7*}

¹Department of Conservation Biology and Global Change, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Américo Vespucio 26, Sevilla 41092, Spain

²Department of Biogeography and Global Change, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, C. de José Gutiérrez Abascal 2, Madrid 28006, Spain

³A.R.E.N.A. Asesores En Recursos Naturales, S.L. Perpetuo Socorro n°12-Entresuelo, 2B, Lugo 27003, Spain

⁴ARCA People and Nature, S.L. Tenderina 69, 1A, Oviedo 33010, Spain

⁵Conservation Biology Group, Landscape Dynamics and Biodiversity Programme, Forest Science and Technology Centre of Catalonia (CTFC), Sant Llorenç de Morunys, km 2, Solsona 25280, Spain

⁶Biodiversity Research Institute (University of Oviedo – CSIC – Principado de Asturias), Oviedo University, c/ Gonzalo Gutiérrez Quirós s/n, Mieres 33600, Spain

⁷Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Facultad de Ciencias, Área de Zooloxía, Universidade da Coruña, Campus da Zapateira s/n, A Coruña 15071, Spain

*Corresponding authors: Iago Ferreiro-Arias, Department of Conservation Biology and Global Change, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Américo Vespucio 26, Sevilla 41092, Spain. Email: iago.ferreiro@ebd.csic.es; Luis Llana, A.R.E.N.A. Asesores en Recursos Naturales, S.L. Perpetuo Socorro n°12-Entresuelo, 2B, Lugo 27003, Spain. Email: llana@arenatural.com
Handling Editor: Dr. Geoffrey While

Résumé

Les études sur les déplacements des loups se sont concentrées sur les effets de différents facteurs isolés, tels que les caractéristiques intrinsèques ou l'abondance des proies, en milieu sauvage. **Par conséquent**, on manque encore d'une compréhension globale de la manière dont plusieurs facteurs interagissent pour façonner les schémas de déplacement quotidiens, en particulier dans les paysages fortement anthropisés. Afin d'examiner l'effet combiné des facteurs intrinsèques, de la disponibilité alimentaire, des perturbations humaines et de la couverture de refuge, nous avons équipé 26 individus de colliers GPS-GSM dans le nord-ouest de la péninsule Ibérique, l'une des zones les plus anthropisées de leur aire de répartition. Nous avons obtenu 54 721 localisations et 4 560 trajectoires quotidiennes à partir de positions relevées toutes les 2 heures. Nous avons calculé 3 indicateurs de déplacement quotidien : la distance quotidienne, le déplacement net et l'indice de rectitude. À l'aide de modèles de régression **bayésiens** et d'une analyse de partition de variance, nous avons évalué la contribution relative des traits intrinsèques et des facteurs externes liés à la disponibilité alimentaire, aux perturbations anthropiques et à la couverture de refuge sur les déplacements des loups. Les loups parcouraient une distance quotidienne moyenne de 9 km, avec un déplacement net moyen de 3,8 km. Les perturbations anthropiques, en particulier l'interaction entre la densité de population humaine et la densité d'habitat, constituaient le principal facteur de réduction des déplacements. La densité des routes revêtues avait un effet négatif sur les déplacements, mais celui-ci était atténué par l'étendue et la cohésion de la couverture de refuge. **Les loups se nourrissant de bétail parcouraient des distances quotidiennes et des déplacements nets plus courts que ceux se nourrissant d'ongulés sauvages.** Nos résultats soulignent l'importance de l'interaction entre les ressources trophiques, les perturbations anthropiques et la disponibilité des refuges dans la

détermination des déplacements quotidiens des loups. Dans les paysages dominés par l'homme, les loups raccourcissent leurs déplacements afin de minimiser leur exposition et le risque de mortalité lorsqu'ils disposent de sources de nourriture et de refuges à proximité.

Mots-clés : *Canis lupus*, distance quotidienne, ongulés domestiques, perturbations humaines, déplacement net, indice de rectitude, couverture végétale

INTRODUCTION

La compréhension des déplacements de la faune sauvage est un thème central de l'écologie comportementale, compte tenu de son importance pour les processus écologiques aux niveaux de l'individu, de la population et de l'écosystème (par exemple, la recherche de nourriture, la dispersion, la migration) (Blanco et Cortés 2007 ; Bauer et Hoye 2014 ; Ylitalo et al. 2021). Les schémas de déplacement résultent de l'interaction entre des facteurs intrinsèques, tels que l'état physiologique ou le stade du cycle de vie, et des facteurs extrinsèques, notamment la répartition des ressources, la structure du paysage ou les conditions climatiques (Nathan et al. 2008). À l'ère de l'Anthropocène, un défi majeur consiste à comprendre comment cette interaction est reconfigurée par de nouvelles pressions extrinsèques induites par l'homme, qui peuvent à la fois offrir des avantages attractifs et imposer des risques omniprésents (Gomez et al. 2025). Dans les paysages fortement modifiés par l'homme, les déplacements de la faune sauvage, exprimés en distance en ligne droite entre les points de départ et d'arrivée d'une trajectoire, sont réduits de moitié par rapport à ceux observés dans des zones plus naturelles, ce qui indique une contrainte significative sur les déplacements des animaux (Tucker et al. 2018). Bien qu'elles soient souvent attribuées à la modification de l'habitat, les réductions des déplacements sont généralement dues à l'activité humaine, comme en témoigne l'augmentation mondiale de 73% des déplacements de mammifères pendant les confinements liés à la COVID-19 (Tucker et al. 2023). Il est important de noter que ces changements dans les schémas de déplacement peuvent avoir des implications profondes en modifiant la disponibilité des ressources, les opportunités de reproduction et les taux de survie, tout en influençant le fonctionnement global de l'écosystème (Fahrig 2007 ; Doherty et al. 2021 ; Tucker et al. 2021).

Les changements dans les schémas de déplacement ont été largement étudiés chez de nombreux grands carnivores (Evans et al. 2019 ; Ellington et al. 2020 ; Suraci et al. 2020 ; Habib et al. 2021). Les stratégies de déplacement des principales familles de carnivores sont fortement façonnées par leurs histoires évolutives distinctes, qui établissent des héritages comportementaux profondément enracinés en matière d'utilisation du territoire et de déplacements liés à la recherche de nourriture (Fagan et al. 2025). **Cependant**, dans le cadre de ces contraintes phylogénétiques, les schémas de déplacement sont également très flexibles, modulés par les stades du cycle de vie (Barry et al. 2020 ; O'Neill et al. 2020 ; Bista et al. 2021 ; Thorsen et al. 2022) et de la disponibilité des ressources (Frame et al. 2004 ; Petroelje et al. 2019 ; Barceló et al. 2025). Dans les paysages dominés par l'homme, les déplacements des carnivores peuvent être influencés davantage par un **compromis** entre l'exploitation des ressources et la nécessité d'éviter les menaces anthropiques (Lamb et al. 2020 ; Barceló et al. 2025).

L'activité humaine peut remodeler les déplacements des carnivores en leur fournissant des ressources attractives, telles que des compléments alimentaires susceptibles de réduire les

déplacements, et des forces répulsives comme la persécution ou des infrastructures qui incitent à l'évitement et peuvent tronquer les trajectoires de déplacement (Petroelje et al. 2019 ; Lamb et al. 2020 ; Barcelo et al. 2025). **En conséquence**, on s'attend à une reconfiguration des schémas de déplacement des carnivores dans les paysages dominés par l'homme, qui ne constituent donc pas un simple reflet, mais une expression complexe de l'écologie et de l'histoire évolutive propres à chaque espèce, ainsi que de l'interaction dynamique avec l'environnement façonné par l'homme (Gomez et al. 2025). **Ainsi**, les carnivores dans les paysages anthropiques constituent un système modèle instructif pour analyser l'interaction complexe entre les facteurs comportementaux intrinsèques et les pressions humaines extrinsèques qui, ensemble, déterminent les schémas de déplacement.

Au sein de l'ordre des Carnivores, le loup gris (*Canis lupus*) constitue un modèle particulièrement pertinent pour l'étude de ces dynamiques : ce superprédateur généraliste holarctique, dont la persistance s'étend des paysages vierges aux paysages fortement anthropisés, nous fournit des informations clés sur la manière dont les traits intrinsèques et les pressions extrinsèques façonnent les déplacements des carnivores (Ciucci et al. 1997 ; Jedrzejewski et al. 2001 ; Eggermann et al. 2009 ; Mech et Cluff 2011 ; Rio-Maior et al. 2018 ; Petroelje et al. 2019 ; Kirilyuk et al. 2021 ; Dickie et al. 2022). Des facteurs intrinsèques tels que le statut social, le sexe, l'âge et la saison de reproduction entraînent des variations significatives dans les distances parcourues par les loups. Par exemple, les individus en phase de dispersion et les adultes parcourent généralement de plus longues distances, tandis que les loups reproducteurs limitent leurs déplacements pendant la saison de mise bas (Rio-Maior et al. 2018 ; Petroelje et al. 2019 ; Ellington et al. 2020). Sur le plan extrinsèque, la disponibilité alimentaire est un facteur déterminant des déplacements des carnivores, et les loups adaptent stratégiquement leurs schémas de déplacement pour tirer parti des différentes répartitions des ressources (Frame et al. 2004 ; Petroelje et al. 2019 ; Ylitalo et al. 2021). Dans les systèmes naturels, la nature **dispersée** et **imprévisible** de la présence des proies sauvages impose une stratégie de « recherche et poursuite », ce qui entraîne des distances de déplacement plus longues (Jedrzejewski et al. 2001). **À l'inverse**, la concentration spatiale du bétail offre une source anthropique **prévisible** et **groupée**, permettant le passage à une stratégie plus efficace de « patrouille et exploitation » qui réduit considérablement les taux de déplacement (Ciucci et al. 1997 ; Kusak, Skrbinek et Huber 2005 ; Petroelje et al. 2019).

L'exploitation des ressources trophiques anthropiques expose les carnivores à toute une série de risques de mortalité, car la traversée de ces paysages augmente la probabilité d'une mortalité d'origine humaine, qu'il s'agisse de persécutions délibérées en représailles à la prédation du bétail ou de causes accidentelles telles que les collisions avec des véhicules sur le réseau routier (Chavez et Gese 2006 ; Lamb et al. 2020 ; Whittington et al. 2022 ; Morales-Gonzalez et al. 2025). **En particulier**, la réponse des loups à ces risques est complexe et dépend de l'échelle, présentant une variabilité inter- et intra-populationnelle importante (Zimmermann et al. 2014 ; Milleret et al. 2019 ; Barry et al. 2020 ; Ferreira-Arias et al. 2024). **Il convient de noter que ces réactions spatio-temporelles des loups illustrent des stratégies d'évitement clés, dépendantes du contexte, qui peuvent se manifester à des échelles très fines chez les carnivores, favorisant ainsi une coexistence dynamique dans des paysages partagés** (López-Bao et al. 2016 ; Ferreira-Arias et al. 2021). Les loups gris, en particulier, font preuve d'une capacité remarquable à ajuster finement leur comportement, en se répartissant de manière dynamique l'espace et le temps avec les humains (Ferreiro-Arias et al. 2024). Par

exemple, les loups peuvent choisir des infrastructures linéaires à faible activité humaine pour faciliter leurs déplacements et parcourir de plus longues distances (Dickie et al. 2017 ; DeMars et Boutin 2018). **À l'inverse**, même si les routes revêtues à fort trafic incitent souvent à l'évitement et réduisent la perméabilité du paysage (Whittington et al. 2004 ; Rio-Maior et al. 2018), les loups sont capables de choisir des moments où le trafic est réduit pour franchir ces barrières (Dennehy et al. 2021).

Au-delà de ces facteurs, l'utilisation du **couvert végétal** apparaît également comme un facteur crucial atténuant l'exposition au risque des carnivores dans les paysages dominés par l'homme, en atténuant les effets néfastes tant de l'activité humaine que de la présence d'infrastructures (Llaneza et al. 2016 ; Sazatornil et al. 2016 ; Grilo et al. 2019 ; Cimatti et al. 2021 ; Ferreira-Arias et al. 2024 ; Jansson et al. 2024). Dans les paysages dominés par l'homme, les parcelles de végétation présentent des degrés d'altération humaine très variables, allant des terres cultivées et des plantations forestières aux vestiges de végétation naturelle et aux zones protégées nichées au sein d'une matrice fortement transformée (Ferreira et al. 2018). Si la fonctionnalité des parcelles d'habitat modifiées peut s'avérer limitée pour certains carnivores spécialisés (Ferreira et al. 2018 ; Bista et al. 2021), les loups font souvent preuve d'une adaptabilité remarquable, utilisant efficacement ces parcelles même dans des paysages fortement transformés (Massolo et Meriggi 1998 ; Houle et al. 2010 ; Llaneza et al. 2018 ; Grilo et al. 2019 ; Cimatti et al. 2021 ; Kudrenko et al. 2023). **Cependant**, on ignore encore comment les différentes caractéristiques de ces refuges, telles que la taille, la densité ou la cohésion des parcelles, influencent les différentes composantes des déplacements des loups et atténuent les effets négatifs potentiels des infrastructures humaines.

À ce jour, les recherches sur les déplacements des loups se sont généralement concentrées sur l'isolation des effets de facteurs individuels, qu'ils soient intrinsèques (par exemple, le statut social) ou extrinsèques (par exemple, la répartition des proies, les infrastructures humaines) (Jedrzejewski et al. 2001 ; Kusak et al. 2005 ; Rio-Maior et al. 2018 ; Kirilyuk et al. 2021 ; Whittington et al. 2022). Bien que riches en informations, ces approches ne permettent pas de quantifier l'interaction entre les facteurs ni de révéler les principaux déterminants des schémas de déplacement quotidiens. Pour passer d'une compréhension compartimentée à une approche holistique, il est essentiel de disposer d'un cadre global évaluant l'importance relative et les effets conjoints des facteurs clés. Nous explorons ici comment des caractéristiques individuelles telles que l'âge, le sexe ou le statut social, ainsi que des facteurs extrinsèques liés aux perturbations anthropiques, à la couverture de refuge et à la disponibilité des proies, modulent différents aspects des déplacements quotidiens des loups dans l'une des régions les plus anthropisées de leur aire de répartition, la péninsule Ibérique (Llaneza et al. 2012). Plus précisément, nous visons à : (1) fournir une description des schémas de déplacement quotidiens et des distances parcourues par les loups ; (2) quantifier l'importance relative des facteurs intrinsèques et extrinsèques sur différents attributs des déplacements quotidiens des loups ; et (3) comprendre la nature de la relation entre les différents attributs de déplacement et les prédicteurs liés aux perturbations anthropiques, aux caractéristiques du paysage, à la couverture de refuge et à la disponibilité des proies.

Zone d'étude

Cette étude a été menée en **Galice**, dans le nord-ouest de l'Espagne (~30 000 km²), où les loups occupent actuellement la majeure partie du territoire (environ 90%) et où le nombre estimé de meutes reproductrices a affiché une tendance stable au cours de la dernière décennie (Llaneza et al. 2015, 2022) (Fig. 1a). La Galice se caractérise par une forte densité de population humaine (environ 94 habitants/km²), largement dispersée à travers la région, avec une moyenne de 3 localités par km² et une densité routière de 3,5 km/km² (INE 2010) (Fig. 1b, c). Le paysage galicien est dominé par les terres agricoles et les plantations forestières extensives (Calvo-Iglesias et al. 2009 ; Llaneza et al. 2012 ; Diaz-Maroto et Diaz-Maroto 2018). La région se caractérise principalement par des peuplements de plantations de *Pinus* spp. et *d'Eucahyptus* spp. ainsi que par des pâturages pour le bétail, qui couvrent ensemble environ 55% de la superficie. Les zones de broussailles et les forêts de feuillus représentent respectivement environ 17% et 10% du paysage (Équipe technique nationale du SIOSE 2022) (Fig. 1d). La répartition spatiale des ongulés sauvages et domestiques se traduit par des différences régionales marquées dans la disponibilité des différents types de proies. En ce qui concerne les ongulés sauvages, le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) sont abondants dans la moitié orientale de la région, où ils constituent la proie principale des loups, tandis que dans les secteurs occidentaux, les ongulés sauvages sont présents en plus faible densité, voire absents (López-Bao et al. 2013). **D'autre part, une race ancienne de chevaux en liberté (*Equus caballus*) est présente dans les landes galiciennes, héritage des pratiques d'élevage traditionnelles, et constitue la proie principale des meutes de loups dans certaines régions de l'ouest et du nord** (López-Bao et al. 2013 ; Lagos et Bárcena 2018). **Enfin**, les loups s'attaquent aux ongulés domestiques principalement dans les secteurs du nord-ouest et de l'ouest (Lázaro-Fuentes 2014). La Galice dispose d'un vaste réseau d'élevages semi-extensifs, avec une moyenne de 4,7 exploitations d'élevage par km² (INE 2009), ce qui se traduit par une large répartition des ongulés domestiques, parmi lesquels les bovins (*Bos taurus*) ainsi que les ovins et caprins (*Ovis aries* et *Capra hircus*) atteignent des densités moyennes de 37,9 (fourchette : 0 à 685,2) et 13,5 têtes par km² (fourchette : 0 à 1 124,6), respectivement (Fig. 1e) (INE 2009).

Suivi des loups et collecte des données

Les données de cette étude proviennent d'un échantillon de 26 loups capturés et suivis à l'aide de colliers GPS-GSM (modèles Tellus T3H et T5H de Followit, Suède) entre 2006 et 2014 (Fichier supplémentaire 2, Tableau S1). Les individus suivis constituent un échantillon aléatoire de la population de loups de la zone d'étude, la plupart des loups étant des individus solitaires ou appartenant à 15 meutes différentes réparties dans toute la région (Fig. 1), avec une représentation équilibrée des sexes et des classes d'âge (Fichier supplémentaire 2, Tableau S1). Les loups participant à cette étude ont été capturés à l'aide de pièges à mâchoires Belisle (Edouard Belisle, Sainte-Véronique, PQ, Canada) et immobilisés par injection intramusculaire de médétomidine (0,10 mg/kg ; Dormitor, Merial, Lyon, France), l'inversion de l'effet étant obtenue par l'atipamézole (Revertor, Merial, Lyon, France). Toutes les procédures de capture et de manipulation étaient conformes à la réglementation en matière de bien-être animal (autorisations n° 19/2006, 71/2009, 86/2011 et 95/2013 délivrées par le gouvernement régional de Galice, et décret espagnol n° 53/2013). Les loups capturés étaient

cliniquement sains au moment de la capture et ne présentaient que des lésions mineures liées au piégeage, telles que des écorchures cutanées.

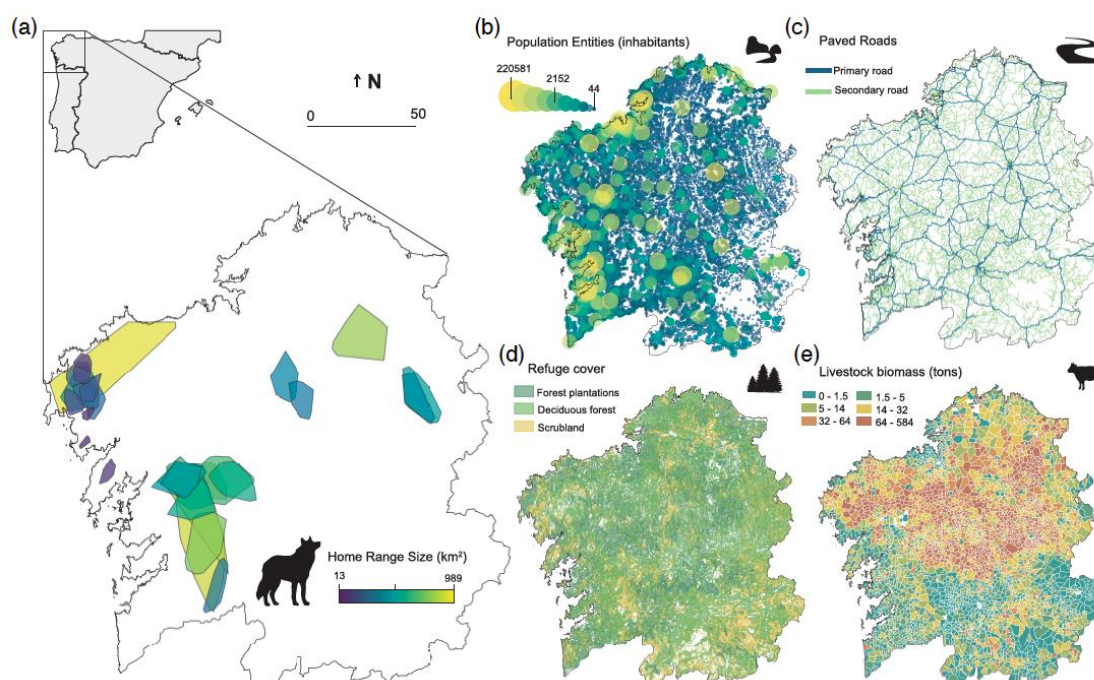


Figure 1. Zone d'étude dans le nord-ouest de l'Espagne, montrant : **a)** la situation géographique de la Galice au sein de la péninsule Ibérique et la répartition des domaines vitaux des individus étudiés, classés par couleur en fonction de la taille de leurs domaines vitaux respectifs ; **b)** la répartition des agglomérations humaines, la taille et la couleur des cercles représentant le nombre d'habitants ; **c)** la répartition des routes principales et secondaires ; **d)** la répartition des parcelles de végétation potentielles servant de refuges aux loups ; et **e)** la répartition de la biomasse du bétail

Les colliers GPS-GSM ont été programmés pour enregistrer la localisation des loups selon différents intervalles (à savoir toutes les 20 minutes, toutes les 1 heure et toutes les 2 heures) ; nous avons donc utilisé les positions enregistrées toutes les 2 heures afin de normaliser les données et d'assurer la comparabilité entre les individus. Les dispositifs GPS-GSM ont enregistré 54 721 positions de loups, couvrant environ 109 442 heures d'échantillonnage et 4 560 trajectoires quotidiennes brutes. La moyenne (\pm écart-type) du nombre de jours d'échantillonnage par individu était de 193 (\pm 100) jours (intervalle : 52 à 397) (Fichier supplémentaire 2, Tableau S1).

Pour chaque position GPS, nous avons extrait les informations relatives à la date, à l'heure et aux coordonnées en degrés décimaux (WGS84). Le sexe et l'âge ont été déterminés lors de l'examen des loups sur le site de capture (mâles = 14, femelles = 12). L'âge a été déterminé en évaluant le profil dentaire, et les individus ont été classés en subadultes (1 à 2 ans, $n = 16$) ou adultes (> 2 ans, $n = 10$) (Gipson et al. 2000). Les loups ont également été classés en membres de meute ($n = 19$) et non-membres de meute (loups en dispersion et loups solitaires, $n = 7$). **L'appartenance à une meute a été déterminée en évaluant les déplacements par rapport à des sites de tanière et de rendez-vous confirmés.** Ces sites ont été identifiés grâce à des relevés standardisés de hurlements (Llaneza et al. 2014 ; Palacios et al. 2016) et complétés par des observations visuelles d'individus munis ou non d'un collier émetteur. Les loups ont été classés comme membres de meute lorsqu'ils ont été observés à plusieurs reprises, soit par des relocalisations GPS, soit par des observations directes, en utilisant ou en s'approchant de la même tanière ou du même lieu de rendez-vous où la présence de louveteaux ou d'autres membres de la meute avait été confirmée de manière indépendante.

En revanche, les loups ont été classés comme non-membres de meute lorsqu'ils ne présentaient aucun lien répété avec une tanière ou un lieu de rendez-vous confirmé, n'étaient jamais observés à proximité de louveteaux ou de groupes de meute, et affichaient des schémas de déplacement compatibles avec une dispersion ou un mode de vie solitaire. Nous avons en outre attribué des positions GPS à trois périodes significatives du cycle biologique des loups, définies par la reproduction : la saison des amours (février à avril), la saison de reproduction (mai à octobre) et la période non reproductive (novembre à janvier) (Alvares 2011).

Indicateurs de déplacement des loups

Nous avons calculé trois indicateurs de déplacement des loups à partir de tracés sur 24 heures : les distances quotidiennes parcourues, le déplacement net et l'indice de rectitude. Ensemble, ces indicateurs fournissent une description multiforme et complémentaire des déplacements des loups à l'échelle quotidienne, en lien avec des aspects clés de leur écologie tels que la recherche de nourriture, la surveillance et le maintien du territoire, ainsi que l'efficacité de la navigation à travers le paysage. Les distances quotidiennes ont été estimées comme la somme des longueurs de pas au cours d'un tracé de 24 heures, la longueur de pas correspondant à la distance entre deux positions GPS consécutives enregistrées toutes les deux heures. Le déplacement net a été défini et estimé comme la distance euclidienne entre la première et la dernière position enregistrées au cours d'un tracé de 24 heures. Les tracés quotidiens ont été définis entre 16h00 et 14h00 du jour suivant, en fonction des schémas d'activité de la population de loups de la région, car cela permet de bien refléter les rythmes circadiens entre les principales périodes de repos quotidiennes (Ferreiro-Arias et al. 2024). L'indice de rectitude a été calculé comme le rapport entre le déplacement net et la distance quotidienne de chaque parcours de 24 heures.

L'indice de rectitude est un indicateur de la tortuosité du parcours, définie comme le degré de déviation d'un parcours par rapport à une ligne droite (Batschelet 1981). Les valeurs de l'indice de rectitude vont de 0, indiquant une forte tortuosité du mouvement au cours de la trajectoire, à 1, représentant un mouvement parfaitement rectiligne et directionnel. Pour chaque jour, nous avons en outre estimé une mesure de l'exhaustivité des traces en calculant la proportion de positions manquantes par rapport au nombre total de positions pouvant être enregistrées en une journée (12 positions au maximum) et en ne conservant pour l'analyse ultérieure que les traces présentant un taux d'exhaustivité supérieur à 90% (moins d'une position manquante). Par la suite, nous avons calculé un ensemble de statistiques de synthèse comprenant la moyenne, la médiane, l'écart-type (ET), les valeurs minimale et maximale, les premier et troisième quantile ainsi que l'écart interquartile (EI) des distances quotidiennes, du déplacement net et de l'indice de rectitude pour les trajectoires quotidiennes de chaque loup.

Données spatiales et covariables

Afin d'extraire des informations sur les prédicteurs liés aux perturbations anthropiques, aux ressources trophiques, aux attributs du paysage et à la couverture de refuge (**Tableau 1**), nous avons d'abord créé une zone tampon de 1 km autour de chaque parcours quotidien, ce qui correspond approximativement à la moyenne des longueurs de pas (moyenne \pm écart-type : $0,8 \pm 1,4$ km). Nous avons utilisé ces zones tampons comme « zones d'influence » de chaque prédicteur afin d'extraire les valeurs de chaque couche et de calculer la valeur moyenne de

chaque variable. Cela a permis d'obtenir une valeur quotidienne unique pour chaque variable prédictive par trajectoire de déplacement de loup, représentant les conditions environnementales moyennes rencontrées au cours de cette période de 24 heures.

Nous avons évalué l'impact des perturbations anthropiques en analysant différents indicateurs de l'empiètement des infrastructures humaines, tels que la densité des agglomérations et des routes revêtues, ainsi que l'activité humaine (densité de population humaine) susceptible d'influencer les déplacements des loups (Fichier supplémentaire 2, Tableau S2).

Pour obtenir les valeurs relatives aux établissements humains et à la densité de population, nous avons utilisé des données portant sur plus de 30 000 entités de population distinctes en Galice, y compris leurs effectifs en 2010, issues de l'Infrastructure de données spatiales de Galice (IDEG, <http://mapas.xunta.gal/ideg>). Nous avons utilisé les emplacements de ces entités de population pour estimer la densité des établissements humains, en appliquant l'outil « Kernel Density » dans ArcGIS Pro (Environmental Systems Research Institute 2023), en pondérant chaque emplacement d'entité de population en fonction de sa densité de population. Pour les routes revêtues, nous avons dans un premier temps classé les routes issues de l'IDEG en catégories « principales » et « secondaires » en fonction du volume de trafic, de la présence de clôtures et du nombre de voies (Dennehy et al. 2021), puis nous avons calculé la densité de ces catégories de routes dans des zones tampons autour des trajectoires quotidiennes des loups.

Nous avons extrait les valeurs de l'indice de relief (TRI) pour chaque trajectoire quotidienne ; cet indice mesure la variation de l'altitude du terrain au sein d'une zone donnée (Riley et al. 1999). Les différences de relief peuvent influencer les déplacements quotidiens des loups, car un terrain plus accidenté peut opposer une résistance et entraîner des coûts énergétiques plus élevés pour leurs déplacements (Whittington et al. 2004). **De plus**, les déplacements quotidiens des loups devraient varier en fonction de la disponibilité des différentes catégories de proies, de la répartition spatiale et de la densité de celles-ci, ainsi que de l'exposition aux humains liée à la prédation sur le type de proie le plus abondant (López-Bao et al. 2013 ; Lagos et Bárcena 2018). **Nous avons donc cherché à déterminer si les déplacements quotidiens des loups étaient influencés par leur type de proie principal, en classant chaque loup dans l'une des trois catégories suivantes en fonction de la proie principale disponible dans la région : chevaux en liberté, autres animaux d'élevage et proies sauvages (chevreuils et sangliers)** (Fichier supplémentaire 2, Tableau S2).

Cette classification s'est appuyée sur une superposition spatiale de nos données de suivi des loups avec les schémas géographiques établis du régime alimentaire des loups, dérivés de l'analyse des excréments dans la même région. **Plus précisément**, nous avons attribué à chaque individu muni d'un collier la catégorie de proie dominante (bétail, proies sauvages ou chevaux) documentée pour sa zone locale dans des études antérieures sur l'écologie trophique des loups (López-Bao et al. 2013 ; Lázaro-Fuentes 2014).

Cette approche a fourni un indicateur à l'échelle du paysage de la disponibilité des proies, palliant ainsi l'absence de données systématiques et à petite échelle sur l'abondance des ongulés sauvages dans l'ensemble de notre zone d'étude.

Nous avons estimé la disponibilité et les caractéristiques structurelles des couvertures de refuge afin d'évaluer leur influence sur les déplacements des loups (Fichier supplémentaire 2, Tableau S2). Nous avons défini la couverture de refuge comme la superficie occupée par des parcelles de végétation susceptibles d'offrir un abri aux loups (Llaneza et al. 2016). Nous avons extrait des cartes numériques d'occupation des sols les parcelles de plantations, de forêts, de maquis denses et d'autres types de couvert offrant un abri aux loups (Équipe technique nationale du SIOSE 2022). Ensuite, nous avons rasterisé les couches spatiales avec une résolution de 10×10 m et calculé la disponibilité et les caractéristiques des parcelles de refuge. Différents attributs des parcelles de végétation, tels que la taille, la connectivité et l'intervention humaine, peuvent influencer de manière significative la qualité des refuges (Llaneza et al. 2016, 2018 ; Grilo et al. 2019 ; van den Bosch et al. 2023). Nous avons donc extrait différents indicateurs paysagers afin de caractériser la couverture refuge tant en termes d'étendue totale (quantité) que de configuration spatiale (qualité). Nous avons extrait deux indicateurs au niveau des parcelles : l'indice de dimension fractale (FDI) et la taille des parcelles de refuge. Nous avons calculé le FDI comme indicateur de l'influence humaine sur les parcelles de couverture de refuge (Imre et Bogaert 2004 ; Bista et al. 2021). Le FDI décrit la complexité de la forme de chaque parcelle d'habitat en se basant sur le rapport périmètre/aire compris entre 1 et 2, avec des valeurs proches de 1 pour les périmètres géométriques simples et des valeurs plus proches de 2 pour les limites de parcelles très sinueuses. Les parcelles de végétation naturelles présentent généralement des structures plus complexes et des formes irrégulières ; elles sont privilégiées par les loups (van den Bosch et al. 2023), contrairement aux parcelles de végétation modifiées par l'homme, telles que les plantations forestières monospécifiques ou les terres cultivées, qui se caractérisent par des formes polygonales simples, généralement des rectangles (Imre et Bogaert 2004 ; Bista et al. 2021). La taille des parcelles-refuges a été définie et calculée comme la superficie couverte par chaque parcelle de végétation susceptible de servir de refuge aux loups. Nous avons mesuré la taille de toutes les parcelles-refuges au sein de chaque zone d'influence et calculé la valeur moyenne. De plus, nous avons calculé trois indicateurs à l'échelle du paysage : l'indice de cohésion des parcelles (PCI), la couverture de refuge et la densité des parcelles-refuges. Nous avons estimé le PCI comme indicateur de la connectivité entre les parcelles-refuges.

Le PCI varie de -1, qui correspond à une parcelle totalement isolée, à 1, qui indique des parcelles-refuges fortement connectées (Schumaker 1996). La couverture de refuge a été calculée comme le pourcentage de la zone tampon occupée par la végétation classée comme refuge potentiel pour les loups. La densité des parcelles-refuges a été déterminée en divisant le nombre de parcelles-refuges présentes dans la zone tampon par la superficie totale de cette zone. Tous les indicateurs de couverture de refuge ont été calculés à l'aide du package « landscapemetrics » (Hesselbarth et al. 2019).

Modélisation des déplacements des loups

Nous avons modélisé les déplacements des loups à l'aide de modèles de régression bayésiens (ci-après BRM). Au lieu de construire plusieurs modèles concurrents avec différents sous-ensembles de prédicteurs et d'effectuer une sélection de modèles basée sur des critères d'information (par exemple, l'AIC ou le BIC), nous avons adopté une approche de modélisation fondée sur des hypothèses. Nous avons construit un modèle unique et complet,

doté d'une structure fixe et aléatoire définie a priori par nos hypothèses écologiques (Fichier supplémentaire 2, Tableau S2). Avant la modélisation, nous avons normalisé les distances quotidiennes et les déplacements nets à l'aide d'une transformation par racine carrée, car cette approche améliorerait considérablement l'ajustement du modèle et la distribution des résidus. Pour les modèles utilisant la distance quotidienne ou les déplacements nets comme variables de réponse, nous avons ajusté une distribution d'erreur gaussienne, tandis que pour la modélisation de l'indice de rectitude, nous avons ajusté une distribution d'erreur bêta à inflation de zéros. Nous avons intégré comme prédicteurs l'âge, le sexe, le statut social, la période de reproduction, la catégorie alimentaire, ainsi que les prédicteurs spatiaux liés aux perturbations anthropiques, à la couverture de refuge et aux attributs du paysage (Tableau 1, Fichier supplémentaire 2, Tableau S2). Afin d'éviter la multicolinéarité, nous avons évalué la structure de corrélation entre les prédicteurs et les valeurs VIF de notre modèle. En raison de la forte corrélation entre les différents indicateurs de couverture de refuge ($r \geq 0,7$), nous avons utilisé une analyse en composantes principales (ACP) avec le package « *FactoMineR* » (Lê et al. 2008) (Fichier supplémentaire 1, Figures S1a et b). Les deux premières dimensions de l'ACP expliquaient 83,4% de la variance, la première dimension représentant 67,9% et la seconde 15,5% (Fichier supplémentaire 1, Figure S1a). La première dimension était influencée positivement par le pourcentage de couverture de refuge au sein des zones d'influence, la cohésion entre les parcelles de refuge et, dans une moindre mesure, la taille des parcelles, et influencée négativement par la densité des parcelles (Fichier supplémentaire 1, figure supplémentaire S1b). La deuxième dimension se caractérisait par des contributions positives principales de l'indice FDI et négatives de la densité des parcelles (Fichier supplémentaire 1, Figure S1b). La **première dimension** distinguait les échantillons de paysage présentant une couverture de refuge étendue et cohésive de ceux présentant une couverture végétale fragmentée et clairsemée. La **deuxième dimension** différenciait la couverture de refuge constituée de parcelles aux formes complexes et irrégulières d'une couverture plus dense composée de parcelles aux formes géométriques (Fichier supplémentaire 1, Figure S1a).

En conséquence, nous avons utilisé les coordonnées des deux premières composantes principales comme prédicteurs dans nos modèles. Le modèle comprenait également des termes d'interaction définis a priori afin d'explorer d'éventuels effets synergiques et tampons, notamment entre le sexe et le statut social d'une part, et la période de reproduction, la densité de population humaine, la densité des établissements humains, la densité des routes primaires et secondaires ainsi que le refuge d'autre part, ainsi qu'entre les deux dimensions du refuge (Fichier supplémentaire 2, Tableau S2). Toutes les **variables prédictives** continues ont été mises à l'échelle et centrées autour de zéro avec un écart-type égal à 1 avant l'ajustement du modèle. Afin de tenir compte du manque d'indépendance dans les mesures répétées pour les mêmes individus, nous avons inclus l'identité du loup comme interception aléatoire (Hebblewhite et Merrill 2008). Nous n'avons pas spécifié d'effet imbriqué de l'identité du loup au sein de la meute, car seuls deux loups appartenaient à la même meute (Hebblewhite et Merrill 2008).

Tableau 1. Description des variables utilisées pour étudier les différences dans les déplacements quotidiens des loups

Predictor	Factor	Description
Age (Categorical)	Intrinsic	Age class of the individual: Subadult (<2 yr) or Adult (≥2 yr).
Sex (Categorical)	Intrinsic	Sex class of the individual: Female or Male.
Social status (Categorical)	Intrinsic	Group affiliation of the individual: Pack member (belonging to a pack) or nonpack member (disperser or solitary individual).
Reproductive period (Categorical)	Intrinsic	Seasons of reproduction for Iberian wolves: Mating (Feb-Apr), Reproductive (May-Oct), and Nonreproductive (Nov-Jan)
Human population density (Continuous, inhab./km ²)	Anthropogenic	Number of inhabitants per km ² within a 1 km ² buffer around daily track.
Human settlement density (Continuous, settlements/km ²)	Anthropogenic	Density of human settlements (buildings or clusters) per km ² within a 1 km ² buffer around daily track.
Primary road density (Continuous, km/km ²)	Anthropogenic	Length (km) of major paved roads (eg, highways) per km ² within a 1 km ² buffer around daily track.
Second road density (Continuous, km/km ²)	Anthropogenic	Length (km) of minor paved roads (eg, local roads) per km ² within a 1 km ² buffer around daily track.
Diet category (Categorical)	Trophic resources	Dominant prey type in the local area, based on regional diet analysis: Livestock, wild prey (mostly roe deer and wild boar), or Free-ranging horses.
Terrain Ruggedness Index (Continuous, unitless)	Landscape attribute	Mean topographic heterogeneity index quantifying the elevation difference between adjacent cells within a 1 km ² buffer around daily track.
Percentage of cover (Continuous, percentage)	Refuge cover	Proportion (%) of the 1 km ² buffer around daily track classified as vegetation that could serve as refuge for wolves.
Patch Density (Continuous, patches/km ²)	Refuge cover	Number of refuge patches per km ² within a 1 km ² buffer around daily track.
Mean patch size (Continuous, km ²)	Refuge cover	Average area of refuge patches within a 1 km ² buffer around daily track.
Mean Cohesion Index (Continuous, unitless)	Refuge cover	Average physical connectedness of refuge patches within a 1 km ² buffer around daily track.
Mean Fractal Dimension (Continuous, unitless)	Refuge cover	Mean shape complexity of refuge patches within a 1 km ² buffer around daily track.

Afin d'éviter l'autocorrélation temporelle inhérente aux données de déplacement, nous avons sous-échantillonné les deux tiers de notre ensemble de données. Nous avons sélectionné des observations de manière aléatoire tout en conservant la proportion de données obtenues pour chaque individu et chaque mois, évitant ainsi tout **biais**. Nous avons privilégié cette approche de sous-échantillonnage à d'autres alternatives, telles que l'intégration de termes autorégressifs, car elle rompt directement la séquence temporelle à l'origine de l'autocorrélation. Cela implique de sacrifier une fraction des observations tout en conservant une puissance statistique suffisante pour les prédicteurs, les interactions et les effets aléatoires, sans ajouter de complexité analytique inutile. Pour traiter l'autocorrélation spatiale, nous avons créé une grille de 1 × 1 km couvrant la zone d'étude, en attribuant un identifiant unique à chaque cellule. Chaque trajectoire quotidienne a ensuite été associée à une cellule spécifique de la grille à l'aide des valeurs de longitude et de latitude médianes, et l'identité de chaque cellule de la grille a ensuite été intégrée au modèle en tant qu'effet aléatoire, ci-après dénommé « effets spatiaux aléatoires à petite échelle » (Dormann et al. 2007). Ces effets spatiaux aléatoires capturent les variations locales non mesurées des schémas de déplacement quotidiens des loups, associées à l'emplacement spécifique de chaque trajectoire quotidienne, rendant ainsi compte de l'hétérogénéité spatiale non expliquée par les effets fixes.

Nous avons exécuté les **modèles de régression bayésiens** (BRM) avec 4 chaînes MCMC de 4 000 itérations chacune, en appliquant une phase de préchauffage de 2 000 itérations. Nous avons spécifié des a priori faiblement informatifs en utilisant une distribution normale $N(0,10)$ pour l'ordonnée à l'origine et $N(0,1)$ pour les coefficients de pente (Lemoine 2019). Les modèles de régression bayésiens ont été ajustés à l'aide du package « *brms* » (Bürkner 2021) dans le logiciel statistique R V.4.4.0 (R Core Team 2023). La convergence de la chaîne a été vérifiée à l'aide du diagnostic R-hat (R-hat ≈ 1). L'autocorrélation temporelle a été testée à l'aide de la fonction *acf* du package « *stats* » (R Core Team 2023). L'autocorrélation spatiale dans les résidus du modèle a été testée en calculant l'indice de Moran I à l'aide du package « *DHARMA* » (Hartig et Hartig 2017). Les R^2 conditionnels et marginaux ont été calculés à l'aide du package « *performance* » (Lüdtke et al. 2021).

Le diagnostic du modèle et les effets marginaux ont été représentés graphiquement à l'aide des packages « *brms* », « *ggplot2* » et « *sPlot* » (Wickham 2016 ; Bürkner 2021 ; Lüdtke 2022).

Importance des variables

Nous avons estimé la probabilité de direction (PD) à l'aide du package « *bayestestR* » (Makowski et al. 2019) comme mesure de la présence de chaque prédicteur sur la variable de réponse testée. La PD varie entre 0,5 et 1,0 et représente le niveau de confiance avec lequel on observe qu'un effet se produit dans une direction spécifique ; une $PD > 0,9$ a été considérée comme un seuil crédible de direction de l'effet (Makowski et al. 2019). Nous n'avons pris en compte que les prédicteurs significatifs lorsque leurs intervalles de crédibilité à 95% ne passaient pas par zéro.

De plus, nous avons évalué l'importance relative des prédicteurs inclus dans nos modèles à l'aide d'une approche de partitionnement de la variance. **Dans un premier temps**, nous avons estimé un pseudo- R^2 en élevant au carré le coefficient de corrélation entre la prédiction a posteriori médiane de notre modèle et les mesures de déplacement observées (c'est-à-dire la distance quotidienne, le déplacement net et l'indice de rectitude). **Ensuite**, nous avons répété ce processus de manière itérative pour chaque prédicteur, en le maintenant à sa valeur moyenne pour les variables continues. Pour les **variables catégorielles**, nous avons systématiquement remplacé tous les niveaux par un même niveau, et pour les variables à effet aléatoire, nous avons substitué tous les niveaux d'effet aléatoire par un nouveau niveau qui n'existait pas dans l'ensemble de données. En soustrayant les valeurs de pseudo- R^2 obtenues pour chaque prédicteur du pseudo- R^2 initial, nous avons dérivé une mesure de l'importance des variables (pseudo- R^2 moyen pour le niveau testé dans le cas des variables catégorielles). Afin de représenter l'importance relative des prédicteurs, nous avons exprimé leur contribution au pseudo- R^2 sous forme de pourcentage (voir Ferreiro-Arias et al. 2025 pour une description détaillée de cette approche).

RESULTATS

Distances quotidiennes

Dans l'ensemble, sur la base d'un intervalle d'échantillonnage de 2 heures, les loups ont parcouru une distance moyenne (\pm SD) de 9,0 (\pm 5,8 km) km par jour. Les distances minimale et maximale parcourues au cours de périodes de 24 heures étaient respectivement de 0,02 km et 39,4 km (Tableau 2). Le modèle BRM expliquant les facteurs influençant les distances quotidiennes parcourues par les loups a présenté un R^2 conditionnel de 0,54 (IC à 95% [0,51 ; 0,57]) et un R^2 marginal de 0,27 (IC à 95% [0,22 ; 0,32]). Une part significative de la variance expliquée (48%) a été attribuée aux effets aléatoires, en particulier aux effets spatiaux aléatoires à petite échelle (38,6%), suivis par l'identité du loup (9,5%) (Fig. 2a). Les indicateurs de perturbations anthropiques représentaient ensemble 20,3% de la variance et présentaient des effets significatifs (Fichier supplémentaire 2, Tableau S3), la densité d'habitat humain (8,7%) et la densité de routes secondaires (4,98%) étant les principaux facteurs (Fig. 2a). Nous avons mis en évidence une interaction significative entre la densité de peuplement et la densité de population (Tableau S3), montrant que les loups parcouraient des distances quotidiennes plus longues lorsque la densité de population humaine était soit faible et très dispersée (c'est-à-dire une forte densité de peuplement humain), soit élevée mais concentrée. Les loups réduisaient considérablement les distances quotidiennes parcourues lorsque la densité de population humaine était soit élevée et très dispersée, soit faible et concentrée (Fig. 3a).

Tableau 2. Statistiques récapitulatives des différents indicateurs de déplacement des loups

Metric	Min	Q1	Median	Mean	Q3	Max	IQR
Daily distance	0.02	4.61	7.9	8.98	12.37	39.43	7.75
Net displacement	0.001	0.92	2.89	3.83	5.5	30.17	2.61
Straightness Index	0.001	0.18	0.41	0.44	0.66	1	0.48

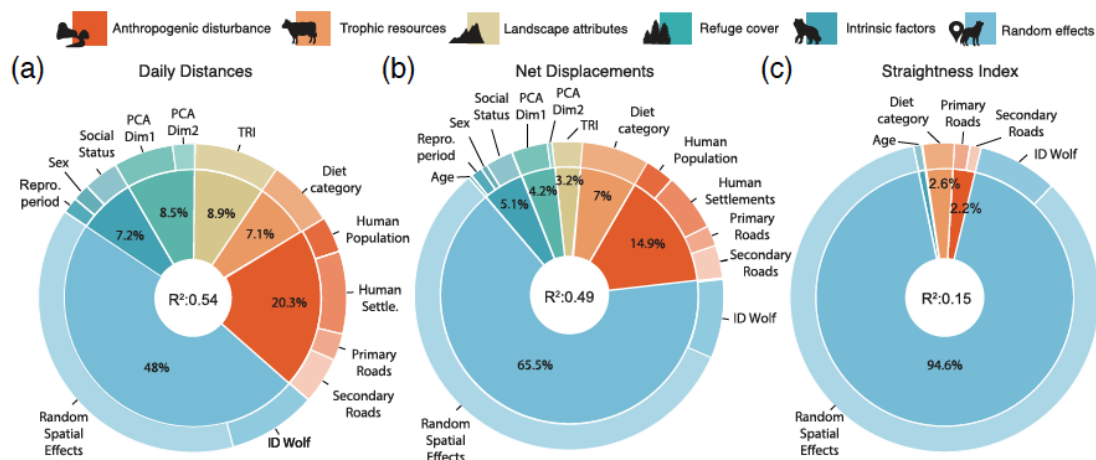


Figure 2. Contributions classées des variables prédictives à la variance totale expliquée par les modèles de régression bayésiens décrivant **a)** les distances quotidiennes, **b)** les déplacements nets et **c)** la rectitude des déplacements quotidiens des loups. Les graphiques en « beignet » montrent la contribution en pourcentage de chaque grand groupe de variables prédictives — notamment les perturbations anthropiques, les ressources trophiques, les caractéristiques du paysage, la couverture de refuge, les facteurs intrinsèques et les effets aléatoires — au pseudo- R^2 total, indiqué au centre de chaque graphique

Nous avons constaté que la couverture de refuge avait un **effet positif significatif** sur les **distances quotidiennes** (Fichier supplémentaire 2, Tableau S3), expliquant environ 8,5% de la variance, les premières dimensions de l'ACP contribuant à environ trois quarts de cette variance. Les deux dimensions de l'ACP de la couverture de refuge indiquent que les loups augmentaient leurs déplacements lorsqu'une couverture de refuge étendue et très cohésive était disponible. Nous avons en outre constaté des **effets significatifs** de l'interaction entre les deux axes de l'ACP et la densité des routes revêtues. Une **couverture de refuge** très étendue et cohésive atténuait l'effet négatif de la densité des routes principales et secondaires sur les distances quotidiennes parcourues par les loups (Fig. 3c, d). La rugosité du terrain avait un effet négatif significatif sur les distances quotidiennes et expliquait 8,9% de la variance (Fichier supplémentaire 2, Tableau S3). La catégorie alimentaire expliquait 7,1% de la variance, avec des différences significatives observées chez les loups se nourrissant de bétail, qui parcouraient des distances quotidiennes nettement plus courtes que ceux se nourrissant de chevaux en liberté ou de proies sauvages (Fig. 3f, Fichier supplémentaire 2, Tableau S3). Les facteurs intrinsèques représentaient 7,2%, le statut social y contribuant le plus (3,76%), mais aucun d'entre eux n'a montré d'effet significatif, à l'exception de l'interaction entre le statut social et la période de reproduction (Fichier supplémentaire 2, Tableau S3). Les membres de la meute ne présentaient pas de différences dans les distances quotidiennes parcourues entre les différentes périodes de reproduction. En revanche, les individus n'appartenant pas à la meute parcouraient des distances quotidiennes plus longues pendant les périodes de reproduction et de non-reproduction par rapport à la période d'accouplement (Fig. 3g, Fichier supplémentaire 2, Tableau S3).

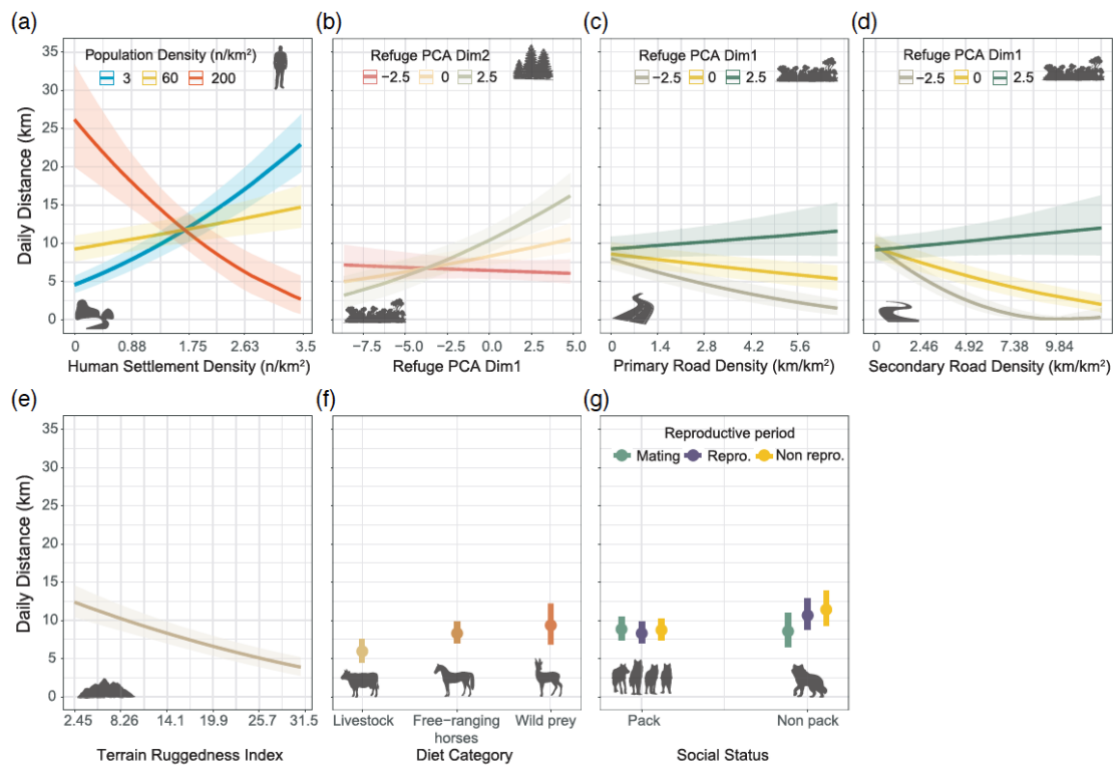


Figure 3. Effets marginaux des principaux facteurs prédictifs expliquant les différences dans les distances parcourues quotidiennement par les loups : **a)** l'interaction entre la densité de population humaine et la densité d'habitat humain ; **b)** l'interaction entre la première et la deuxième dimension de l'analyse en composantes principales (ACP) de la couverture refuge ; **c)** les interactions entre la densité des routes principales et **d)** la densité des routes secondaires avec la première dimension de l'ACP de la couverture refuge ; ainsi que les effets de **e)** la rugosité du terrain, **f)** la catégorie alimentaire et **g)** l'interaction entre le statut social et les périodes de reproduction. Les valeurs des variables prédictives indiquées dans les légendes des figures ont été sélectionnées en fonction du premier et du troisième quartile de chaque variable. Les contours ombrés représentent les intervalles de confiance à 95%

Déplacement net

Le déplacement net moyen (\pm écart-type) sur des cycles de 24 heures était de 3,83 km (\pm 3,55 km). Les déplacements nets minimaux et maximaux sur une période de 24 heures étaient respectivement de 0,001 et 30,17 km (Tableau 2). Nos résultats indiquent que les déplacements nets et les distances quotidiennes parcourues étaient influencés par les variables prédictives de manière très similaire (Fig. 3 et 4). Le modèle BRM expliquant les facteurs influençant les déplacements nets présentait un R^2 conditionnel de 0,49 (IC à 95% [0,46 ; 0,52]) et un R^2 marginal de 0,18 (IC à 95% [0,14 ; 0,23]). Comme pour les distances quotidiennes, la majeure partie de la variance expliquée (65,5%) a été attribuée à des effets aléatoires, les effets spatiaux aléatoires à petite échelle représentant 57,2%, suivis par l'identité du loup (8,4 %) (Fig. 2b).

Les indicateurs de perturbation anthropique ont expliqué 14,9% de la variance (Fig. 2b), la densité d'habitation (6,11%) représentant la plus grande part de cette variance expliquée (Fig. 2b). Nous avons mis en évidence des effets significatifs de la densité d'habitation et de la densité de population, y compris leur interaction (Fichier supplémentaire 2, Tableau supplémentaire S4). Les loups augmentaient leurs déplacements nets lorsque la densité de population humaine était faible et très dispersée, tandis qu'ils réduisaient considérablement leurs déplacements nets lorsque la densité de population humaine était élevée et très dispersée (Fig. 4a). **Contrairement** aux distances quotidiennes, nous n'avons pas observé d'effets individuels significatifs de la densité des routes principales ou de la première dimension de l'ACP des refuges sur le déplacement net, mais leur interaction était statistiquement

significative (Fichier supplémentaire 2, Tableau S4). Les routes secondaires ont présenté des effets individuels significatifs, ainsi qu'une interaction significative avec la première dimension de l'ACP de la couverture de refuge (Fichier supplémentaire 2, Tableau S4). En ce sens, nous avons observé un effet tampon significatif d'une couverture de refuge très étendue et cohésive sur la densité des routes principales et secondaires (Fig. 4c, d), tandis que ces deux types de routes avaient un impact négatif sur les déplacements nets des loups lorsque la couverture de refuge disponible était plus faible et moins cohésive (Fig. 4c, d).

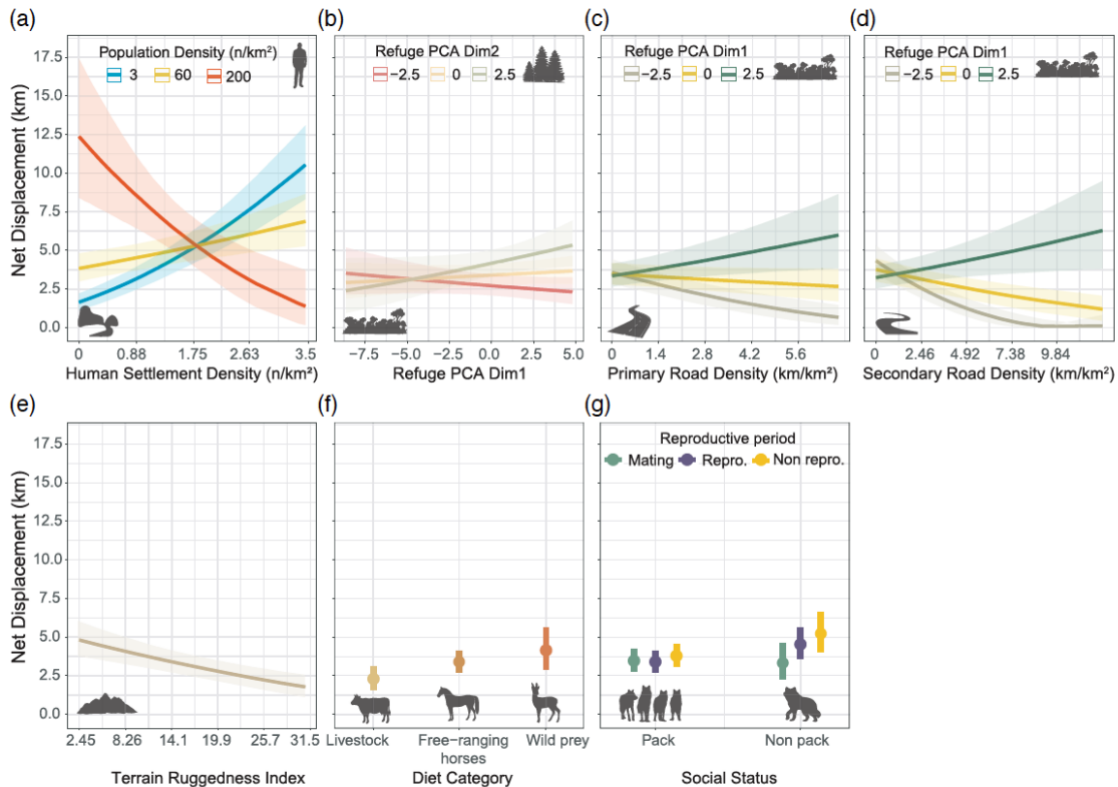


Figure 4. Effets marginaux des principaux facteurs prédictifs expliquant les différences dans les déplacements nets effectués par les loups : **a**) l'interaction entre la densité de population humaine et la densité d'habitat humain ; **b**) l'interaction entre la première et la deuxième dimension de l'analyse en composantes principales (ACP) de la couverture des refuges ; **c**) les interactions entre la densité des routes principales et **d**) la densité des routes secondaires avec la première dimension de l'ACP de la couverture refuge ; ainsi que les effets de **e**) la rugosité du terrain, **f**) la catégorie alimentaire et **g**) l'interaction entre le statut social et les périodes de reproduction. Les valeurs des variables prédictives indiquées dans les légendes des figures ont été sélectionnées en fonction du premier et du troisième quartile de chaque variable. Les contours ombrés représentent les intervalles de confiance à 95%

Les deux dimensions de l'analyse en composantes principales (ACP) de la couverture de refuge ont expliqué 4,2% de la variance totale (Fig. 2b), et seule la deuxième dimension a montré un effet positif significatif (Tableau S4). Nous avons mis en évidence une interaction significative entre les deux dimensions de l'ACP de la couverture de refuge, montrant que les loups augmentaient leurs déplacements nets lorsqu'une couverture de refuge naturelle étendue et hautement cohésive, présentant des formes complexes, était disponible (Fig. 4b, Fichier supplémentaire 2, Tableau S4). À l'inverse, les loups réduisaient légèrement leurs déplacements lorsque la couverture de refuge présentait de faibles valeurs fractales et une forte densité de parcelles de refuge, malgré une grande disponibilité et une forte cohésion de la couverture de refuge (Fig. 4b).

La rugosité du terrain avait également un effet négatif significatif sur les déplacements nets, représentant 3,2% de la variance expliquée (Fig. 4e, Fichier supplémentaire 2, Tableau S4).

La catégorie du type de proie dominante disponible était le prédicteur fixe qui expliquait le pourcentage le plus élevé de variance (7%) ; les loups se nourrissant principalement de bétail présentaient des déplacements nets significativement plus courts que ceux fréquentant des zones où la densité de chevaux en liberté ou de proies sauvages était élevée (Fig. 4f, Fichier Supplémentaire 2, Tableau S4). Les facteurs intrinsèques expliquaient 5,1% de la variance, la majeure partie de celle-ci étant attribuée au statut social de l'individu (2,9%) et aux périodes de reproduction (1,2%), qui étaient les seuls facteurs intrinsèques présentant un effet d'interaction significatif (Fichier supplémentaire 2, Tableau S4). Les membres de la meute ne présentaient pas de différences dans leurs déplacements nets entre les différentes périodes de reproduction, tandis que les individus n'appartenant pas à la meute affichaient des déplacements nets plus longs tant pendant les périodes de reproduction que pendant les périodes non reproductives, par rapport à la saison des amours. Enfin, les déplacements nets des individus n'appartenant pas à la meute étaient supérieurs à ceux des membres de la meute pendant les périodes de reproduction et non reproductives (Fig. 4g).

Indice de rectitude

L'indice de rectitude moyen (\pm écart-type) des déplacements quotidiens des loups était de 0,44 (\pm 0,28). Les indices de rectitude minimal et maximal pour les trajectoires sur 24 heures étaient respectivement de 0 et 0,99 (Tableau 2). Le modèle BRM expliquant les facteurs influençant la rectitude des déplacements quotidiens des loups a présenté un R^2 conditionnel de 0,15 (IC à 95% [0,12 ; 0,191]) et un R^2 marginal de 0,05 (IC à 95% [0,03 ; 0,071]). Les effets aléatoires ont capturé 94,6% de la variance expliquée, dont la majeure partie était attribuable aux effets spatiaux aléatoires (88,1%), suivis par l'identité du loup (6,5%) (Fig. 2c). Les indicateurs de perturbations anthropiques ont expliqué 2,2% de la variance de l'indice de rectitude, y compris les effets de la densité des routes principales et secondaires (respectivement 1,82 % et 0,38 %). La disponibilité des types de proies dominantes expliquait 2,6% de la variance capturée, tandis que les facteurs intrinsèques, principalement l'âge, en expliquaient 0,6%. Contrairement aux autres mesures de déplacement, nous n'avons mis en évidence qu'un seul effet significatif : l'interaction entre la densité des routes principales et la première dimension de la couverture des refuges issue de l'ACP (Fichier supplémentaire 2, Tableau S5). Lorsque la disponibilité des refuges était faible, la tortuosité des déplacements quotidiens des loups augmentait avec la densité des routes principales de plus haut niveau. Dans ces mêmes circonstances, les loups conservaient des déplacements plus rectilignes si les parcelles de refuge étaient étendues et cohésives (Fig. 5).

Diagnostic du modèle

Le diagnostic de convergence R-hat a montré des valeurs égales à 1 pour tous les coefficients, indiquant une convergence réussie des chaînes MCMC pour tous les modèles (Fichier supplémentaire 2, Tableaux S3 à 5). Les vérifications prédictives a posteriori du modèle correspondaient étroitement à tous les indicateurs de déplacement observés, ce qui indique un bon ajustement aux données (Fichier supplémentaire 1, Figures S3 à S5). Les résidus du modèle ne présentaient aucune autocorrélation temporelle ou spatiale (Fichier supplémentaire 1, Figures S3 à S5).

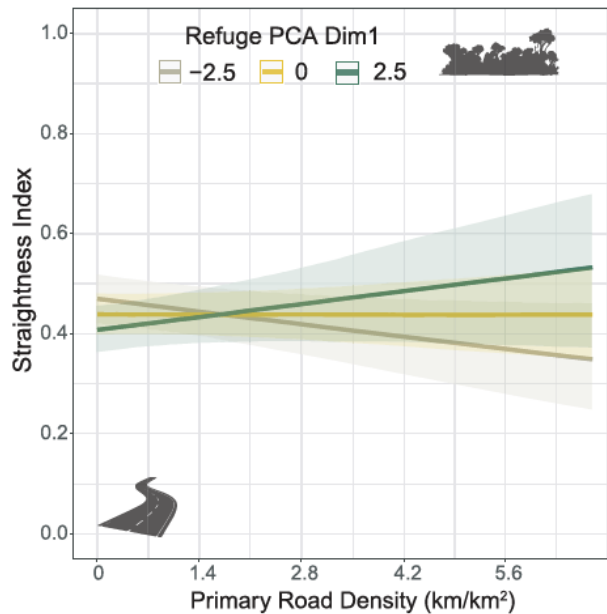


Figure 5. Effet marginal de l'interaction entre la densité du réseau routier principal et la première dimension de l'analyse en composantes principales (ACP) de la couverture refuge, expliquant les différences de tortuosité des trajectoires quotidiennes des loups. Les valeurs de la première dimension de l'ACP de la couverture refuge ont été sélectionnées en fonction du premier et du troisième quartile de la variable. Les contours ombrés représentent les intervalles de confiance à 95%

DISCUSSION

Notre étude contribue à la compréhension des facteurs influençant les déplacements quotidiens d'un superprédateur dans des paysages dominés par l'homme, modulés par les perturbations anthropiques, la couverture de refuge, la rugosité du terrain, les principales proies consommées et des facteurs intrinsèques. Notre analyse de variance par partitionnement a révélé que le facteur le plus influent entraînant une réduction des distances parcourues par les loups était la perturbation anthropique, suivie de la couverture de refuge, de la rugosité du terrain, du type de proies consommées (c'est-à-dire proies sauvages par opposition aux ongulés domestiques) et de facteurs intrinsèques.

La distance parcourue quotidiennement et le déplacement net ont montré des réponses très convergentes à ces prédicteurs, indiquant que les loups ajustaient non seulement la distance totale parcourue, mais aussi la distance à laquelle ils s'éloignaient de leur point de départ, et ce de manière globalement similaire. **En revanche**, la tortuosité des trajectoires, estimée par l'indice de rectitude, s'est écartée de ces schémas et n'a été significativement influencée que par l'interaction entre la couverture de refuge et la densité des routes principales. Le caractère direct des trajectoires des loups semble dépendre de contraintes spécifiques liées aux déplacements autour d'éléments linéaires à haut risque et à la disponibilité d'un couvert protecteur. Dans l'ensemble, nous avons constaté que différents descripteurs de mouvement répondent à différents compromis comportementaux, la tortuosité étant probablement liée à la prise de décision à petite échelle concernant l'évitement des risques, la recherche de nourriture ou la complexité du terrain, éléments qui n'ont pas été inclus dans nos modèles.

Conformément à des études antérieures soulignant la réduction des déplacements des carnivores dans les zones à forte empreinte humaine (Tucker et al. 2018, 2023 ; Lamb et al. 2020 ; Barcelo et al. 2025 ; Morant et al. 2025), nous avons constaté que le facteur le plus important à l'origine de cette réduction des déplacements était la perturbation anthropique.

Les loups augmentaient leurs déplacements dans les zones à faible densité de population et aux habitations dispersées, et les réduisaient dans les zones à forte densité de population ou aux habitations très dispersées. Cette tendance suggère que les loups exploitent les zones à faible présence humaine pour se déplacer plus librement à travers le paysage, probablement parce que la probabilité de rencontrer des personnes, des infrastructures ou des risques liés à l'activité humaine y est faible. À l'inverse, les zones d'habitation humaines denses ou spatialement concentrées semblent limiter la mobilité des loups, les incitant à effectuer des déplacements plus courts ou plus localisés, car ils tentent de minimiser le risque d'être repérés et d'éviter les zones à risque. Ces résultats renforcent une tendance plus générale observée chez de nombreux carnivores à l'échelle mondiale, selon laquelle les paysages anthropiques créent un environnement de « peur » induit par l'homme qui façonne les déplacements à plusieurs échelles (Odden et al. 2014 ; Gaynor et al. 2018 ; Lamb et al. 2020 ; Mills et al. 2023). Les loups de notre aire d'étude semblent se conformer à ces prédictions générales de la théorie des déplacements sensibles au risque, selon laquelle les individus réduisent leurs déplacements et adaptent leurs mouvements lorsque le risque perçu augmente, à l'instar des réactions observées chez d'autres grands prédateurs tels que les ours, les lions ou les léopards vivant à proximité d'habitats humains (Odden et al. 2014 ; Whittington et al. 2022 ; Mills et al. 2023).

Outre les zones d'habitation et la densité de population humaines, les routes revêtues ont également limité les distances quotidiennes et les déplacements nets, et ont entraîné des itinéraires plus sinueux. Les routes, en particulier les routes principales, peuvent constituer à la fois des barrières physiques et des sources de risque de mortalité pour les grands prédateurs (Quintana et al. 2022 ; Denneboom et al. 2024). Néanmoins, plusieurs études suggèrent que les grands carnivores évitent les routes revêtues à fort trafic plutôt que de les utiliser pour faciliter de longs déplacements d'exploration et de recherche de nourriture, comme on l'observe dans des paysages moins anthropisés (Blanco et al. 2005 ; Dickie et al. 2017 ; DeMars et Boutin 2018 ; Kautz et al. 2021 ; Denneboom et al. 2024). Dans notre zone d'étude, les loups occupent l'une des régions de leur aire de répartition les plus exposées à ce type d'infrastructure humaine (Ceia-Hasse et al. 2017). À mesure que la densité des routes principales augmentait, les loups augmentaient la tortuosité de leurs trajectoires, ce qui pourrait indiquer qu'ils modifient la direction de leurs déplacements lorsque la perméabilité des paysages est réduite en raison des routes. Cependant, cet effet n'était pas significatif pour les routes secondaires revêtues, ce qui concorde avec des résultats antérieurs indiquant une augmentation de la tortuosité des trajectoires de déplacement des carnivores en fonction du niveau d'activité humaine associé aux infrastructures linéaires (Whittington et al. 2004 ; Barceló et al. 2025). Cet ajustement comportemental reflète des tendances mondiales selon lesquelles les infrastructures linéaires restructurent les déplacements des animaux en altérant la connectivité des paysages, en modifiant la prise de décision aux carrefours et en imposant une perméabilité asymétrique à travers les paysages (Whittington et al. 2004, 2022 ; Thorsen et al. 2022). La tortuosité accrue à proximité des routes principales correspond à une réponse générale des grands mammifères évoluant dans des habitats fragmentés, reflétant un compromis général entre l'efficacité du déplacement et la nécessité d'éviter les sources de mortalité prévisibles (Dennehy et al. 2021 ; Thorsen et al. 2022 ; Whittington et al. 2022). Malgré cette limitation potentielle de leurs déplacements, des études récentes ont montré que les carnivores ont tendance à accroître leur activité nocturne à mesure qu'ils se rapprochent des routes revêtues et à effectuer des traversées lorsque le niveau de trafic est plus faible

(Dennehy et al. 2021 ; Kautz et al. 2021 ; Ferreiro-Arias et al. 2024). **Ainsi, bien que les carnivores puissent adapter leurs trajectoires et limiter leurs déplacements pour éviter les routes revêtues principales pendant la journée, le cloisonnement temporel avec l'activité humaine peut atténuer les effets potentiellement négatifs des routes sur la perméabilité du paysage pour les superprédateurs.**

Nous avons constaté que l'étendue et la **cohésion du couvert végétal** servant de refuge exerçaient un effet tampon significatif sur l'impact négatif des entraves au déplacement causées par ce type d'infrastructures. La capacité du couvert végétal à atténuer les effets négatifs des routes souligne son rôle important dans la survie des carnivores en présence de perturbations anthropiques (Grilo et al. 2015 ; Llana et al. 2016 ; Sazatornil et al. 2016 ; Grilo et al. 2019 ; Ferreiro-Arias et al. 2024 ; Jansson et al. 2024). Par ailleurs, nos résultats suggèrent que non seulement la disponibilité de vastes étendues de couverture refuge, mais aussi sa configuration spatiale, peuvent influencer la manière dont les superprédateurs se déplacent dans des paysages fragmentés par l'activité humaine. Si les distances et la sinuosité de leurs trajectoires sont principalement influencées par les aspects quantitatifs de la couverture (c'est-à-dire l'étendue de la couverture refuge), ses attributs qualitatifs (c'est-à-dire la configuration spatiale) déterminent également les distances quotidiennes et les déplacements nets. Au cours de la dernière décennie, la plupart des études explorant l'influence de la couverture végétale sur différents aspects de l'écologie spatiale de ces carnivores se sont concentrées sur l'étendue de la couverture refuge disponible, négligeant le rôle de la configuration spatiale et d'autres composantes qualitatives de cette ressource (Llana et al. 2012, 2016 ; Grilo et al. 2019 ; Bista et al. 2021 ; Ferreiro-Arias et al. 2024 ; Morant et al. 2025). **Nos résultats montrent comment différents attributs de la répartition du couvert végétal, tels que la cohésion, la taille, la densité et la forme des parcelles de refuge, contribuent à maintenir la perméabilité du paysage pour les carnivores et les aident à faire face aux perturbations anthropiques.**

Dans les paysages dominés par l'homme, la **disponibilité des proies** est un facteur clé influençant les déplacements des grands prédateurs (Valeix et al. 2010 ; Petroelie et al. 2019 ; Barcelo et al. 2025). **Conformément** à notre hypothèse, nous avons constaté, chez les individus se nourrissant de bétail, une réduction des distances quotidiennes parcourues et des déplacements nets par rapport aux individus fréquentant des zones où les chevaux en liberté et les ongulés sauvages, tels que les chevreuils et les sangliers, constituaient la principale ressource trophique. **Ces tendances concordent avec les prédictions générales issues des théories de l'alimentation optimale et de l'alimentation à partir d'un lieu central, selon lesquelles les animaux ajustent leurs distances de déplacement en fonction de la prévisibilité spatiale et de la concentration des ressources** (Orians et Pearson 1979). La **réduction** des déplacements associée aux différences de type de proie dominante est probablement liée aux différences de disponibilité spatio-temporelle du bétail, qui se concentre souvent en grand nombre dans des lieux fixes, par rapport à la répartition plus dispersée des ongulés sauvages ou au régime d'élevage extensif des chevaux en liberté dans notre zone d'étude (López-Bao et al. 2013 ; Lagos et Bárcena 2018). Compte tenu du développement de la mémoire spatiale lors du choix entre diverses stratégies de recherche de nourriture, les carnivores peuvent optimiser leurs déplacements en présence de sites fixes riches en ressources trophiques en adoptant, par exemple, des schémas de recherche de nourriture centrés sur un lieu fixe (Valeix et al. 2010 ; López-Bao et al. 2011 ; Gurarie et al.

2022 ; Iorio-Merlo et al. 2022). Cette stratégie permettrait aux loups de se déplacer entre leurs tanières ou leurs sites de repos et les zones où le bétail est concentré et vulnérable à la prédation, réduisant ainsi le nombre et la durée des déplacements de recherche de nourriture.

Enfin, les facteurs intrinsèques n'ont pas exercé d'influence notable sur les déplacements quotidiens et seul le **statut social** est apparu comme un facteur constant influençant les distances parcourues. L'influence du **statut social** suggère l'existence d'un polymorphisme comportemental dans les stratégies de déplacement, déterminé par la socialité. Chez les carnivores vivant en groupe, comme certains canidés et les lions, les schémas de déplacement territoriaux et centrés sur un lieu de base des membres de la meute ou de la troupe contrastent fortement avec les déplacements nomades des individus ne faisant pas partie du groupe (Mancinelli et al. 2019 ; Ylitalo et al. 2021 ; Jansson et al. 2024 ; Benson et al. 2025). Le fait que les membres de la meute effectuent des déplacements plus courts pendant la période de reproduction par rapport aux individus n'appartenant pas à la meute pourrait être lié à des déplacements centrés sur le lieu de vie, consistant probablement à quitter et à regagner la tanière ou les sites de repos, et associés au maintien de leurs territoires (Rio-Maior et al. 2018 ; Ylitalo et al. 2021). **Les allers-retours des membres de la meute peuvent se traduire par des déplacements nets plus courts, en particulier pendant les périodes de reproduction, lorsque la nécessité d'allaiter et de nourrir les petits ainsi que la présence au lieu de vie limitent les déplacements des parents** (Mech et Boitani 2003 ; Rio-Maior et al. 2018 ; Ylitalo et al. 2021). **En revanche**, les individus n'appartenant pas à la meute ont tendance à être nomades et ne sont pas attachés à des territoires stables (Fuller et al. 2003), ce qui entraîne probablement des déplacements nets et des distances quotidiennes plus longs que ceux des membres de la meute. **Contrairement à notre hypothèse, nous avons constaté que les individus n'appartenant pas à la meute augmentaient leurs déplacements pendant les périodes de reproduction et hors reproduction par rapport à la période d'accouplement**, alors que la recherche de nouveaux partenaires aurait pu potentiellement accroître la distance parcourue par ces individus (Mech et Boitani 2003). On sait que les individus n'appartenant pas à une meute modifient leur comportement pour éviter les confrontations agressives avec les membres dominants de la meute, ce qui se traduit par une augmentation de l'activité diurne (Mancinelli 2018), le fait d'éviter le marquage olfactif et les hurlements au sein des territoires de la meute (Mech et Boitani 2003) ou encore le fait de se déplacer le long de la périphérie des territoires occupés par des meutes de loups (Kirilyuk et al. 2020). Une augmentation des distances parcourues par les individus n'appartenant pas à la meute pendant la période de reproduction pourrait refléter le besoin de ressources en dehors des territoires de la meute, là où la surveillance, le marquage et les comportements agressifs des membres de la meute sont plus fréquents et plus intenses (Mech et Boitani 2003).

Notre étude vient s'ajouter à un corpus croissant de preuves indiquant que les carnivores, et en particulier les loups, adoptent des comportements qui reflètent une adaptation apparente de leur écologie spatiale et comportementale aux paysages dominés par l'homme (Eggermann et al. 2011 ; Llaneza et al. 2012, 2016 ; Sazatornil et al. 2016 ; Dennehy et al. 2021 ; Martinez-Abraín et al. 2023 ; Ferreira-Arias et al. 2024). Compte tenu de la **persécution intense** dont les loups ont été victimes de la part des humains au fil des siècles (Rico et Torrente 2000), ces stratégies comportementales pourraient refléter des adaptations visant à éviter les humains. **Dans des paysages offrant des ressources trophiques abondantes mais présentant des risques élevés de mortalité induite par l'homme, parcourir de longues**

distances peut s'avérer contre-productif pour les carnivores, car cela augmente la probabilité de rencontres avec les humains. En replaçant les loups dans le cadre d'un schéma plus large de stratégies de déplacement adaptatives qui déterminent la persistance des carnivores dans des écosystèmes de plus en plus dominés par l'homme, nos résultats viennent renforcer les principes émergents montrant que les grands carnivores atténuent les pressions humaines grâce à une combinaison d'ajustements spatiaux, temporels et comportementaux (Odden et al. 2014 ; Tucker et al. 2018, 2023 ; Lamb et al. 2020 ; Mills et al. 2023 ; Ferreiro-Arias et al. 2024). Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer si ces stratégies comportementales sont adaptatives.

References

- Álvares F. 2011. Ecologia e conservação Do Lobo (*Canis lupus*, L.) No Noroeste De Portugal. Universidade De Lisboa.
- Barceló G, Donadio E, Alldredge MW, Pauli JN. 2025. Human disturbance alters the foraging and spatiotemporal activity of a large carnivore. *Oecologia*. 207:112. <https://doi.org/10.1007/s00442-025-05752-x>.
- Barry T, Gurarie E, Cheraghi F, Kojola I, Fagan WF. 2020. Does dispersal make the heart grow bolder? Avoidance of anthropogenic habitat elements across wolf life history. *Anim Behav*. 166:219–231. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.06.015>.
- Batschelet E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press.
- Bauer S, Hoyer BJ. 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science*. 344:1242552. <https://doi.org/10.1126/science.1242552>.
- Benson JF et al. 2025. Intrinsic and environmental drivers of pairwise cohesion in wild *Canis* social groups. *Ecology*. 106:e4492. <https://doi.org/10.1002/ecy.4492>.
- Bista D et al. 2021. Movement and dispersal of a habitat specialist in human-dominated landscapes: a case study of the red panda. *Mov Ecol*. 9:62. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00297-z>.
- Blanco JC, Cortés Y. 2007. Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *J Zool*. 273:114–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x>.
- Blanco JC, Cortés Y, Virgós E. 2005. Wolf response to two kinds of barriers in an agricultural habitat in Spain. *Can J Zool*. 83:312–323. <https://doi.org/10.1139/z05-016>.
- Bürkner P-C. 2021. Bayesian item response modeling in R with brms and Stan. *J Stat Softw*. 100:1–54. <https://doi.org/10.18637/jss.v100.i05>.
- Dennehy E, Llana L, López-Bao JV. 2021. Contrasting wolf responses to different paved roads and traffic volume levels. *Biodivers Conserv*. 30:3133–3150. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02239-y>.
- Díaz-Maroto I, Díaz-Maroto M. 2018. Changes in forest landscape due to agricultural activities and their influence on natural ecosystems: the eastern Galician mountains. *Change Adapt Socio Ecol Syst*. 4:1–6. <https://doi.org/10.1515/cass-2018-0001>.
- Dickie M et al. 2022. Resource exploitation efficiency collapses the home range of an apex predator. *Ecology*. 103:e3642. <https://doi.org/10.1002/ecy.3642>.
- Dickie M, Serrouya R, McNay RS, Boutin S. 2017. Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *J Appl Ecol*. 54:253–263. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12732>.
- Doherty TS, Hays GC, Driscoll DA. 2021. Human disturbance causes widespread disruption of animal movement. *Nat Ecol Evol*. 5:513–519. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01380-1>.
- Dormann CF et al. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*. 30: 609–628. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>.
- Eggermann J et al. 2009. Daily and seasonal variation in wolf activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland. *Mamm Biol*. 74:159–163. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.05.010>.
- Eggermann J, da Costa GF, Guerra AM, Kirchner WH, Petrucci-Fonseca F. 2011. Presence of Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in relation to land cover, livestock and human influence in Portugal. *Mamm Biol*. 76:217–221. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.10.010>.
- Ellington EH, Muntz EM, Gehrt SD. 2020. Seasonal and daily shifts in behavior and resource selection: how a carnivore navigates costly landscapes. *Oecologia*. 194:87–100. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04754-1>.
- Environmental Systems Research Institute. 2023. ArcGIS Pro. <https://www.esri.com>
- Evans MJ, Hawley JE, Rego PW, Rittenhouse TAG. 2019. Hourly movement decisions indicate how a large carnivore inhabits developed landscapes. *Oecologia*. 190:11–23. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4307-z>.
- Fagan WF et al. 2025. Wild canids and felids differ in their reliance on reused travel routeways. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 122:e2401042122.

- Calvo-Iglesias MS, Fra-Paleo U, Diaz-Varela RA. 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). *Landsc Urban Plan.* 90:168–177. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.10.025>.
- Ceia-Hasse A, Borda-de-Água L, Grilo C, Pereira HM. 2017. Global exposure of carnivores to roads. *Glob Ecol Biogeogr.* 26:592–600. <https://doi.org/10.1111/geb.12564>.
- Chavez AS, Gese EM. 2006. Landscape use and movements of wolves in relation to livestock in a wildland-agriculture matrix. *J Wildl Manag.* 70:1079–1086. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[1079:LUAMOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1079:LUAMOW]2.0.CO;2).
- Cimatti M et al. 2021. Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. *Divers Distrib.* 27:602–617. <https://doi.org/10.1111/ddi.13219>.
- Ciucci P, Boitani L, Francisci F, Andreoli G. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J Zool.* 243:803–819. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x>.
- DeMars CA, Boutin S. 2018. Nowhere to hide: effects of linear features on predator–prey dynamics in a large mammal system. *J Anim Ecol.* 87:274–284. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12760>.
- Denneboom D, Bar-Massada A, Shwartz A. 2024. Wildlife mortality risk posed by high and low traffic roads. *Conserv Biol.* 38:e14159. <https://doi.org/10.1111/cobi.14159>.
- Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF. 2003. Wolf population dynamics. In: *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. University of Chicago Press. p. 161–191.
- Gaynor KM, Hohnowski CE, Carter NH, Brashares JS. 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science.* 360:1232–1235. <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>.
- Gipson PS, Ballard WB, Nowak RM, Mech LD. 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear. *J Wildl Manag.* 64:752. <https://doi.org/10.2307/3802745>.
- Gomez S et al. 2025. Understanding and predicting animal movements and distributions in the Anthropocene. *J Anim Ecol.* 94:1146–1164. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.70040>.
- Grilo C et al. 2019. Refuge as major habitat driver for wolf presence in human-modified landscapes. *Anim Conserv.* 22:59–71. <https://doi.org/10.1111/acv.12435>.
- Grilo C, Smith D, Klar N. 2015. Carnivores. In: van der Ree R, Smith DJ, C. Grilo C. editors. *Handbook of Road Ecology*. <https://doi.org/10.1002/9781118568170.ch35>.
- Gurarie E et al. 2022. Spatial memory drives foraging strategies of wolves, but in highly individual ways. *Front Ecol Evol.* 10:768478. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.768478>.
- Habib B, Ghaskadbi P, Khan S, Hussain Z, Nigam P. 2021. Not a cakewalk: insights into movement of large carnivores in human-dominated landscapes in India. *Ecol Evol.* 11:1653–1666. <https://doi.org/10.1002/ece3.7156>.
- Hartig F, Hartig MF. 2017. Package ‘DHARMA’. R package. 531:435.
- Hebblewhite M, Merrill E. 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J Appl Ecol.* 45:834–844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x>.
- Hesselbarth MHK, Sciaini M, With KA, Wiegand K, Nowosad J. 2019. Landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography.* 42:1648–1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>.
- Houle M, Fortin D, Dussault C, Courtois R, Ouellet J-P. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landsc Ecol.* 25:419–433. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9420-2>.
- Imre AR, Bogaert J. 2004. The fractal dimension as a measure of the quality of habitats. *Acta Biotheor.* 52:41–56. <https://doi.org/10.1023/B:ACBI.0000015911.56850.0f>.
- INE. 2009. Censo Agrario 2009. Instituto Nacional de Estadística. <https://www.ine.es/CA/Inicio.do>
- <https://doi.org/10.1073/pnas.2401042122>.
- Fahrig L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Funct Ecol.* 21:1003–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x>.
- Ferreira AS, Peres CA, Bogoni JA, Cassano CR. 2018. Use of agroecosystem matrix habitats by mammalian carnivores (Carnivora): a global-scale analysis. *Mamm Rev.* 48:312–327. <https://doi.org/10.1111/mam.12137>.
- Ferreiro-Arias I et al. 2024. Drivers of wolf activity in a human-dominated landscape and its individual variability toward anthropogenic disturbance. *Ecol Evol.* 14:e70397. <https://doi.org/10.1002/ece3.70397>.
- Ferreiro-Arias I et al. 2025. Drivers and spatial patterns of avian defaunation in tropical forests. *Divers Distrib.* 31:e13855. <https://doi.org/10.1111/ddi.13855>.
- Ferreiro-Arias I et al. 2026. Human disturbance, prey availability and refuge cover shape wolf movements in anthropized landscapes. *Behav Ecol. Zenodo.* <https://doi.org/10.5281/zenodo.19218201>.
- Ferreiro-Arias I, Isla J, Jordano P, Benítez-López A. 2021. Fine-scale coexistence between Mediterranean mesocarnivores is mediated by spatial, temporal, and trophic resource partitioning. *Ecol Evol.* 11:15520–15533. <https://doi.org/10.1002/ece3.8077>.
- Frame PF, Hik DS, Cluff HD, Paquet PC. 2004. Long foraging movement of a denning tundra wolf. *Arctic.* 57:196–203. <https://doi.org/10.14430/arctic495>.
- Kudrenko S et al. 2023. Walking on the dark side: anthropogenic factors limit suitable habitat for gray wolf (*Canis lupus*) in a large natural area covering Belarus and Ukraine. *Glob Ecol Conserv.* 46:e02586. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02586>.
- Kusak J, Skrbinišek AM, Huber D. 2005. Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. *Eur J Wildl Res.* 51:254–262. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0111-2>.
- Lagos L, Bárcena F. 2018. Spatial variability in wolf diet and prey selection in Galicia (NW Spain). *Mamm Res.* 63:125–139. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0352-6>.
- Lamb CT et al. 2020. The ecology of human–carnivore coexistence. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 117:17876–17883. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922097117>.
- Lázaro-Fuentes A. 2014. *Ecología trófica del lobo (Canis lupus) en un ambiente humanizado y multipresa: variación geográfica*. Universidad de Córdoba.
- Lé S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *J Stat Softw.* 25:1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Lemoine NP. 2019. Moving beyond noninformative priors: why and how to choose weakly informative priors in Bayesian analyses. *Oikos.* 128:912–928. <https://doi.org/10.1111/oik.05985>.
- Llaneza L, García EJ, López-Bao JV. 2014. Intensity of territorial marking predicts wolf reproduction: implications for wolf monitoring. *PLoS One.* 9:e93015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093015>.
- Llaneza L, García EJ, Palacios V, López-Bao JV. 2015. Censo de lobo ibérico en Galicia. *Consellería de Medio Ambiente, Xunta de Galicia*, p. 61.
- Llaneza L, García EJ, Palacios V, Sazatornil V, López-Bao JV. 2016. Resting in risky environments: the importance of cover for wolves to cope with exposure risk in human-dominated landscapes. *Biodivers Conserv.* 25:1515–1528. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1134-6>.
- Llaneza L, López-Bao JV, Sazatornil V. 2012. Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. *Divers Distrib.* 18:459–469. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00869.x>.
- Llaneza L, Palacios V, Marcos A. et al. 2022. Estudio poblacional del lobo ibérico en Galicia, 2021–2022. *Consellería de Medio Ambiente, Territorio e Vivenda, Xunta de Galicia*, p 110.
- Llaneza L, Sazatornil V, López-Bao JV. 2018. The importance of fine-scale breeding site selection patterns under a landscape-sharing approach for wolf conservation. *Biodivers Conserv.* 27:1239–1256. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1134-6>.

- INE. 2009. Censo Agrario 2009. Instituto Nacional de Estadística. <https://www.ine.es/CA/Inicio.do>
- INE. 2010. Censo de población y vivienda. Instituto Nacional de Estadística.
- Iorio-Merlo V et al. 2022. Prey encounters and spatial memory influence use of foraging patches in a marine central place forager. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 289:20212261. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2261>.
- Jansson I et al. 2024. Coexistence from a lion's perspective: movements and habitat selection by African lions (*Panthera leo*) across a multi-use landscape. *PLoS One.* 19:e0311178. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0311178>.
- Jedrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jedrzejewska B, Okarma H. 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland. *Can J Zool.* 79:1993–2004. <https://doi.org/10.1139/z01-147>.
- Kautz TM et al. 2021. Large carnivore response to human road use suggests a landscape of coexistence. *Glob Ecol Conserv.* 30:e01772. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01772>.
- Kirilyuk A, Kirilyuk VE, Ke R. 2020. Long-distance dispersal of wolves in the Dauria ecoregion. *Mamm Res.* 65:639–646. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00515-w>.
- Kirilyuk AV, Kirilyuk VE, Minaev AN. 2021. Daily activity patterns of wolves in open habitats in the Dauria ecoregion, Russia. *Nat Conserv Res.* 6:95–109. <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.049>.
- Mancinelli S. 2018. Being in the right place at the right time: wolves spatiotemporal niche in a human-altered environment. University of Sapienza di Roma.
- Mancinelli S, Falco M, Boitani L, Ciucci P. 2019. Social, behavioural and temporal components of wolf (*Canis lupus*) responses to anthropogenic landscape features in the central Apennines, Italy. *J Zool.* 309:114–124. <https://doi.org/10.1111/jzo.12708>.
- Martínez-Abraín A, Llinares Á, Llana L, Santidrián Tomillo P, Pita-Romero J, Valle-García RJ, Formoso-Freire V, Perina A, Oro D. 2023. Increased grey wolf diurnality in Southern Europe under human-restricted conditions. *J Mammal.* 104:846–854. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad003>.
- Massolo A, Meriggi A. 1998. Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines (northern Italy): a model of habitat suitability. *Ecography.* 21:97–107. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00663.x>.
- Mech LD, Boitani L. 2003. Wolf social ecology. Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press. p. 1–34.
- Mech LD, Cluff HD. 2011. Movements of wolves at the northern extreme of the species' range, including during four months of darkness. *PLoS One.* 6:e25328. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025328>.
- Milleret C et al. 2019. Testing the influence of habitat experienced during the natal phase on habitat selection later in life in Scandinavian wolves. *Sci Rep.* 9:6526. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42835-1>.
- Mills KL et al. 2023. Tradeoffs between resources and risks shape the responses of a large carnivore to human disturbance. *Commun Biol.* 6: 986. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05321-z>.
- Morales-González A, et al. 2025. Patterns and determinants of mortality in grey wolves (*Canis lupus*). *Mamm Rev.* 56. <https://doi.org/10.1111/mam.70015>.
- Morant J et al. 2025. Low human disturbance levels alter movement patterns and induce behavioural changes in an apex predator. *Biol Conserv.* 309:111278. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111278>.
- Nathan R et al. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 105:19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>.
- Odden M, Athreya V, Rattan S, Linnell JDC. 2014. Adaptable neighbours: movement patterns of GPS-collared leopards in human dominated landscapes in India. *PLoS One.* 9:e112044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112044>.
- O'Neill HMK, Durant SM, Woodroffe R. 2020. What wild dogs want: habitat selection differs across life stages and orders of selection in a wide-ranging carnivore. *BMC Zool.* 5:1. <https://doi.org/10.1186/s40850-019-0050-0>.
- Orians GH, Pearson NE. 1979. On the theory of central place foraging. *Anal Ecol Syst.* 2:155–177.
- Palacios V, López-Bao JV, Llana L, Fernández C, Font E. 2016. Decoding group vocalizations: the acoustic energy distribution of chorus howls is useful to determine wolf reproduction. *PLoS One.* 11:e0153858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153858>.
- Petroelje TR, Belant JL, Beyer DE Jr, Svoboda NJ. 2019. Subsidies from anthropogenic resources alter diet, activity, and ranging behavior of an apex predator (*Canis lupus*). *Sci Rep.* 9:13438. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49879-3>.
- Quintana I et al. 2022. Severe conservation risks of roads on apex predators. *Sci Rep.* 12:2902. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05294-9>.
- breeding site selection patterns under a landscape-sharing approach for wolf conservation. *Biodivers Conserv.* 27:1239–1256. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1491-9>.
- López-Bao JV, Mattisson J, Persson J, Aronsson M, Andrén H. 2016. Tracking neighbours promotes the coexistence of large carnivores. *Sci Rep.* 6:23198. <https://doi.org/10.1038/srep23198>.
- López-Bao JV, Palomares F, Rodríguez A, Ferreras P. 2011. Intraspecific interference influences the use of prey hotspots. *Oikos.* 120: 1489–1496. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19194.x>.
- López-Bao JV, Sazatornil V, Llana L, Rodríguez A. 2013. Indirect effects on heathland conservation and wolf persistence of contradictory policies that threaten traditional free-ranging horse husbandry. *Conserv Lett.* 6:448–455. <https://doi.org/10.1111/conl.12014>.
- Lüdecke D. 2022. sjPlot: data visualization for statistics in social science. <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>
- Lüdecke D, Ben-Shachar M, Patil I, Waggoner P, Makowski D. 2021. Performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *J Open Source Softw.* 6:3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>.
- Makowski D, Ben-Shachar MS, Lüdecke D. 2019. Bayestestr: describing effects and their uncertainty, existence and significance within the Bayesian framework. *J Open Source Softw.* 4:1541. <https://doi.org/10.21105/joss.01541>.
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rico M, Torrente JP. 2000. Caza y rarefacción del lobo en España: investigación histórica y conclusiones biológicas. *Galemys.* 12:163–179.
- Riley S, Degloria S, Elliot SD. 1999. A terrain ruggedness Index that quantifies topographic heterogeneity. *Int J Sci.* 5:23–27.
- Rio-Maior H, Beja P, Nakamura M, Álvares F. 2018. Use of space and home-site attendance by Iberian wolves during the breeding season. *Mamm Biol.* 92:1–10. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.03.014>.
- Sazatornil V et al. 2016. The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biol Conserv.* 201:103–110. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.022>.
- Schumaker NH. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology.* 77:1210–1225. <https://doi.org/10.2307/2265590>.
- SIOSE National Technical Team. 2022. High resolution land cover/land use information system in Spain (HR SIOSE). <https://www.siose.es/>
- Suraci JP, Nickel BA, Wilms CC. 2020. Fine-scale movement decisions by a large carnivore inform conservation planning in human-dominated landscapes. *Landsc Ecol.* 35:1635–1649. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01052-2>.
- Thorsen NH et al. 2022. Movement and habitat selection of a large carnivore in response to human infrastructure differs by life stage. *Mov Ecol.* 10:52. <https://doi.org/10.1186/s40462-022-00349-y>.
- Tucker MA et al. 2018. Moving in the anthropocene: global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science.* 359:466–469. <https://doi.org/10.1126/science.aam9712>.
- Tucker MA et al. 2023. Behavioral responses of terrestrial mammals to COVID-19 lockdowns. *Science.* 380:1059–1064. <https://doi.org/10.1126/science.abo6499>.
- Tucker MA, Busana M, Huijbregts MAJ, Ford AT. 2021. Human-induced reduction in mammalian movements impacts seed dispersal in the tropics. *Ecography.* 44:897–906. <https://doi.org/10.1111/ecog.05210>.
- Valeix M et al. 2010. How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: waterholes and African lions in a semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. *Landsc Ecol.* 25:337–351. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9425-x>.
- van den Bosch M et al. 2023. Habitat selection of resident and non-resident grey wolves: implications for habitat connectivity. *Sci Rep.* 13:20415. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-47815-0>.
- Whittington J, Hebblewhite M, Baron RW, Ford AT, Paczkowski J. 2022. Towns and trails drive carnivore movement behaviour, resource selection, and connectivity. *Mov Ecol.* 10:17. <https://doi.org/10.1186/s40462-022-00318-5>.
- Whittington J, St. Clair CC, Mercer G. 2004. Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. *Ecol Soc.* 9:4. <https://doi.org/10.5751/ES-00617-090104>.
- Wickham H. 2016. Ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Yiitalo A-K, Heikkinen J, Kojola I. 2021. Analysis of central place foraging behaviour of wolves using hidden Markov models. *Ethology.* 127: 145–157. <https://doi.org/10.1111/eth.13106>.
- Zimmermann B et al. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behav Ecol.* 25:1353–1364. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru134>.

