

Plasticité spatiale extrême chez les loups Italiens : déterminants écologiques de la taille des domaines vitaux et des schémas de déplacement dans des paysages hétérogènes

European Journal of Wildlife Research (2026) 72:94
<https://doi.org/10.1007/s10344-026-02130-7>

RESEARCH



Extreme spatial plasticity in Italian wolves: ecological determinants of range size and movement patterns across heterogeneous landscapes

Silvia Cavazza¹ · Rudy Brogi^{1,2} · Michele Zanni¹ · Celeste Buelli¹ · Duccio Berzi¹ · Siriano Luccarini¹ · Lilliana Costanzi¹ · Cristian Tirapelle¹ · Nadia Cappai³ · Paolo Bonghi¹ · Marco Del Frate¹ · Enrico Vettorazzo⁴ · Marco Apollonio^{1,2}

Received: 16 December 2025 / Revised: 4 March 2026 / Accepted: 10 July 2026
© The Author(s) 2026

Résumé

Alors que les loups (*Canis lupus*) recolonisent des milieux variés, on ne comprend pas encore suffisamment dans quelle mesure les facteurs écologiques et individuels influencent leur comportement spatial. L'Italie, où le rétablissement des populations de loups a commencé plus tôt qu'ailleurs en Europe et s'étend sur des paysages très hétérogènes, offre l'occasion d'étudier des schémas pertinents pour les futurs scénarios Européens. Nous avons analysé la variation de la taille du domaine vital et des schémas de déplacement à l'aide de données GPS provenant de 19 loups suivis entre 2019 et 2025 dans cinq zones d'étude représentant un large gradient environnemental. Une modélisation des déplacements en temps continu a été utilisée pour estimer la taille du domaine vital et la distance parcourue. La taille du domaine vital variait considérablement d'une zone à l'autre, les moyennes annuelles pour les loups membres de meutes allant de 35 à 185 km². Les domaines vitaux les plus petits ont été observés là où les loups étaient établis depuis plus longtemps et/ou là où la disponibilité des proies était plus élevée, ce qui suggère que tant la compétition intraspécifique que l'abondance des ressources influencent l'utilisation de l'espace. Les loups élargissaient leur domaine vital en hiver et dans les paysages plus urbanisés. Les membres de meute présentaient systématiquement des domaines vitaux plus petits que les loups errants, et parmi ces derniers, les femelles affichaient des domaines légèrement plus vastes que les mâles. La distance parcourue différait également de manière significative d'une zone à l'autre (moyennes locales de 25 à 53 km/jour), mais ne présentait aucun lien significatif avec les caractéristiques individuelles. Trois événements de dispersion ont été documentés, dont deux ont abouti à la formation d'un couple et à une reproduction ultérieure. Dans l'ensemble, nos résultats fournissent une vue d'ensemble du comportement spatial des loups dans les paysages Italiens contemporains et apportent des éclairages pertinents pour la gestion des populations de loups à travers l'Europe.

Mots-clés : Estimateur de densité par noyau autocorrélé, *Canis lupus*, Distance parcourue, Concurrence intraspécifique, Disponibilité des proies

INTRODUCTION

La récente recolonisation de l'Europe par les loups (*Canis lupus*), après des décennies d'absence quasi totale dans de vastes portions de leur aire de répartition d'autrefois, est un phénomène principalement dû à la diminution de la persécution humaine et à l'abandon des zones montagneuses et vallonnées, ce qui a entraîné une augmentation des zones renaturées et des populations d'ongulés sauvages (Apollonio et al. 2010 ; Pereira et Navarro 2015) ainsi que par des politiques de protection consacrées aux grands carnivores (Boitani 2000). En Italie, comme dans le reste de l'Europe, la population de loups a décliné au cours des deux derniers siècles (Breitenmoser 1998), la population restante étant confinée aux Apennins (Cagnolaro et al. 1974). **Cependant**, depuis les années 1970, cette tendance négative s'est inversée, la population des Apennins passant de quelques centaines d'individus à l'estimation actuelle de 2 388 (intervalle de confiance (IC) à 95% : 2 020-2 645 ; La Morgia et al. 2022), ce qui pourrait encore sous-estimer la taille réelle de la population (Merli et al. 2023). Cette croissance démographique rapide a conduit les loups à coloniser progressivement de vastes portions de la péninsule Italienne (par exemple, la Toscane ; Zanni et al. 2023 ; Brogi et al. 2025a). Leur expansion le long de la chaîne des Apennins a permis aux loups Italiens d'atteindre les Alpes occidentales au cours de la dernière décennie du siècle dernier (Scandura et al. 2001 ; Fabbri et al. 2007). La recolonisation des Alpes s'est progressivement poursuivie vers l'est jusqu'à atteindre les Alpes Vénitiennes, où un couple reproducteur composé d'une femelle Italienne et d'un mâle Dinarique a été documenté pour la première fois en 2012 (Razen et al. 2016). **Actuellement**, la population de loups des Alpes est estimée à 946 individus (IC à 95 % : 822-1 099 ; La Morgia et al. 2022).

Le loup, en tant qu'espèce hautement adaptable, présente un **comportement spatial** allant de l'occupation de territoires stables à des schémas de dispersion variables, en fonction de la structure sociale et de l'écologie de l'espèce (Mech et Boitani 2003). **Les loups affichent en effet un comportement social complexe, caractérisé principalement par la formation de meutes territoriales, mais impliquant également des déplacements solitaires et non territoriaux** (Fuller et al. 2003 ; Mech et Boitani 2003). **Au sein de la catégorie plus large des individus solitaires, on peut distinguer deux stratégies de déplacement distinctes : la dispersion et la phase « flottante ».** La dispersion désigne le déplacement dirigé et unidirectionnel d'un individu s'éloignant de son territoire natal ou précédent, couvrant généralement de longues distances pour atteindre de nouvelles zones inoccupées où la reproduction pourra éventuellement avoir lieu (Fritts et Mech 1981 ; Caniglia et al. 2014 ; Fabbri et al. 2014 ; Sanz-Pérez et al. 2018). **Les données empiriques indiquent que les différences liées au sexe lors de la dispersion ne sont pas cohérentes d'une étude à l'autre, plusieurs auteurs ne signalant aucune différence significative entre les mâles et les femelles, que ce soit au niveau des taux de dispersion ou des distances parcourues** (Peterson et al. 1984 ; Fuller et al. 1989 ; Gese et Mech 1991 ; Ballard et al. 1997 ; Blanco et Cortés 2007 ; Jarausch et al. 2021). **Toutefois, lorsque des différences entre les sexes sont observées, elles suggèrent généralement que les mâles ont tendance à se disperser plus fréquemment et sur de plus longues distances, en particulier lors d'événements de dispersion à longue distance** (Caniglia et al. 2014 ; Fabbri et al. 2014 ; Jiménez et al. 2017 ; Sanz-Pérez et al. 2018), un schéma qui concorde avec la **philopatrie** plus marquée chez les femelles, telle qu'elle a été rapportée chez les loups et d'autres espèces de mammifères (Greenwood 1980 ; Pacheco et al. 2024). **Les données génétiques étayant cette dispersion sexuellement asymétrique**

indiquent en outre que les mâles sont plus susceptibles de se reproduire dans des meutes autres que leur meute natale ou de fonder de nouvelles meutes, tandis que les femelles se reproduisent plus fréquemment au sein de leur groupe natal (Jedrzejewski et al. 2005 ; Caniglia et al. 2014 ; Morales-Gonzalez et al. 2021 ; Pacheco et al. 2024). **En revanche**, les « **flotteurs** » sont des loups non territoriaux qui, après avoir quitté leur groupe natal, occupent temporairement et se déplacent au sein de zones chevauchant plusieurs territoires de meutes sans établir d'aire de répartition stable. Cette phase se caractérise souvent par des mouvements exploratoires répétés et une utilisation de l'espace à court terme, dans la recherche de territoires vacants ou d'opportunités d'accouplement (Mech et Boitani 2003). Lors de l'analyse **de l'écologie spatiale**, il est essentiel de distinguer ces deux stratégies, car le comportement des « **flotteurs** » implique une utilisation prolongée et irrégulière de l'espace sur des périodes variables, tandis que les mouvements de dispersion sont généralement rapides et linéaires. Ces différences ont des implications importantes pour la compréhension de la **connectivité** des populations, de la dynamique de colonisation et de la variabilité spatiale des estimations des domaines vitaux au sein des populations de loups en expansion.

La **taille des domaines vitaux** des loups en Europe varie considérablement en fonction du contexte géographique et écologique. Dans les régions du sud et du centre, les estimations vont de 80 à 460 km² (Okarma et al. 1998 ; Findo et Chovancova 2004 ; Kusak et al. 2005 ; Jedrzejewski et al. 2007 ; Karamanlidis et al. 2016 ; Myslajek et al. 2018), tandis qu'en Scandinavie, les domaines sont considérablement plus vastes, s'étendant de 259 à 1 676 km² (Mattisson et al. 2013). **En Italie**, la taille des domaines vitaux estimée à l'aide de la méthode du polygone convexe minimal (MCP, Mohr 1947) s'est avérée varier entre 120 et 200 km² dans les Apennins (Ciucci et al. 1997 ; Mancinelli et al. 2018), et d'environ 150 km² dans les Alpes orientales (Razen et al. 2016). **Cependant**, des estimations fondées sur d'autres méthodologies fournissent des indications indirectes suggérant des territoires **plus petits** dans les Apennins, où les loups sont présents depuis longtemps et où la disponibilité des proies est relativement élevée. Par exemple, Mattioli et al. (2018), en utilisant des modèles de capture-recapture spatialement explicites (SCR) appliqués à des données issues de pièges photographiques, ont estimé une densité de 1,21 meute par 100 km², ce qui implique une taille moyenne de territoire d'environ 82,6 km² par meute.

La densité de population joue en effet un rôle important dans l'organisation spatiale des loups ; en réalité, bien que les informations disponibles soient limitées, il a été observé que, à mesure que les populations de loups augmentent dans les zones colonisées ou recolonisées, la taille des domaines vitaux **tend à diminuer** (Fritts et Mech 1981 ; Mech et Boitani 2003 ; Myslajek et al. 2018). Ce processus a également été observé chez une autre espèce de canidé, le renard (*Vulpes vulpes*), par Bateman et Fleming (2012). Outre la progression de la recolonisation et la concurrence intraspécifique pour l'espace qui en résulte, la densité des ongulés peut également jouer un rôle prépondérant dans le comportement spatial des loups. Les domaines vitaux et les territoires des loups sont en effet généralement plus petits dans les environnements où l'abondance des proies est plus élevée (Mech et Boitani 2003 ; Jedrzejewski et al. 2007 ; Mattisson et al. 2013), conformément au principe du « disque en caoutchouc » proposé pour la première fois par Huxley (1934), car l'abondance des proies permet à des zones plus restreintes de satisfaire les besoins alimentaires d'une meute.

Des facteurs individuels peuvent également influencer la **taille** du domaine vital des loups : les loups membres d'une meute occupent généralement une zone plus restreinte et stable, qui peut varier au cours de l'année en fonction de leur statut social, contrairement aux individus solitaires qui présentent un comportement plus **nomade** et instable (Fuller et al. 2003 ; Roffler et Gregorovich 2018).

Parmi les **traits individuels**, il a été démontré que le sexe joue un rôle **dépendant du contexte** dans la définition du comportement spatial du loup. On peut s'attendre à ce que les différences entre les sexes au sein d'une meute soient absentes ou négligeables dans des conditions sociales et reproductives comparables, car les mâles et les femelles partagent le même territoire et ont des besoins similaires au sein de la meute (Mech et Boitani 2003 ; Fuller et al. 2003). **De plus**, les activités humaines pourraient influencer le comportement spatial des loups, entraînant des variations de la taille de leur domaine vital (Paquet et al. 1996 ; Rich et al. 2012 ; Mattisson et al. 2013 ; Mancinelli et al. 2018). **Une perturbation humaine accrue entraîne une réduction globale de la disponibilité des proies sauvages, fragmentant les zones propices aux loups et les contraignant à élargir leurs domaines vitaux** (Rich et al. 2012 ; Mancinelli et al. 2018). **À l'inverse**, l'homme peut fournir des ressources alimentaires d'origine anthropique, réduisant ainsi la taille du domaine vital nécessaire pour satisfaire les besoins écologiques des loups (Paquet et al. 1996 ; Mattisson et al. 2013).

Outre les domaines vitaux, la **distance parcourue** peut également contribuer à une compréhension globale du comportement spatial des grands mammifères (Cavazza et al. 2023). Chez les loups, cet aspect a fait l'objet d'une attention relativement moindre par rapport à la taille du domaine vital, notamment en ce qui concerne sa variabilité au cours de la recolonisation ou entre des zones offrant des disponibilités de proies différentes. **En Amérique du Nord**, la distance parcourue variait de 1,6 à 9,0 km/jour, pouvant atteindre 80 km/jour (Kolenosky et Johnston 1967 ; Mech et al. 1995). **En Europe**, les valeurs variaient de 2,5 à 4,4 km/jour (Kusak et al. 2005 ; Jedrzejewski et al. 2007), avec une estimation de 3,3 km/jour en Italie centrale (Cucci et al. 1997), mais il manque encore des estimations fondées sur des données spatiales à haute résolution et des approches analytiques précises. **La distance parcourue semble être principalement influencée par la structure de l'environnement**. Dans les zones présentant des habitats ouverts ou riches en éléments linéaires anthropiques tels que les routes et les sentiers, les loups se déplacent plus rapidement que dans les habitats forestiers (Musiani et al. 1998) et on peut donc s'attendre à ce qu'ils parcourent de plus longues distances dans un même intervalle de temps. **De plus**, à l'instar des variations attendues de la taille du domaine vital en fonction des ressources, une faible disponibilité alimentaire peut contraindre les loups à se déplacer sur de plus longues distances (Jedrzejewski et al. 2001). **En ce qui concerne l'effet d'une abondance accrue de loups sur la distance moyenne parcourue, deux scénarios opposés peuvent être envisagés**. **D'une part**, les loups pourraient parcourir des distances plus courtes, car des domaines vitaux plus petits nécessitent moins de déplacements que des domaines plus vastes ; d'autre part, une concurrence accrue pour l'espace pourrait amener les loups à patrouiller plus fréquemment les limites de leur territoire afin d'empêcher les intrusions de congénères, comme l'ont observé Zub et al. (2003) dans la forêt vierge de Bialowieza.

L'objectif de cette étude est de fournir une description exhaustive du **comportement spatial** des loups en termes de taille du domaine vital, de distance parcourue et de dynamique de

dispersion ou de « flotteurs », et d'identifier les principaux **facteurs écologiques** et **individuels** sous-jacents aux variations de la taille du domaine vital et de la distance parcourue, en tenant compte à la fois des dynamiques individuelles et celles au niveau de la meute. De 2019 à 2025, nous avons équipé **19 loups** de colliers GPS dans cinq zones d'Italie, sélectionnées pour représenter un éventail de conditions environnementales, notamment des différences en termes de disponibilité des proies, d'histoire de la recolonisation et d'anthropisation du paysage. Nous avons étudié l'influence des facteurs écologiques et individuels sur l'aire de répartition mensuelle et la distance parcourue mensuellement.

En modélisant le comportement spatial des loups en fonction de ces multiples facteurs, cette analyse contribue à une meilleure compréhension de la **flexibilité écologique** de l'espèce et fournit des informations utiles pour les scénarios de conservation et de gestion des loups dans les paysages Européens.

MATERIEL et METHODES

Zones d'étude

Des données spatiales sur les loups ont été recueillies dans cinq zones distinctes d'Italie (Fig. 1) : le Parc national des Foreste Casentinesi (FCNP), les Préalpes et les Alpes du nord-est de l'Italie, le domaine de San Rossore (SRE), une aire protégée située au sein du Parc régional de Migliarino-San Rossore-Massaciuccoli, et le domaine présidentiel de Castelporziano (PEC). Ces zones offraient un ensemble varié de conditions environnementales permettant d'étudier le comportement spatial des loups, notamment en ce qui concerne le délai écoulé depuis le retour des loups et la disponibilité des proies.

Le **FCNP** est situé entre les provinces d'Arezzo, de Florence et de Forlì-Cesena et couvre environ 36 000 ha. L'altitude varie entre 330 et 1 658 m au-dessus du niveau de la mer, avec un climat tempéré continental frais (Fratiani et Acquaotta 2017). **Au sein des domaines vitaux des loups suivis, les forêts représentent 65% de la couverture végétale et sont dominées par des essences à feuilles caduques, avec une proportion moindre de conifères.** Les arbustes représentent 2%, les zones agricoles 30% et les zones anthropisées environ 3%. La zone abrite plusieurs espèces d'ongulés, notamment le sanglier (*Sus scrofa*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le daim (*Dama dama*), ce qui représente environ **1449 kg/km² de biomasse** de proies disponible (tableau S1 ; voir la section « Estimation de la disponibilité de la biomasse de proies » pour plus de détails). La présence de loups dans le FCNP est historique et remonte au début des années 1990, la première reproduction confirmée datant de 1992 (Apollonio et al. 2004) et peut-être même de 1985 (Boscagli 1985).

Les Préalpes du nord-est de l'Italie comprennent le massif de la Grappa (à cheval sur les provinces de Vicence, Belluno et Trévise) et le plateau d'Asiago (province de Vicence), avec des altitudes allant de 90 à 2 300 m au-dessus du niveau de la mer et un climat tempéré froid. **La composition de l'habitat au sein des domaines vitaux des loups se compose d'environ 62% de couverture forestière, dominée par des espèces à feuilles caduques plutôt que par des conifères.** Les arbustes, les espaces ouverts naturels et les zones agricoles représentent respectivement 4%, 22% et 5%, tandis que les zones anthropisées couvrent environ 7% de la superficie. La communauté d'ongulés comprend le chevreuil, le cerf élaphe, le chamois du

Nord (*Rupicapra rupicapra*) et le mouflon (*Ovis aries*), avec une **biomasse** totale estimée des proies d'environ **962 kg/km²** disponible dans cette zone (Tableau S1).

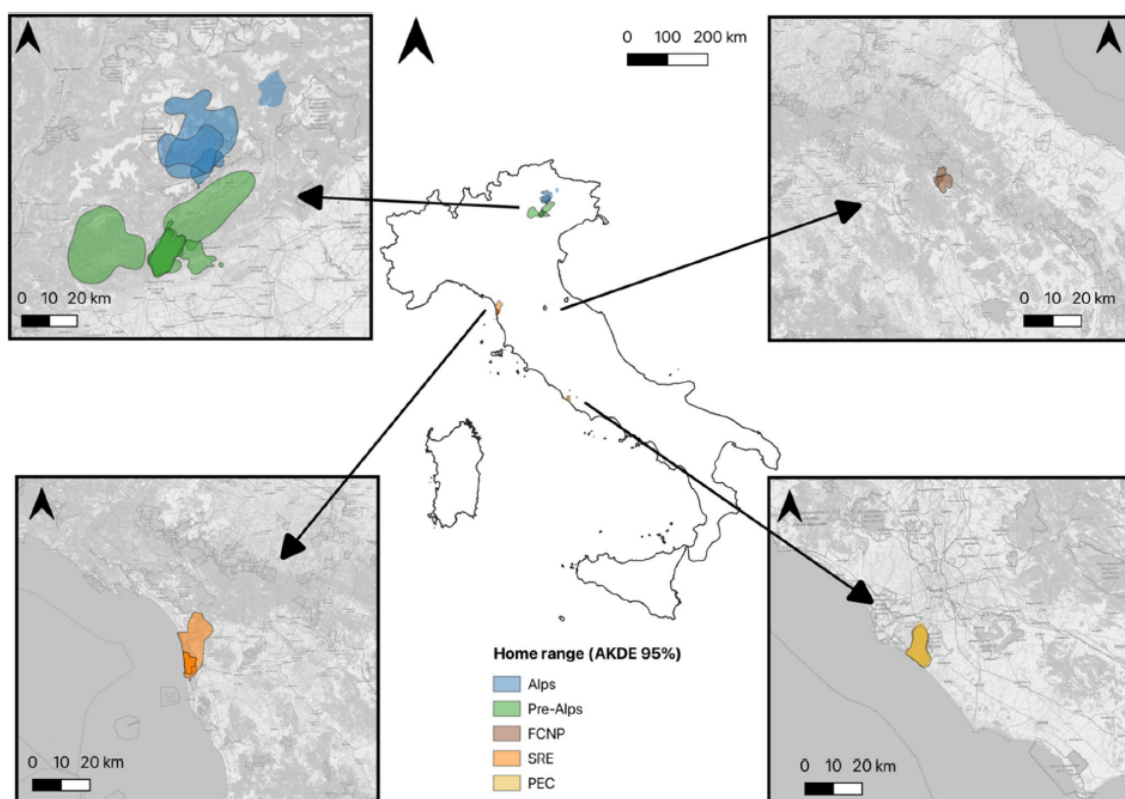


Fig. 1. Répartition en Italie des domaines vitaux individuels des loups équipés d'un collier GPS dans les Alpes (bleu), les Préalpes (vert), le Parc national des Foreste Casentinesi (FCNP, marron), le domaine de San Rossore (SRE, orange) et le domaine présidentiel de Castelporziano (PEC, jaune). Les Alpes et les Préalpes ont été considérées comme des zones d'étude distinctes en raison de leurs conditions biotiques et abiotiques différentes (voir la section « Zone d'étude » pour plus de détails)

Le nord-est des Alpes Italiennes comprend les Dolomites de Belluno (province de Belluno), qui culminent à 3 343 m d'altitude. Le parc national des Dolomites de Belluno (31 000 ha) se trouve dans ce secteur. Le climat passe d'un climat tempéré froid à basse altitude à un climat nival au-dessus de 2 800 m (Fratianni et Acquavotta 2017). **Au sein des aires de répartition des loups surveillées, les forêts couvrent environ 63% de la superficie, dominées par des espèces de conifères plutôt que de feuillus.** Les zones arbustives, les espaces ouverts naturels et les terres agricoles représentent respectivement environ 11%, 21% et 2% du paysage, tandis que les zones modifiées par l'homme représentent environ 2%. La région abrite une riche communauté d'ongulés, comprenant des chevreuils, des cerfs élaphe, des chamois du Nord et des mouflons, fournissant une **biomasse de proies disponibles estimée à 1275 kg/km²** (Tableau S1).

Ces deux chaînes de montagnes connaissent une présence humaine importante due au tourisme et au pâturage du bétail, en particulier pendant l'été. Les loups ont récemment recolonisé ces régions montagneuses, les premières observations remontant à 2015 et les premières reproductions confirmées ayant eu lieu sur le plateau d'Asiago en 2016, puis sur le massif de la Grappa en 2017 (Avanzinelli et al. 2017, 2018).

Les zones côtières de la SRE (province de Pise) et de la PEC (province de Rome) sont des aires protégées plates situées le long de la côte tyrrhénienne, toutes deux caractérisées par un climat subméditerranéen. Le SRE, qui n'est que partiellement clôturé sur son flanc est et délimité par deux grands réseaux fluviaux au nord et au sud ainsi que par la mer à l'ouest, couvre environ 5 000 ha, tandis que le PEC s'étend sur environ 6 000 ha.

Dans le **SRE**, les forêts couvrent **42%** de la superficie occupée par les territoires des loups et sont principalement composées d'essences à feuilles caduques. Les arbustes occupent 4%, les espaces ouverts naturels environ 2%, les zones agricoles 36% et les zones urbanisées environ 16%. Le parc abrite des sangliers à une densité limitée et des daims à une densité très élevée, ce qui représente un total de **2167 kg de biomasse** de proies par km² à la disposition des loups (Tableau S1).

Dans le **PEC**, les forêts couvrent **73%** du territoire, suivies de 11% de zones arbustives, 10% de zones agricoles, 5% d'espaces ouverts naturels et 1% de zones urbanisées. Le domaine abrite des sangliers à forte densité, ainsi que des daims, des chevreuils et des cerfs élaphe à une densité très limitée, pour un total de **1605 kg de biomasse** de proies par km² (Tableau S1, Franzetti 2024).

Ces deux zones abritent les populations de loups les plus jeunes, les premiers individus ayant été recensés en 2016. La première reproduction de loups a été documentée en 2021 dans la SRE (Del Frate et al. 2023), puis en 2022 dans la PEC (Luccarini et al., données non publiées).

Estimation de la disponibilité de la biomasse des proies

Nous avons calculé la biomasse des proies disponible, séparément pour chaque zone d'étude, en multipliant les densités locales des espèces d'ongulés par la masse corporelle moyenne par individu, toutes classes de sexe et d'âge confondues, de chaque espèce.

Pour les estimations de la densité des ongulés dans le FCNP, nous avons utilisé les données du dernier rapport annuel du Parc national des Foreste Casentinesi concernant le cerf élaphe (Parc national des Foreste Casentinesi 2023), les résultats des recensements par battue du printemps 2022 pour le chevreuil et le daim (L. Mattioli, comm. pers. comm.), ainsi que des estimations issues du modèle de rencontre aléatoire (Random Encounter Model) pour le sanglier, dérivées d'un secteur voisin présentant des conditions environnementales comparables (Guerrasio et al. 2022).

Pour les Alpes et les Préalpes, les estimations de densité pour les quatre espèces d'ongulés ont été obtenues à partir de comptages depuis des points d'observation effectués par des chasseurs et des gestionnaires locaux de la faune, ainsi que de données officielles provenant des administrations provinciales de Trévise, Belluno et Vicence, aimablement fournies par les services provinciaux chargés de la faune). Ces données ont été complétées par 23 relevés systématiques par blocs pour le chamois du Nord et le cerf élaphe, ainsi que par des comptages au projecteur pour le chevreuil, réalisés au sein du parc national des Dolomiti Bellunesi (E. Vettorazzo, comm. pers.). Compte tenu de la grande étendue spatiale (Fig. 1) et de l'hétérogénéité environnementale des zones alpines et préalpines, nous avons estimé la biomasse des proies séparément pour chaque meute de loups. Les estimations spécifiques à chaque meute ont été calculées en faisant la moyenne des densités d'ongulés au sein des

domaines de vie totaux des meutes, déterminés par l'estimation de densité par noyau autocorrélé (AKDE) (voir la section « Taille du domaine de vie, estimation de la distance parcourue et schémas de dispersion »).

Pour les densités de sangliers et de daims dans la zone d'étude SRE, nous avons utilisé les valeurs moyennes issues des recensements annuels par points d'observation de 2023 rapportées dans le Plan de gestion du Parc régional de Migliarino-San Rossore-Massaciuccoli. Pour la zone d'étude PEC, les estimations de la densité des ongulés ont été obtenues à partir d'enquêtes par échantillonnage de distance menées à l'automne 2024, combinées à des observations par caméra thermique infrarouge (Franzetti 2024).

Les masses corporelles moyennes de chaque espèce ont été tirées des valeurs relatives aux ongulés Européens rapportées par Apollonio et al. (2010). Pour le **sanglier**, cependant, nous avons utilisé une masse moyenne de 30 kg au lieu des 50 kg rapportés pour les populations Européennes, afin de refléter la taille nettement plus petite des populations Italiennes (Brogi et al. 2021 ; Tableau S1).

Collecte des données

De 2019 à 2025, nous avons suivi par GPS 19 loups (neuf femelles et dix mâles) appartenant à 13 meutes différentes (Tableau 1). Nous les avons tous capturés à l'aide de pièges à lacet à pate (Fremont™ Humane Foot Snare Wolf/Cougar 1/8 7 × 7 et Fremont™ Humane Foot Snare Fox/Coyote 3/32 7 × 7).

Après leur capture, les loups ont été immobilisés chimiquement à l'aide d'un protocole anesthésique à base d'une association de kétamine et de médétomidine (Holz et al. 1994 ; Arnemo et al. 2013), administrée à l'aide d'une **sarbacane à seringue** (Telinject). Cette procédure a permis de recueillir des mesures biométriques et des échantillons biologiques, d'estimer l'âge des animaux et de leur poser des colliers GPS (VERTEX Plus, Vectronic Aerospace GmbH). Tous les colliers ont été réglés avec une fréquence de localisation variable, enregistrant une position GPS toutes les 30 minutes pendant la nuit, lorsque les loups sont plus actifs, et une position GPS toutes les deux heures pendant la journée, lorsque leur activité est généralement réduite (Blaskovic et al. 2022 ; Ferretti et al. 2023). Au cours des premiers mois suivant le déploiement, les colliers ont été temporairement programmés avec une fréquence de localisation constante tout au long de la journée (positions enregistrées toutes les 1h ou toutes les 30 min) afin de surveiller de près les animaux immédiatement après leur remise en liberté. À une fréquence mensuelle, nous avons classé le statut individuel de chaque loup comme « **membre de meute** », « **errant** » ou « **en dispersion** ». Nous avons classé comme « membre de meute » les loups appartenant à une meute ou à un couple reproducteur. Les individus solitaires ont été considérés comme des « errants » ou des « disperseurs » : les errants évoluaient au sein d'une zone définie, tandis que les disperseurs s'éloignaient de leur aire de naissance en suivant un parcours essentiellement **directionnel**. Ces deux catégories pouvaient à terme rejoindre une meute existante ou en créer une nouvelle, acquérant ainsi le statut de membre de meute. Le statut social de chaque individu, la formation de couples ou de meutes, ainsi que les événements reproductifs (y compris la présence de louveteaux) ont été déterminés grâce à l'utilisation combinée de données de télémétrie, de pièges photographiques (6 à 32 caméras par zone) et d'inspections sur le terrain. Les pièges photographiques ont été placés à des emplacements propices à la détection

des déplacements et des associations de loups dans chaque zone d'étude. Afin d'étayer l'interprétation des données GPS et des pièges photographiques, des inspections sur le terrain des grappes de localisations GPS ont été menées. Les groupes de localisations ont été définis comme deux emplacements consécutifs ou plus situés dans un rayon de 200 m et comprenaient à la fois des emplacements diurnes et nocturnes, visités quotidiennement. Sur chaque site d'un groupe de localisations, la zone environnante a fait l'objet d'une recherche systématique de traces au sol, notamment des restes de proies issus d'événements de prédation, des excréments, des sites de repos et d'autres indicateurs de la présence des loups et de leur activité sociale. L'activité liée à la meute a été déduite à partir d'indicateurs comportementaux ou physiques d'une action coordonnée entre plusieurs individus, tels que des signes de chasse en groupe (par exemple, plusieurs sites d'alimentation autour d'une même carcasse), des traces qui se chevauchent ou des aires de repos communes (par exemple, plusieurs sites de repos contenant des poils de loup). **En combinant ces méthodes, nous avons pu déterminer le moment de tout changement de statut d'un individu et attribuer le statut approprié pour chaque mois, lequel pouvait varier au fil du temps.** Certains loups sont passés du statut de loup errant ou en dispersion à celui de membre d'une meute ou de loup formant un couple, et inversement (Tableau 1).

Tableau 1. Données individuelles des loups capturés au cours de leur suivi par localisation GPS

ID	Area	Sex	Age	Status	Pack	Start	End	Tracking days
WF1901	Pre-Alps	f	>2 yrs	P	Grappa1	06-09-2019	21-12-2019	137
WF2001	Pre-Alps	f	>2 yrs	P	Grappa1	08-08-2020	06-06-2021	304
						*13-09-2023	26-02-2024	166
WF2002	Pre-Alps	f	18 mo	F/P	Asiago	23-11-2020	29-06-2022	583
WM2101	Pre-Alps/Alps	m	>2 yrs	P/D/P	Grappa1 / Dubiea	29-03-2021	12-08-2022	501
WF2101	Pre-Alps	f	17 mo	P/D/P	Grappa1 / Grappa2	01-10-2021	07-01-2023	463
WF2202	Alps	f	>2 yrs	P	DBNP1	13-09-2022	08-09-2024	726
WM2201	FCNP	m	>2 yrs	P	FCNP1	20-10-2022	09-12-2023	415
WF2203	FCNP	f	>2 yrs	P	FCNP2	21-11-2022	25-11-2023	369
WM2301	Pre-Alps	m	20 mo	**P/F	Grappa3	22-01-2023	31-10-2023	298
WM2303	SRE	m	>2 yrs	P	SRE1	15-04-2023	15-11-2023	214
WM2304	SRE	m	>2 yrs	F/D/P	SRE2	17-04-2023	20-09-2024	522
WM2305	FCNP	m	>2 yrs	P	FCNP3	15-10-2023	20-02-2025	494
WF2401	SRE	f	8 mo	P	SRE1	22-01-2024	30-04-2025	464
WM2401	SRE	m	20 mo	P	SRE1	22-01-2024	30-04-2025	464
WM2402	PEC	m	>2 yrs	P/D	PEC	13-02-2024	07-12-2024	298
WF2402	Alps	f	16 mo	P/F	DBNP1	04-09-2024	30-04-2025	238
WF2404	Alps	f	>2 yrs	P	DBNP2	25-10-2024	30-04-2025	187
WM2403	PEC	m	>2 yrs	P	PEC	21-11-2024	30-04-2025	160
WM2404	PEC	m	19 mo	P	PEC	20-12-2024	30-04-2025	131

FCNP : Parc national des Forêts du Casentino ; **DBNP** : Parc national des Dolomites de Belluno ; **SRE** : Domaine de San Rossore ; **PEC** : Domaine présidentiel de Castelporziano ; **f** : femelle ; **m** : mâle ; **yrs** : âge estimé en années au moment de la capture ; **mo** : âge estimé en mois au moment de la capture ; **P** : individu appartenant à une meute ; **F** : individu errant ; **D** : individu en dispersion. **Début** : date de début du suivi ; **Fin** : date de fin du suivi. *Date de la deuxième capture. **Le statut social est incertain en raison d'un comportement spatial ambigu

Enfin, les liens de parenté et les relations parent-progéniture ont été évalués à l'aide d'analyses génétiques basées sur des échantillons sanguins prélevés lors de la capture et sur des échantillons non invasifs (excréments) recueillis lors du suivi sur le terrain.

Taille du domaine vital, estimation des distances parcourues et schémas de dispersion

Nous avons estimé les domaines vitaux annuels, saisonniers et mensuels des loups membres de meute et des loups errants à l'aide de l'estimation de densité par noyau autocorrélé

(AKDE ; Fleming et al. 2015 ; Calabrese et al. 2016), mise en œuvre dans la fonction « akde() » du package R *ctmm* (Calabrese et al. 2016). Les distances parcourues à l'échelle annuelle, saisonnière et mensuelle ont été calculées à l'aide du même package, via la fonction « speed() » et la méthode CTSD (Continuous-Time Speed and Distance) (Noonan et al. 2019). Ces approches tiennent compte de l'autocorrélation dans les données de télémétrie et sont robustes face à des calendriers d'échantillonnage variables. En ce qui concerne plus particulièrement l'estimation des distances, la prise en compte de l'autocorrélation permet de simuler l'ensemble des trajectoires de déplacement non linéaires possibles, ce qui fournit des estimations précises de la distance totale parcourue (Fleming et al. 2014, 2019 ; Noonan et al. 2019).

Seules les positions GPS présentant une dilution de précision (DOP) < 10 ont été retenues. Les domaines vitaux annuels et les distances ont été calculés pour les loups suivis pendant au moins 10 mois ; pour les individus disposant de séries de données plus longues, les estimations ont été limitées aux 12 premiers mois au cours desquels le statut social est resté stable. Les domaines vitaux saisonniers et les distances parcourues ont été calculées pour deux périodes de six mois biologiquement significatives : l'été (mai-octobre), correspondant à la mise-bas et à l'élevage des louveteaux, et l'hiver (novembre-avril), commençant après l'abandon des sites de rendez-vous (Messier 1985 ; Bassi et al. 2012). Nous avons donc estimé les aires de répartition saisonnières et les distances parcourues saisonnières uniquement pour les individus dont la période de suivi couvrait l'intégralité des six mois consécutifs d'une ou des deux saisons. Les domaines vitaux mensuels et les distances mensuelles ont été calculées pour les mois comportant plus de 15 jours de données, car ces mesures ont ensuite été utilisées comme variables de réponse dans les modèles linéaires mixtes (voir la section « Analyses statistiques »). Les mois correspondant aux périodes de dispersion ont été exclus, car les individus n'occupaient pas d'aire de répartition stable pendant ces intervalles. Afin de faciliter la comparaison avec des études antérieures, nous avons également calculé les domaines de vie à l'aide du polygone convexe minimal (MCP) à 95% et les distances à l'aide du déplacement en ligne droite (SLD). Ces méthodes traditionnelles étant sensibles à la fréquence d'échantillonnage et à l'autocorrélation entre les localisations successives, les données spatiales ont été rééchantillonnées à un intervalle plus grossier de six heures avant le calcul des valeurs MCP et SLD.

Pour les événements de dispersion, nous avons mesuré la distance totale parcourue par le loup en dispersion, calculée comme la distance linéaire entre le centroïde du domaine vital d'origine et soit le centroïde du nouveau domaine vital, soit la dernière position enregistrée, ainsi que la durée de la période de dispersion et son issue (formation réussie ou non d'une nouvelle unité reproductive).

Analyses statistiques

À l'échelle annuelle, nous avons examiné la relation entre l'utilisation de l'espace par les loups et les caractéristiques des proies en testant les corrélations entre la taille annuelle du domaine vital des individus appartenant à une meute et (i) la masse corporelle moyenne des principales espèces proies et (ii) la biomasse totale estimée des proies dans chaque zone d'étude. Ces deux relations ont été évaluées à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson (fonction `cor.test` dans R).

À une échelle plus fine, nous avons analysé la taille mensuelle du domaine vital et la distance mensuelle parcourue à partir de 229 mois-individus sur 251. Un mois a été exclu car il était mieux décrit par un modèle de déplacement de type Ornstein-Uhlenbeck (OU) plutôt que par un modèle de type Ornstein-Uhlenbeck Foraging (OUF), ce qui empêchait le calcul de la distance parcourue (Calabrese et al. 2016). Dix-sept mois supplémentaires présentaient un échantillonnage insuffisant (< 15 jours), et quatre ont été écartés car les individus (WM2101 et WM2402) étaient en phase de dispersion, présentant un mouvement dirigé plutôt qu'une utilisation de l'aire de répartition.

Afin d'étudier la **variation** de la taille mensuelle des domaines vitaux dans les cinq zones d'étude, nous avons modélisé la taille mensuelle du domaine vital, transformée en logarithme, à l'aide d'un modèle linéaire mixte (LMM ; Baayen 2008), en incluant l'identité du loup comme effet aléatoire. L'ensemble de données comprenait 229 observations provenant de 19 individus.

Les effets fixes comprenaient la zone d'étude (facteur à cinq niveaux), le sexe de l'individu, le statut social (facteur à deux niveaux) et leur interaction afin de tester les effets spécifiques au sexe liés au statut. Nous avons également inclus l'empreinte humaine moyenne au sein de l'aire de répartition mensuelle (Mu et al. 2022) en tant que covariable. Nous n'avons pas inclus la biomasse des proies dans ce même modèle, car la disponibilité des proies était estimée au niveau de la zone d'étude et variait donc en fonction de celle-ci ; or, notre ensemble de données reflétait également des différences environnementales plus larges (notamment le contexte de recolonisation), ce qui rendait difficile la distinction entre ces deux effets. La variation saisonnière de la taille de l'aire de répartition a été prise en compte en modélisant le cycle annuel à l'aide d'une approche trigonométrique (Stolwijk et al. 1999) : chaque observation s'est vu attribuer un mois (1 à 12), converti en radians, et ses sinus et cosinus ont été inclus comme prédicteurs. Afin d'évaluer si les schémas saisonniers différaient selon le statut social, nous avons ajouté une interaction statut $\times$ mois. Le paramètre de dispersion (0,53) n'a révélé aucun signe de surdispersion dans le modèle complet, bien qu'une légère sous-dispersion ait été détectée. L'ajustement du modèle a été évalué à l'aide des coefficients R^2 marginaux et conditionnels, qui ont indiqué qu'une proportion substantielle de la variance était expliquée (R^2 marginal = 0,61, R^2 conditionnel = 0,91). La colinéarité entre les prédicteurs a été évaluée à l'aide des coefficients de corrélation de Pearson (Zuur et al. 2009) et aucun n'a dépassé 0,6. Les modèles ont été ajustés à l'aide de la fonction lmer du package lme4 (Bates et al. 2015). Afin de respecter le taux d'erreur de type I nominal (0,05), nous avons intégré des pentes aléatoires pour l'empreinte humaine, le sinus(mois) et le cosinus(mois) au sein de l'identité de chaque loup (Schielzeth et Forstmeier 2009 ; Barr et al. 2013). La covariable « empreinte humaine » a été soumise à une transformation z avant l'analyse afin de faciliter l'interprétation du modèle (Schielzeth 2010). Afin d'évaluer l'influence globale des prédicteurs individuels et écologiques sur la taille mensuelle du domaine de répartition, nous avons comparé le modèle complet à un modèle nul ne contenant que des effets aléatoires à l'aide d'un test du rapport de vraisemblance (fonction anova dans R). Les effets liés à la zone d'étude ont été évalués en comparant le modèle complet à un modèle réduit ne comportant pas le terme « zone d'étude ». La significativité des interactions a été évaluée en comparant le modèle complet à des modèles réduits ne comportant pas (i) l'interaction sexe $\times$ statut (en conservant les deux effets

principaux) ou (ii) l'interaction statut $\times$ mois. Les effets prédits de la zone d'étude et des autres prédicteurs ont été obtenus à l'aide de la fonction « effect ».

L'ensemble de la procédure analytique a été répété pour la distance parcourue chaque mois, en utilisant une structure de modèle identique et le même ensemble de données ($N = 229$) ; les diagnostics des résidus n'ont révélé aucun problème de dispersion (dispersion = 0,99), et le modèle expliquait une part substantielle de la variance (R^2 marginal = 0,48, R^2 conditionnel = 0,61).

RESULTATS

Stratégies spatiales individuelles

Parmi les 19 loups équipés d'un collier, 17 faisaient partie d'une meute au début du suivi : cinq d'entre eux ont changé de statut au cours de la période d'étude. Trois individus se sont dispersés (WM2101, WF2101, WM2402 ; Fig. 2a) et deux sont devenus des « errants » pendant plusieurs mois (WM2301, WF2402 ; Fig. 2b). Deux autres loups (WF2002, WM2304) étaient déjà solitaires au moment de leur capture et se sont comportés comme des « errants » (Fig. 2b).

WM2101 et WF2101, descendants de WF2001 de la meute de Grappa, ont connu une brève phase préalable à la dispersion avant de quitter définitivement leur territoire natal. WM2101 est resté dans la meute pendant ~10 mois, l'a quittée fin janvier et s'est établi sur un nouveau territoire situé à ~70 km de là en l'espace de deux semaines. Début mars, les enregistrements des pièges photographiques ont permis de constater que WM2101 formait un nouveau couple stable avec une femelle adulte. Son comportement spatial ultérieur, caractérisé par des déplacements localisés autour d'une zone restreinte, suggérait une reproduction, ce qui a ensuite été confirmé par les enregistrements des pièges photographiques, documentant la présence de cinq petits en mai.

De même, WF2101 a commencé à s'éloigner de la meute natale en novembre et a achevé sa dispersion à la mi-décembre, s'installant à environ 10 km de là en l'espace de quelques heures. Peu après son installation, WF2101 a formé un nouveau couple stable. Quant à WM2101, la reproduction a d'abord été déduite de son comportement spatial, puis confirmée par les données des pièges photographiques, qui ont documenté la présence de petits en mai (trois petits ; Tableau 2).

WM2402 (PEC) s'est dispersé à la mi-novembre en compagnie d'un autre individu, comme l'ont confirmé les pièges photographiques. Il a atteint sa dernière position connue à environ 120 km de son territoire natal au bout d'environ trois semaines ; le signal du collier a ensuite été perdu, probablement en raison du braconnage ou d'un dysfonctionnement de l'appareil (Tableau 2).

WM2301 (Préalpes) a adopté un comportement solitaire prolongé au sein de son territoire natal avant de rejoindre la meute de Grappa fin octobre, bien qu'il n'ait aucun lien génétique avec ses membres (données non publiées).

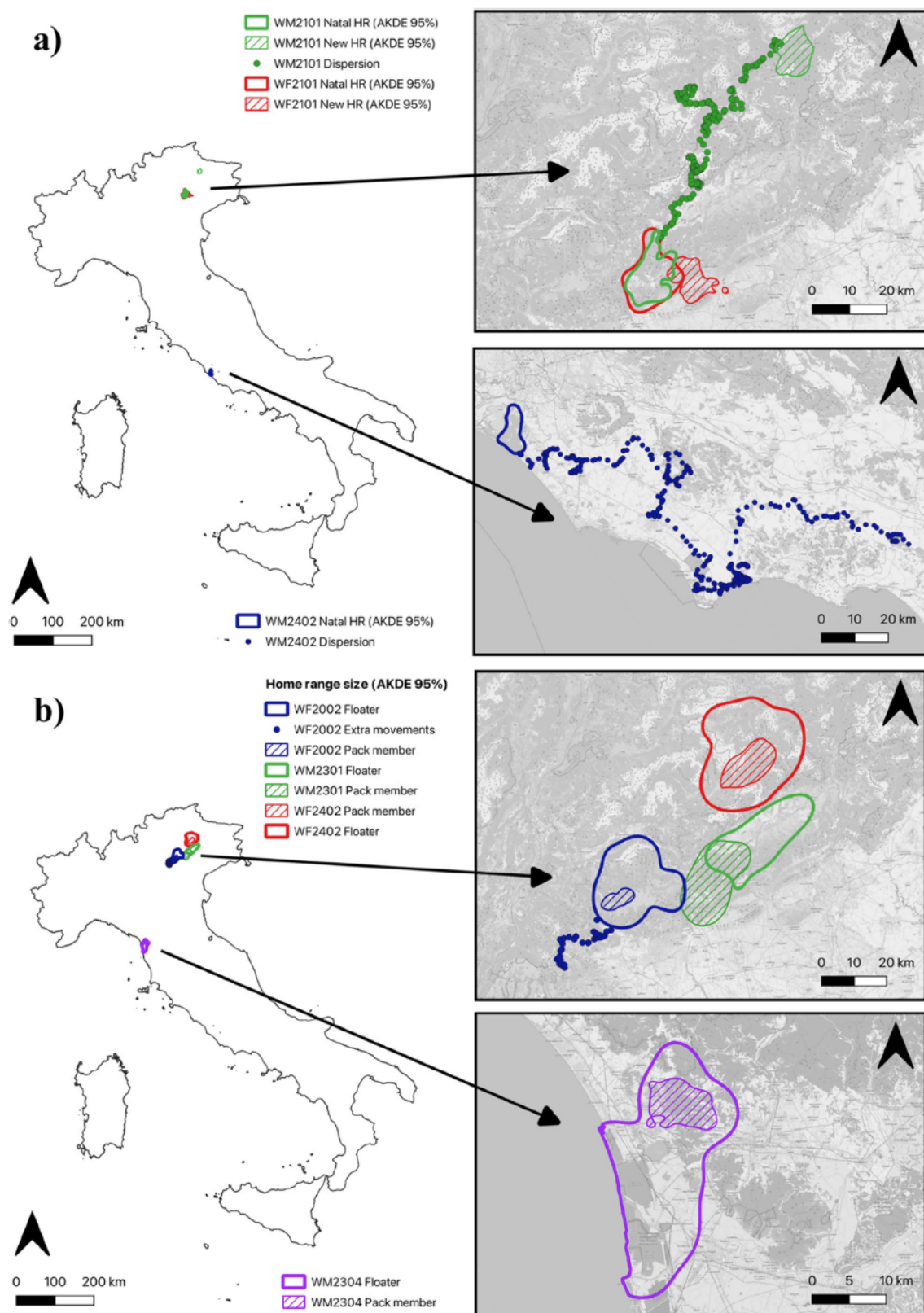


Fig. 2. Dynamique des territoires et mouvements de dispersion des loups équipés d'un collier GPS. Le panneau (a) montre les mouvements de dispersion de trois individus (WM2101, WF2101 et WM2402), illustrant les itinéraires entre leurs domaines vitaux natals (HR) et leurs sites d'installation ou leurs dernières positions connues. Le panneau (b) présente les domaines vitaux de quatre individus (WF2002, WM2301, WM2304 et WF2402), mettant en évidence les changements spatiaux survenus lors des transitions du statut de « vagabond » à celui de « membre de la meute », ou inversement, au sein d'une meute

WF2402, une progéniture de WF2201 (meute DBNP1), a quitté sa meute natale fin décembre et a adopté un comportement de « vagabonde », tout en réutilisant

occasionnellement certaines parties du territoire maternel, jusqu'à ce qu'elle soit retrouvée morte à l'été 2025.

Tableau 2 : Résumé des résultats finaux concernant les phases de **dispersion** et de sédentarisation des loups suivis par GPS. Pour les individus en phase de dispersion, la durée et la distance parcourue lors des mouvements de dispersion sont également indiquées

Id	Area	Sex	Status	Dispersal duration	Distance from natal range (km)	Natal pack size	Outcome
WF2002	Pre-Alps	f	Floater	/	/	/	Formed a new pack; reproduction confirmed (five pups)
WM2101	Pre-Alps/Alps	m	Dispersal	~ 14 days	~ 70	10	Formed a new pack; reproduction confirmed (five pups)
WF2101	Pre-Alps	f	Dispersal	~ 4 h	~ 10	11	Formed a new pack; reproduction confirmed (three pups)
WM2301	Pre-Alps	m	Floater	/	/	6	Joined unrelated pack
WM2304	SRE	m	Floater	/	/	/	Formed a new pack
WM2402	PEC	m	Dispersal	~ 21 days	~ 120	12	Unknown
WF2402	Alps	f	Floater	/	/	4	Dead

SRE San Rossore Estate; *PEC* Presidential Estate of Castelporziano; *f* female; *m* male; / information not available (dispersal-related variables; monitoring started during the floater phase)

WF2002 et WM2304 ont été équipés de colliers alors qu'ils vivaient en solitaires et ont présenté un comportement de « vagabondage » prolongé avant de former un couple. WF2002 a parcouru de vastes zones du plateau d'Asiago pendant environ un an, chevauchant plusieurs territoires de meutes, avant de s'accoupler en décembre, de former une nouvelle meute et de se reproduire en mai (cinq petits). WM2304 (SE) a erré en solitaire pendant ~10 mois jusqu'au début du mois de février, puis s'est accouplé, a formé une nouvelle meute et s'est reproduit en mai (trois petits). Les deux individus ont présenté une réduction marquée de la taille de leur domaine de répartition lors du passage du statut de « vagabond » à celui de membre de la meute (WF2002 AKDE 95% : 478,46 → 42,39 km² ; WM2304 AKDE 95% : 224,08 → 48,16 km²).

Variation de la taille du domaine vital annuel et de la distance parcourue

À l'échelle annuelle, la taille du domaine vital des loups membres de meute présentait une **tendance négative** par rapport à la biomasse estimée des proies, bien que cette relation ne soit pas statistiquement significative ($r = -0,49$; $p = 0,10$; Fig. S5) et ne montre aucun lien avec la masse corporelle moyenne des principales espèces proies ($r = 0,20$; $p = 0,53$; Fig. S6). Les domaines de vie annuels variaient considérablement parmi les loups suivis par GPS, allant de 17,12 à 269,52 km².

Dans le FCNP, les loups membres de meutes présentaient des domaines de vie annuels moyens de $34,54 \pm 27,43$ km² ($n = 3$; AKDE 95%) et de $32,8 \pm 22,9$ km² (MCP 95%), des valeurs comparables à celles observées sur la côte tyrrhénienne de la SRE ($n = 2$; $59,29 \pm 8,98$ km² AKDE ; $53,3 \pm 7,1$ km² MCP), mais nettement plus petites que celles des Préalpes ($n = 2$; $114,80 \pm 26,27$ km² AKDE ; $116,85 \pm 19,16$ km² MCP) et dans les Alpes ($n = 2$; $185,21 \pm 119,20$ km² AKDE ; $162,85 \pm 84,64$ km² MCP ; Tableau 3). Des tendances similaires ont été observées tant pour les aires de répartition estivales qu'hivernales (Tableau S4).

En revanche, la distance parcourue s'est avérée **plus homogène** entre les individus, les zones d'étude et les saisons (Tableaux 3 et S4). Les loups membres d'une meute parcouraient en moyenne $28,08 \pm 5,06$ km/jour dans le FCNP, $53,23 \pm 2,57$ km/jour dans la SRE, $34,64 \pm 2,56$ km/jour dans les Préalpes et $25,43 \pm 1,76$ km/jour dans les Alpes. Dans l'ensemble,

les estimations CTSD étaient cinq fois supérieures aux estimations SLD classiques : FCNP : $4,93 \pm 1,01$ km/jour ; SRE : $7,40 \pm 0,50$ km/jour ; Préalpes : $6,41 \pm 0,74$ km/jour ; Alpes : $6,65 \pm 0,42$ km/jour (Tableau 3).

Tableau 3 : Superficie des **domaines vitaux** annuels des loups suivis par GPS, estimée à l'aide de la méthode d'estimation de densité par noyau d'autocorrélation (AKDE) et de la méthode du polygone convexe minimal (MC), ainsi que la **distance parcourue** annuellement, estimée à l'aide des méthodes de vitesse et de distance en temps continu (CTSD) et de déplacement en ligne droite (SLD)

ID	Area	Sex	Status	AKDE hrs (km ²) 95%	AKDE hrs CI	MCP hrs (km ²) 95%	CTSD dt (km/ day)	CTSD dt CI	SLD dt (km/ day)
WF2001	Pre-Alps	f	P	133.37	117.57-150.16	130.4	32.83	32.26-33.40	7.15
WF2002	Pre-Alps	f	F	468.52	372.79-575.03	420.7	29.53	29.24-29.82	7.27
WF2101	Pre-Alps	f	P	96.22	87.16-105.72	103.3	36.45	35.77-37.12	5.68
WF2202*	Alps	f	P	269.52	222.86-320.56	222.7	26.67	26.30-27.05	6.94
				100.89	89.48-112.98	103	24.18	24.89-24.18	6.35
WM2201	FCNP	m	P	20.34	19.14-21.58	21.8	23.65	23.33-23.97	4.54
WF2203	FCNP	f	P	17.12	16.16-18.09	17.5	33.60	32.85-34.34	4.18
WM2304	SRE	m	F	333.09	255.15-421.26	250.2	27.18	26.77-27.59	6.21
WM2305	FCNP	m	P	66.16	60.12-72.48	59.1	27.00	26.74-27.27	6.08
WF2401	SRE	f	P	52.93	49.07-56.95	48.3	55.05	54.21-55.88	7.75
WM2401	SRE	m	P	65.64	60.19-71.32	58.3	51.41	50.82-51.99	7.05

FCNP Foreste Casentinesi National Park; SRE San Rossore Estate; PEC Presidential Estate of Castelporziano; hrs: home range size; dt: distance travelled; CI:95% Confidence Intervals; f:female; m: male; P: pack-member individual; F: floater individual. *For wolf WF2202 the monitoring duration allowed the calculation of two annual home ranges and distance travelled

Variation de la taille du domaine de répartition mensuel et de la distance parcourue

Le modèle complet pour la taille du domaine de répartition mensuel s'est révélé hautement significatif par rapport au modèle nul (test du rapport de vraisemblance : $\chi^2 = 168,50$, df = 12, $P < 0,0001$, Tableau S2), confirmant la valeur prédictive globale des variables écologiques et individuelles prises en compte. La **taille mensuelle** du domaine vital différait de manière significative entre les zones d'étude (modèle complet vs modèle à zone réduite : $\chi^2 = 12,15$, df = 4, $P = 0,02$), les loups de la zone Alpine présentant des domaines mensuels plus étendus que ceux des Apennins (FCNP) et des zones côtières (SRE et PEC ; Fig. 3a ; Tableau 4). Parmi les **facteurs individuels**, l'interaction entre le sexe et le statut social a influencé de manière significative la taille du périmètre mensuel (modèle complet vs modèle à interaction réduite : $\chi^2 = 3,96$, df = 1, $P = 0,046$).

Les loups « errants » occupaient généralement des périmètres plus vastes que les loups membres de la meute, et cette différence était plus prononcée chez les femelles que chez les mâles (Fig. 3b ; Tableau 4). Cependant, aucune variation saisonnière n'a été détectée dans la différence entre les loups membres de meute et les loups errants (modèle complet vs modèle réduit de l'interaction saisonnière : $\chi^2 = 1,71$, df = 2, $P = 0,42$). Le modèle a également révélé un **cycle saisonnier clair**, avec un minimum en juillet et un maximum en janvier (Fig. 3c). L'empreinte humaine moyenne a eu un effet positif faible mais significatif, indiquant que les loups avaient tendance à utiliser des domaines de répartition plus vastes dans les parties les plus anthropisées de la zone d'étude (Fig. 3d ; Tableau 4).

Le modèle complet pour la **distance parcourue** mensuellement s'est également révélé significatif par rapport au modèle « null » ($\chi^2 = 32,20$, df = 12, $P < 0,01$, Tableau S3). La zone d'étude a fortement amélioré l'ajustement du modèle ($\chi^2 = 18,28$, df = 4, $P < 0,01$), montrant que les distances parcourues variaient d'une région à l'autre. Les loups de la SRE parcouraient des distances significativement plus longues que ceux des autres zones d'étude

(Fig. 3e ; Tableau 5). Ni l'interaction sexe $\times$ statut ($\chi^2 = 0,31$, $df = 1$, $P = 0,57$) ni l'interaction statut $\times$ saisonnalité ($\chi^2 = 1,63$, $df = 2$, $P = 0,44$) n'ont eu d'effet significatif sur les distances parcourues.

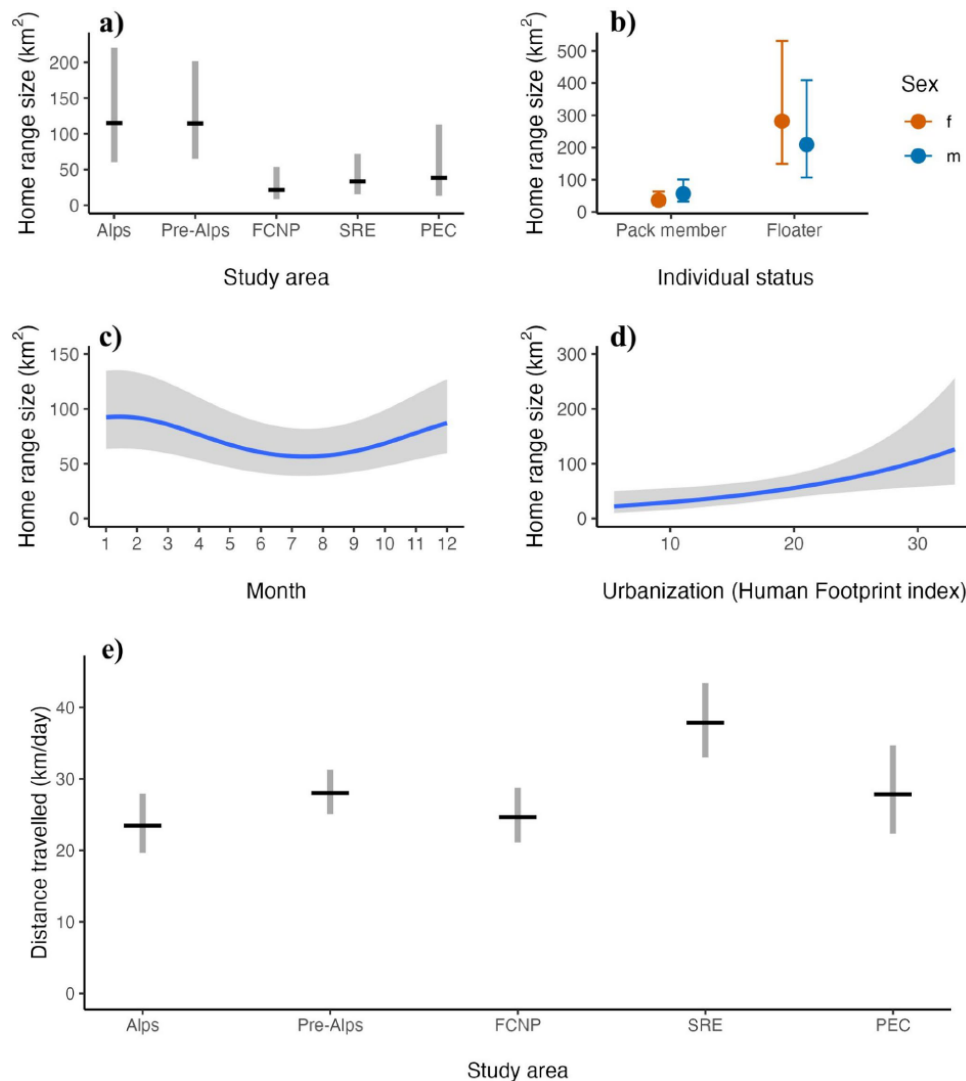


Fig. 3. Variation de la **taille mensuelle du territoire** et de la **distance** parcourue par les loups suivis par GPS. Les panneaux (a-d) montrent la variation de la taille mensuelle du territoire selon (a) les zones d'étude (FCNP : Parc national des Foreste Casentinesi ; SRE : domaine de San Rossore ; PEC : domaine présidentiel de Castelporziano), (b) selon les classes de statut individuels et les sexes, (c) selon les mois de l'année et (d) selon le gradient d'urbanisation mesuré par l'indice d'empreinte humaine, tel que prédit par le modèle linéaire mixte. Le panneau (e) montre la variation de la distance parcourue mensuellement selon les zones d'étude, telle que prédite par le modèle linéaire mixte.

DISCUSSION

Nos résultats révèlent des **variations importantes** dans la taille des domaines vitaux des loups entre les zones étudiées. Dans les Alpes et les Préalpes, la taille moyenne annuelle des domaines vitaux correspondait à celle estimée dans diverses régions d'Europe centrale (Okarma et al., 1998 ; Fido et Chovancova, 2004 ; Kusak et al., 2005 ; Jedrzejewski et al., 2007 ; Karamanlidis et al. 2016 ; Myslajek et al. 2018 ; Vorel et al. 2024, **tandis que les loups des autres zones occupaient des territoires exceptionnellement petits**. Ces tendances se sont confirmées dans les estimations mensuelles, saisonnières et annuelles, en particulier chez les individus appartenant à une meute (Tableau 3 ; S4). La disponibilité en **biomasse** de proies était plus élevée dans le FCNP et le PEC, et **nettement plus élevée** dans le SRE que dans

les zones Alpines (Franceschi et al. 2023), ce qui suggère que la densité des ressources était le principal facteur à l'origine de la réduction de la taille du domaine vital, les loups pouvant satisfaire leurs besoins énergétiques dans des zones plus restreintes (Fuller 2003 ; Jedrzejewski et al. 2007 ; Mattisson et al. 2013). **Cependant**, nos **analyses de corrélation** révèlent une **relation faible** entre la taille annuelle du domaine vital des loups membres de meute et la biomasse des proies, et aucune relation avec la taille des principales espèces proies. **Cela suggère** que, dans les contextes considérés ici, la disponibilité des proies et la taille des proies ne peuvent à elles seules expliquer entièrement la variation observée de la taille du domaine vital. Compte tenu du nombre limité de loups membres de meutes disposant de domaines annuels disponibles pour ces analyses, il est possible que l'absence de significativité reflète une puissance statistique insuffisante plutôt que l'absence d'un effet écologique. L'histoire de la recolonisation pourrait toutefois avoir joué un rôle secondaire, mais non négligeable : le FCNP, qui présente la plus longue présence continue de loups et probablement la plus forte concurrence intra-espèce pour l'espace, **affichait les territoires les plus petits**, alors même que le PEC et surtout le SRE offraient des ressources en proies plus abondantes (Fig. 3a).

Tableau 4 : Résultats du modèle linéaire mixte portant sur la variation mensuelle de la taille de l'aire de répartition des loups suivis par GPS. Les niveaux de référence « Alpes », « femelle » et « membre de la meute » ont été utilisés respectivement pour les variables prédictives « zone d'étude », « sexe » et « statut individuel »

Predictor	Coefficient estimate	SE	P
Pre-Alps	-0.005	0.22	0.98
FCNP	-1.67	0.57	0.01
SRE	-1.24	0.54	0.04
PEC	-1.09	0.68	0.13
Sin(month)	0.17	0.05	<0.01
Cos(month)	0.18	0.06	<0.01
HF	0.40	0.16	0.02
Male	0.45	0.43	0.32
Floater	2.05	0.15	<0.001
Male x Floater	-0.75	0.26	<0.01

FCNP Foreste Casentinesi National Park; *SRE* San Rossore Estate; *PEC* Presidential Estate of Castelporziano; *month* month of the year (integer, then transformed into radians), inserted as circular variable by means of a sin and a cosine terms; *HF* human footprint; *SE* standard error of estimated coefficient; *PP*-value; value in grey indicate data with limited interpretability. See Sect. 2.5 for more details about model and fixed term structure

Tableau 5 : Résultats du modèle linéaire mixte portant sur la variation mensuelle de la distance parcourue par les loups suivis par GPS. Les niveaux de référence « Alpes », « femelle » et « membre de la meute » ont été utilisés respectivement pour les variables prédictives « zone d'étude », « sexe » et « statut individuel »

Predictor	Coefficient estimate	SE	P
Pre-Alps	0.18	0.08	0.04
FCNP	0.05	0.11	0.66
SRE	0.48	0.11	<0.01
PEC	0.17	0.15	0.26
Sin(month)	0.0002	0.03	0.99
Cos(month)	0.06	0.03	0.07
HF	0.02	0.04	0.64
Male	0.008	0.07	0.91
Floater	-0.05	0.05	0.34

FCNP Foreste Casentinesi National Park; *SRE* San Rossore Estate; *PEC* Presidential Estate Castelporziano; *month* month of the year (integer, then transformed into radians), inserted as circular variable by means of a sin and a cosine terms; *HF* human footprint; *SE* standard error of estimated coefficient; *PP*-value. See Sect. [Statistical analyses](#) for more details about model and fixed term structure

En effet, les domaines vitaux dans le FCNP sont significativement plus petits que les estimations précédentes réalisées dans d'autres zones des Apennins, où la disponibilité des proies était déjà élevée même si la charogne jouait un rôle important (Ciucci et al. 2020 ; Mancinelli et al. 2018). Cela suggère que l'augmentation de la densité des loups et l'intensification de la compétition intraspécifique pourraient avoir contribué à réduire la taille des domaines vitaux dans le FCNP, un changement rendu possible par l'abondance des ressources en proies. Les zones récemment recolonisées se caractérisent généralement par des densités de loups **plus faibles** en raison du temps limité dont disposent les populations pour se développer, tandis que les populations établies de longue date ont tendance à présenter des densités plus élevées (Pletscher et al. 1997 ; Myslajek et al. 2018 ; Mattioli et al. 2018). **Dans l'ensemble**, ces résultats indiquent que les loups ont des besoins spatiaux réduits dans les environnements riches en ressources, mais aussi qu'une concurrence intraspécifique croissante pourrait entraîner de nouvelles réductions de la taille des territoires. On ignore toutefois encore comment la croissance démographique continue modifiera le comportement spatial dans les régions où la disponibilité des ressources est plus faible, telles que les zones d'alpage. En supposant que la densité des proies dans les régions Alpines reste stable, il sera en effet intéressant de suivre les conséquences possibles de l'augmentation démographique probable des loups dans les Alpes et les Préalpes dans un avenir proche. On peut s'attendre à ce que les meutes soit maintiennent de vastes domaines vitaux – ce qui pourrait favoriser un comportement de dispersion lorsque les ressources locales sont insuffisantes pour subvenir aux besoins de tous les membres de la meute et que la concurrence intraspécifique s'intensifie avec la taille de la meute –, soit réduisent leurs domaines vitaux, comme observé dans le FCNP, en exploitant des ressources alternatives, telles que le bétail domestique. Il est intéressant de noter que le bétail contribue généralement davantage au régime alimentaire des loups dans les régions préalpines que dans les autres zones incluses dans cette étude, avec une augmentation pendant la période de pâturage estival (Cerri et al. 2026). **De plus**, la taille de la meute peut influencer la compétition intraspécifique et l'utilisation de l'espace par le biais de processus tant intra-meute qu'inter-meutes : à mesure que la taille de la meute augmente, l'accès par individu aux ressources peut diminuer, ce qui risque d'intensifier la compétition au sein de la meute et, par conséquent, de favoriser la dispersion. Conformément à cette hypothèse, les meutes natales des individus en dispersion étudiés ici étaient **relativement importantes** (WM2101 et WF2101 se sont dispersés à partir d'une meute de 11 individus, et WM2402 à partir d'une meute de 12 individus, y compris les animaux équipés, **Tableau 2**), ce qui suggère que ces événements de dispersion ont pu se produire dans des conditions de grande taille de meute, bien que le nombre limité de cas justifie une interprétation prudente. **À l'inverse**, une densité locale croissante peut renforcer la concurrence inter-meutes et les contraintes territoriales, ce qui pourrait limiter l'expansion spatiale et contribuer au contraire à une réduction de l'utilisation de l'espace. Des études ciblées intégrant des données de déplacement à des estimations indépendantes de la taille des meutes et de la densité des meutes voisines seront nécessaires pour démêler ces mécanismes et évaluer comment ils façonnent conjointement la dynamique des domaines vitaux. Une autre question intéressante concerne les meutes de loups vivant dans de petites zones protégées partiellement clôturées, comme c'est le cas dans les domaines de San Rossore (SRE) et de Castelporziano (PEC) : dans les deux cas, une forte densité locale d'ongulés offre une base alimentaire riche aux loups qui, juste à l'extérieur de ces deux zones, sont confrontés à une disponibilité en proies considérablement réduite et à la présence de grandes villes comme Pise et Rome. La taille de leur domaine vital est non seulement réduite, mais

également déterminée par les limites de ces domaines (Fig. S4), où ils se sont reproduits et ont passé tout leur temps. De tels cas sont assez courants dans un pays comme l'Italie, où une forte pression humaine a entraîné une fragmentation environnementale marquée et où une petite partie des terres, bien préservées et riches en faune sauvage, a été conservée à des fins cynégétiques au cours des siècles passés, avant de devenir des zones protégées.

Les **territoires plus étendus** des loups errants par rapport à ceux des membres de la meute (Fig. 3b) correspondent à leur comportement social, ce qui se traduit par des schémas de déplacement moins prévisibles sur le plan spatial et couvrant une plus grande étendue (Mech et Botani 2003), comme l'ont également observé Blount et al. (2024). WM2304, un loup solitaire de la SRE, présentait un domaine vital comparable à celui des loups solitaires habitant les zones Alpines, bien que les domaines vitaux des loups membres de meute dans ces deux zones soient très différents. **Dans l'ensemble, les différences liées au sexe étaient limitées chez les loups membres de meute. En revanche, parmi les loups errants, les femelles présentaient des aires de répartition mensuelles légèrement plus étendues que les mâles (Fig. 3b).** Une explication possible de cette divergence apparente est que les mâles sont plus fréquemment impliqués dans des événements de dispersion à longue distance, caractérisés par des déplacements directs à grande échelle spatiale qui ne correspondent pas à une aire de répartition définie (Fabbri et al. 2014 ; Sanz-Perez et al. 2018) et n'ont donc pas été pris en compte dans notre analyse (par exemple, les dispersions de 70 km et 120 km de WM2101 et WM2402 respectivement). Les femelles, **en revanche**, peuvent adopter plus souvent une stratégie de « flotteur », passant de longues périodes sans territoire à proximité de meutes établies.

Ce comportement **exploratoire prolongé**, impliquant des déplacements récurrents à l'intérieur et autour des territoires voisins, peut se traduire par des aires de répartition mensuelles plus étendues et plus complexes sur le plan spatial, comme cela a été observé pour WF2002 et WF2402 (Mech et Botani 2003). Cette interprétation est cohérente avec la tendance générale d'une philopatrie plus marquée chez les femelles, observée chez les loups et d'autres espèces de mammifères (Greenwood 1980 ; Vonholdt et al. 2008 ; Ausband et al. 2017). Les femelles peuvent consacrer davantage de temps à explorer des zones familières ou adjacentes afin de repérer des opportunités de reproduction ou des territoires vacants, tandis que les mâles ont tendance à se disperser plus loin. **Néanmoins**, compte tenu du nombre limité de « flotteurs » et d'individus en dispersion suivis dans cette étude, nous mettons en garde contre une interprétation excessive de cette tendance, qui pourrait également refléter une variabilité individuelle plutôt que des tendances comportementales plus générales. Un résultat intéressant concerne le devenir des « flotteurs » et des individus en dispersion. **Parmi les trois événements de dispersion documentés, deux ont abouti à une reproduction réussie grâce à la formation d'une nouvelle meute (Fig. 2a).**

Parmi les quatre individus « errants », deux ont formé de nouvelles meutes et un a rejoint une meute existante ; deux d'entre eux se sont ensuite reproduits (Fig. 2b). **Ces résultats confirment que les phases de dispersion et d'errance mènent souvent à un succès de reproduction, même au sein d'une population de loups mature telle que celle d'Italie.** Les événements de dispersion que nous avons documentés se sont produits de manière constante entre octobre et janvier, ce qui suggère un schéma saisonnier conforme à d'autres résultats (Gese et Mech 1991). Les distances de dispersion observées variaient également

considérablement : deux mâles se sont dispersés à environ 70 km et 120 km de leurs territoires nats, tandis qu'une femelle s'est dispersée sur une distance beaucoup plus courte, d'environ 10 km. Ces valeurs s'inscrivent dans la fourchette rapportée par des études Européennes antérieures, où les distances de dispersion peuvent aller de quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres, et viennent renforcer la tendance documentée selon laquelle les mâles se dispersent sur des distances plus longues que les femelles (Korola et al. 2006 ; Fabbri et al. 2014 ; Sanz-Perez et al. 2018 ; Marucco et al. 2022). Ces résultats suggèrent que, malgré les risques associés à des phases de solitude prolongées, tant la dispersion que « l'errance » peuvent constituer des stratégies viables pour garantir des opportunités de reproduction et contribuer à l'expansion de la population.

La **variation** de la **taille mensuelle** des territoires observée tout au long de l'année était cohérente avec le cycle reproductif et le comportement social du loup (Fig. 3c). **En été**, lorsque la taille mensuelle des aires de répartition **diminuait**, les déplacements de la meute se concentraient, comme on le sait, autour de la zone de la tanière, car les louveteaux, nés au printemps, n'étaient pas encore capables de suivre les adultes (Jedrzejewski et al. 2007 ; Kusak et al. 2005 ; Rofiler et Gregovich 2018).

L'augmentation progressive de la taille des domaines vitaux mensuels au début de l'automne pourrait correspondre à la période où les louveteaux commencent à suivre les adultes, ce qui permet à la meute d'étendre ses déplacements au-delà de la zone de la tanière (Ciucci et al. 1997). Cette explication devrait toutefois s'appliquer principalement aux membres de la meute. Il est intéressant de noter que nous n'avons pas détecté d'interaction significative entre le statut individuel et le mois de l'année, ce qui indique que la réduction de la taille du périmètre estival était également évidente chez les loups errants. Bien que nous ne disposions pas de preuves directes pour expliquer pleinement ce schéma, nous pouvons émettre l'hypothèse que les schémas saisonniers observés dans l'utilisation de l'espace reflètent probablement l'influence combinée des changements saisonniers dans la disponibilité des ressources, du comportement social et des perturbations anthropiques.

Dans notre étude, les déplacements en dehors de la meute natale ont été observés plus fréquemment à la fin de l'automne et en hiver, une période caractérisée par une disponibilité réduite des proies et une concurrence accrue au sein de la meute, les louveteaux commençant à suivre la meute, ce qui entraîne une disponibilité alimentaire moindre par individu (Mech et Boitani 2003 ; Morales-Gonzalez et al. 2021). Ces conditions peuvent favoriser le départ des individus subordonnés avant la saison de reproduction et, une fois solitaires, un comportement impliquant des déplacements plus étendus, motivé par des contraintes énergétiques et la recherche d'un partenaire, ce qui se traduit par une utilisation spatiale plus étendue (Jimenez et al. 2017).

À l'inverse, pendant l'été, les loups solitaires présentaient également des territoires plus restreints. La disponibilité accrue de proies sauvages vulnérables, notamment les nouveau-nés d'ongulés, ainsi que la présence de bétail domestique dans les pâturages ouverts pendant les mois d'été (Cerri et al. 2026), peuvent permettre aux loups, quel que soit leur statut social, de satisfaire leurs besoins énergétiques dans des zones plus restreintes. Parallèlement, le pic de perturbations anthropiques associé à l'augmentation du tourisme et des activités de loisirs

peut restreindre davantage les déplacements, comme cela a déjà été signalé pour les mouvements extraterritoriaux des membres de la meute (Mancinelli et Clucci 2018).

Enfin, nous avons constaté que, après prise en compte des différences au niveau de la zone d'étude, le domaine vital des loups **augmentait légèrement** avec l'intensification de l'empreinte humaine (Fig. 3d). Cela suggère que, lorsqu'ils se déplacent vers des paysages plus perturbés et/ou fragmentés, les loups peuvent avoir besoin d'utiliser des zones plus étendues pour répondre à leurs besoins écologiques. Des tendances similaires ont été observées dans d'autres études, dans lesquelles l'expansion du domaine vital était associée à une qualité d'habitat réduite, à une moindre accessibilité des proies ou à la nécessité d'éviter l'activité humaine (Rich et al. 2012 ; Mancinelli et al. 2018). Dans les environnements plus urbanisés, les habitats et les ressources adaptés ont tendance à être plus dispersés et **moins prévisibles**, ce qui peut obliger les loups à adopter des stratégies de déplacement plus étendues. **De plus**, des niveaux élevés de perturbation humaine peuvent inciter les loups à étendre leur utilisation de l'espace, leur permettant ainsi d'accéder à des zones plus calmes et moins fréquentées, situées plus loin de l'activité humaine.

Les **distances moyennes annuelles** parcourues, calculées à l'aide de l'approche classique SLD, tant pour les membres de meute vivant dans les Apennins (FCNP) que dans les Alpes, étaient similaires à celles rapportées par des études antérieures menées dans des zones aux ressources abondantes (Kolenosky et Johnston 1967 ; Kusak et al. 2005 ; Jedrzejewski et al. 2007). **Cependant**, la distance parcourue calculée à l'aide de la méthode CTSD a révélé que les loups parcouraient probablement des distances environ cinq fois plus longues (Tableau 3 et Tableau S4), ce qui peut être considéré comme plus réaliste puisque les estimations CTSD tiennent compte de l'autocorrélation spatio-temporelle des données GPS et ne sont donc pas biaisées par la fréquence d'échantillonnage (Fleming et al. 2014, 2019 ; Noonan et al. 2019). Nous avons constaté peu de variations dans la distance parcourue selon les échelles temporelles ou les caractéristiques individuelles, avec des valeurs similaires chez la plupart des loups.

La seule exception notable concernait le SRE, où les loups parcouraient des distances significativement plus longues malgré de petits territoires et une disponibilité très élevée des proies (Fig. 3e). Bien que ce schéma semble contre-intuitif, étant donné qu'une forte densité de proies réduit généralement les besoins de déplacement (Kolenosky et Johnston 1967 ; Johnson et al. 2017), la chasse excessive et la consommation partielle fréquentes de daims dans la SRE (Brogi et al. 2025b) pourraient en expliquer en partie la cause, car une forte disponibilité des proies peut favoriser des événements de chasse répétés et ainsi augmenter les déplacements quotidiens. D'autres facteurs pourraient également contribuer à ce phénomène, notamment le réseau routier dense (Musiani et al. 1998), la structure compartimentée de ce paysage hautement productif, ainsi que les mouvements sociaux pendant la période de rassemblement, lorsque les distances CTSD atteignent leur maximum dans la SRE (Jedrzejewski et al. 2001 ; Tableau 4S). Des inspections sur le terrain des regroupements GPS ont corroboré cette interprétation en mettant en évidence l'utilisation répétée par les meutes des zones de rendez-vous et l'activité sociale qui y est associée (par exemple, des sites de repos communs et des repas partagés sur les lieux de chasse).

Il convient toutefois de rester prudent dans l'interprétation, car les valeurs les plus élevées (> 40 km/jour) sont largement attribuables à deux individus (WIM2401 et WF2401), ce qui suggère que la variabilité comportementale individuelle pourrait jouer un rôle important. Des recherches supplémentaires sont donc nécessaires pour démêler ces effets.

Étant donné que les **distances parcourues** dans d'autres zones ne différaient pas de manière significative (Fig. 3e), la comparaison avec la taille du domaine vital suggère que même les individus ayant de petits domaines parcouraient, par unité de temps, des distances moyennes similaires à celles des loups ayant des domaines beaucoup plus vastes. Ces tendances peuvent être attribuées aux effets différents que la concurrence spatiale accrue exerce sur la taille du domaine de répartition et la distance parcourue. Les loups ont peut-être été contraints d'utiliser des territoires plus restreints en raison d'une concurrence accrue pour l'espace (Tinbergen 1957), ce qui a finalement réduit leur besoin de longs déplacements. **Cependant**, une concurrence accrue pourrait également amener les loups à patrouiller plus fréquemment les limites de leur territoire afin d'empêcher les intrusions (Zub et al. 2003), ce qui pourrait contrebalancer l'effet de la réduction de la taille du territoire sur la distance parcourue.

Le rétablissement rapide mais spatialement inégal de la population de loups Italiens, exposant les loups à un large éventail de conditions écologiques, a offert une occasion précieuse d'évaluer comment le contexte environnemental et l'influence humaine façonnent le comportement spatial. La capacité des loups à réduire leurs besoins spatiaux lorsque les ressources sont abondantes, amplifiée par des niveaux élevés de compétition intraspécifique, indique qu'ils peuvent atteindre des densités plus élevées que ce qui était traditionnellement supposé, une possibilité qui pourrait justifier une réévaluation en temps opportun des stratégies de conservation et de gestion. **Parallèlement**, nous avons constaté que les schémas relatifs à la taille du territoire et aux déplacements varient considérablement d'une région à l'autre et d'un contexte environnemental à l'autre, s'écartant parfois des attentes classiques en matière d'écologie du loup. **Dans l'ensemble**, ces résultats mettent en évidence la grande flexibilité écologique de l'espèce et soulignent la nécessité pour les stratégies Européennes de conservation et de gestion de s'appuyer sur des informations à petite échelle et spécifiques au contexte concernant l'utilisation de l'espace par les loups et la dynamique des populations.

Informations complémentaires S1

Tableau S1 Densités des ongulés sauvages et biomasse totale dans les cinq zones d'étude et au sein des territoires des 13 meutes de loups suivies par GPS en Italie

Study area	Pack	Ungulate species	Density (heads/km ²)	Individual body mass (kg)	Biomass density (kg/km ²)	Total prey biomass availability (kg/km ²)
FCNP	FCNP1; FCNP2; FCNP3	Red deer	7.25	100	725	1,449
		Roe deer	1.86	20	37	
		Fallow deer	5.23	50	262	
		Wild boar	14.18	30	425	
SRE	SRE1; SRE2	Fallow deer	40.1	50	2,005	2,167
		Wild boar	5.4	30	162	
PEC	PEC	Red deer	0.20	100	20	1,605
		Roe deer	9.9	20	198	
		Fallow deer	6.8	50	340	
		Wild boar	34.9	30	1,047	
Pre-Alps	Asiago Plateau	Red deer	0.8	100	80	210
		Roe deer	1.79	20	36	
		Chamois	1.33	25	33	
		Mouflon	2.03	30	61	
	Grappa1	Red deer	0.92	100	92	256
		Roe deer	4.66	20	93	
		Chamois	2.33	25	58	
		Mouflon	0.44	30	13	
	Grappa Monfenera	Red deer	1.04	100	104	210
		Roe deer	3.18	20	64	
		Chamois	1.05	25	26	
		Mouflon	0.54	30	16	
	Grappa Piave	Red deer	1.6	100	160	286
		Roe deer	4.67	20	93	
		Chamois	0.46	25	12	
		Mouflon	0.69	30	21	
Alps	DBNP1; DBNP2	Red deer	4.79	100	479	808
		Chamois	13.14	25	329	
	Dubiea	Red deer	2.91	100	291	467
		Roe deer	2.66	20	53	
		Chamois	4.2	25	105	
		Mouflon	0.61	30	18	

FCNP: Foreste Casentinesi National Park; SRE: San Rossore Estate; PEC: Presidential Estate of Castelporziano; DBPN: Dolomiti Bellunesi National Park; See section 2.2 for more details about the methods used for the population density estimation, the average individual body mass considered, and the calculation of total prey biomass availability.

Tableau S4. Aires de répartition saisonnières des loups suivis par GPS, estimées à l'aide de la méthode d'estimation de densité par noyau d'autocorrélation (AKDE) et de la méthode du polygone convexe minimal (MCP) ; et distances parcourues saisonnières, estimées à l'aide des méthodes de vitesse et de distance en temps continu (CTSD) et de déplacement en ligne droite (SLD)

ID	Area	Sex	Status	Season	AKDE hrs (km ²) 95%	AKDE hrs CI	MCP hrs (km ²) 95%	CTSD dt (km/day)	CTSD dt CI	SLD dt (km/day)
WF2001	Pre-Alps	f	R	win	158.70	131.59-188.31	141.6	31.65	31.21-32.10	7.50
WF2002	Pre-Alps	f	F	sum	420.71	303.06-557.35	330.9	29.82	29.30-30.33	7.12
WM2101	Pre-Alps	m	R	sum	91.08	81.13-101.59	97.98	36.27	35.73-36.81	6.46
WF2101	Pre-Alps	f	R	sum	80.92	70.00-92.63	60.05	32.08	31.31-32.86	4.88
WF2202	Alps	f	R	win	355.17	254.20-472.75	226.7	27.26	26.85-27.67	7.42
				sum	133.82	114.05-155.15	136	29.42	28.92-29.93	6.88
				win	125.71	102.40-151.39	106.5	23.35	23.01-23.69	6.98
WM2201	FCNP	m	R	win	18.28	16.82-19.80	20.48	24.25	23.68-24.84	4.52
				sum	22.25	20.37-24.21	20.88	22.78	22.34-23.23	4.54
WF2203	FCNP	f	R	sum	13.50	12.47-14.57	11.66	56.25	50.57-62.08	2.96
WM2303	SRE	m	R	sum	52.29	48.22-56.52	48.45	37.20	36.73-37.66	8.75
WM2304	SRE	m	F	sum	242.42	177.40-317.44	185.8	21.94	21.41-22.48	5.09
WM2305	FCNP	m	R	win	58.51	52.13-65.25	54.54	27.94	27.63-28.25	6.90
				sum	93.86	78.55-110.51	76.71	27.43	26.85-28.02	5.74
WF2401	SRE	f	R	sum	47.19	42.70-51.90	41.75	56.68	56.00-57.35	6.41
				win	63.29	57.07-69.82	58.42	45.96	45.11-46.82	9.11
WM2401	SRE	m	R	sum	44.67	40.92-48.59	37.86	50.84	49.97-51.70	5.85
				win	92.68	82.43-103.53	78.23	45.33	44.78-45.88	8.94
WM2402	PEC	m	R	sum	67.10	59.78-74.83	63.87	32.10	31.59-32.63	7.85
WF2402	Alps	f	F	win	710.63	490.30-971.16	633.5	26.04	25.70-26.39	7.91
WF2403	Alps	f	R	win	87.93	69.19-108.88	70.2	20.06	19.79-20.34	4.70

FCNP: Foreste Casentinesi National Park; SRE: San Rossore Estate; PEC: Presidential Estate of Castelporziano; CI: 95% Confidence Intervals; hrs: home range size; dt: distance travelled; f: female; m: male; R: pack-member individual; F: floater individual; win: winter; sum: summer.

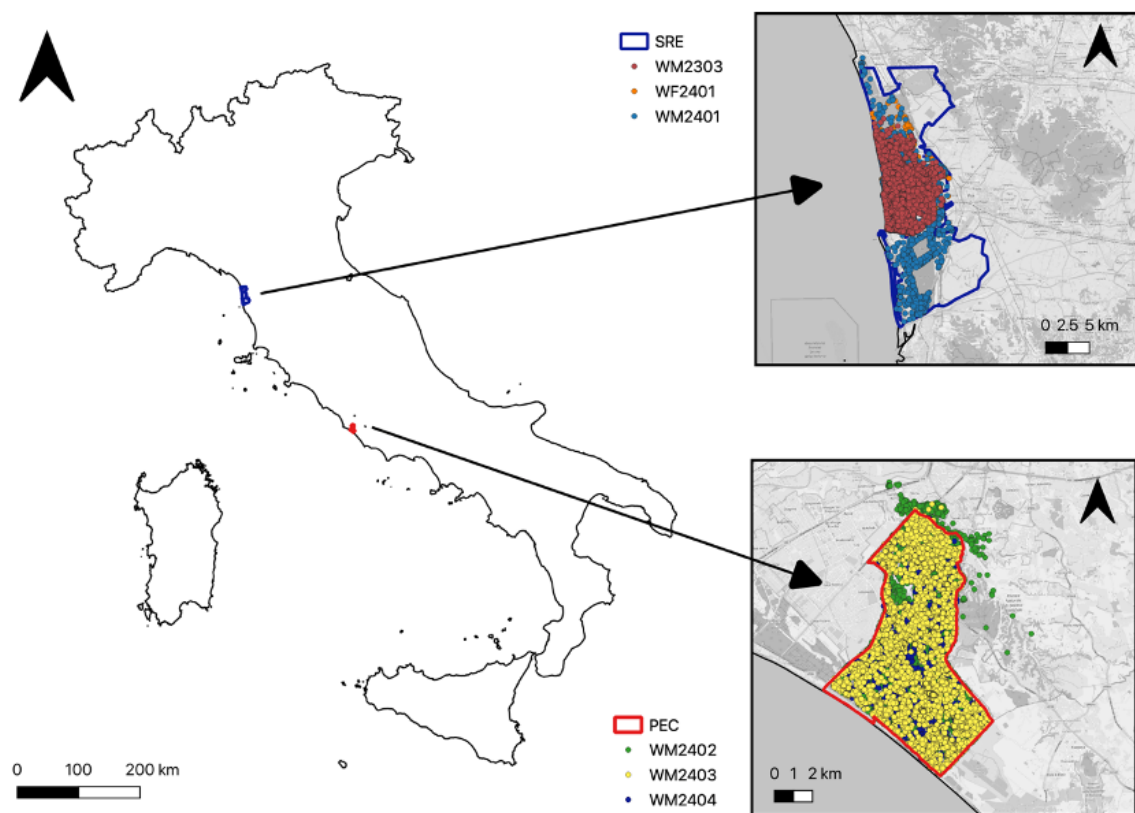


Fig. S4. Répartition spatiale des meutes de loups vivant dans le domaine de San Rossore (SRE) et dans le domaine présidentiel de Castelporziano (PEC). Les données GPS montrent que l'activité des meutes se concentrait presque exclusivement à l'intérieur des limites de ces zones protégées et partiellement clôturées

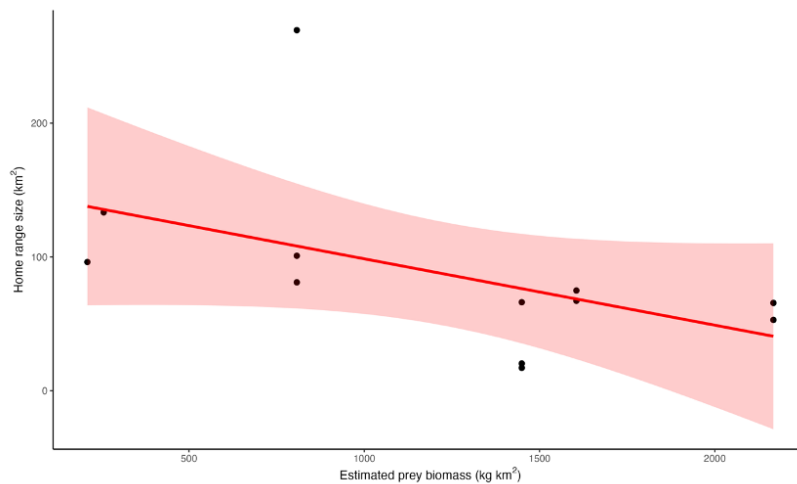


Fig. S5. Relation entre la taille du domaine vital annuel des loups sédentaires (km^2) et la biomasse estimée des proies (kg/km^2). Chaque point représente une paire de valeurs annuelles correspondant à la taille du domaine vital et à la biomasse des proies ; la ligne continue indique la régression linéaire et la zone ombrée représente l'intervalle de confiance à 95%

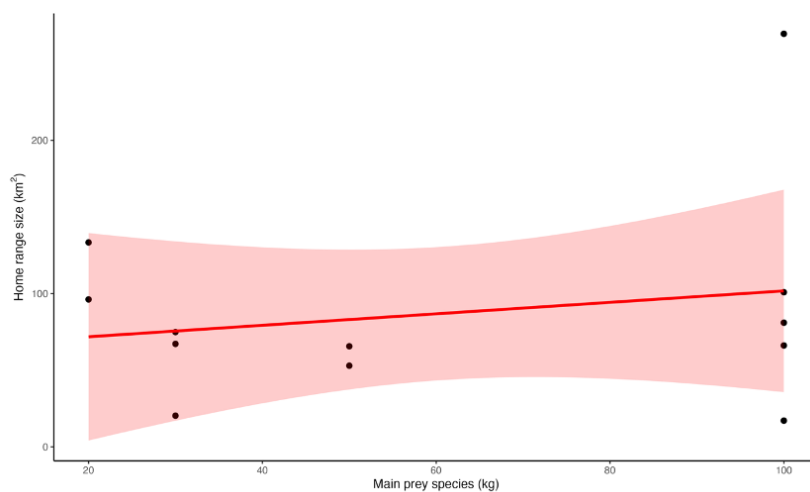


Fig. S6. Relation entre la taille du domaine vital annuel des loups résidents (km^2) et la masse corporelle moyenne des principales espèces proies (kg). Chaque point représente une paire de valeurs annuelles correspondant à la taille du domaine vital et à la masse corporelle des proies ; la ligne continue indique la régression linéaire et la zone ombrée représente l'intervalle de confiance à 95%

References

- Apollonio M, Mattioli L, Scandura M, Mauri L, Gazzola A, Avanzinelli E (2004) Wolves in the Casentinesi Forests: Insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community. *Biol Conserv* 120(2):249–260
- Apollonio M, Andersen R, Putman R (2010) *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Arnemo JM, Evans AL, Ahlqvist P, Segerström P, Liberg O (2013) Evaluation of medetomidine-ketamine and atipamezole for reversible anesthesia of free-ranging gray wolves (*Canis lupus*). *J Wildl Dis* 49(2):403–407. <https://doi.org/10.7589/2011-12-366>
- Ausband DE, Mitchell MS, Stansbury CR, Stenglein JL, Waits LP (2017) Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. *Proc. R. Soc. B: Biological Sciences* 284(1855). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0580>
- Avanzinelli E, Calderola S, Giombini V, Marucco F (2018) Lo Status del lupo in Veneto 2014- 2018. Relazione tecnica, Progetto LIFE 12 NAT/IT/00080 WOLFALPS – Azione D1. In: Marucco et al. Lo Status della popolazione di lupo sulle Alpi Italiane e Slovene 2014-2018 Relazione tecnica, Progetto LIFE 12 NAT/IT/00080 WOLFALPS – Azione A4 e D1
- Avanzinelli E, Calderola S, Valbusa F, Parricelli P, Pedrotti L, Bragalanti N, Marucco F (2017) Lo Status del lupo in Veneto. In: Marucco et al. Lo Status della popolazione di lupo sulle Alpi Italiane e Slovene 2014-2016 Relazione tecnica, Progetto LIFE 12 NAT/IT/00080 WOLFALPS – Azione A4
- Baayen RH (2008) *Analyzing linguistic data*. Cambridge, UK. Cambridge University Press, New York
- Ballard WB, Ayres LA, Krausman PR, Reed DJ, Fancy SG (1997) Ecology of wolves in relation to a migratory Caribou Herd in Northwest Alaska. *Wildlife monographs*, pp 3–47
- Barr DJ, Levy R, Scheepers C, Tily HJ (2013) Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *J Mem Lang* 68(3):255–278. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001>
- Bassi E, Donaggio E, Marcon A, Scandura M, Apollonio M (2012) Trophic niche overlap and wild ungulate consumption by red fox and wolf in a mountain area in Italy. *Mammalian Biology* 77(5):369–376. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.12.002>
- Bateman PW, Fleming PA (2012) Big city life: Carnivores in urban environments. *J Zool* 287(1):1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00887.x>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48
- Blanco JC, Cortés Y (2007) Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *J Zool* 273(1):114–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x>
- Blašković S, Gomerčić T, Topličanec I, Sindičić M (2022) Temporal overlap of human and apex predator activity on wildlife trails and forest roads. *J Vertebrate Biology* 71(20209):22029–22021
- Blount JD, Green AM, Chynoweth M, Kittelberger KD, Hipólito D, Bojarska K, Çoban E, Kusak J, Sekercioglu CH (2024) Seasonal activity patterns and home range size of wolves in the human-dominated landscape of northeast Türkiye. *Wildlife Biol* e01257 <https://doi.org/10.1002/wlb3.01257>
- Boitani L (2000) Action plan for the conservation of the wolves (*Canis lupus*) in Europe. *Nat Environ Council Europe Publishing* 113:1–86
- Boscagli G (1985) Attuale distribuzione geografica e stima numerica del lupo sul territorio italiano. *Natura. Rivista di scienze naturali*. Vol.76 fasc.1/4
- Breitenmoser U (1998) Large predators in the Alps: The fall and rise of man's competitors. *Biol Conserv* 83(3):279–289. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00084-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00084-0)
- Brogi R, Bongi P, Del Frate M, Sieni S, Cavallera A, Apollonio M (2025b) Intra-guild competition and ecosystem services of mammal scavengers in a new colonized wolf landscape. *Behav Ecol Sociobiol* 79(2):20. <https://doi.org/10.1007/s00265-025-03565-9>
- Brogi R, Chirichella R, Brivio F, Merli E, Bottero E, Apollonio M (2021) Capital-income breeding in wild boar: A comparison between two sexes. *Sci Rep* 11(1):4579

- Brogi R, Neirotti G, Cerri J, Lazzaroni M, Marshall-Pescini S, Mattioli L, Apollonio M (2025a) Wolves on the phone: Public calls reveal a rise in urban concerns as wolves recolonize human-dominated areas. *Ambio* 1–12. <https://doi.org/10.1007/s13280-025-02264-z>
- Cagnolaro L, Rosso D, Sagnesi M, Venturi B (1974) Investigation on the wolf (*Canis lupus*) distribution in Italy and in Canton Ticino and Canton Grigioni (Switzerland). *Ricerche di Biol della Selvaggina* 59:1–75
- Calabrese JM, Fleming CH, Gurarie E (2016) ctmm: An R package for analyzing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. *Methods Ecol Evol* 7(9):1124–1132. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12559>
- Caniglia R, Fabbri E, Galaverni M, Milanese P, Randi E (2014) Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *J Mammal* 95(1):41–59
- Cavazza S, Brogi R, Apollonio M (2023) Sex-specific seasonal variations of wild boar distance traveled and home range size. *Curr Zool* 70(3):284–290. <https://doi.org/10.1093/cz/zoad021>
- Cerri J, Brogi R, Musto C, Bassi E, Ventura G, Bianchi A, Delogu M, Scandura M, Apollonio M (2026) Identifying and overcoming knowledge gaps in the feeding ecology of grey wolves inhabiting anthropized landscapes. *Curr Zool* 70(10). <https://doi.org/10.1093/cz/zog010>
- Ciucci P, Boitani L, Francisci F, Andreoli G (1997) Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J Zool* 243(4):803–819. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x>
- Ciucci P, Mancinelli S, Boitani L, Gallo O, Grottolli L (2020) Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: Insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *Global Ecol Conserv* 21:e00841. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00841>
- Del Frate M, Bonghi P, Tanzillo L, Russo C, Benini O, Sieni S, Scandura M, Apollonio M (2023) A Predator on the Doorstep: Kill Site Selection by a Lone Wolf in a Peri-Urban Park in a Mediterranean Area. *Animals* 13(3):480. <https://doi.org/10.3390/ani13030480>
- Fabbri E, Caniglia R, Kusak J, Galov A, Gomerčić T, Arbanasić H, Huber D, Randi E (2014) Genetic structure of expanding wolf (*Canis lupus*) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps. *Mammalian Biology* 79:138–148. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.10.002>
- Fabbri E, Miquel C, Lucchini V, Santini A, Caniglia R, Duchamp C, Weber J, Lequette B, Marucco F, Boitani L, Fumagalli L, Taberlet P, Randi E (2007) From the Apennines to the Alps: Colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Mol Ecol* 16(8):1661–1671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03262.x>
- Ferretti F, Oliveira R, Rossa M, Belardi I, Pacini G, Mugnai S, Fattorini N, Lazzeri L (2023) Interactions between carnivore species: limited spatiotemporal partitioning between apex predator and smaller carnivores in a Mediterranean protected area. *Front Zool* 20(1):20
- Findo S, Chovancova B (2004) Home ranges of two wolf packs in the Slovak Carpathians. *Folia Zool* 53(1):17–26
- Fleming CH, Calabrese JM, Mueller T, Olson KA, Leimgruber P, Fagan WF (2014) From fine-scale foraging to home ranges: a semivariance approach to identifying movement modes across spatiotemporal scales. *Am Nat* 183(5):E154–E167
- Fleming CH, Fagan WF, Mueller T, Olson KA, Leimgruber P, Calabrese JM (2015) Rigorous home range estimation with movement data: A new autocorrelated kernel density estimator. *Ecology* 96(5):1182–1188. <https://doi.org/10.1890/14-2010.1>
- Fleming CH, Noonan MJ, Medici EP, Calabrese JM (2019) Overcoming the challenge of small effective sample sizes in home-range estimation. *Methods Ecol Evol* 10(10):1679–1689. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13270>
- Foreste Casentinesi National Park (2023) Organizzazione e realizzazione del conteggio del cervo al bramito nel Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi, Monte Falterona e Campigna. Relazione finale. https://www.parcforestecasentinesi.it/sites/default/files/2023%20Scheda%20risultati%20bramito_1.pdf
- Franceschi S, Bonghi P, Del Frate M, Fattorini L, Apollonio M (2023) A sampling strategy for habitat selection, mapping, and abundance estimation of deer by pellet counts. *J Wildl Manag* 87(2):e22345
- Franzetti B (2024) Risultati dei campionamenti delle popolazioni di ungulate presenti nella Tenuta di Castelporziano per l'anno 2024 e proposte inerenti i Piani di contenimento numerico del Cinghiale, del Daino e del Cervo per la stagione 2024–2025
- Fraiani S, Acquafredda F (2017) The Climate of Italy. In: Soldati M, Marchetti M (eds) *Landscapes and Landforms of Italy*. Springer International Publishing, Cham, pp 29–38
- Fritts SH, Mech LD (1981) Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in Northwestern Minnesota. *Wildl Monogr* 80:6–79
- Fuller TK (1989) Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl Monogr* 105:3–41
- Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF (2003) Wolf population dynamics. In: Mech LD, Boitani L (eds) *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp 161–191
- Gese EM, Mech LD (1991) Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Can J Zool* 69:2946–2955
- Greenwood PJ (1980) Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28:1140–1162
- Guerrasio T, Brogi R, Marcon A, Apollonio M (2022) Assessing the precision of wild boar density estimations. *Wildl Soc Bull* 46(4):e1335. <https://doi.org/10.1002/wsb.1335>
- Holz P, Holz RM, Barnett JE (1994) Effects of atropine on medetomidine/ketamine immobilization in the gray wolf (*Canis lupus*). *J Zoo Wildl Med* 25(2):209–213
- Huxley JS (1934) A natural experiment on the territorial instinct. *Br Birds* 27(10):270–277
- Jarausch A, Harms V, Kluth G, Reinhardt I, Nowak C (2021) How the west was won: genetic reconstruction of rapid wolf recolonization into Germany's anthropogenic landscape. *Heredity* 127:92–106
- Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jędrzejewska B, Kowalczyk R (2007) Territory size of wolves *Canis lupus*: Linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30(1):66–76. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x>
- Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jędrzejewska 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
- Jędrzejewski W, Branicki W, Veit C, Medugorac I, Pilot M, Bunevich AN, Jędrzejewska B, Schmidt K, Theuerkauf J, Okarma H, Gula R, Szymura L, Förster M (2005) Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus*. *Acta Theriol* 50:3–22
- Jimenez MD, Bangs EE, Boyd DK, Smith DW, Becker SA, Ausband DE, Woodruff SP, Bradley EH, Holyan J, Laudon K (2017) Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. *J Wildl Manage* 81:581–592. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21238>
- Johnson I, Brinkman T, Lake B, Brown C (2017) Winter hunting behavior and habitat selection of wolves in a low-density prey system. *Wildl Biology* 1:1–9. <https://doi.org/10.2981/wlb.00290>
- Karamanlidis AA, De Gabriel Hernando M, Georgiadis L, Kusak J (2016) Activity, movement, home range and habitat use of an adult gray wolf in a Mediterranean landscape of northern Greece. *Mammalia* 81(1). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0091>
- Kojala I, Aspi J, Hakala A, Heikkinen S, Ilmoni C, Ronkainen S (2006) Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *J Mammal* 87(2):281–286. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-061R2.1>

- Kolenosky GB, Johnston DH (1967) Radio-Tracking Timber Wolves in Ontario. *Am Zool* 7(2):289–303. <https://doi.org/10.1093/icb/7.2.289>
- 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(4):254–262. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0111-2>
- La Morgia V, Marucco F, Aragno P, Salvatori V, Gervasi V, De Angelis D, Fabbri E, Caniglia R, Velli E, Avanzinelli E, Boiani MV, Genovesi P (2022) Stima della distribuzione e consistenza del lupo a scala nazionale 2020/2021. Relazione tecnica realizzata nell'ambito della convenzione ISPRA-Ministero della Transizione Ecologica Attività di monitoraggio nazionale nell'ambito del Piano di Azione del lupo. <https://www.isprambiente.gov.it/res/olveuid/afeb5e0ce3af4f7bd0929514cb8e4d2>
- Mancinelli S, Boitani L, Ciucci P (2018) Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in the central Apennines, Italy. *Can J Zool* 96(8):828–838. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0210>
- Mancinelli S, Ciucci P (2018) Beyond home: Preliminary data on wolf extraterritorial forays and dispersal in Central Italy. *Mammalian Biology* 93:51–55. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.08.003>
- Marucco F, Pilgrim KL, Avanzinelli E, Schwartz MK, Rossi L (2022) Wolf dispersal patterns in the Italian Alps and implications for wildlife diseases spreading. *Animals* 12(10):1260. <https://doi.org/10.3390/ani12101260>
- Mattioli L, Canu A, Passilongo D, Scandura M, Apollonio M (2018) Estimation of pack density in grey wolf (*Canis lupus*) by applying spatially explicit capture-recapture models to camera trap data supported by genetic monitoring. *Front Zool* 15:1–15. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0281-x>
- Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, Pedersen HC (2013) Home range size variation in a recovering wolf population: Evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173(3):813–825. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2668-x>
- Mech LD, Boitani L (2003) Wolf social ecology. In: Mech LD, Boitani L (eds) Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation. University of Chicago Press, Chicago, pp 1–34
- Mech LD, Meier TJ, Burch JW, Adams LG (1995) Patterns of prey selection by wolves in Denali national park, Alaska. In Ecology and conservation of wolves in a changing world. Proceedings of the second North American symposium on wolves: Occasional Publication 35, Edmonton, AB, pp 231–243
- Merli E, Mattioli L, Bassi E, Bongi P, Berzi D, Ciuti F, Luccarini S, Morimando F, Viviani V, Caniglia R, Galaverni M, Fabbri E, Scandura M, Apollonio M (2023) Estimating Wolf Population Size and Dynamics by Field Monitoring and Demographic Models: Implications for Management and Conservation. *Animals* 13(11):1735. <https://doi.org/10.3390/ani13111735>
- Messier F (1985) Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Can J Zool* 63(5):1068–1077. <https://doi.org/10.1139/z85-160>
- Mohr C (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am Midl Nat* 37:223–249
- Morales-González A, Fernández-Gil A, Quevedo M, Revilla E (2021) Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). *Biol Rev* 97(2):466–480. <https://doi.org/10.1111/brv.12807>
- Mu H, Li X, Wen Y, Huang J, Du P, Su W, Miao S, Geng M (2022) A global record of annual terrestrial Human Footprint dataset from 2000 to 2018. *Sci Data* 9:176. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01284-8>
- Musiani M, Okarma H, Jędrzejewski W (1998) Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Acta Theriol* 43(4):409–416
- Vorel A, Kadlec I, Toulec T, Selimovic A, Horníček A, Vojtěch O, Mokřý J, Pavlaček L, Arnold W, Cornils J, Kutal M, Duřa M, Žák L, Barták V (2024) Home range and habitat selection of wolves recolonising central European human-dominated landscapes. *Wildlife Biology* e01245 <https://doi.org/10.1002/wlb3.01245>
- Zanni M, Brogi R, Merli E, Apollonio M (2023) The wolf and the city: Insights on wolves' conservation in the anthropocene. *Anim Conserv* 26(6):766–780. <https://doi.org/10.1111/acv.12858>
- Zub K, Theuerkauf J, Jędrzejewski W, Jędrzejewska B, Schmidt K, Kowalczyk R (2003) Wolf pack territory marking in the
- Mysłajek RW, Tracz M, Tracz M, Tomczak P, Szweczyk M, Niedźwiecka N, Nowak S (2018) Spatial organization in wolves *Canis lupus* recolonizing north-west Poland: Large territories at low population density. *Mammalian Biology* 92:37–44. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.01.006>
- Noonan MJ, Fleming CH, Akre TS, Drescher-Lehman J, Gurarie E, Harrison A-L, Kays R, Calabrese JM (2019) Scale-insensitive estimation of speed and distance traveled from animal tracking data. *Mov Ecol* 7(35). <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0177-1>
- Okarma H, Jędrzejewski W, Schmidt K, Śnieżko S, Bunevich AN, Jędrzejewska B (1998) Home Ranges of Wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland, Compared with Other Eurasian Populations. *J Mammal* 79(3):842–852. <https://doi.org/10.2307/1383092>
- Pacheco C, Rio-Maior H, Nakamura M, Álvares F, Godinho R (2024) Relatedness-based mate choice and female philopatry: Inbreeding trends of wolf packs in a human-dominated landscape. *Heredity* 132:211–220. <https://doi.org/10.1038/s41437-024-00676-3>
- Paquet PC, Wierzchowski J, Callaghan C (1996) Effects of human activity on gray wolves in the Bow River valley, Banff National Park, Alberta. In: Green J, Pacas C, Cornwell L, Bayley S (eds). Ecological outlooks project. A cumulative effects assessment and futures outlook of the Banff bow valley. prepared for the Banff Bow valley study. Department of Canadian Heritage, Ottawa, on. Chapter 7, pp 74–120
- Pereira HM, Navarro LM (2015) Rewilding European Landscapes. *Springer Nat.* <https://doi.org/10.1007/978-3-319-12039-3>
- Peterson RO, Woolington JD, Bailey TN (1984) Wolves of the Kenai peninsula. *Alaska Wildl Monogr* 88:3–52. <https://www.jstor.org/stable/3830728>
- Pletscher DH, Ream RR, Boyd DK, Fairchild MW, Kunkel KE (1997) Population dynamics of a recolonizing wolf population. *J Wildl Manag* 61(2):459–465. <https://doi.org/10.2307/3802604>
- Ražen N, Brugnoli A, Castagna C, Groff C, Kaczensky P, Kljun F, Knauer F, Kos I, Krofel M, Luštrik R, Majić A, Rauer G, Righetti D, Potočnik H (2016) Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *Eur J Wildl Res* 62(1):137–142. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0971-z>
- Rich LN, Mitchell MS, Gude JA, Sime CA (2012) Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana. *J Mammal* 93(3):722–731. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-079.2>
- Roffler GH, Gregovich DP (2018) Wolf space use during denning season on Prince of Wales Island. *Alaska Wildl Biology* 2018(1):1–11. <https://doi.org/10.2981/wlb.00468>
- Sanz-Pérez A, Ordiz A, Sand H, Swenson JE, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B, Akesson M, Milleret C (2018) No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves. *Royal Soc Open Sci* 5(12):181379. <https://doi.org/10.1098/rsos.181379>
- Scandura M, Apollonio M, Mattioli L (2001) Recent recovery of the Italian wolf population: a genetic investigation using microsatellites. *Mammalian Biology* 66:321–331
- Schielzeth H (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol Evol* 1(2):103–113. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>
- Schielzeth H, Forstmeier W (2009) Conclusions beyond support: Overconfident estimates in mixed models. *Behav Ecol* 20(2):416–420. <https://doi.org/10.1093/beheco/am145>
- Stolwijk AM, Straatman H, Zielhuis GA (1999) Studying seasonality by using sine and cosine functions in regression analysis. *J Epidemiol Commun Health* 53(4):235–238. <https://doi.org/10.1136/jech.53.4.235>
- Tinbergen N (1957) The Functions of Territory. *Bird Study* 4(1):14–27
- Vonholdt BM, Stahler DR, Smith DW, Earl DA, Pollinger JP, Wayne RK (2008) The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Mol Ecol* 17(1):252–274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03468.x>
- Białowieża Primeval Forest (Poland). *Behaviour*, pp 635–648. <https://www.jstor.org/stable/4536049>
- Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.