Pourquoi les loups se déplacent-ils ? – Les facteurs déterminants des déplacements quotidiens chez un grand carnivore social



Check for updates

WILDLIFE BIOLOGY

Research Article

Why wolves walk – drivers of daily movement in a social large carnivore

Julia Björk[1], Håkan Sand[1], Petter Wabakken[2], Barbara Zimmermann[2] and Camilla Wikenros[1]

[1]Department of Ecology, Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden
[2]Faculty of Applied Ecology, Agricultural Sciences and Biotechnology, Campus Evenstad, University of Inland Norway, Koppang, Norway

Correspondence: Camilla Wikenros (camilla.wikenros@slu.se)

Résumé

Les schémas de déplacement des animaux sont influencés par toute une série de facteurs extrinsèques et intrinsèques, notamment la répartition des ressources, les perturbations humaines, la connectivité du paysage, les interactions entre espèces et les caractéristiques individuelles. Nous avons examiné les facteurs associés à la distance de déplacement quotidienne (DMD) et à la linéarité chez 20 loups Scandinaves territoriaux *Canis lupus* pendant l'été (n = 405) et l'hiver (n = 614) en analysant les positions GPS enregistrées toutes les heures (2001–2019). Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes pour établir un lien entre la DMD et la linéarité d'une part, et des variables explicatives d'autre part, notamment des indicateurs relatifs à l'infrastructure routière (densité des routes en gravier, densité des routes revêtues), la qualité de l'environnement (fragmentation forestière), la disponibilité des proies (densités d'élans *Alces alces* et de chevreuils *Capreolus capreolus*), la densité intra- et interspécifique (nombre de territoires de loups voisins, densité d'ours bruns *Ursus arctos*), les caractéristiques individuelles (statut reproductif, coefficient de consanguinité) et la taille annuelle du domaine vital. La DMD était plus courte en hiver qu'en été, mais la linéarité était similaire. **En été**, la DMD était positivement associée au nombre de territoires voisins, à la taille du domaine vital et à la densité d'ours bruns, mais la linéarité n'était liée à aucune des variables incluses. Un nombre plus élevé de territoires voisins et un domaine vital plus vaste nécessitent probablement des déplacements quotidiens plus longs pour couvrir et défendre le territoire. La relation avec la densité d'ours bruns corrobore des recherches antérieures montrant un temps de recherche accru pour les proies ongulées chez les loups dans les zones à forte densité d'ours bruns. **En hiver**, la DMD était négativement associée à la fragmentation forestière, ce qui suggère une réduction des déplacements lorsque les forêts sont morcelées. La DMD était également négativement associée à la densité de chevreuils, indiquant une réduction des déplacements lorsque les proies préférées sont abondantes. **Contrairement** à l'été, la linéarité en hiver diminuait avec l'augmentation du nombre de territoires voisins. D'autres modèles ont également indiqué une réduction de la

DMD avec l'augmentation de la densité des routes revêtues et une augmentation de la linéarité des déplacements avec l'augmentation de la densité des routes en gravier pendant l'hiver. Nos résultats ont montré que les déplacements des loups en Scandinavie sont déterminés par des facteurs extrinsèques, l'influence des caractéristiques individuelles étant limitée.

Mots-clés : *Canis lupus*, qualité de l'environnement, caractéristiques individuelles, densité intra- et interspécifique, disponibilité des proies, infrastructure routière

INTRODUCTION

Les déplacements des animaux sont déterminés par une combinaison de facteurs extrinsèques et intrinsèques (Nathan 2008). Les influences **extrinsèques** comprennent les variations saisonnières (Bryce et al. 2022), les perturbations humaines (Carricondo-Sanchez et al. 2020), les caractéristiques de l'habitat (Kittle et al. 2015), la densité et la répartition des proies (Mattisson et al. 2013), ainsi que la compétition inter- et intraspécifique (Tallian et al. 2017, Fowler et al. 2022). Des facteurs **intrinsèques**, tels que l'affiliation sociale (Mech et Boitani 2003) et des facteurs génétiques comme la consanguinité (Keller et Waller 2002), peuvent également influencer le comportement de déplacement en façonnant la cohésion sociale et l'état corporel.

Les progrès de la technologie GPS ont permis un suivi haute résolution des déplacements des animaux (Bryce et al. 2022), fournissant des informations sur l'utilisation de l'aire de répartition (Mattisson et al. 2013), la sélection de l'habitat (Hebblewhite et Haydon 2010) et les schémas d'activité (Podolski et al. 2013). Par exemple, tant les lions d'Afrique (*Panthera leo leo*) que les panthères de Floride (*Puma concolor coryi*) adaptent leurs schémas de déplacement en fonction des saisons sèches ou humides et des conditions de sécheresse, leurs déplacements quotidiens étant **négativement** corrélés aux précipitations (Tuga et al. 2014, Criffield et al. 2018). Les cycles de reproduction influencent également la vitesse de déplacement : les femelles lynx roux (*Lynx rufus*) se déplacent en moyenne plus rapidement pendant la saison d'élevage des petits, tandis que les mâles se déplacent plus rapidement pendant la saison de dispersion (McNitt et al. 2020). **De même**, les femelles du lynx Eurasien (*Lynx lynx*) parcourent de plus longues distances pendant la saison d'élevage des petits (mai-septembre), tout comme les mâles pendant la saison des amours (janvier-mars) (Jedrzejewski et al. 2002).

Chez les loups (*Canis lupus*), les taux de déplacement sont principalement déterminés par la saison, mais la température modifie ces schémas. Des températures plus élevées sont associées à une légère augmentation des déplacements pendant la saison de reproduction et à une diminution des déplacements pendant l'élevage des louveteaux, ce qui reflète leur physiologie adaptée au froid (Bryce et al. 2022). Les conditions d'enneigement peuvent également limiter les déplacements en raison d'une augmentation des coûts énergétiques (Droghini et Boutin 2018).

L'activité humaine peut influencer de manière significative le comportement des grands carnivores. Par exemple, la présence humaine modifie les schémas d'activité des ours bruns (*Ursus arctos*), les rendant plus nocturnes afin d'éviter les humains (Olson et al. 1998). Au sein de la population Scandinave d'ours bruns, la densité routière accrue affecte les déplacements :

les ours parcourent de plus longues distances la nuit et de plus courtes distances pendant la journée (Ordiz et al. 2017). Des adaptations et des comportements d'évitement similaires ont été observés chez d'autres grands carnivores, notamment les lions (Lesilau et al. 2021), les lynx, les loups, les ours bruns (Blaskovié et al. 2022) et les tigres de l'Amour (*Panthera tigris altaica*) (Yang et al. 2019). Les ours noirs d'Asie mâles (*Ursus thibetanus*) se déplacent plus lentement à proximité des routes principales et plus rapidement près des routes secondaires (Baek et al. 2023). Les loups et les grizzlis (*Ursus arctos horribilis*) sont plus susceptibles d'adopter des modes de déplacement rapides et dirigés à proximité des villes et dans les zones dotées d'un réseau dense de sentiers, probablement pour minimiser les rencontres avec les humains (Whittington et al. 2022).

Les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) se déplacent plus rapidement dans les zones où se trouvent du bétail que dans les régions sans bétail, probablement pour éviter les humains (Green et Holekamp 2019). En Scandinavie, les loups évitent davantage les zones où l'activité humaine et la densité de population sont élevées (Carricondo-Sanchez et al. 2020). **Cependant**, dans les zones et aux moments où l'activité humaine est faible, les loups empruntent des chemins de gravier et des routes forestières pour augmenter leur vitesse de déplacement (Eriksen et al. 2009, Zimmermann et al. 2014, Bojarska et al. 2020). Des schémas similaires ont été observés dans l'ouest du Canada, où les loups utilisent des éléments linéaires d'origine anthropique, notamment des lignes sismiques et des routes, lors de leurs déplacements (Latham et al. 2011). Les loups se déplacent également plus rapidement le long de ces éléments linéaires que dans la forêt environnante (Dickie et al. 2017), et leur vitesse de déplacement augmente à proximité des lignes sismiques où la végétation est clairsemée, en particulier lorsque celle-ci mesure moins de 0,7 m (Finnegan et al. 2018).

Les caractéristiques de l'habitat peuvent également influencer les stratégies de déplacement selon les espèces. La fragmentation des paysages a été associée à des distances de déplacement plus longues chez les ours noirs (*Ursus americanus*) (Tredick et al. 2017), ce qui suggère que les animaux peuvent être amenés à se déplacer plus loin entre les parcelles d'habitat appropriées. **De même**, les tigres de l'Amour présentent une tortuosité de parcours plus faible dans les habitats plus appropriés que dans les habitats anthropiques moins favorables (Wang et al. 2023). La **disponibilité** des proies est un autre facteur important du comportement de déplacement des carnivores. Les lions se déplacent plus lentement près des points d'eau où les proies sont concentrées (Valeix et al. 2010, Kittle et al. 2015). De même, les loups augmentent la distance parcourue entre deux proies lorsque la densité de proies est faible (Johnson et al. 2017). En Scandinavie, la taille du territoire des loups est négativement corrélée à la densité des chevreuils (*Capreolus capreolus*), mais pas à celle des élans (*Alces alces*) (Mattisson et al. 2013).

Si les densités inter- et intraspécifiques ne modifient pas toujours directement les déplacements, elles peuvent influencer d'autres processus écologiques. En Scandinavie, les loups et les ours bruns coexistent avec certaines différences dans leurs préférences en matière d'habitat (May et al. 2008, Milleret et al. 2018, Ordiz et al. 2020), et les ours bruns peuvent avoir un impact négatif sur l'établissement des territoires des loups (Ordiz et al. 2015). **De plus**, le taux de proies tuées par les loups est plus faible dans les zones où les meutes de loups sont sympatriques avec les ours bruns (Tallian et al. 2017). L'impact de la présence de

l'ours brun sur les loups varie également selon les saisons : au printemps, on observe une compétition par interférence entre les deux espèces, tandis qu'en été, celle-ci se transforme en compétition par exploitation (Tallian et al. 2022). **Par conséquent**, la présence de l'ours brun entraîne une augmentation du temps de traitement des élans tués par les loups au printemps, tandis que le temps de recherche s'allonge en été. La compétition intraspécifique peut également influencer le comportement spatial. Les lynx et les ours bruns Scandinaves présentent des domaines vitaux réduits à mesure que la densité de population augmente (Dahle et Swenson 2003, Aronsson et al. 2016). Pour les espèces territoriales comme les loups, une forte densité de meutes peut limiter la taille du territoire et retarder la dispersion des individus subordonnés, comme cela a été observé dans le Montana, aux États-Unis (Rich et al. 2012, Sells et al. 2022). **En revanche**, la taille des territoires des loups en Scandinavie est restée stable **au début** du rétablissement de la population, indépendamment de la densité, ce qui suggère que la taille des territoires était principalement influencée par des facteurs environnementaux et la disponibilité des proies plutôt que par la concurrence intraspécifique (Mattisson et al. 2013).

Nous avons étudié comment des facteurs extrinsèques et intrinsèques influencent les schémas de déplacement, mesurés par la distance moyenne parcourue quotidiennement et la linéarité des trajets, au sein de la population de loups Scandinaves présentant un fort degré de **consanguinité** (Liberg et al. 2005, Akesson et al. 2016), à l'aide de données GPS provenant d'individus adultes marquant leur territoire par paires ou en groupes familiaux, tant en été qu'en hiver. Nous avons émis **l'hypothèse** que les distances de déplacement quotidiennes seraient plus courtes et plus linéaires en hiver qu'en été (**P1**) en raison des coûts énergétiques accrus liés au déplacement dans la neige et aux températures plus basses. Nous avons également émis **l'hypothèse** que, dans les zones présentant une plus grande densité d'éléments anthropiques, caractérisées par un réseau routier, les loups parcourraient des distances plus longues et moins linéaires (**P2**). Les distances de déplacement devaient être plus courtes et plus linéaires dans les territoires présentant une faible fragmentation forestière (**P3**), les loups pouvant se déplacer plus efficacement dans des zones comportant peu d'obstacles. Une **densité** de proies plus élevée devait être associée à des déplacements plus courts et plus sinueux (**P4**) en raison d'un temps de recherche réduit entre les proies capturées. Étant donné qu'il a été démontré que la présence de l'ours brun réduit les taux de chasse des loups en augmentant le temps de recherche en été, nous avons prédit que les distances de déplacement des loups et la linéarité de leurs trajets seraient positivement corrélées à la densité d'ours bruns à cette période de l'année (**P5**). En raison du comportement territorial marqué des loups, nous nous attendions également à ce qu'une densité intraspécifique accrue entraîne des déplacements plus longs et plus linéaires (**P6**), reflétant des efforts accrus pour la défense du territoire. Nous avons en outre prédit que les couples non reproducteurs parcourraient des distances plus longues et plus linéaires que les couples reproducteurs (**P7**), pendant la saison d'élevage des louveteaux. Les loups présentant des coefficients de consanguinité plus élevés devaient, selon nos prévisions, parcourir des distances plus courtes et de manière plus sinueuse (**P8**), potentiellement en raison de contraintes de santé congénitales susceptibles de réduire leur capacité de déplacement. **Enfin**, nous avons prédit des déplacements plus courts et plus sinueux à mesure que la taille du territoire diminuait (**P9**).

Il est important de comprendre les facteurs qui régissent les déplacements des loups, car ceux-ci sont à la base de processus écologiques, notamment l'acquisition de ressources, les interactions prédateur-proie et le comportement territorial. Décomposer les mécanismes qui façonnent le comportement de déplacement contribue à une meilleure compréhension de la manière dont les grands carnivores interagissent avec les systèmes écologiques et les influencent.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude et contexte démographique des loups

Cette étude a été menée au sein de l'aire de répartition principale des loups dans le centre-sud de la Scandinavie, couvrant certaines régions de la Suède et de la Norvège (Fig. 1). La zone d'étude est principalement caractérisée par des forêts boréales, composées essentiellement d'essences de conifères telles que l'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), avec également la présence d'essences de feuillus, principalement le bouleau (*Betula* spp.) (Roberge et al. 2023). Le climat est continental, avec un enneigement généralement présent de décembre à mars.

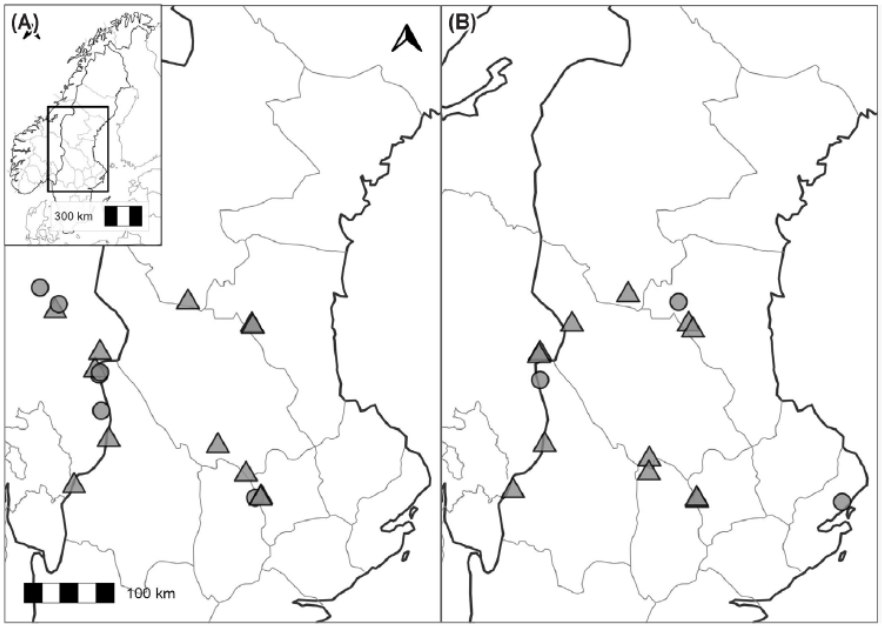


Figure 1. Emplacements des centroïdes des polygones convexes minimaux (MCP) à 100%, par territoire de loup et par période d'étude, représentant les périodes de déplacement quotidiennes (n = 33) des loups en Scandinavie entre 2001 et 2019, au cours des périodes d'étude (**A**) estivales (n = 18) et (**B**) hivernales (n = 15). Les symboles indiquent l'appartenance sociale : groupes familiaux (≥ 3 individus, triangles, n = 24) et couples marquant leur territoire (cercles, n = 9)

La population de loups de Scandinavie avait disparu et était considérée comme fonctionnellement éteinte à la fin des années 1960. Un événement reproductif s'est produit dans le nord de la Scandinavie en 1978, mais depuis 1983, des reproductions annuelles réussies ont été confirmées dans le centre-sud de la Scandinavie, à l'exception de l'année 1986 (Wabakken et al. 2001). Deux cycles de reproduction réussis ont été enregistrés en 1991, marquant le début de la croissance de la population. La population est **isolée**, avec un flux génétique minimal provenant de la population de loups Finno-Russe, ce qui entraîne des niveaux élevés de consanguinité (Liberg et al. 2005, Äkesson et al. 2016) et provoque des malformations vertébrales congénitales (Räikkönen et al. 2006). **Néanmoins**, l'introgression

génétique provenant d'individus immigrés a été associée à un succès reproductif accru et à une croissance de la population (Vilà et al. 2003, Äkesson et al. 2016). Le coefficient de consanguinité annuel moyen variait entre 0,22 et 0,31 entre 2001 et 2019 (Akesson et Svensson 2020). Au cours de la saison de suivi 2019/2020, la population a été estimée à 450 individus (fourchette : 356-585), composée de 45 groupes familiaux et de 26 couples marquant leur territoire (Wabakken et al. 2020).

Les loups Scandinaves se nourrissent principalement d'élans (Sand et al. 2008, Zimmermann et al. 2015), bien que le chevreuil devienne l'espèce d'ongulé la plus courante dans les zones à forte densité de chevreuils (Sand et al. 2016). D'autres grands carnivores, notamment l'ours brun, le lynx Eurasien et le glouton (*Gulo gulo*), sont présents sur une grande partie de la zone d'étude.

Données de déplacement et estimation des schémas de déplacement

L'ensemble de données utilisé pour analyser les schémas de déplacement de la population de loups Scandinaves comprenait des données GPS issues de 57 périodes d'étude (21 en été et 36 en hiver), avec des positions horaires de 29 loups territoriaux équipés d'un collier (23 mâles, 6 femelles), collectées entre 2001 et 2019. Les périodes d'étude variaient de 18 à 43 jours en été et de 30 à 85 jours en hiver. Certains individus ayant été suivis pendant plusieurs périodes, le nombre de périodes d'étude dépasse le nombre de loups. Au cours des périodes d'étude, les loups se déplaçaient soit en groupes familiaux (3 individus, $n = 39$), soit en couples marquant leur territoire ($n = 18$) (informations complémentaires). Seules les périodes d'étude comprenant au moins dix périodes de 24 heures avec un nombre suffisant de localisations GPS ont été retenues ; ces jours n'avaient pas besoin d'être consécutifs.

Distance de déplacement quotidienne

La distance de déplacement quotidienne (DMD) a été définie comme la distance minimale parcourue au cours d'une période de 24 heures. La DMD a été calculée à partir des coordonnées GPS (projection RT90) fournies par chaque étude. Les distances euclidiennes entre les localisations GPS horaires consécutives ont été calculées dans R version 4.3.3 (www.r-project.org), et leur somme sur une période de 24 heures a été utilisée pour estimer la distance minimale totale parcourue.

Afin d'évaluer la robustesse des estimations de la DMD face à des fréquences variables de localisation GPS, nous avons sélectionné toutes les périodes de 24 heures comportant des données complètes (c'est-à-dire 24 localisations GPS). Pour chacune d'entre elles, entre 1 et 14 localisations ont été supprimées de manière aléatoire, générant ainsi 25 ensembles de données sous-échantillonnés comprenant entre 10 et 24 localisations par période de 24 heures. La DMD a été recalculée pour chaque ensemble de données, et la proportion de la DMD de l'échantillon par rapport à celle basée sur l'estimation complète à 24 points a été comparée pour différents niveaux de réduction des données. D'après une inspection visuelle (Fig. 2), un minimum de 22 localisations GPS par période de 24 heures a été jugé suffisant, car les estimations de la DMD s'écartaient de moins de 1,5% de la référence complète à 24 points. L'application de ce seuil a permis d'obtenir un ensemble de données comprenant 1 727 périodes de 24 heures, soit un total de 46 286 positions GPS.

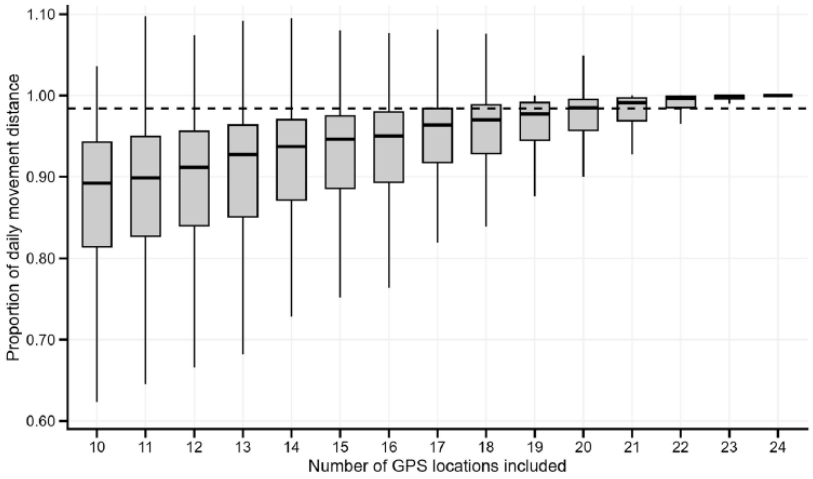


Figure 2. Proportion de la distance de déplacement quotidienne estimée par rapport au nombre de positions GPS utilisées dans le calcul. Les valeurs sont basées sur 25 ensembles de données rééchantillonnés, comprenant entre 10 et 24 positions par période de 24 heures, provenant de 29 loups équipés d'un collier émetteur. Pour chaque ensemble de données sous-échantillonné, la distance de déplacement quotidienne a été exprimée sous forme de proportion de l'estimation obtenue à partir de l'ensemble complet des 24 localisations GPS pour le même jour. Les diagrammes en boîte montrent la distribution de ces valeurs proportionnelles sur l'ensemble des périodes de 24 heures et des itérations de rééchantillonnage. La ligne pointillée indique un seuil d'écart de 1,5% par rapport à la DMD de référence estimée à partir de l'ensemble complet des 24 localisations GPS par jour

Linéarité des déplacements

La linéarité des déplacements a été utilisée pour décrire le degré de rectitude des trajectoires quotidiennes des loups. Elle a été calculée comme le rapport entre le déplacement net (D_{net}) et la distance totale parcourue au cours d'une période de 24 heures. Le D_{net} a été défini comme la distance euclidienne entre la première et la dernière position GPS au sein de chaque période de 24 heures, tandis que la distance totale parcourue correspondait à la DMD décrite ci-dessus. Les valeurs varient entre 0 et 1, celles proches de 1 indiquant des déplacements plus dirigés et celles proches de 0 des trajectoires plus sinueuses.

Variables explicatives

Infrastructure routière

Pour quantifier l'infrastructure routière, nous avons calculé la densité des routes revêtues et des chemins de gravier à l'intérieur de polygones convexes minimaux (MCP) couvrant 100% de la superficie, par loup et par période d'étude, à l'aide de QGIS (ver. 3.34.0). La densité routière a été estimée séparément pour les routes revêtues et les routes en gravier à l'aide de jeux de données topographiques nationaux : Topografi 100 (Lantmäteriet, Suède, www.lantmateriet.se) et N50 kartdata (Statens kartverk, Norvège, www.kartverket.no). La longueur totale des routes (en km) pour chaque type de route au sein de chaque MCP a été divisée par la superficie du MCP (en km²) afin d'obtenir la densité routière (en km/km²). Toutes les analyses spatiales ont été réalisées dans QGIS.

Fragmentation forestière

En Scandinavie, les loups choisissent généralement des terrains accidentés et des forêts, en particulier des jeunes forêts (Milleret et al. 2018, Ordiz et al. 2020). La configuration spatiale de la forêt pouvant influencer la connectivité du paysage et les voies de déplacement, nous avons quantifié la fragmentation forestière au sein de chaque MCP en calculant un indice de

fragmentation forestière. Les données sur la couverture du sol ont été obtenues à partir de l'ensemble de données CORINE Land Cover (CLC) 2018. Afin de quantifier la fragmentation forestière, certaines classes liées à la forêt ont été regroupées en une seule catégorie « forêt » (informations complémentaires).

Pour chaque MCP, nous avons calculé le nombre de parcelles forestières (N_{patch}), la superficie totale du MCP (A_{MCP}) et la superficie forestière totale (A_{forest}). La **densité des parcelles** a été calculée selon la formule $PD = N_{patch} / A_{MCP}$. **L'indice de fragmentation forestière** a ensuite été calculé selon la formule $FI = PD / A_{forest}$. Des valeurs élevées de l'indice de fragmentation forestière indiquent un plus grand nombre de parcelles forestières par rapport à la superficie forestière totale, ce qui reflète une structure forestière plus fragmentée.

Densité des élans, des chevreuils et des ours bruns

Les estimations de la densité hivernale moyenne des élans et des chevreuils au sein de chaque MCP ont été utilisées comme indicateurs de la disponibilité des proies (individus/km²). Les densités ont été estimées à partir des comptages printaniers de nouveaux groupes de bouses au sein de chaque territoire, qui reflètent la présence hivernale des ongulés. Les comptages de bouses ont été convertis en densités animales à l'aide des taux de défécation spécifiques à chaque espèce et de la durée de la période d'accumulation hivernale. Pour une description détaillée de la méthode, voir Sand et al. (2016). La densité des ours bruns a été représentée par un indice de densité relative (individus/km²) dérivé de la répartition spatiale des ours abattus. L'indice relatif a été estimé à l'aide d'une estimation de densité par noyau, à partir de laquelle des valeurs moyennes ont été calculées au sein de chaque territoire de loups, comme décrit par Wikenros et al. (2023).

Caractéristiques individuelles des loups et des territoires voisins

Le suivi de la population de loups Scandinaves repose principalement sur le pistage dans la neige et le prélèvement non invasif d'ADN, effectués chaque année entre le 1er octobre et le 31 mars (Äkesson et al. 2022). Ces méthodes fournissent des informations sur l'appartenance sociale (c'est-à-dire groupe familial, couple marquant son territoire ou individu solitaire), les reproductions annuelles et l'appartenance à un territoire. Le nombre de territoires de loups voisins a été calculé pour chaque territoire en comptant les territoires adjacents abritant des groupes familiaux ou des couples marquant leur territoire dont les centroïdes se situaient dans une zone tampon de 18 km de rayon autour du centroïde du territoire étudié.

Depuis le rétablissement de la population, un **arbre généalogique** a été établi et mis à jour chaque année (Liberg et al. 2005, Äkesson et al. 2016, 2024), à partir duquel les coefficients de consanguinité individuels ont été calculés. Comme les couples adultes marquant leur territoire se déplacent généralement ensemble en dehors de la saison d'élevage des louveteaux (Zimmermann et al. 2015, Nordli et al. 2023), le coefficient de consanguinité maximal des deux individus de chaque couple a été utilisé, en partant du principe que l'individu le plus consanguin est susceptible de limiter la distance de déplacement quotidienne (DMD) du couple.

Taille du domaine vital

Les domaines vitaux annuels des loups ont été estimés à l'aide de la méthode MCP à 100%, selon l'approche décrite par Mattisson et al. (2013). Seuls les individus disposant de données

sur au moins 9 mois et d'au moins cinq localisations GPS par mois ont été inclus. **Par conséquent**, seuls les individus répondant à ces critères ont été retenus pour les analyses ultérieures. L'ensemble de données final comprenait 33 périodes d'étude (18 en été et 15 en hiver) concernant 20 loups (17 mâles et 3 femelles, informations complémentaires). Ces périodes d'étude concernaient 24 groupes familiaux et 9 couples marquant leur territoire. Les périodes d'étude variaient de 19 à 43 jours en été et de 35 à 85 jours en hiver. Au total, l'ensemble de données comprenait 1 020 périodes de 24 heures, incluant 24 081 localisations GPS.

Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans R, version 4.3.3 (www.r-project.org). Afin d'évaluer les effets des variables explicatives sur la DMD et la linéarité des déplacements, nous avons ajusté des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMMs) à l'aide du package « glmmTMB » (Brooks et al. 2017). L'identifiant « Wolf ID » a été inclus en tant qu'interception aléatoire afin de tenir compte des observations répétées des mêmes individus. Comme plusieurs prédicteurs variaient selon les saisons, les analyses ont été menées séparément pour **l'été** (mai-septembre) et **l'hiver** (octobre-avril).

Pour l'analyse de la distance de déplacement quotidienne, différentes structures d'erreur ont été utilisées en fonction de la saison. Dans l'ensemble de données estival, la DMD suivait une distribution approximativement normale et a donc été modélisée à l'aide d'une structure d'erreur gaussienne avec une fonction de liaison identité (Fig. 3). Dans l'ensemble de données hivernal, la DMD présentait une asymétrie vers la droite et a été modélisée à l'aide d'une distribution gamma avec une fonction de liaison logarithmique (Fig. 3). La linéarité des déplacements a été analysée à l'aide du même cadre de modélisation, mais avec une distribution d'erreur différente, car la linéarité est une mesure bornée comprise entre 0 et 1. Par conséquent, les modèles de linéarité ont été ajustés à l'aide d'une distribution bêta avec une fonction de liaison logit (Fig. 4).

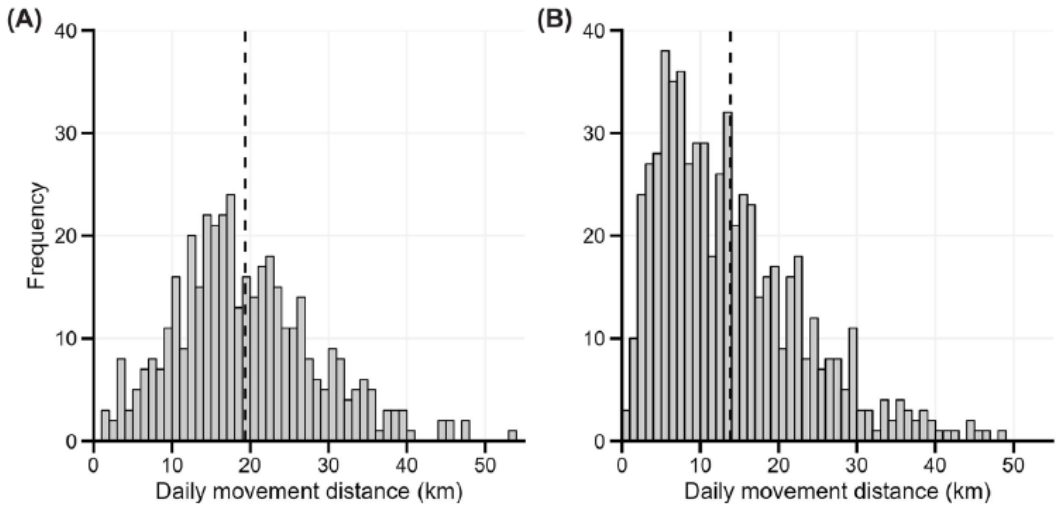


Figure 3. Histogramme illustrant la répartition des distances de déplacement quotidiennes (km) pendant A) l'été (n = 405 périodes de 24 h) et B) l'hiver (n = 614 périodes de 24 h). L'axe des x représente les intervalles de distance, et l'axe des y indique la fréquence des observations au sein de chaque intervalle. La ligne pointillée noire indique la distance moyenne de déplacement quotidienne

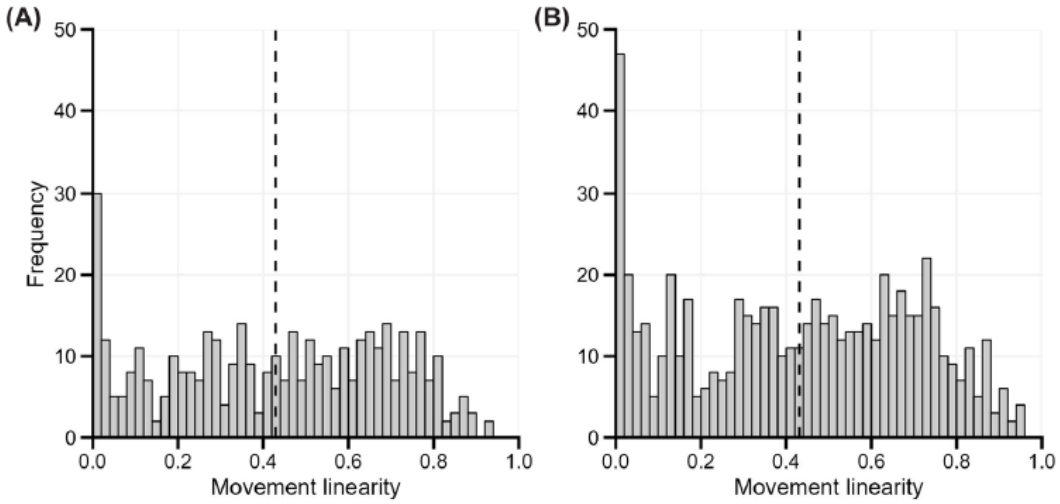


Figure 4. Histogramme illustrant la répartition de la linéarité des déplacements (0–1) pendant (**A**) l'été (n = 405 périodes de 24 h) et (**B**) l'hiver (n = 614 périodes de 24 h). L'axe des x représente les valeurs de linéarité (0–1), tandis que l'axe des y indique la fréquence des observations dans chaque intervalle. La ligne pointillée noire marque la linéarité moyenne des déplacements

Nous avons élaboré des modèles candidats pour chaque saison et chaque variable de réponse, incluant des combinaisons de prédicteurs liés à l'infrastructure, à l'environnement, aux proies, aux aspects sociaux et aux caractéristiques individuelles. Les variables explicatives continues ont été normalisées (moyenne = 0, écart-type = 1) avant l'analyse afin de faciliter la comparaison des ampleurs d'effet. **Par conséquent**, les coefficients des modèles représentent l'effet d'une augmentation d'un écart-type de la variable explicative. Pour les modèles gaussiens, les coefficients ont été interprétés comme des variations additives de la DMD associées à une augmentation d'un écart-type du prédicteur. Pour les modèles gamma avec une fonction de liaison logarithmique, les coefficients ont été exponentiés et exprimés sous forme de variations en pourcentage de la DMD. Afin de faciliter l'interprétation biologique, les DMD prédites au niveau de la population (à l'exclusion des effets aléatoires) ont été calculées à la moyenne (0 écart-type) et à un écart-type au-dessus de la moyenne (+1 écart-type) pour chaque prédicteur, tout en maintenant tous les autres prédicteurs à leurs valeurs moyennes. La différence entre ces prédictions a été rapportée comme la variation correspondante de la DMD (km/jour). Pour les modèles de régression bêta, les estimations des paramètres ont été interprétées sur l'échelle logit, la direction et l'amplitude des effets étant évaluées à l'aide des coefficients du modèle et des intervalles de confiance à 95%.

La simplification du modèle a été réalisée à l'aide d'une élimination par étapes descendantes, sur la base du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc). Pour chaque variable de réponse et chaque saison, les analyses ont débuté par un modèle global contenant toutes les variables prédictives candidates. Les prédicteurs ont ensuite été supprimés séquentiellement, et la validité du modèle a été réévaluée après chaque étape. Ce processus s'est poursuivi jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'amélioration de l'AICc. Les modèles concurrents présentant un ΔAICc ≤ 2 ont été retenus pour une interprétation plus approfondie. L'ajustement du modèle a été évalué à l'aide du R^2 marginal de Nakagawa (R^2_m) et du R^2 conditionnel (R^2_c) (Lüdecke et al. 2021).

Afin d'évaluer la colinéarité potentielle entre les variables explicatives, les coefficients de corrélation des rangs de Spearman ont été calculés. Les variables présentant des corrélations fortes ($|\rho| > 0,7$) n'ont pas été incluses dans le même modèle candidat. Une variable de chaque paire corrélée a été retenue dans l'ensemble de modèles candidats principaux en fonction de sa pertinence biologique et des preuves antérieures de son influence sur le comportement des loups, tandis que la variable corrélée a été évaluée dans un ensemble de modèles alternatif (informations complémentaires)

Dans l'ensemble de données estivales, la fragmentation forestière était négativement corrélée à la densité des routes en gravier ($\rho = -0,74$). La densité des routes en gravier a été retenue dans l'ensemble de modèles principal, car les loups scandinaves utilisent ces routes pour augmenter leur vitesse de déplacement (Zimmermann et al. 2014), tandis que la fragmentation forestière a été évaluée dans un ensemble de modèles alternatif. Dans l'ensemble de données hivernales, deux corrélations fortes ont été détectées : la taille du domaine vital et la fragmentation forestière ($\rho = -0,72$), ainsi que la densité des routes revêtues et la densité des chevreuils ($\rho = 0,78$). La fragmentation forestière a été conservée dans l'ensemble de modèles principal en tant que mesure directe de la structure du paysage, tandis que la taille du domaine vital a été évaluée dans des modèles alternatifs (informations complémentaires). La densité de chevreuils a été retenue dans l'ensemble de modèles principal, car la taille des domaines vitaux des loups en Scandinavie diminue à mesure que la densité de chevreuils augmente (Mattisson et al. 2013), tandis que la densité des routes revêtues a été évaluée dans un ensemble de modèles alternatifs (informations complémentaires).

Dans l'analyse des **données estivales**, les variables prédictives suivantes ont été prises en compte : la densité des routes en gravier (plage : 0,60-1,41 km/km^2), la densité des routes revêtues (plage : 0,06-0,25 km/km^2), l'indice de fragmentation forestière ($\times 10^{-3}$; intervalle : 0,002–0,21), le nombre de territoires de loups voisins (intervalle : 0–5), la densité d'ours bruns (intervalle : 0,00–0,004 km^3), le coefficient de consanguinité (intervalle : 0,13 à 0,32), le statut de reproduction (reproduction : oui = 14, non = 4), et la taille du domaine vital (fourchette : 363,72 à 4 344,29 km^2). Les densités d'élans et de chevreuils ont été exclues des modèles estivaux, car les estimations de population disponibles ne reflètent que les répartitions hivernales.

Pour l'analyse des **données hivernales**, les variables prédictives prises en compte étaient : la densité des routes en gravier (fourchette : 0,57-1,40 km/km^2), la densité des routes revêtues (fourchette : 0,05-0,40 km/km^2), l'indice de fragmentation forestière (($\times 10^{-3}$; fourchette : 0,0008-1,34), le nombre de territoires de loups voisins (fourchette : 0-4), la densité d'orignaux (fourchette : 0,46 à 1,75 km^2), la densité de chevreuils (fourchette : 0,00 à 5,14 km^2), le coefficient de consanguinité (fourchette : 0,19 à 0,30) et la taille du domaine vital (fourchette : 236,61 à 1 729,05 km^2). La densité des ours bruns a été exclue des modèles hivernaux en raison de leur hibernation pendant cette période, et le statut de reproduction a été exclu car on ne s'attendait à un schéma de déplacement restreint que pendant la saison d'élevage des petits, en été.

RESULTATS

Distance parcourue quotidiennement

Été

La distance parcourue quotidiennement (DMD) moyenne pendant **l'été** (n = 405 périodes de 24 h) était de **19,38** km (IC à 95% : 18,50-20,27 km, intervalle : 1,41-53,53 km, Fig. 3). Deux modèles ont été validés selon la méthode ΔAICc ≤ 2 (Tableau 1). Le modèle le mieux classé expliquant la DMD comprenait la densité d'ours bruns, le nombre de territoires de loups voisins et la taille du domaine vital (w_i = 0,46, Tableau 1), tandis que le modèle classé en deuxième position incluait en outre la densité des routes en gravier (ΔAICc = 0,76, w_i = 0,32, Tableau 1). Les deux modèles expliquaient une proportion similaire de la variation de la DMD (R^2_c = 0,17, R^2_m = 0,12 à 0,13).

Tableau 1. Résumé de la sélection de modèles par étapes descendantes à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) visant à évaluer l'influence des facteurs extrinsèques et intrinsèques sur la distance de déplacement quotidienne (DMD) des loups en Scandinavie de 2001 à 2019. Le tableau présente l'élimination séquentielle des prédicteurs pour les saisons estivale et hivernale, à partir des modèles complets initiaux (étape 0). À chaque étape, la variable prédictive supprimée (« Variable supprimée ») et les variables prédictives restantes (« Variables conservées ») sont répertoriées. Les performances du modèle sont présentées à l'aide des degrés de liberté (df), du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc), de la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (ΔAICc) et du poids d'Akaike (wi). L'ajustement du modèle à chaque étape est fourni par les valeurs R^2 conditionnelles (R^2c) et marginales (R^2m) selon la méthode de Nakagawa

Season	Step	Removed variable	Variables retained	df	AICc	ΔAICc	w_i	R^2_c	R^2_m
Summer n=405	0	–	Paved road density, Gravel road density, Neighbouring territories, Brown bear density, Inbreeding coefficient, Home range size, Breeding status	10	2892.21	5.67	0.03	0.16	0.13
	1	Paved road density	Gravel road density, Neighbouring territories, Brown bear density, Inbreeding coefficient, Home range size, Breeding status	9	2890.78	4.23	0.06	0.17	0.13
	2	Inbreeding coefficient	Gravel road density, Neighbouring territories, Brown bear density, Home range size, Breeding status	8	2888.98	2.43	0.14	0.17	0.13
	3	Breeding status	Gravel road density, Neighbouring territories, Brown bear density, Home range size	7	2887.31	0.76	0.32	0.17	0.13
	4	Gravel road density	Neighbouring territories, Brown bear density, Home range size	6	2886.55	0.00	0.46	0.17	0.12
Winter n=614	0	–	Gravel road density, Neighbouring territories, Moose density, Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	9	4176.57	4.88	0.03	0.23	0.21
	1	Neighbouring territories	Gravel road density, Moose density, Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	8	4174.51	2.82	0.08	0.23	0.21
	2	Gravel road density	Moose density, Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	7	4172.79	1.10	0.20	0.22	0.21
	3	Moose density	Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	6	4171.71	0.02	0.34	0.22	0.21
	4	Inbreeding coefficient	Roe deer density, Forest fragmentation	5	4171.69	0.00	0.35	0.22	0.20

Le modèle le mieux classé a mis en évidence une relation positive entre la DMD et les trois prédicteurs : la densité d'ours bruns, le nombre de territoires de loups voisins et la taille du domaine vital (Tableau 2, Fig. 5). Une augmentation d'un écart-type de la densité d'ours bruns était associée à une augmentation de 2,88 km de la DMD (β = 2,88, IC à 95% = 1,50–4,26) (Tableau 2, Fig. 5). **De même**, une augmentation d'un écart-type du nombre de **territoires de loups voisins** était associée à une augmentation de 2,26 km de la DMD (β = 2,26, IC à 95% = 0,74-3,78), tandis qu'une augmentation d'un écart-type de la **taille du domaine vital** était associée à une augmentation de 1,96 km de la DMD (β = 1,96, IC à 95%

= 0,54-3,39) (Tableau 2, Fig. 5). Les estimations des paramètres étaient très cohérentes entre les deux modèles retenus. La densité des ours bruns a montré l'effet positif le plus marqué sur la DMD, suivie par la taille du domaine vital et le nombre de territoires de loups voisins (Tableau 2). La densité des routes en gravier a été incluse dans le modèle classé en **deuxième** position, mais n'a montré qu'un faible lien entre une densité croissante de ces routes et une augmentation de la DMD (β = 0,78, IC à 95% : −0,55 à 2,11) (Tableau 2). Les résultats des modèles alternatifs, incluant la variable prédictive corrélée, sont présentés dans les informations complémentaires.

Tableau 2. Estimations des paramètres (β) du modèle conditionnel, accompagnées des erreurs-types (ET) et des intervalles de confiance à 95% (IC), pour les variables explicatives incluses dans les modèles les mieux classés concernant les distances de déplacement quotidiennes estivales (DMD) (ΔAICc ≤ 2), selon le classement des modèles (étape) présenté dans le Tableau 1. Les variables dont les intervalles de confiance ne recoupent pas zéro sont indiquées en gras, ce qui signale des effets statistiquement significatifs

Season	Step	Explanatory variable	β	SE	95% CI
Summer	4	**Intercept**	19.28	0.66	17.99, 20.58
n = 405		**Brown bear density**	2.88	0.71	1.50, 4.26
		Neighbouring territories	2.26	0.77	0.74, 3.78
		Home range size	1.96	0.73	0.54, 3.39
	3	**Intercept**	19.33	0.65	18.06, 20.59
		Brown bear density	2.75	0.70	1.39, 4.12
		Neighbouring territories	2.32	0.76	0.84, 3.81
		Home range size	2.26	0.76	0.78, 3.74
		Gravel road density	0.78	0.68	−0.55, 2.11

Hiver

La DMD moyenne en **hiver** (n = 614 périodes de 24 h) était de **13,85 km** (IC à 95% : 13,12-14,57 km, intervalle de 0,76 à 48,27 km, Fig. 3). Trois modèles ont été validés avec un ΔAICc ≤ 2 (Tableau 1). Le modèle le mieux classé incluait la **densité de chevreuils** et la fragmentation forestière (w_i = 0,35, Tableau 1). Deux autres modèles concurrents incluaient respectivement le coefficient de consanguinité (ΔAICc = 0,02, w_i = 0,34, Tableau 1) et à la fois le coefficient de consanguinité et la densité d'élans (ΔAICc = 1,10, w_i = 0,20, Tableau 1). Ces trois modèles expliquaient une proportion similaire de la variation de la DMD (R^2_c = 0,22 ; R^2_m = 0,20-0,21).

Le modèle le mieux classé a mis en évidence une relation négative entre le DMD et la densité de chevreuils ainsi que la fragmentation forestière (Tableau 3, Fig. 6). Une augmentation d'un écart-type de la densité de chevreuils était associée à une **diminution** de 19,87% du DMD (environ 2,6 km jour^{-1}) (β = −0,22, IC à 95 % : −0,29 à -0,15), tandis qu'une augmentation d'un écart-type de la fragmentation forestière était associée à une diminution de 17,83% de la DMD (environ 2,3 km/jour) (β = −0,20, IC à 95% : −0,30 à −0,13) (Tableau 3, Fig. 6).

Les estimations des paramètres et les ampleurs d'effet étaient très cohérentes dans tous les modèles validés (ΔAICc ≤ 2). La densité de chevreuils a montré l'effet négatif le plus marqué sur la DMD, suivie par la fragmentation forestière (Tableau 3). Le modèle classé en

deuxième position incluait en outre le coefficient de consanguinité. Une augmentation d'un écart-type du coefficient de consanguinité était associée à une augmentation de 5,49% de la DMD (environ 0,7 km·jour^{-1}), bien que l'intervalle de confiance chevauchât zéro (β = 0,05, IC à 95% : −0,01 à 0,12) (Tableau 3). Le modèle classé en **troisième** position incluait en outre la densité d'élans. Une augmentation d'un écart-type de la densité d'élans était associée à une augmentation de 3,74% de la DMD (environ 0,5 km par jour^{-1}), bien que l'intervalle de confiance chevauchât zéro (β = 0,04, IC à 95% : −0,04 à 0,11) (Tableau 3). Les résultats des autres modèles, incluant les prédicteurs corrélés, sont présentés dans les informations complémentaires.

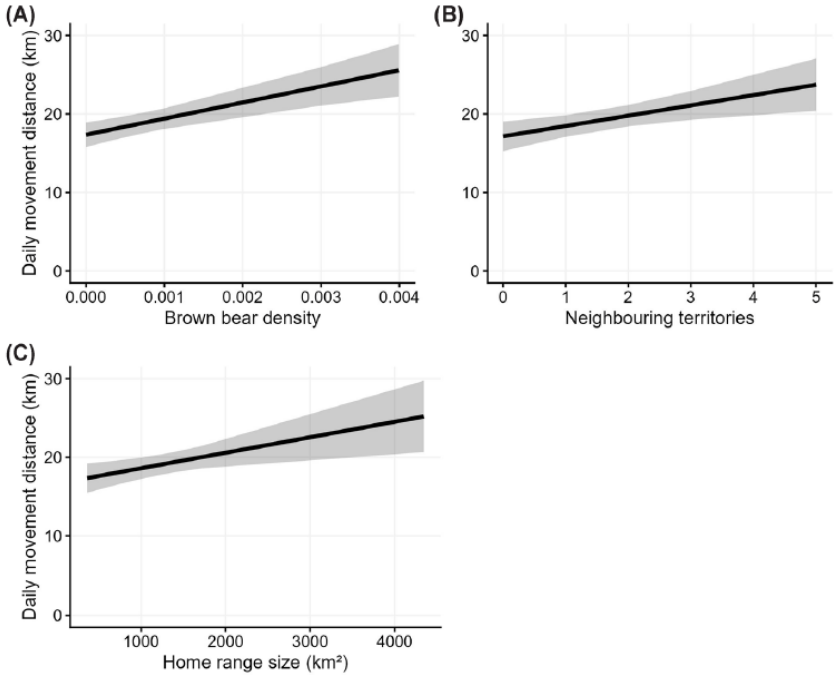


Figure 5. Impact de (A) la densité des ours bruns, (B) le nombre de territoires voisins et (C) la taille du domaine vital sur la distance de déplacement quotidienne des loups en été, d'après le modèle le mieux classé. Sont représentées ici les relations prédites au niveau de la population, avec un intervalle de confiance à 95%, sur la base des données relatives à 15 loups de la population scandinave, entre 2001 et 2019, les effets aléatoires au niveau individuel étant fixés à zéro

Linéarité

Été

La linéarité moyenne des déplacements pendant **l'été** (n = 405 périodes de 24 h) était de 0,43 (IC à 95% : 0,40-0,45, intervalle : 0,0002-0,92, Fig. 4). Deux modèles ont été validés selon le critère ΔAICc $\leq$ 2 (Tableau 4). Le modèle le mieux classé ne contenait aucune variable explicative (w_i = 0,49, Tableau 4), tandis que le modèle classé en deuxième position incluait le statut de reproduction (ΔAICc = 1,01, w_i = 0,30, Tableau 4). Les deux modèles expliquaient une faible proportion de la variation de la linéarité des déplacements (R^2_c = 0,16, R^2_m = 0,00-0,02).

Peu d'éléments indiquaient que l'un des prédicteurs inclus influençait la linéarité des déplacements pendant l'été. Le statut de reproduction a été conservé dans le modèle classé en deuxième position et présentait une faible association négative avec la linéarité des déplacements (β = −0,21, IC à 95% : −0,61 à 0,19, Tableau 5), bien que l'intervalle de

confiance chevauchât zéro. Les résultats des modèles alternatifs, incluant le prédicteur corrélé, sont présentés dans les informations complémentaires.

Tableau 3. Estimations des paramètres (**β**) du modèle conditionnel, accompagnées des erreurs-types (ET), des variations en pourcentage (% de variation) et des intervalles de confiance à 95% (IC) pour les variables explicatives incluses dans les modèles les mieux classés concernant les distances de déplacement quotidiennes en hiver (DMD) (ΔAICc ≤ 2), selon le classement des modèles (étape) présenté dans le Tableau 1. La variation en pourcentage représente la variation proportionnelle attendue de la DMD associée à une augmentation d'un écart-type de la variable explicative. Les variables dont les intervalles de confiance ne chevauchent pas zéro sont indiquées en gras, ce qui signale des effets statistiquement significatifs

Season	Step	Explanatory variable	β	SE	% change	95% CI
Winter n=614	4	**Intercept**	2.57	0.04	–	2.50, 2.65
		Roe deer density	−0.22	0.04	−19.87	−0.29, −0.15
		Forest fragmentation	−0.20	0.03	−17.83	−0.30, −0.13
	3	**Intercept**	2.58	0.03	–	2.51, 2.64
		Inbreeding coefficient	0.05	0.03	+5.49	−0.01, 0.12
		Roe deer density	−0.23	0.03	−20.64	−0.29, −0.17
		Forest fragmentation	−0.19	0.03	−17.61	−0.25, −0.13
	2	**Intercept**	2.58	0.03	–	2.51, 2.65
		Moose density	0.04	0.04	+3.74	−0.04, 0.11
		Inbreeding coefficient	0.07	0.04	+7.20	−0.004, 0.14
		Roe deer density	−0.24	0.03	−21.21	−0.30, −0.17
		Forest fragmentation	−0.20	0.03	−17.77	−0.25, −0.14

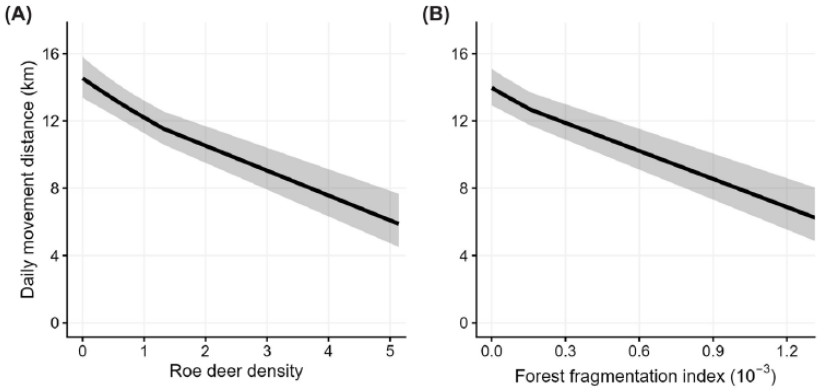


Figure 6. Impact de (**A**) la densité relative des chevreuils et de (**B**) la fragmentation forestière sur la distance de déplacement quotidienne des loups en hiver, selon le modèle le mieux classé. Sont présentées ici les relations prédites au niveau de la population, avec un IC à 95%, sur la base des données relatives à 14 loups de la population scandinave, entre 2001 et 2019, les effets aléatoires au niveau individuel étant fixés à zéro. Les prévisions sont présentées sur l'échelle de réponse d'un modèle GLMM gamma avec un lien logarithmique, ce qui donne lieu à des relations ajustées légèrement courbes

Hiver

La linéarité moyenne des déplacements pendant **l'hiver** (n = 614 périodes de 24 h) était de 0,43 (IC à 95% : 0,41-0,45, intervalle de 0,0005 à 0,95, Fig. 4). Trois modèles ont été validés avec un ΔAICc ≤ 2 (Tableau 4). Le modèle le mieux classé incluait le nombre de territoires de loups voisins et le coefficient de consanguinité (w_i = 0,35, Tableau 4). Deux autres modèles concurrents incluaient respectivement le nombre de territoires de loups voisins seul (ΔAICc = 0,50, w_i = 0,27, Tableau 4) et le nombre de territoires de loups voisins, le coefficient de consanguinité et la densité de chevreuils (ΔAICc = 0,94, w_i = 0,22, Tableau 4). Ces trois modèles expliquaient une proportion **similaire** de la variation de la linéarité des déplacements (R^2_c = 0,11-0,12, R^2_m = 0,06-0,08).

Les modèles validés indiquaient systématiquement une relation négative entre la linéarité des déplacements et le nombre de territoires de loups voisins (Tableau 5, Fig. 7). Dans le modèle

le mieux classé, une augmentation d'un écart-type du nombre de territoires de loups voisins était associée à une **diminution** de la linéarité de déplacement prévue d'environ 0,04 unité, indiquant un déplacement moins dirigé ($\beta = -0{,}16$, IC à 95% : −0,27 à −0,04, Tableau 5). Les estimations des paramètres étaient très cohérentes entre tous les modèles validés (ΔAICc ≤ 2).

Tableau 4. Résumé de la sélection de modèles par étapes descendantes à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) visant à évaluer l'influence des facteurs extrinsèques et intrinsèques sur la linéarité des déplacements des loups en Scandinavie de 2001 à 2019. Le tableau présente l'élimination séquentielle des prédicteurs pour les saisons estivale et hivernale, à partir des modèles complets initiaux (étape 0). À chaque étape, la variable prédictive supprimée (« Variable supprimée ») et les variables prédictives restantes (« Variables conservées ») sont répertoriées. La performance du modèle est évaluée à l'aide des degrés de liberté (df), du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc), de la différence d'AICc par rapport au meilleur modèle (ΔAICc) et du poids d'Akaike (wi). L'ajustement du modèle à chaque étape est fourni par les valeurs R^2 conditionnelles (R^2c) et marginales (R^2m) selon la méthode de Nakagawa

Season	Step	Removed variable	Variables retained	df	AICc	ΔAICc	w_i	R^2_c	R^2_m
Summer n=405	0	–	Paved road density, Neighbouring territories, Brown bear density, Inbreeding coefficient, Gravel road density, Home range size, Breeding status	10	−50.24	12.84	0.00	0.17	0.03
	1	Gravel road density	Paved road density, Neighbouring territories, Brown bear density, Inbreeding coefficient, Home range size, Breeding status	9	−52.35	10.73	0.00	0.17	0.03
	2	Brown bear density	Paved road density, Neighbouring territories, Inbreeding coefficient, Home range size, Breeding status	8	−54.43	8.65	0.01	0.17	0.03
	3	Home range size	Paved road density, Neighbouring territories, Inbreeding coefficient, Breeding status	7	−56.49	6.59	0.02	0.17	0.03
	4	Inbreeding coefficient	Paved road density, Neighbouring territories, Breeding status	6	−58.47	4.61	0.05	0.17	0.03
	5	Neighbouring territories	Paved road density, Breeding status	5	−60.48	2.60	0.13	0.17	0.03
	6	Paved road density	Breeding status	4	−62.07	1.01	0.30	0.16	0.02
	7	Breeding status	–	3	−63.08	0.00	0.49	0.16	0.00
Winter n=614	0	–	Gravel road density, Neighbouring territories, Moose density, Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	9	−73.00	6.16	0.02	0.12	0.08
	1	Gravel road density	Neighbouring territories, Moose density, Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	8	−74.91	4.25	0.04	0.12	0.08
	2	Moose density	Neighbouring territories, Roe deer density, Inbreeding coefficient, Forest fragmentation	7	−76.68	2.48	0.10	0.11	0.08
	3	Forest fragmentation	Neighbouring territories, Roe deer density, Inbreeding coefficient	6	−78.22	0.94	0.22	0.11	0.08
	4	Roe deer density	Neighbouring territories, Inbreeding coefficient	5	−79.16	0.00	0.35	0.11	0.07
	5	Inbreeding coefficient	Neighbouring territories	4	−78.66	0.50	0.27	0.12	0.06

Le **coefficient de consanguinité** a été inclus dans le modèle le mieux classé et dans le troisième modèle le mieux classé ; il était associé à une diminution de la linéarité prédite des déplacements d'environ 0,02 unité, mais les preuves étaient faibles car les intervalles de confiance chevauchaient zéro ($\beta = -0{,}10$, IC à 95% : −0,21 à 0,01, Tableau 5). La densité de chevreuils a été retenue dans le troisième modèle et a montré une faible diminution de la linéarité des déplacements prédite d'environ 0,01 unité ($\beta = -0{,}06$, IC à 95% : −0,17 à 0,05, Tableau 5). Les résultats des modèles alternatifs, incluant des prédicteurs corrélés, sont présentés dans les informations complémentaires.

Tableau 5. Estimations des paramètres (**β**) du modèle conditionnel, accompagnées des erreurs-types (ET) et des intervalles de confiance à 95% (IC), pour les variables explicatives incluses dans les modèles de linéarité des déplacements retenus (ΔAICc ≤ 2), selon le classement des modèles (étape) présenté dans le Tableau 4. Les variables dont les intervalles de confiance ne chevauchent pas zéro sont indiquées en gras, ce qui signale des effets statistiquement significatifs

Season	Step	Explanatory variable	β	SE	95% CI
Summer	7	**Intercept**	−0.43	0.09	−0.60, −0.25
n=405	6	Intercept	−0.27	0.18	−0.62, 0.09
		Reproduction: Yes	−0.21	0.20	−0.61, 0.19
Winter	4	**Intercept**	−0.38	0.06	−0.49, −0.26
n=614		**Neighbouring territories**	−0.16	0.06	−0.27, −0.04
		Inbreeding coefficient	−0.10	0.06	−0.21, 0.01
	5	**Intercept**	−0.37	0.07	−0.50, −0.24
		Neighbouring territories	−0.15	0.06	−0.28, −0.03
	3	**Intercept**	−0.37	0.06	−0.49, −0.26
		Neighbouring territories	−0.17	0.06	−0.29, −0.06
		Inbreeding coefficient	−0.09	0.06	−0.20, 0.02
		Roe deer density	−0.06	0.06	−0.17, 0.05

DISCUSSION

Nos résultats montrent que les loups Scandinaves parcouraient des distances quotidiennes de déplacement (DMD) **plus courtes** en hiver qu'en été, ce qui corrobore notre première hypothèse (**P1**), mais la linéarité restait similaire. Cette différence saisonnière s'explique probablement par le coût énergétique accru lié aux déplacements sur la neige. **Cependant**, la distribution asymétrique vers la droite des DMD en hiver indique que les loups parcouraient parfois de longues distances même en hiver.

L'infrastructure routière a partiellement confirmé notre hypothèse (**P2**). La densité des routes revêtues étant fortement corrélée à celle des chevreuils, elle a été évaluée dans une série alternative de modèles (informations complémentaires). Ces modèles ont montré que la DMD diminuait à mesure que la densité des routes revêtues augmentait, tandis que la linéarité augmentait avec la densité des routes en gravier en hiver. En Scandinavie, les loups empruntent de préférence les routes en gravier pour se déplacer en été (Zimmermann et al. 2014). **De même**, Veenbrink et al. (2026) ont constaté que les loups utilisaient les routes forestières comme couloirs de déplacement en hiver, avec des longueurs de pas plus importantes lorsqu'ils se déplaçaient sur ces routes que dans les habitats environnants. Les routes revêtues sont généralement associées à une intensité de circulation plus élevée et parfois aussi à des clôtures anti-faune, qui peuvent constituer des barrières au déplacement. Nos résultats concordent donc avec d'autres études montrant que les carnivores empruntent fréquemment des routes secondaires et d'autres infrastructures à faible trafic pour faciliter leurs déplacements tout en évitant les zones associées à une activité humaine plus intense (Eriksen et al. 2009, Whittington et al. 2022, Baek et al. 2023).

La **fragmentation forestière** présentait une relation inverse avec la DMD en hiver, mais n'influençait pas les déplacements en été. Notre constat d'une DMD plus courte avec une fragmentation plus élevée en hiver **contraste** avec notre hypothèse (**P3**). Il contraste également avec les résultats concernant les panthères de Floride, qui réduisaient leurs déplacements dans des habitats plus adaptés (Criffield et al. 2018), et les ours noirs, qui

parcouraient de plus longues distances dans des paysages fragmentés (Tredick et al. 2017). Les comparaisons directes entre espèces sont limitées en raison des différences spécifiques à chaque espèce en matière de milieu de vie. La tendance observée dans notre étude pourrait s'expliquer par le fait que les loups, dans des paysages présentant une forte fragmentation forestière, limitent leurs déplacements à quelques parcelles forestières par jour, tandis que des parcelles forestières plus vastes et plus continues permettent des déplacements plus longs.

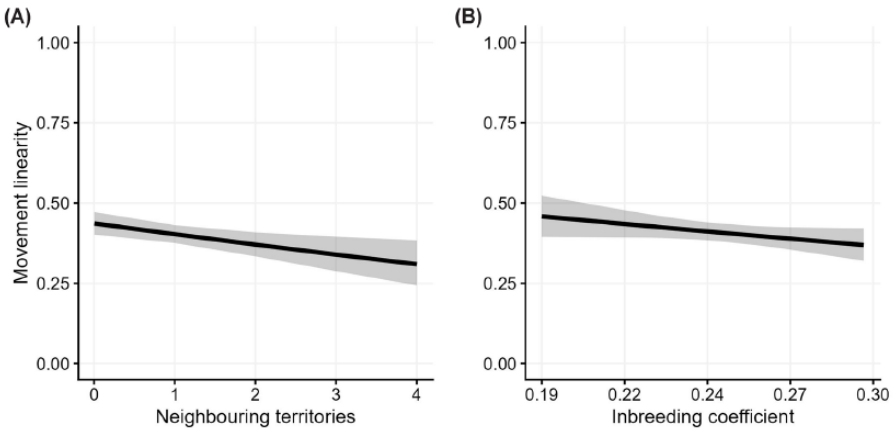


Figure 7. Impact (A) du nombre de territoires de loups voisins et (B) du coefficient de consanguinité sur la linéarité des déplacements des loups en hiver, d'après le modèle le mieux classé. Sont présentées ici les relations prédites au niveau de la population, avec un IC à 95%, sur la base des données relatives à 14 loups de la population Scandinave, entre 2001 et 2019, les effets aléatoires au niveau individuel étant fixés à zéro

Conformément à notre quatrième hypothèse (**P4**), une densité plus élevée de chevreuils était associée à une DMD plus courte en hiver. Bien que l'élan soit la proie principale dans la plupart des territoires de loups en Scandinavie, les loups se tournent vers le chevreuil lorsque sa densité est suffisamment élevée (Sand et al. 2016). Des travaux antérieurs ont montré une relation négative entre la densité de chevreuils et la taille du territoire des loups (Mattisson et al. 2013), et nos résultats étendent cette observation aux schémas de déplacement quotidiens. La réduction de la DMD reflète probablement des temps de recherche plus courts lorsque les proies préférées sont abondantes. **En revanche**, la densité d'élans n'a montré aucun lien clair avec la DMD, peut-être en raison d'une répartition plus homogène des élans au sein des territoires de loups, ce qui offre moins d'occasions de réduire les déplacements par regroupement des proies (Sand et al. 2016).

Confirmant notre cinquième prédiction (**P5**), la DMD a augmenté avec la densité d'ours bruns pendant la période estivale. Des recherches antérieures ont mis en évidence des changements saisonniers dans les interactions entre loups et ours, avec une concurrence par interférence au printemps et une concurrence par exploitation pendant l'été (Tallian et al. 2022). Cette conclusion s'appuie sur un temps de manipulation plus long au printemps, indiquant une concurrence par interférence, et sur un temps de recherche accru pendant l'été, indiquant une concurrence par exploitation, lorsque les loups sont sympatriques avec les ours bruns. Une forte densité d'ours bruns entraîne donc un taux de mise à mort plus faible chez les loups (Tallian et al. 2017), probablement parce que l'allongement du temps de recherche dans les zones partagées avec les ours réduit le nombre de proies que les loups peuvent capturer au cours d'une période donnée. Dans cette étude, nous n'avons pas fait la distinction

entre les périodes de concurrence par interférence entre les loups et les ours bruns (1er mars-15 mai) et celles de concurrence par exploitation (15 mai-30 juin), comme l'ont montré Tallian et al. (2022). **Cependant**, la plupart de nos données proviennent de l'été, période durant laquelle la concurrence par exploitation a probablement contribué à allonger la DMD. Les zones où les loups et les ours bruns sont sympatriques présentent généralement une faible densité de chevreuils et une densité d'élans également plus faible que dans les zones où les loups et les ours bruns sont allopatriques. Il a été démontré que la densité d'élans est positivement corrélée au taux de proies tuées par les loups, c'est-à-dire qu'il existe une **réponse fonctionnelle** (Zimmermann et al. 2015), et une faible densité d'élans est susceptible d'augmenter le temps de recherche des loups pour trouver des élans, ce qui explique la durée plus longue de la DMD à mesure que la densité d'ours bruns augmente. Malheureusement, aucune donnée sur la densité des proies n'était disponible pour l'été, ce qui limite notre capacité à distinguer les effets relatifs de la concurrence par interférence par rapport à la disponibilité des proies (concurrence par exploitation) dans ces zones.

Notre sixième prédiction (**P6**) concernant l'augmentation de la DMD et sa linéarité avec l'augmentation de la densité des territoires de loups n'a été que partiellement confirmée et a montré des différences saisonnières. **En été**, les loups parcouraient de plus longues distances dans les zones présentant une forte densité locale de territoires de loups, tandis que la linéarité ne variait pas en fonction de cette densité. **En hiver**, la DMD n'était pas liée à la densité des territoires de loups, mais les loups présentaient des schémas de déplacement plus sinueux à mesure que le nombre de territoires voisins augmentait. L'augmentation de la DMD en été pourrait refléter une intensification des patrouilles dans les zones comportant de nombreux territoires voisins. Les déplacements hivernaux plus sinueux observés avec l'augmentation du nombre de territoires voisins pourraient indiquer une surveillance accrue du territoire, où des visites répétées dans des zones spécifiques servent à maintenir les limites territoriales par le marquage olfactif (Schlägel et al. 2017). **Dans l'ensemble**, ces résultats suggèrent que le comportement de défense territoriale pourrait répondre à la densité locale des territoires de loups, bien que l'expression comportementale semble varier selon les saisons et mérite des recherches plus approfondies. Bien que des travaux antérieurs n'aient mis en évidence aucun effet de l'augmentation de la densité de population sur la taille des territoires, ce qui suggère de faibles niveaux de compétition intraspécifique (Mattisson et al. 2013), nos résultats montrent que la densité locale des territoires pourrait néanmoins influencer la manière dont les loups se déplacent au sein de leurs territoires.

Alors que l'on sait que la répartition spatiale des loups est plus **concentrée** en été parmi les meutes reproductrices avec des louveteaux (Zimmermann et al. 2019), nous n'avons trouvé aucun élément solide venant étayer notre hypothèse selon laquelle les couples non reproducteurs se déplaceraient plus loin (DMD plus longue) que les couples reproducteurs (**P7**). Cela pourrait refléter les limites saisonnières de notre ensemble de données, car les différences de déplacement sont probablement plus prononcées pendant la période d'élevage des louveteaux, une période sous-représentée dans notre échantillon pour les couples. Plus important encore peut-être, nous n'avons utilisé que des données provenant de mâles pour la saison estivale. Comme ce sont les mâles qui assurent l'essentiel de la chasse pendant la période de mise bas, notre échantillon à prédominance masculine est probablement la raison de l'absence de différences de DMD entre les couples reproducteurs et non reproducteurs.

Contrairement à notre hypothèse (**P8**), nous n'avons trouvé qu'un faible soutien à l'hypothèse d'un effet de la consanguinité sur le comportement de déplacement des loups. Bien que le coefficient de consanguinité ait été retenu dans certains des modèles les mieux étayés (voir également les informations complémentaires), son intervalle de confiance chevauchait zéro. **Ainsi**, la consanguinité peut influencer le comportement de déplacement, mais les preuves restent non concluantes. La consanguinité a déjà été associée à une baisse de la valeur sélective au sein de la population de loups Scandinaves, notamment à un retard de l'âge de la première reproduction (Wikenros et al. 2021), et les loups plus consanguins passent davantage de temps à se nourrir de charognes (Wikenros et al. 2023). Des malformations vertébrales congénitales liées à la consanguinité (Räikkönen et al. 2006) pourraient également affecter la mobilité, ce qui constituerait un mécanisme potentiel. **Par ailleurs**, si les loups plus consanguins comptent davantage sur la consommation de charognes pendant l'hiver, leurs schémas de déplacement pourraient différer, car les restes d'élans abattus par les chasseurs sont susceptibles d'être plus dispersés dans l'espace et de contenir moins de biomasse par individu que les ongulés tués par les loups (Wikenros et al. 2023).

Comme prévu, la DMD était plus courte dans les domaines vitaux annuels plus petits en été (**P9**), mais pas en hiver, tandis que la linéarité n'était liée à la taille du domaine vital en aucune des saisons. Un domaine vital plus vaste nécessite probablement des déplacements quotidiens plus longs pour couvrir et défendre le territoire, mais la raison pour laquelle ce même schéma ne s'est pas manifesté en hiver doit faire l'objet d'études plus approfondies.

Bien que nous ayons utilisé des localisations horaires, les DMD constituent des estimations minimales, et il a été suggéré d'appliquer un facteur de correction de 1,3 en hiver (Musiani et al. 1998). Notre étude ne rend pas compte des nuances de déplacement à petite échelle qui pourraient révéler des relations plus subtiles (McCann et al. 2021). **Cependant**, en exigeant un minimum de 22 positions horaires par période de 24 heures, nous avons minimisé le biais lié aux données manquantes (Frair et al. 2004). Nous estimons que la résolution spatiale et temporelle de nos données était probablement suffisante pour examiner quels facteurs extrinsèques et intrinsèques façonnent les schémas de déplacement à l'échelle quotidienne, et de quelle manière, ou comment ils y sont liés. Les analyses ont révélé des relations saisonnières distinctes entre la DMD et plusieurs prédicteurs, ce qui justifie l'utilisation de la distance de déplacement quotidienne comme variable de réponse. Pour la DMD, la majeure partie de la variation était expliquée par les effets fixes, tandis que pour la linéarité, une plus grande proportion de la variation était capturée par les effets aléatoires. Cela suggère que les prédicteurs inclus dans nos modèles expliquaient mieux la variation de la DMD que celle de la linéarité des déplacements, où les différences spécifiques à chaque individu semblaient jouer un rôle plus important.

La sélection des modèles ayant impliqué l'évaluation séquentielle de multiples prédicteurs, le risque d'erreurs de type I est accru par rapport aux analyses basées sur un modèle unique prédéfini. **Par conséquent**, les associations rapportées doivent être interprétées avec la prudence qui s'impose. Les recherches futures pourraient tirer profit d'une analyse des déplacements à une résolution temporelle plus fine, c'est-à-dire entre des positions GPS consécutives, afin d'explorer comment les variables environnementales et écologiques

dynamiques, au cours d'une même journée, influencent le comportement de déplacement des loups.

Nos résultats contribuent à la compréhension de l'écologie spatiale des grands carnivores et soulignent que de multiples facteurs déterminent les déplacements des prédateurs. **En résumé**, les facteurs extrinsèques, notamment la saison, le réseau routier, la fragmentation forestière, la disponibilité des proies et la compétition intra- et interspécifique, sont les principaux déterminants des schémas de déplacement quotidiens des loups Scandinaves territoriaux. Les traits intrinsèques, notamment le statut reproductif et le niveau de consanguinité, semblent jouer un rôle minime à l'échelle du domaine vital utilisée dans cette étude. Ces résultats mettent en évidence la capacité d'adaptation des loups à leur environnement et soulignent comment leurs stratégies de déplacement reflètent un équilibre entre l'acquisition de ressources, les interactions avec d'autres grands prédateurs et la compétition avec leurs congénères dans un paysage dominé par l'homme et abritant de nombreux prédateurs. Dans leur ensemble, ces résultats améliorent notre compréhension des facteurs écologiques associés aux déplacements des loups et fournissent une base pour prédire comment les schémas de déplacement pourraient évoluer en fonction des variations environnementales au fil du temps.

References

Åkesson, M. and Svensson, L. 2020. Sammanställning av släktträdet över den skandinaviska vargpopulationen fram till 2019. – Rapport från SLU Viltskadecenter.

Åkesson, M., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., Bensch, S. and Flagstad, Ø. 2016. Genetic rescue in a severely inbred wolf population. – Mol. Ecol. 25: 4745–4756.

Åkesson, M., Svensson, L., Flagstad, Ø., Wabakken, P. and Frank, J. 2022. Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. – J. Wildl. Manage. 86: 1–13.

Åkesson, M., Svensson, L., Flagstad, Ø., Wabakken, P. and Frank, J. 2024. Sammanställning av släktträdet över den skandinaviska vargpopulationen fram till 2023. – Rapport från SLU Viltskadecenter.

Aronsson, M., Low, M., López-Bao, J. V., Persson, J., Odden, J., Linnell, J. D. C. and Andrén, H. 2016. Intensity of space use reveals conditional sex-specific effects of prey and conspecific density on home range size. – Ecol. Evol. 6: 2957–2967.

Baek, S. Y., Shimazaki, A., Zedrosser, A., Naganuma, T., Yamazaki, K. and Koike, S. 2023. Response to human-modified landscape of an apex consumer: sex- and season-related variations in road

selection and movement pattern. – Global Ecol. Conserv. 46: e02603.
Björk, J., Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B. and Camilla Wikenros, C. 2026. Data from: Why wolves walk – Drivers of daily movement in a social large carnivore. – Dryad Digital Repository, https://doi.org/10.5061/dryad.280gb5n39.
Blašković, S., Gomerčić, T., Topličanec, I. and Sindičić, M. 2022. Temporal overlap of human and apex predator activity on wildlife trails and forest roads. – J. Vertebr. Biol. 71: 22029.
Bojarska, K., Kurek, K., Śnieżko, S., Wierzbowska, I., Król, W., Zyśk-Gorczyńska, E., Baś, G., Widera, E. and Okarma, H. 2020. Winter severity and anthropogenic factors affect spatial behaviour of red deer in the Carpathians. – Mammal Res. 65: 815–823.
Brooks, M. E., Kristensen, K., Benthem, K., Magnusson, A., Berg, C., Nielsen, A., Skaug, H., Mächler, M. and Bolker, B. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. – R J. 9: 378–400.
Bryce, C. M., Dunford, C. E., Pagano, A. M., Wang, Y., Borg, B. L., Arthur, S. M. and Williams, T. M. 2022. Environmental correlates of activity and energetics in a wide-ranging social carnivore. – Anim. Biotelemetry 10: 1–16.
Carricondo-Sanchez, D., Zimmermann, B., Wabakken, P., Eriksen, A., Milleret, C., Ordiz, A., Sanz-Pérez, A. and Wikenros, C. 2020. Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. – Biol. Conserv. 244: 108514.
Criffield, M., Van De Kerk, M., Leone, E., Cunningham, M. W., Lotz, M., Oli, M. K. and Onorato, D. P. 2018. Assessing impacts of intrinsic and extrinsic factors on Florida panther movements. – J. Mammal. 99: 702–712.
Dahle, B. and Swenson, J. E. 2003. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (Ursus arctos): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. – J. Zool. 260: 329–335.
Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R. S. and Boutin, S. 2017. Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. – J. Appl. Ecol. 54: 253–263.
Droghini, A. and Boutin, S. 2018. Snow conditions influence grey wolf (*Canis lupus*) travel paths: the effect of human-created linear features. – Can. J. Zool. 96: 39–47.
Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H. P., Arnemo, J. M., Gundersen, H., Milner, J. M., Liberg, O., Linnell, J. D. C., Pedersen, H. C., Sand, H., Solberg, E. J. and Storaas, T. 2009. Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. – Ecol. Res. 24: 547–557.
Finnegan, L., Pigeon, K. E., Cranston, J., Hebblewhite, M., Musiani, M., Neufeld, L., Schmiegelow, F., Duval, J. and Stenhouse, G. B. 2018. Natural regeneration on seismic lines influences movement behaviour of wolves and grizzly bears. – PLoS One 13: e0195480.
Fowler, N. L., Petroelje, T. R., Kautz, T. M., Svoboda, N. J., Duquette, J. F., Kellner, K. F., Beyer, D. E. and Belant, J. L. 2022. Variable effects of wolves on niche breadth and density of intraguild competitors. – Ecol. Evol. 12: e8542.
Frair, J. L., Nielsen, S. E., Merrill, E. H., Lele, S. R., Boyce, M. S., Munro, R. H. M., Stenhouse, G. B. and Beyer, H. L. 2004. Removing GPS collar bias in habitat selection studies. – J. Appl. Ecol. 41: 201–212.
Green, D. S. and Holekamp, K. E. 2019. Pastoralist activities affect the movement patterns of a large African carnivore, the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). – J. Mammal. 100: 1941–1953.
Hebblewhite, M. and Haydon, D. T. 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. – Philos. Trans. R. Soc. B 365: 2303–2312.
Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Okarma, H. and Kowalczyk, R. 2002. Movement pattern and home range use by the Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland). – Ann. Zool. Fenn. 39: 29–41.
Johnson, I., Brinkman, T., Lake, B. and Brown, C. 2017. Winter hunting behavior and habitat selection of wolves in a low-density prey system. – Wildl. Biol. 2017: 1–9.
Keller, L. F. and Waller, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. – Trends Ecol. Evol. 17: 230–241.
Kittle, A. M., Watson, F., Cushman, S. A., Macdonald, D. W. and Loveridge, A. J. 2015. Landscape-level movement patterns by lions in western Serengeti: comparing the influence of interspecific competitors, habitat attributes and prey availability. – Movem. Ecol. 3: 17.
Latham, A. D. M., Latham, M. C., Boyce, M. S. and Boutin, S. 2011. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. – Ecol. Appl. 21: 2854–2865.
Lesilau, F., Verschueren, S., Van'T Zelfde, M., Musters, K. C. J. M., De Snoo, G. R. and De Iongh, H. H. 2021. Spatial ecology of lions in a small, semi-fenced park surrounded by dense human populations: the case study of Nairobi National Park, Kenya. – Mammalia 85: 198–207.
Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H. C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. and Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. – Biol. Lett. 1: 17–20.
Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P. and Makowski, D. 2021. performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. – J. Open Source Softw. 6: 3139.
Mattisson, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J. D. C., Rauset, G. R. and Pedersen, H. C. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. – Oecologia 173: 813–825.
May, R., Van Dijk, J., Wabakken, P., Swenson, J. E., Linnell, J. D. C., Zimmermann, B., Odden, J., Pedersen, H. C., Andersen, R. and Landa, A. 2008. Habitat differentiation within the large-carnivore community of Norway's multiple-use landscapes. – J. Appl. Ecol. 45: 1382–1391.
McCann, R., Bracken, A. M., Christensen, C., Fürtbauer, I. and King, A. J. 2021. The relationship between GPS sampling interval and estimated daily travel distances in Chacma baboons (*Papio ursinus*). – Int. J. Primatol. 42: 589–599.
McNitt, D. C., Alonso, R. S., Cherry, M. J., Fies, M. L. and Kelly, M. J. 2020. Sex-specific effects of reproductive season on bobcat space use, movement, and resource selection in the Appalachian Mountains of Virginia. – PLoS One 15: e0225355.
Mech, L. D. and Boitani, L. 2003. Wolves: behavior, ecology, and conservation. – The Univ. of Chicago Press.
Milleret, C., Ordiz, A., Chapron, G., Andreassen, H. P., Kindberg, J., Månsson, J., Tallian, A., Wabakken, P., Wikenros, C., Zimmermann, B., Swenson, J. E. and Sand, H. 2018. Habitat seg-

regation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape. – Ecol. Evol. 8: 11450–11466.
Musiani, M., Okarma, H. and Jędrzejewski, W. 1998. Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Bialowieza Primeval Forest (Poland). – Acta Theriol. 43: 409–416.
Nathan, R. 2008. An emerging movement ecology paradigm. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 105: 19050–19051.
Nordli, K., Wabakken, P., Eriksen, A., Sand, H., Wikenros, C., Maartmann, E. and Zimmermann, B. 2023. Spatial and temporal cohesion of parents and offspring in a social large carnivore. – Anim. Behav. 197: 155–167.
Olson, T., Squibb, R. C., Gilbert, B. K., Ward, L. D. and Ben-David, M. 1998. Brown bear diurnal activity and human use: a comparison of two salmon streams. – Ursus 10: 547–555.
Ordiz, A., Milleret, C., Kindberg, J., Månsson, J., Wabakken, P., Swenson, J. E. and Sand, H. 2015. Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia. – Ecosphere 6: 1–14.
Ordiz, A., Saebø, S., Kindberg, J., Swenson, J. E. and Støen, O. G. 2017. Seasonality and human disturbance alter brown bear activity patterns: Implications for circumpolar carnivore conservation? – Anim. Conserv. 20: 51–60.
Ordiz, A., Milleret, C., Uzal, A., Zimmermann, B., Wabakken, P., Wikenros, C., Sand, H., Swenson, J. E. and Kindberg, J. 2020. Individual variation in predatory behavior, scavenging and seasonal prey availability as potential drivers of coexistence between wolves and bears. – Diversity 12: 356.
Podolski, I., Belotti, E., Bufka, L., Reulen, H. and Heurich, M. 2013. Seasonal and daily activity patterns of free-living Eurasian lynx Lynx lynx in relation to availability of kills. – Wildl. Biol. 19: 69–77.
Räikkönen, J., Bignert, A., Mortensen, P. and Fernholm, B. 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). – Mamm. Biol. 71: 65–73.
Rich, L. N., Mitchell, M. S., Gude, J. A. and Sime, C. A. 2012. Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana. – J. Mammal. 93: 722–731.
Roberge, C., Nilsson, P., Wikberg, P.E. and Fridman, J. 2023. Skogsdata 2023. Forest statistics 2023. Official Statistics of Sweden. – Department of Forest Resource Management, Umeå, Swedish University of Agricultural Sciences, Sweden.
Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, O., Pedersen, H. C. and Liberg, O. 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates? – Oecologia 156: 53–64.
Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C. and Wabakken, P. 2016. Prey selection of Scandinavian wolves: single large or several small? – PLoS One 11: e0168062.
Schlägel, U. E., Merrill, E. H. and Lewis, M. A. 2017. Territory surveillance and prey management: wolves keep track of space and time. – Ecol. Evol. 7: 8388–8405.
Sells, S. N. et al. 2022. Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size. – J. Wildl. Manage. 86: 1–17.
Tallian, A., Ordiz, A., Metz, M. C., Milleret, C., Wikenros, C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Kindberg, J., MacNulty, D. R., Wabakken, P., Swenson, J. E. and Sand, H. 2017. Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. – Proc. R. Soc. B 284: 20162368.
Tallian, A., Ordiz, A., Metz, M. C., Zimmermann, B., Wikenros, C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Wabakken, P., Swenson, J. E., Sand, H. and Kindberg, J. 2022. Of wolves and bears: seasonal drivers of interference and exploitation competition between apex predators. – Ecol. Monogr. 92: e1498.
Tredick, C. A., Stauffer, D. F., Kelly, M. J. and Vaughan, M. R. 2017. Landscape-level habitat use and movement patterns of black bears in northeastern Arizona. – Southwest. Nat. 62: 85–91.
Tuqa, J. H., Funston, P., Musyoki, C., Ojwang, G. O., Gichuki, N. N., Bauer, H., Tamis, W., Dolrenry, S., Van'T Zelfde, M., De Snoo, G. R. and De Iongh, H. H. 2014. Impact of severe climate variability on lion home range and movement patterns in the Amboseli ecosystem, Kenya. – Global Ecol. Conserv. 2: 1–10.
Valeix, M., Loveridge, A. J., Davidson, Z., Madzikanda, H., Fritz, H. and Macdonald, D. W. 2010. How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: waterholes and African lions in a semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. – Landsc. Ecol. 25: 337–351.
Veenbrink, W., Zimmermann, B., Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. and Mayer, M. 2026. Wolves on ice: habitat use and selection of water bodies by wolves during winter. – Anim. Behav. 231: 123401.
Vilà, C., Sundqvist, A. K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. and Ellegren, H. 2003. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. – Proc. R. Soc. B 270: 91–97.
Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. and Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978–1998. – Can. J. Zool. 79: 710–725.
Wabakken, P. et al. 2020. Bestandsovervåking av ulv vinteren 2019–2020. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. – Rovdata and Viltskadecenter 1-2020.
Wang, Y., Cheng, W., Guan, Y., Qi, J., Roberts, N. J., Wen, D., Cheng, Z., Shan, F., Zhao, Y. and Gu, J. 2023. The fine-scale movement pattern of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) responds to winter habitat permeability. – Wildl. Lett. 1: 119–130.
Whittington, J., Hebblewhite, M., Baron, R. W., Ford, A. T. and Paczkowski, J. 2022. Towns and trails drive carnivore movement behaviour, resource selection, and connectivity. – Movem. Ecol. 10: 17.
Wikenros, C., Gicquel, M., Zimmermann, B., Flagstad, Ø. and Åkesson, M. 2021. Age at first reproduction in wolves: Different patterns of density dependence for females and males. – Proc. R. Soc. B 288: 20210207.
Wikenros, C., Di Bernardi, C., Zimmermann, B., Åkesson, M., Demski, M., Flagstad, Ø., Mattisson, J., Tallian, A., Wabakken, P. and Sand, H. 2023. Scavenging patterns of an inbred wolf population in a landscape with a pulse of human-provided carrion. – Ecol. Evol. 13: e10236.
Yang, H., Han, S., Xie, B., Mou, P., Kou, X., Wang, T., Ge, J. and Feng, L. 2019. Do prey availability, human disturbance and habitat structure drive the daily activity patterns of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*)? – J. Zool. 307: 131–140.
Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. and Liberg, O. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. – Behav. Ecol. 25: 1353–1364.
Zimmermann, B., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O. and Andreassen, H. P. 2015. Predator-dependent functional response in wolves: from food limitation to surplus killing. – J. Anim. Ecol. 84: 102–112.
Zimmermann, B. et al. 2019. Elg i ulverevir: Predasjon og elgjakt. – Høgskolen i Innlandet.