Les loups et leurs proies craignent tous le « super prédateur » humain

Current Biology CellPress

Report

Wolves and their prey all fear the human "super predator"

Katharina Kasper,[1] Elise Say-Sallaz,[1] Michael Clinchy,[2] Noemi Pallari,[3,4] Maciej Szewczyk,[5] Marcin Churski,[1] Paulina A. Szafrańska,[1] Monika Gehrke,[1] Anna J. Kirsch,[1] Przemysław Dembek,[6] Phillipa Bates,[7] Jose M. Vila López,[1] Liana Y. Zanette,[2,8,9,10,*] and Dries P.J. Kuijper[1,8,9,*]

[1]Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Stoczek 1, 17-230 Białowieża, Poland
[2]Department of Biology, Western University, London, ON N6A 5B7, Canada
[3]Department of Life Sciences, University of Siena 53100 Siena, Italy
[4]National Biodiversity Future Center (NBFC) 90133 Palermo, Italy
[5]University of Gdańsk, Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk, Poland
[6]Wdecki Landscape Park, Center of Active Nature Conservation, Bydgoska 6, 86-150 Tleń, Poland
[7]Nottingham Trent University, 50 Shakespeare Street, Nottingham NG14FQ, UK
[8]These authors contributed equally
[9]Senior author
[10]Lead contact
*Correspondence: lzanette@uwo.ca (L.Y.Z.), dkuijper@ibs.bialowieza.pl (D.P.J.K.)
https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.09.018

Résumé

La peur du « grand méchant loup » domine une grande partie du discours public sur les conflits entre les humains et la faune sauvage, ainsi que de nombreuses recherches récentes sur l'écologie des grands carnivores.[1-9] Des enquêtes mondiales montrent que les humains tuent leurs proies à un rythme beaucoup plus élevé que les autres prédateurs,[10-12] et des expériences récentes ont démontré une peur correspondante des humains chez divers mammifères et les impacts qui en résultent au niveau des communautés.[13-24] Les humains tuent les loups à un rythme particulièrement élevé, [1,3,5,8, 10,25] mais la **peur** des humains chez les loups et les impacts qui en résultent sur la communauté n'ont pas encore été testés expérimentalement. [1,5,6,8, 14,21,26] En l'absence d'expériences, la **nocturnité** accrue des loups en présence d'humains est invoquée comme indiquant que les loups craignent les humains,[27-29] mais d'autres interprétations existent. Nous avons testé expérimentalement la peur des humains chez les loups et leurs proies ongulées et quantifié leur nocturnité dans un paysage Européen représentatif dominé par les humains[1,28] à l'aide de caméras-haut-parleurs automatisées diffusant des enregistrements d'humains, de chiens ou de contrôles non prédateurs (oiseaux).[14-20] Les loups et leurs proies craignaient tous significativement les humains. Les loups (n = 101 essais indépendants) et leurs proies (n = 225) étaient deux fois plus susceptibles de s'enfuir (p = 0,004) et deux fois plus rapides à abandonner le site (p < 0,001) en réponse à la présence d'humains par rapport aux témoins. Les loups et leurs proies étaient tous nocturnes, et tous étaient nettement plus nocturnes que les humains (p < 0,001). Nos résultats vérifient expérimentalement que la peur des humains piège les loups et leurs proies dans l'obscurité,[1,29,30] corroborant ainsi l'universalité de la peur des loups envers les humains,[28] et contribuant ainsi à recentrer le discours sur le conflit entre les humains et les loups, passant de loups apparemment intrépides[1,5,6] à des subventions alimentaires humaines expliquant mieux pourquoi les loups craintifs risquent des rencontres avec le « super prédateur » humain.[21,31-35]

RESULTATS et DISCUSSION

La peur des loups et la crainte qu'ils inspirent ont été au centre des recherches sur l'écologie des grands carnivores pendant plus de deux décennies[1,7-9] et ont largement influencé le discours sur les conflits entre les humains et la faune sauvage.[1-6] Les expériences menées pendant cette période ont démontré que la peur (réactions comportementales anti-prédateurs[21]) que les prédateurs inspirent chez les animaux sauvages vivant en liberté peut elle-même réduire les taux de croissance des populations de proies,[36,37] et que la peur des grands carnivores peut provoquer des cascades trophiques.[38-41] Il a été démontré que la peur que les humains inspirent aux grands carnivores, aux mésocarnivores et aux ongulés a à son tour des répercussions en cascade sur les ongulés, les rongeurs et les plantes[20-24] dans des expériences consistant simplement à diffuser des enregistrements de voix humaines. Des enquêtes mondiales sur « l'écologie unique des prédateurs humains »[10,11] montrent que les humains tuent les grands carnivores à un rythme plus de 9 fois supérieur à celui des prédateurs non humains, et que les humains tuent généralement les mammifères de taille moyenne et grande à un rythme beaucoup plus élevé que les autres prédateurs,[10,12] ce qui, combiné à l'utilisation de « technologies de mise à mort »[10,11] (par exemple, les chiens[10]), justifie que les humains soient considérés comme des « superprédateurs ».[10,21] Conformément à la létalité unique de l'humanité, de multiples expériences récentes ont démontré que la peur du superprédateur humain dépasse de loin celle des autres prédateurs chez divers carnivores, ongulés et marsupiaux à travers le monde.[13-20] Malgré l'attention longtemps portée aux loups et à la peur qu'ils inspirent, il n'existe toujours pas de tests expérimentaux sur les impacts au niveau des populations ou des communautés causés par la peur des loups, ni sur la question de savoir si et dans quelle mesure les loups craignent les humains.[1,5,6,8,14,21,26]

Les loups font partie des grands carnivores les plus chassés[10] et ont été chassés jusqu'à quasi-extinction dans une grande partie de l'Europe et des États-Unis.[1,3,5,6,25] La protection juridique dont ils ont bénéficié au cours des dernières décennies et la suffisance de leurs proies ont permis aux loups de réoccuper une grande partie de leur aire de répartition historique.[1-3,5,6] Cela a inévitablement conduit à une augmentation des rencontres entre les humains et les loups, souvent attribuées au fait que les loups auraient perdu leur peur des humains.[4-6] En l'absence de preuves expérimentales démontrant que les loups craignent les humains, leur comportement principalement nocturne a été interprété comme une indication de cette crainte,[27-29] mais cela n'est en aucun cas concluant. Il a été démontré expérimentalement que la peur des humains rend les animaux sauvages plus nocturnes,[3,23] et le danger mortel unique que représente le superprédateur humain pour les grands carnivores et les ongulés signifie que l'on peut s'attendre à ce que les loups et leurs proies deviennent plus nocturnes pour éviter les humains, principalement diurnes, piégeant ainsi le prédateur et la proie dans l'obscurité »[29,30] (Figure 1A).

Cependant, le même schéma pourrait se produire si les loups ne craignaient pas les humains, mais suivaient le changement nocturne de leurs proies motivé par la peur qu'elles ont des humains[7,30] (Figure 1B), comme cela pourrait être le cas lorsque les loups sont protégés tandis que les grands ongulés sont chassés. Si les loups sont nocturnes et leurs proies diurnes, cela pourrait être interprété comme la crainte des humains de piéger les loups dans l'obscurité et la crainte des loups de pousser leurs proies vers la lumière »,[30] (Figure 1C), mais cela reste discutable, car il faudrait expliquer pourquoi les proies craignent moins les superprédateurs

humains, pourtant beaucoup plus meurtriers.[9,14,21] La crainte des loups pourrait inciter leurs proies à devenir plus diurnes, et les loups à les traquer également[30] (Figure 1D), mais probablement uniquement en l'absence d'humains.[27,28]

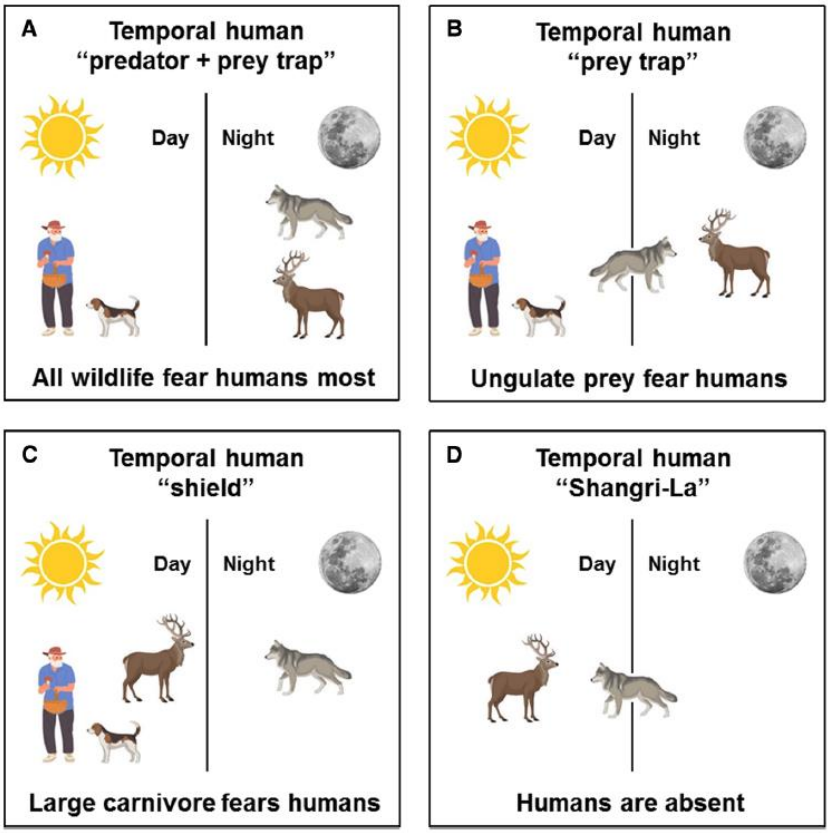


Figure 1. Effets potentiels de la peur des humains ou des loups sur l'activité diurne des loups et de leurs proies ongulées. (**A**) La peur primordiale des humains chez les loups et leurs proies ongulées pousse les deux espèces à devenir plus nocturnes afin d'éviter les humains, principalement actifs pendant la journée, piégeant ainsi le prédateur (le loup) et la proie dans l'obscurité. (**B**) La peur primordiale des humains piège les proies ongulées dans l'obscurité, ce qui pousse les loups à devenir plus nocturnes, non pas parce qu'ils craignent les humains, mais parce qu'ils suivent le comportement de leurs proies. (**C**) La peur des humains piège les loups dans l'obscurité, permettant à leurs proies de se « protéger » en s'associant avec des humains principalement diurnes, à condition que les proies craignent moins les humains que les loups, même si les humains sont manifestement plus mortels. (**D**) En l'absence d'humains, dans un « Shangri-La » sauvage, car exempt d'humains à craindre, la peur des loups pousse leurs proies à devenir plus diurnes, ce qui pousse les loups à faire de même, en suivant le comportement de leurs proies.

Nous avons mené la première expérience manipulatrice contrôlée visant à tester si le « grand méchant loup » craint le superprédateur humain, tout en testant simultanément de manière expérimentale si les proies des loups craignent également les humains, et en quantifiant la nocturnité des loups et de leurs proies ainsi que la diurnité des humains et des chiens. Nous y sommes parvenus à l'aide de systèmes automatisés de caméras et de haut-parleurs,[42] qui diffusaient des enregistrements d'humains (femmes et hommes parlant calmement), de chiens (aboyant) ou de contrôles non prédateurs (chants d'oiseaux), suivant un protocole bien établi[14-20] (voir les méthodes STAR pour plus de détails). Les animaux sauvages du monde entier craignent davantage les humains que les chiens, comme l'ont démontré de multiples expériences comparables,[3-17,19] mais les loups sont uniques en ce sens que les chiens sont des loups domestiqués,[43] et nous avons inclus les chiens dans le traitement en partie pour tester si la façon dont les loups réagissent aux chiens est unique. Nous avons enregistré les réactions de loups provenant de 10 meutes distinctes (identifiées génétiquement)[44] (n = 101 essais indépendants ; médiane n par meute = 9,5) et de quatre espèces proies des loups (cerfs élaphes, n = 41 ; chevreuils, n = 40 ; daims, n = 121 ; sangliers, n = 23 ; total n = 225

essais indépendants). Pour quantifier la peur, nous avons évalué (**1**) si les animaux s'enfuyaient et (**2**) le temps qu'il leur fallait pour abandonner le site.[4,20] L'expérience a été menée dans la forêt de Tuchola, en Pologne, qui est représentative des paysages dominés par l'homme que les loups sont en train de reconquérir.[1,28] Les loups ont été aperçus pour la première fois dans la forêt en 2005 et leur reproduction y a été confirmée pour la première fois en 2013. On estime actuellement à 15 le nombre de meutes.[45] La forêt est largement exploitée à des fins forestières et récréatives, notamment pour la chasse aux ongulés sauvages.[28] Bien que les loups soient protégés par la loi, des cas d'abattage illégal se produisent.[25]

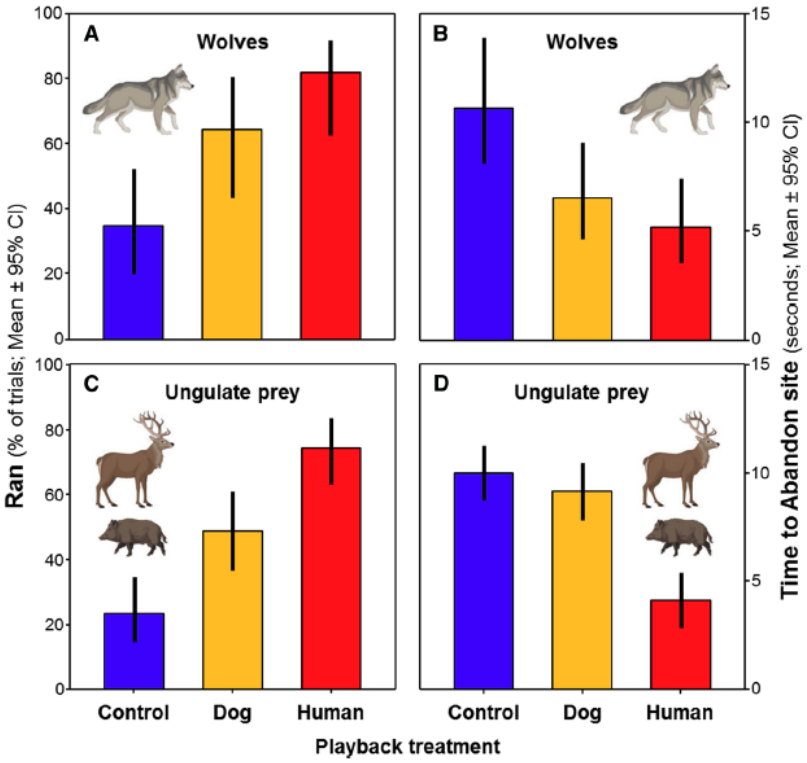


Figure 2. Les loups et leurs proies ongulées craignaient tous considérablement les humains (**A-D**). Les loups (**A**) fuyaient beaucoup plus souvent les humains (p = 0,004) et (**B**) abandonnaient le site beaucoup plus rapidement en présence d'humains (p < 0,001) que les loups témoins, tout comme leurs proies ongulées (cerfs élaphes, chevreuils, daims et sangliers), considérées dans leur ensemble, qui (**C**) fuyaient également beaucoup plus souvent les humains (p < 0,001) et (**D**) abandonnaient le site beaucoup plus rapidement en présence d'humains (p < 0,001) que les témoins. Les loups et leurs proies ongulées craignaient davantage les humains que les chiens, mais n'étaient pas effrayés par les chiens, car les ongulés (**C**) fuyaient significativement plus souvent les chiens (p = 0,005) et les loups (**B**) abandonnaient le site en un temps significativement plus court que les chiens (p = 0,030), par rapport aux témoins. Sont illustrés le pourcentage moyen (± intervalles de confiance [IC] à 95%) des essais indépendants (voir les méthodes STAR pour plus de détails ; loup, n = 101 ; proie ongulée, n = 225) dans lesquels les loups (**A**) et leurs proies ongulées (**C**) ont fui, et le temps moyen (± IC à 95%) (s) mis par les loups (**B**) et leurs proies ongulées (**D**) pour abandonner le site, en réponse à l'écoute de sons de contrôle, de chiens ou d'humains. Les détails concernant l'enregistrement des réponses des 10 meutes de loups génétiquement identifiées échantillonnées sont présentés dans la Figure S1. Les valeurs et les détails concernant les analyses des réponses de chaque espèce sont présentés dans les Tableaux S1 et S2. Voir également les vidéos S1 et S2.

La peur des humains prévaut chez les loups et leurs proies ongulées

Les loups et leurs proies craignaient tous considérablement le super prédateur humain (Figure 2 ; Tableau S1). Les loups fuyaient les humains deux fois plus souvent (2,4 fois) que les témoins (Figure 2A ; p = 0,004 ; Tableau S1 ; vidéo S1) et quittaient le site deux fois plus vite (2,1 fois) que les témoins en réponse à la présence humaine (Figure 2B ; p < 0,001 ;

Tableau S1 ; vidéo S1). Si l'on considère les quatre espèces d'ongulés proies dans leur ensemble, celles-ci fuyaient les humains plus de trois fois (3,4 fois) plus souvent que les témoins (Figure 2C ; $p < 0,001$; Tableau S1 ; vidéo S2) et quittaient le site plus de deux fois (2,4 fois) plus rapidement que les témoins en présence d'humains (Figure 2D ; $p < 0,001$; Tableau S1 ; vidéo S2). Considérées individuellement, les quatre espèces proies ont fui les humains significativement plus souvent que les témoins (toutes $p < 0,015$; Tableau S2), et toutes ont abandonné le site plus rapidement (fourchette = 1,5 à 3,6 fois) que les témoins, bien que ce dernier point n'ait été significatif que pour le daim ($p < 0,001$; Tableau S2), l'espèce ayant l'échantillon le plus important ($n = 84$).

Les loups et leurs proies craignaient tous davantage les humains que les chiens (Figure 2 ; vidéos S1 et S2). Les loups et leurs proies (les ongulés dans leur ensemble) ont montré pratiquement le même schéma et la même ampleur de réactions en fuyant davantage les humains que les chiens et davantage les chiens que les témoins (Figures 2A et 2C). Dans l'échantillon plus large concernant les proies ($n = 225$), ces différences de comportement étaient significatives ($p = 0,006$ et $p = 0,005$, respectivement ; Tableau S1), alors que dans l'échantillon plus petit concernant les loups ($n = 101$), elles ne l'étaient pas ($p = 0,303$ et $p = 0,099$, respectivement ; Tableau S1). Les loups et leurs proies ont également montré le même schéma en abandonnant le site plus rapidement face aux humains que face aux chiens, et plus rapidement face aux chiens que face aux témoins, mais ils ont différé dans l'amplitude relative de leurs réponses aux chiens. Alors que les loups ont abandonné le site significativement plus rapidement face aux chiens que face aux témoins (Figure 2B ; $p = 0,030$; Tableau S1), les ongulés ne l'ont pas fait (Figure 2D ; $p = 0,497$; Tableau S1). Individuellement, les quatre espèces de proies ont montré le même comportement de fuite et d'abandon face aux chiens que celui observé chez l'ensemble des proies (Figures 2C et 2D ; Tableau S2).

La peur des humains piège les loups et leurs proies ongulées dans l'obscurité

Les loups et leurs proies étaient tous plus actifs la nuit que le jour (Figure 3), ce qui, dans tous les cas, contrastait de manière significative et spectaculaire avec les humains et les chiens (tous $p < 0,001$; Tableau S3), qui étaient majoritairement diurnes et très rarement nocturnes. Les loups étaient 4,9 fois plus nocturnes que les humains, et leurs proies ongulées, considérées dans leur ensemble, étaient 4,3 fois plus nocturnes que les humains (Figure 3). Les loups et leurs proies, dans leur ensemble, ne différaient pas de manière significative dans leur nocturnité $p = 0,178$; Tableau S3), et la nocturnité des loups ne différait pas non plus de celle des sangliers, des cerfs élaphes ou des chevreuils, considérés individuellement (tous $p > 0,247$; Tableau S3). Les loups étaient 1,3 fois plus nocturnes que les daims, ce qui était significatif ($p = 0,029$; Tableau S3), mais les daims étaient néanmoins plus actifs la nuit que le jour et 3,8 fois plus nocturnes que les humains (Figure 3).

Nos résultats vérifient expérimentalement que la nocturnité des loups peut être directement attribuée à la peur du superprédateur humain qui piège à la fois le grand méchant loup et ses proies dans l'obscurité »[29,30] (Figures 1A, 2 et 3). Notre démonstration expérimentale corrobore l'universalité de la peur des loups envers les humains, comme l'indiquent les résultats récents des pièges photographiques à travers l'Europe,[28] y compris les nôtres, qui montrent que les loups sont nettement plus nocturnes dans plusieurs sites où les humains sont présents et où les loups ont des raisons de craindre, par rapport à la zone d'exclusion

nucléaire de Tchernobyl, où les humains sont effectivement absents et où les loups n'ont donc rien à craindre (Figure 1D).

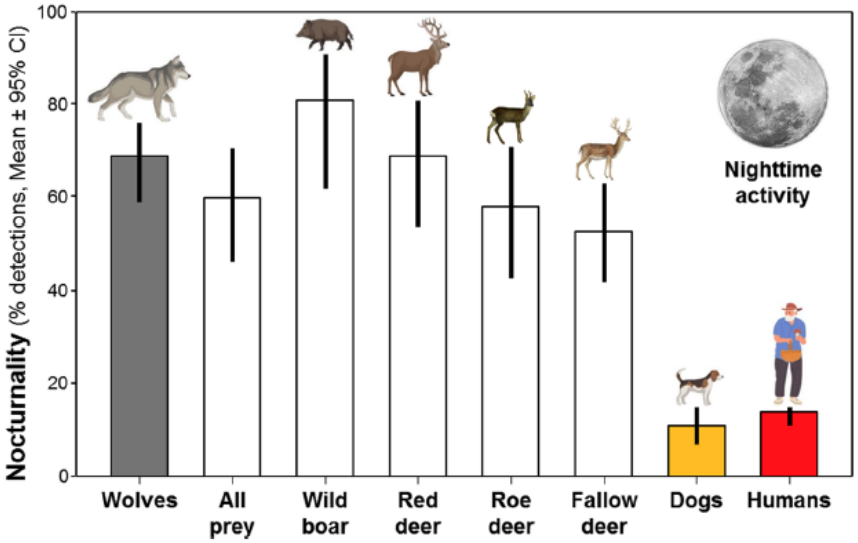


Figure 3. La nocturnité des loups et de leurs proies ongulées contrastait fortement avec celle des humains Les loups et leurs proies ongulées (sangliers, cerfs élaphes, chevreuils et daims) ont tous été détectés plus souvent par les caméras la nuit que pendant la journée, ce qui contrastait fortement avec les humains et les chiens (tous $p < 0,001$), qui ont été très rarement détectés la nuit. La nocturnité (% de détections nocturnes) des loups ne différait pas significativement de celle de l'ensemble des proies ongulées (« toutes les proies ») ($p = 0,178$) ou des sangliers, cerfs élaphes ou chevreuils considérés individuellement (tous $p > 0,247$), mais était significativement supérieure à celle des daims ($p = 0,029$). Le graphique montre le pourcentage moyen de détections nocturnes (intervalles de confiance à 95 %) concernant les loups (tous [nuit + jour] $n = 101$), toutes les proies ongulées ($n = 225$), les sangliers ($n = 23$), cerfs élaphes ($n = 41$), chevreuils ($n = 40$), daims ($n = 121$), chiens ($n = 316$) et humains ($n = 4\,797$). Les valeurs et les détails concernant les analyses du comportement de chaque espèce sont présentés dans le Tableau S3.

Nos résultats confirment également de manière expérimentale que la nocturnité des ongulés (Figure 3) peut être directement attribuée à l'impact net de leur peur simultanée des loups et des humains[30] (Figure 1), lorsqu'ils sont combinés avec les résultats d'une expérience récente comparable sur la même espèce.[20] L'expérience comparable a démontré que ces ongulés craignent considérablement les humains (comme nous le rapportons ; Figures 2C et 2D), craignent considérablement les loups et craignent considérablement plus les humains que les loups.[20] Pris en étau entre leur peur des loups et des humains, la force relative de tout changement temporel dans le comportement de ces ongulés fournit une mesure de l'impact relatif de ces peurs concurrentes.[21,30] L'absence de différence significative dans la nocturnité entre les loups et leurs proies ongulées dans leur ensemble, ou les sangliers, des cerfs élaphes ou des chevreuils, considérés individuellement, et la différence significative et spectaculaire entre la nocturnité des ongulés et la diurnité des humains (Figure 3), corroborent fortement le fait que la peur du superprédateur humain a un impact beaucoup plus important sur le comportement de ces ongulés que leur peur du grand méchant loup. Si les daims ont montré une légère réduction de leur nocturnité attribuable à leur crainte des loups, ils ne se sont en aucun cas « protégés » en s'associant temporairement aux humains (Figure 1C), mais ont au contraire maintenu une séparation temporelle beaucoup plus importante avec les humains qu'avec les loups (Figure 3), **démontrant** ainsi l'impact beaucoup plus important causé par la crainte des humains. Il est essentiel de noter que le seul avantage que les daims pouvaient tirer du changement temporaire de leur comportement était une réduction du danger. La plupart des études prétendant démontrer l'existence d'un « bouclier » humain (Figure 1C) ne tiennent pas compte et ne contrôlent pas le fait que le risque d'association avec les humains

s'accompagne souvent d'avantages tels qu'un accès beaucoup plus facile à la nourriture ou à d'autres ressources.[9,14,21]

Importance écologique et conservation

La peur primordiale du superprédateur humain imprégnait la communauté des grands mammifères que nous avons étudiée en Pologne (Figure 2), tout comme cela a été démontré expérimentalement dans les communautés d'ongulés ailleurs en Europe, dans les communautés de mammifères de la savane en Afrique du Sud et dans les communautés de marsupiaux en Australie. **De même**, la peur des humains a été démontrée expérimentalement chez certaines espèces de carnivores et d'ongulés en Europe, en Amérique du Nord et en Asie.[13,15-18] Tout comme nous le rapportons chez les loups (Figures 2A et 2B), il a été démontré expérimentalement que les léopards, les hyènes et les couguars craignent considérablement les humains et les craignent davantage que les autres grands carnivores (plus que les lions, chez les léopards et les hyènes[14] ; plus que les chiens, chez les couguars[15]).

La plupart des expériences antérieures ont testé les réactions face aux humains et aux chiens, soit parce que les chiens sont utilisés pour la chasse, soit parce qu'ils sont les seuls grands carnivores existants.[19] Les loups ont fui les humains 1,3 fois plus souvent que les chiens (Figure 2A), ce qui se situe dans la fourchette = 1,3-5,0 fois, médiane = 1,9 fois) rapportée dans plusieurs expériences antérieures sur diverses espèces concernant la peur relative des humains par rapport aux grands carnivores existants.[14,19] À cet égard et à tous les autres égards, la peur des humains chez les loups, démontrée expérimentalement ici (Figures 2A et 2B), correspond, par son schéma et son ampleur, aux preuves expérimentales de plus en plus nombreuses selon lesquelles les animaux sauvages du monde entier craignent le plus le superprédateur humain.[14,19]

Il est important de noter que la protection juridique accordée aux loups de la forêt de Tuchola ne leur a pas fait perdre leur peur des humains. Bon nombre des expériences susmentionnées visant à tester la peur des humains chez les animaux sauvages ont été menées dans des zones protégées ou sur des espèces protégées, comme les loups de Tuchola, et aucun de ces animaux protégés ne semble avoir perdu sa peur des humains.[13,14,18,19] Même si les humains ne tuaient plus, la peur des humains pourrait persister, tout comme la peur des prédateurs qui ne tuent plus, car ils ont été exterminés, a été démontrée expérimentalement comme persistant pendant plusieurs générations chez divers mammifères.[13,16,46,47] Mais cela n'a pas d'importance, car cela ne serait pertinent que dans les cas où les humains sont effectivement absents, comme à Tchernobyl,[28] car la protection juridique n'empêche pas les tueries légales et n'élimine pas les tueries illégales. Par exemple,[48] les tueries légales, à des fins de gestion, etc., représentaient 27% de la mortalité des loups, et les tueries illégales représentaient au moins 37% supplémentaires, dans quatre populations de loups menacées d'extinction et protégées par la loi aux États-Unis. Les chiffres en Europe sont comparables.[1,25] Nous faisons référence tout au long du document au « grand méchant loup », car des études récentes indiquent qu'aux États-Unis et en Europe, la peur et l'animosité du public à l'égard du grand méchant loup dépassent de loin celles envers tout autre grand carnivore, ce qui contribue à expliquer la persécution historique et les taux élevés de mise à mort illégale des loups, ainsi que la récente pression visant à supprimer la protection juridique des loups.[2,4-6,25] La peur des loups explique en outre les inquiétudes concernant le fait que les loups « perdent leur peur » des humains, car cela représente une perte de contrôle sur les loups, qui sont alors perçus

comme des loups « problématiques ».[1,5,6] Démontrer expérimentalement que les loups craignent les humains, comme nous l'avons fait, et comprendre pleinement pourquoi ils le font[1,2,5,6,10,25,48] sont donc deux éléments essentiels pour aller au-delà de la question des loups problématiques intrépides.

La conservation et la gestion des loups peuvent immédiatement tirer profit de la certitude que le grand méchant loup craint le super prédateur humain. En inspirant la plus grande crainte aux loups, la présence humaine peut clairement constituer l'un des moyens de dissuasion comportementale les plus puissants à leur égard.[5,14,19,31,49] Simuler la présence humaine à l'aide d'enregistrements est un moyen efficace d'exploiter cette peur des humains, comme l'ont démontré des expériences récentes qui ont dissuadé les couguars,[23] les cerfs,[2] les rhinocéros,[50] les coyotes et les éléphants (LY.Z., données non publiées) de vastes zones pendant de longues périodes. La certitude que les loups craignent les humains est également très utile pour recentrer l'attention sur ce qui contrebalance cette peur, plutôt que sur la question de savoir si les loups sont intrépides. La peur (comportement anti-prédateur) concerne principalement la nourriture : éviter de devenir de la nourriture tout en essayant de trouver de la nourriture. Il est essentiel de se concentrer sur ce **compromis** fondamental entre le risque et la récompense pour identifier où se situe le problème. Il a été démontré expérimentalement que la perception selon laquelle certains animaux ont perdu leur peur des humains est attribuable au fait qu'ils ne tiennent pas compte de la nourriture surabondante et de qualité supérieure dont les humains sont normalement entourés.[32] Nos résultats expérimentaux (Figures 2A et 2B) et ceux démontrant la peur omniprésente des humains chez les animaux sauvages à travers le monde[14,19] indiquent clairement que tout loup apparemment intrépide est plus probablement un loup affamé qui prend le risque de s'approcher des humains pour obtenir une bouchée de notre « super nourriture ».[21] Dans cette optique, le problème est de savoir comment empêcher le loup d'accéder à notre nourriture, et non pas qu'il existe un loup sans crainte qui pose problème. La littérature spécialisée aborde largement la question de la réduction des subventions alimentaires humaines aux loups et les moyens d'y parvenir.[1,33-35] Nos preuves ajoutent qu'il n'y a en fait aucun autre problème à traiter, aucun grand méchant loup qui n'ait pas peur du super prédateur humain.

MODÈLE EXPÉRIMENTAL ET DÉTAILS SUR LES SUJETS

Zone d'étude, sites et sujets

La forêt de Tuchola est un paysage Européen représentatif de la faune sauvage dominée par l'homme,[1,28] composé de plantations de pins généreusement entremêlées de zones de loisirs, de terres agricoles et de petites villes et villages. L'expérience a été menée sur 24 sites répartis sur une superficie d'environ 1 100 km² centrée sur 53,601° N et 18,188° E (Figure S1). La sélection des sites a nécessité la mise en place d'au moins deux sites dans l'aire de répartition active de chacune des 10 meutes de loups identifiées dans la région[44,45] (Figure S1). L'expérience a été menée pendant 15 semaines, de la fin de l'été à la fin de l'automne (août-décembre), pendant la saison de chasse aux ongulés.

Nous avons déployé un système automatisé de **caméra-haut-parleur** (Automated Behavioural Response ; ABR) par site, qui fonctionnait 24 heures sur 24 sans la présence d'un observateur, et enregistrait les réactions des animaux aux traitements de lecture.[42] Nous

avons évalué les réactions aux traitements chez les loups (*Canis lupus*) et quatre espèces d'ongulés dont ils se nourrissent (cerf élaphe, *Cervus elaphus* ; chevreuil, *Capreolus capreolus* ; daim, *Dama dama* ; sanglier, *Sus scrofa*). Les sujets étaient donc tous les individus de ces cinq espèces qui déclenchaient une ABR, ainsi que tous les humains ou chiens domestiques qui faisaient de même. L'activité diurne a été quantifiée à partir des enregistrements ABR. Toute présence humaine, que ce soit à pied, à vélo ou à cheval, ou dans ou sur un véhicule motorisé, a été incluse dans notre quantification de l'activité diurne humaine.

Nous avons enregistré n = 101 essais indépendants de réponses des loups aux traitements et n = 225 essais indépendants de réponses de leurs proies ongulées aux traitements. Nous définissons les « essais indépendants » de réponses aux traitements comme dans les expériences ABR précédentes, à savoir l'enregistrement (ou les enregistrements) de la réponse d'une espèce à un traitement de lecture séparé par > 60 min depuis la dernière fois que l'espèce a entendu ce traitement sur ce site.[14-16,19,20] Les détections humaines (n = 4 797) ou canines (n = 316) ont été définies de manière similaire comme indépendantes si elles étaient séparées par plus de 60 minutes. Il convient de noter que cette durée est plus prudente que les 30 minutes utilisées pour définir l'indépendance dans la plupart des études utilisant des pièges photographiques.[14-16] Comme plusieurs loups ont été enregistrés dans une seule vidéo à certaines occasions (par exemple, les 3e et 4e clips de la vidéo S1), le nombre total d'enregistrements de loups était de n = 125. **De même**, comme des groupes d'ongulés, en particulier des sangliers, ont été enregistrés dans une seule vidéo à certaines occasions (par exemple, le premier clip de la vidéo S2), le nombre total d'enregistrements d'ongulés était de n = 292. Si plusieurs individus figuraient dans une vidéo, leurs réponses n'étaient pas considérées comme indépendantes, ce qui a été pris en compte dans les analyses statistiques. Cette recherche a été menée conformément à la loi Polonaise sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques ou éducatives (2015) et a été approuvée par les directions régionales compétentes en matière de protection de l'environnement. Comme il s'agissait d'une expérience de piégeage photographique sur des individus vivant en liberté, les sujets comprenaient toutes les espèces, tous les nombres, tous les âges et tous les sexes d'individus qui ont déclenché l'ABR. Les juvéniles étaient rares et, comme leurs réactions étaient considérées comme dépendantes de celles de leurs parents, seules celles des adultes ont été évaluées. Les loups étant notre principal sujet d'intérêt, le sexe n'a pas été pris en compte dans les analyses, car il n'était pas possible de l'identifier de manière fiable chez les loups.

Justification et conception de l'expérience

Comme indiqué dans le texte principal, aucune expérience manipulatrice contrôlée n'avait auparavant testé si les loups craignaient les humains.[1,8,14,21,26] Une étude récente a rapporté l'enregistrement d'une seule vidéo d'un loup entendant un enregistrement humain,[26] à partir duquel il s'est enfui, il s'agit donc d'une anecdote, mais pas d'un test. L'objectif de notre expérience était de tester le degré relatif de peur que les humains inspirent aux loups et à leurs proies ongulées. Darwin a discuté de l'absence de « peur » des humains chez les oiseaux des îles Galápagos, comme en témoigne le fait qu'ils ne s'enfuient pas à l'approche d'un prédateur dangereux (lui-même), de sorte que l'évaluation de la peur sur la base de la force des réactions anti-prédateurs est bien établie.[21] Pour démontrer une réaction anti-prédateur, un animal doit percevoir un risque de prédation.[1,36,37] Percevoir implique à la fois sentir et comprendre. En d'autres termes, l'objectif de l'expérience était de quantifier la compréhension qu'ont les loups et leurs proies du danger relatif que représentent les

humains.[21] Notre expérience n'est pas une expérience sur l'écologie sensorielle, mais une expérience sur l'écologie **cognitive**.[21] **Par conséquent**, l'expérience a été conçue pour contrôler ou éliminer autant que possible les variations sensorielles brutes. Comme détaillé ci-dessous, cela a été réalisé à trois niveaux : (**1**) le site ; (**2**) le son ; et (**3**) la mise en scène. Les variations entre les sites ont été contrôlées en diffusant les trois traitements (humains, chiens, témoins) sur chaque site, ce qui a permis d'effectuer des prélèvements répétés sur chaque site.[4,16] Les variations dans les caractéristiques sonores brutes telles que le niveau de décibels et le taux d'apparition ont été contrôlées en s'assurant qu'elles étaient équivalentes dans tous les traitements.[36,37] **Enfin**, les variations au sein d'un même site ont été contrôlées en « mettant en scène » les animaux lorsqu'ils entendaient la lecture, par exemple en utilisant la conjonction de routes ou le positionnement de barrières pour les maintenir en place.[14,42]

Les traitements ont été conçus pour tester de manière exhaustive la **peur** relative des humains en incluant à la fois : (**1**) un contrôle négatif, non prédateur (oiseaux), censé ne provoquer qu'une simple réaction de sursaut (« jump-scare ») (par exemple, début du 5e clip dans la vidéo S2)[46] ; et (**2**) un contrôle positif, prédateur (chiens), censé provoquer la réponse la plus forte à un prédateur non humain.[13-16,19] Les contrôles positifs dans des expériences ABR comparables antérieures ont inclus des grands carnivores, tels que des lions et des léopards[14,18] ; tandis que des chiens ont été utilisés comme contrôles positifs dans d'autres expériences ABR car, comme ici, les chiens sont les seuls grands carnivores existants pouvant servir de comparaison.[15-17,19,20] Comme indiqué dans le texte principal, l'utilisation de chiens comme contrôle positif dans la présente expérience a apporté une dimension supplémentaire, car les loups sont des chiens domestiqués.[43] On peut imaginer[21] que les loups aient perçu le danger posé par un congénère comme étant plus grand que celui posé par un prédateur, et que la réponse aux chiens ait donc été plus forte que celle aux humains.

Pour réaliser l'échantillonnage à mesures répétées mentionné ci-dessus sur chaque site, les trois traitements de lecture ont été diffusés sur chaque site en programmant l'ABR pour changer le traitement diffusé s'il était déclenché, toutes les 15 minutes. À titre d'exemple, si le déclenchement avait lieu entre 00h00 et 00h15, un traitement serait diffusé, par exemple celui des chiens, entre 00h15 et 00h30, un autre serait diffusé, par exemple celui des humains, et ainsi de suite.[14, 16,19,20] Afin de garantir que la diffusion des traitements soit **équilibrée** et **aléatoire** tout au long du cycle diurne, chaque ABR a été programmé pour diffuser les trois traitements dans un ordre aléatoire, puis de recommencer dans un ordre aléatoire différent, tout en évitant de diffuser le même traitement pendant plus de 15 minutes, et ainsi de suite, jusqu'à ce que le cycle complet de 24 heures soit pris en compte.[14,16,19,20] Une randomisation supplémentaire a été assurée en programmant différents ABR avec des séquences différentes. Avant utilisation, nous avons vérifié que chaque séquence programmée était exempte d'effets d'ordre potentiels.

Une lecture était diffusée chaque fois que le piège photographique de l'ABR était déclenché, commençant 3 secondes après le début de l'enregistrement vidéo et se poursuivant pendant 10 secondes. Des expériences ABR antérieures ont montré qu'un délai de 3 secondes est suffisant pour identifier un changement de comportement, par exemple un animal qui marche commence à courir, démontrant ainsi qu'il réagit à la lecture.[14,42] Un délai de 3 secondes, combiné à une « mise en scène » minutieuse (décrite ci-dessous), a également

permis de s'assurer que l'animal se trouvait dans une position optimale pour observer sa réaction (par exemple, 4e clip de la vidéo S2).[14,42]

Nous avons utilisé 10 exemples de chaque traitement de lecture afin de nous assurer que les réponses concernaient la catégorie de sons (par exemple, les vocalisations humaines) plutôt que les spécificités d'un exemple particulier.[13] L'exemple d'un traitement qui a été joué lorsque l'ABR a été déclenché a été sélectionné au hasard.[14,16,19,20] Les exemples choisis étaient familiers aux animaux de la région. afin de contrôler les variations possibles dues à la nouveauté, et comprenaient donc des humains parlant Polonais et des vocalisations d'oiseaux locaux courants.[14,16,19,20] Les exemples humains (5 femmes et 5 hommes) comprenaient une personne parlant Polonais, calmement et de manière neutre, sans exprimer d'alarme ou de menace, afin de simuler des conversations entendues par hasard.[14-20,22] Les exemples canins comprenaient des races courantes, par exemple des bergers allemands, des dobermans et des chiens de chasse. Afin de composer un contrôle optimal, non prédateur, composé de vocalisations d'animaux hétérospécifiques inoffensifs, nous avons utilisé les vocalisations de corneilles mantelés (*Corvus cornix*) et de chouettes hulottes (*Strix aluco*), diffusées respectivement pendant la journée et la nuit.[14,16,20] Les vocalisations d'oiseaux ont été conçues et traitées comme un seul traitement (contrôles) dans nos analyses.[4,16] Les fichiers audio provenaient d'archives en ligne et d'enregistrements personnels.

Les diffusions ont été standardisées à un volume de 60 dB à 10 m, afin de simuler le volume d'une conversation humaine normale et d'être audibles sans pour autant effrayer les animaux se trouvant dans la zone de détection de 15 m du capteur de mouvement de la caméra.[14-16,19] La « mise en scène », détaillée ci-dessous, a permis de s'assurer que les animaux se trouvaient généralement à 10 m du haut-parleur lors de la diffusion de la lecture. Le début de chaque lecture a également été standardisé afin de garantir un volume proche de 60 dB dès le départ, afin d'éviter toute confusion avec le « temps nécessaire pour abandonner le site », qui se produirait si le son augmentait progressivement, car cela introduirait une variation dans le moment où les animaux entendent la lecture pour la première fois.[14,20]

DÉTAILS DE LA MÉTHODE

Procédures sur le terrain

Sur chacun des 24 sites ABR, nous avons créé un espace auditif et visuel cohérent dans lequel nous avons mis en scène l'enregistrement des réactions des animaux aux diffusions, en suivant un protocole bien établi développé lors d'expériences ABR précédentes.[14-16,19,22,42] Pour commencer, tous les ABR ont été déployés à des intersections de chemins forestiers, ce qui a permis à la fois de canaliser les animaux vers l'intersection et de normaliser les conditions physiques dans lesquelles les enregistrements ont été entendus et les réactions des animaux observées (illustré très clairement dans le 6e clip de la vidéo S1 et les clips 4 et 5 de la vidéo S2). Sur chaque site, nous avons ensuite localisé un arbre à 10 m de l'intersection et avons fixé la caméra de l'ABR à l'arbre à une hauteur de 2,8 m et positionné le haut-parleur connecté à 0,7 m directement au-dessus de la caméra, ce qui a permis de s'assurer que les animaux se trouvaient à 10 m du haut-parleur lorsqu'ils entendaient la lecture et donc à un volume de 60 dB. **Enfin**, pour nous assurer davantage que les animaux se trouvaient à 10 m du haut-parleur, nous les avons éloignés de la zone immédiate de l'ABR en empilant des débris de bois dans un rayon de 5 m autour de l'arbre équipé de l'ABR.[14,42]

Quantification des réactions de peur

Nous avons quantifié (**A**) si les animaux couraient en réponse à un enregistrement (oui ou non), car la course (la fuite) est l'une des mesures comportementales les plus simples de la peur et était reconnaissable chez toutes les espèces.[14] Nous avons défini la course comme le fait de faire trois pas rapides ou plus.[14] Pour être considéré comme courant en réponse à l'enregistrement, l'animal devait être visible avant et après le début de l'enregistrement et ne pas être déjà en train de courir.[14,16] Nous avons quantifié (**B**) le « temps nécessaire pour abandonner le site » en calculant le temps (en secondes) écoulé entre le début de la lecture et la dernière fois où l'animal était visible, ou la fin de la vidéo.[14,20] La course et le temps nécessaire pour abandonner le site sont des mesures complémentaires de la peur et ne sont en aucun cas redondantes.[14] À titre d'illustration, les animaux peuvent s'enfuir rapidement du site (par exemple, clips 1 à 4 de la vidéo S1), ou ils peuvent courir, s'arrêter, puis quitter le site plus lentement (par exemple, le loup le plus à gauche dans le 5e clip de la vidéo S1) ; dans les deux cas, les animaux ont couru, et il est essentiel de quantifier en plus le temps d'abandon pour différencier ces réponses facilement distinguables. La nécessité de quantifier les deux mesures de la peur est illustrée dans cette expérience par les réponses respectives significatives et non significatives des ongulés face aux chiens, en termes de course et de temps nécessaire pour abandonner le site (Figures 2C et 2D). Si plusieurs individus d'une même espèce étaient visibles, nous avons quantifié les réactions des cinq individus les plus proches et avons pris leur réponse moyenne (course, sous forme de binôme ; arrondi à la hausse si ≥ 0,5) ou médiane (temps avant l'abandon) comme représentative de la réaction dans cette vidéo.[14,20] Nous avons assuré une fiabilité élevée entre les observateurs grâce à des tests préliminaires parmi les observateurs, et conformément à la procédure expérimentale standard, les observateurs ignoraient le traitement (c'est-à-dire que les vidéos étaient sans son).[14]

Quantification de la nocturnité

Nos données sur la nocturnité des loups sont directement comparables à celles rapportées dans la récente enquête européenne sur la nocturnité des loups décrite dans le texte principal,[28] car nos données sur les loups ont été incluses dans cette enquête. **En conséquence**, nous avons utilisé la définition du jour et de la nuit décrite dans l'article de l'enquête, qui se rapporte au début et à la fin du crépuscule civil[28] (qui a donc varié en fonction de la durée variable des journées au cours des 15 semaines d'étude), et nous avons effectué des analyses comparables à celles utilisées dans l'article de l'enquête, dans notre comparaison ici de la nocturnité des loups, de leurs proies et des humains.

QUANTIFICATION ET ANALYSE STATISTIQUE

Les effets du traitement illustrés dans la Figure 2 et présentés dans le Tableau S1 ont été analysés à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) avec le traitement par lecture comme facteur fixe, et l'identifiant du fichier vidéo (pour tenir compte de la non-indépendance des réponses lorsqu'il y avait plus d'un individu dans une vidéo) et l'identité de l'espèce (lors de l'analyse des proies) inclus comme effets aléatoires ; avec (**A**) Ran (oui ou non) analysé à l'aide d'une distribution binomiale et d'une fonction de liaison logit ; et (**B**) Temps nécessaire pour abandonner le site analysé à l'aide d'une distribution binomiale négative tronquée à zéro et d'une fonction de liaison logit dans le cas des loups, ou de

données transformées par Box-Cox dans le cas des proies.[14] Les tests post-hoc par paires comparant les réponses entre les traitements ont tous été corrigés pour les comparaisons multiples (Tableau S1).

Afin de vérifier si la peur des humains chez les loups était robuste et cohérente, qu'il fasse nuit ou jour, ou qu'il y ait plus ou moins d'activité humaine sur un site, nous avons évalué s'il existait des interactions significatives entre l'ampleur des réponses des loups aux traitements de lecture et l'une ou l'autre de ces variables (période diurne, activité humaine), en effectuant des tests comparatifs du rapport de vraisemblance entre les GLMM avec ou sans terme d'interaction. Les sites ont été classés comme ayant plus ou moins d'activité humaine en fonction du fait que les détections humaines sur le site étaient supérieures ou inférieures à la médiane de tous les sites. Les résultats de ces analyses (Tableau S1) démontrent que les effets du traitement illustrés dans la Figure 2 concernant les loups sont représentatifs de leurs réponses tant pendant la nuit que pendant la journée, et qu'il y ait plus ou moins d'activité humaine.

Afin de compléter et de corroborer nos GLMM des réponses des proies ongulées dans leur ensemble en termes de Ran et de temps d'abandon du site (Figure 2 ; Tableau S1), nous avons effectué des tests non paramétriques simples et robustes sur les réponses de chacune des quatre espèces de proies ongulées considérées individuellement en termes de Ran et de temps d'abandon du site (Tableau S2).[14] Afin de tenir compte de la non-indépendance lorsqu'il y avait plus d'un individu dans une vidéo, nous avons pris la réponse moyenne (Ran) ou médiane (temps d'abandon du site) comme représentative de la réaction dans cette vidéo.[14,20] comme décrit ci-dessus. Nous avons utilisé les tests exacts bilatéraux de Fisher pour évaluer les effets du traitement sur le pourcentage d'essais dans lesquels les proies ont couru, et les tests *U* de Mann-Whitney pour évaluer les effets du traitement sur le temps nécessaire pour abandonner le site.[14]

Afin de comparer la nocturnité des loups et de leurs proies ongulées (dans leur ensemble [« Toutes les proies »] et en tant qu'espèces individuelles) à celle des humains et des chiens, nous avons réalisé des GLMM comparant les taux de détection nocturne et diurne entre les espèces (par exemple, les loups et les humains), en incluant le site ABR et la semaine d'échantillonnage comme effets aléatoires, afin de tenir compte des effets potentiels de la variation spatiale et temporelle de l'activité humaine (ou canine) (Tableau S3). Il convient de noter que ce qui est représenté graphiquement pour « Toutes les proies » dans la Figure 3 est le pourcentage de détections nocturnes considérant toutes les détections d'ongulés dans leur ensemble, quelle que soit l'espèce. Afin de compléter et de corroborer le contraste entre la nocturnité des loups et celle de leurs proies par rapport aux humains (et aux chiens), nous avons effectué des tests exacts bilatéraux non paramétriques simples et robustes de Fisher pour comparer les détections nocturnes et diurnes entre les espèces, afin d'évaluer s'il existait des différences significatives en matière de nocturnité entre les loups et leurs proies (dans leur ensemble (« Toutes les proies » et en tant qu'espèces individuelles ; Tableau S3).14

REFERENCES

1. Kuijper, D.P.J., Diserens, T.A., Say-Sallaz, E., Kasper, K., Szafrańska, P. A., Szewczyk, M., Stępniak, K.M., and Churski, M. (2024). Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. J. Appl. Ecol. *61*, 906–921. https://doi.org/10.1111/1365-2664.14602.
2. Treves, A., Naughton-Treves, L., and Shelley, V. (2013). Longitudinal analysis of attitudes toward wolves. Conserv. Biol. *27*, 315–323. https://doi.org/10.1111/cobi.12009.
3. Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J.V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., et al. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. Science *346*, 1517–1519. https://doi.org/10.1126/science.1257553.
4. Penteriani, V., Delgado, M.D.M., Pinchera, F., Naves, J., Fernández-Gil, A., Kojola, I., Härkönen, S., Norberg, H., Frank, J., Fedriani, J.M., et al. (2016). Human behaviour can trigger large carnivore attacks in developed countries. Sci. Rep. *6*, 20552. https://doi.org/10.1038/srep20552.
5. Anderson, R.M., Charnley, S., Epstein, K., Gaynor, K.M., Martin, J.V., and McInturff, A. (2023). The socioecology of fear: A critical geographical consideration of human-wolf-livestock conflict. Can. Geogr. *67*, 17–34. https://doi.org/10.1111/cag.12808.
6. Barmoen, M., Bærum, K.M., and Mathiesen, K.E. (2024). Living with wolves: A worldwide systematic review of attitudes. Ambio *53*, 1414–1432. https://doi.org/10.1007/s13280-024-02036-1.
7. Laundré, J.W., Hernández, L., and Altendorf, K.B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. Can. J. Zool. *79*, 1401–1409. https://doi.org/10.1139/z01-094.
8. Say-Sallaz, E., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H., and Valeix, M. (2019). Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: Mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. Biol. Conserv. *235*, 36–52. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.044.
9. Darimont, C.T., and Shukla, I. (2023). When the enemy of an enemy is no friend. Science *380*, 691–692. https://doi.org/10.1126/science.adh9166.
10. Darimont, C.T., Fox, C.H., Bryan, H.M., and Reimchen, T.E. (2015). The unique ecology of human predators. Science *349*, 858–860. https://doi.org/10.1126/science.aac4249.
11. Darimont, C.T., Cooke, R., Bourbonnais, M.L., Bryan, H.M., Carlson, S.M., Estes, J.A., Galetti, M., Levi, T., MacLean, J.L., McKechnie, I., et al. (2023). Humanity's diverse predatory niche and its ecological consequences. Commun. Biol. *6*, 609. https://doi.org/10.1038/s42003-023-04940-w.
12. Hill, J.E., DeVault, T.L., and Belant, J.L. (2019). Cause-specific mortality of the world's terrestrial vertebrates. Glob. Ecol. Biogeogr. *28*, 680–689. https://doi.org/10.1111/geb.12881.
13. Clinchy, M., Zanette, L.Y., Roberts, D., Suraci, J.P., Buesching, C.D., Newman, C., and Macdonald, D.W. (2016). Fear of the human "super predator" far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. Behav. Ecol. *27*, 1826–1832. https://doi.org/10.1093/beheco/arw117.
14. Zanette, L.Y., Frizzelle, N.R., Clinchy, M., Peel, M.J.S., Keller, C.B., Huebner, S.E., and Packer, C. (2023). Fear of the human "super predator" pervades the South African savanna. Curr. Biol. *33*, 4689–4696.e4. https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.089.
15. Suraci, J.P., Smith, J.A., Clinchy, M., Zanette, L.Y., and Wilmers, C.C. (2019). Humans, but not their dogs, displace pumas from their kills: an experimental approach. Sci. Rep. *9*, 12214. https://doi.org/10.1038/s41598-019-48742-9.
16. Crawford, D.A., Conner, L.M., Clinchy, M., Zanette, L.Y., and Cherry, M.J. (2022). Prey tells, large herbivores fear the human 'super predator'. Oecologia *198*, 91–98. https://doi.org/10.1007/s00442-021-05080-w.
17. Bhardwaj, M., Lodnert, D., Olsson, M., Winsvold, A., Eilertsen, S.M., Kjellander, P., and Seiler, A. (2022). Inducing fear using acoustic stimuli – a behavioral experiment on moose (*Alces alces*) in Sweden. Ecol. Evol. *12*, e9492. https://doi.org/10.1002/ece3.9492.
18. Liu, M., McShea, W.J., Wang, Y., Xia, F., Shen, X., and Li, S. (2023). Ungulates' behavioral responses to humans as an apex predator in a hunting-prohibited area of China. Animals (Basel) *13*, 845. https://doi.org/10.3390/ani13050845.
25. Nowak, S., Żmihorski, M., Figura, M., Stachyra, P., and Mysłajek, R.W. (2021). The illegal shooting and snaring of legally protected wolves in Poland. Biol. Conserv. *264*, 109367. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109367.
26. Zeller, K.A., Ditmer, M.A., Squires, J.R., Rice, W.L., Wilder, J., Delong, D., Egan, A., Pennington, N., Wang, C.A., Plucinski, J., et al. (2024). Experimental recreationist noise alters behavior and space use of wildlife. Curr. Biol. *34*, 2997–3004.e3. https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.05.030.
27. Martínez-Abraín, A., Llinares, Á., Llaneza, L., Santidrián Tomillo, P., Pita-Romero, J., Valle-García, R.J., Formoso-Freire, V., Perina, A., and Oro, D. (2023). Increased grey wolf diurnality in southern Europe under human-restricted conditions. J. Mammal. *104*, 846–854. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad003.
28. Smith, A.F., Kasper, K., Lazzeri, L., Schulte, M., Kudrenko, S., Say-Sallaz, E., Churski, M., Shamovich, D., Obrizan, S., Domashevsky, S., et al. (2024). Reduced human disturbance increases diurnal activity in wolves, but not Eurasian lynx. Glob. Ecol. Conserv. *53*, e02985. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02985.
29. Gaynor, K.M., Hojnowski, C.E., Carter, N.H., and Brashares, J.S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. Science *360*, 1232–1235. https://doi.org/10.1126/science.aar7121.
30. Bonnot, N.C., Couriot, O., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., De Groeve, J. E., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Kröschel, M., et al. (2020). Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. J. Anim. Ecol. *89*, 132–145. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13161.
31. Kuijper, D.P.J., Churski, M., Trouwborst, A., Heurich, M., Smit, C., Kerley, G.I.H., and Cromsigt, J.P.G.M. (2019). Keep the wolf from the door: How to conserve wolves in Europe's human-dominated landscapes? Biol. Conserv. *235*, 102–111. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.004.
32. Reilly, C.M., Suraci, J.P., Smith, J.A., Wang, Y., and Wilmers, C.C. (2022). Mesopredators retain their fear of humans across a development gradient. Behav. Ecol. *33*, 428–435. https://doi.org/10.1093/beheco/arab150.
33. Morehouse, A.T., and Boyce, M.S. (2011). From venison to beef: seasonal changes in wolf diet composition in a livestock grazing landscape. Front. Ecol. Environ. *9*, 440–445. https://doi.org/10.1890/100172.
34. Newsome, T.M., Dellinger, J.A., Pavey, C.R., Ripple, W.J., Shores, C.R., Wirsing, A.J., and Dickman, C.R. (2015). The ecological effects of providing resource subsidies to predators. Glob. Ecol. Biogeogr. *24*, 1–11. https://doi.org/10.1111/geb.12236.

19. McGann, K., Johnson, C.N., Clinchy, M., Zanette, L.Y., and Cunningham, C.X. (2024). Fear of the human "super predator" in native marsupials and introduced deer in Australia. Proc. Biol. Sci. *291*, 20232849. https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2849.

20. Widén, A., Clinchy, M., Felton, A.M., Hofmeester, T.R., Kuijper, D.P.J., Singh, N.J., Widemo, F., Zanette, L.Y., and Cromsigt, J.P.G.M. (2022). Playbacks of predator vocalizations reduce crop damage by ungulates. Agric. Ecosyst. Environ. *328*, 107853. https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107853.

21. Zanette, L.Y., and Clinchy, M. (2020). Ecology and neurobiology of fear in free-living wildlife. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. *51*, 297–318. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-124613.

22. Smith, J.A., Suraci, J.P., Clinchy, M., Crawford, A., Roberts, D., Zanette, L.Y., and Wilmers, C.C. (2017). Fear of the human 'super predator' reduces feeding time in large carnivores. Proc. Biol. Sci. *284*, 20170433. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0433.

23. Suraci, J.P., Clinchy, M., Zanette, L.Y., and Wilmers, C.C. (2019). Fear of humans as apex predators has landscape-scale impacts from mountain lions to mice. Ecol. Lett. *22*, 1578–1586. https://doi.org/10.1111/ele.13344.

24. Yovovich, V., Thomsen, M., and Wilmers, C.C. (2021). Pumas' fear of humans precipitates changes in plant architecture. Ecosphere *12*, e03309. https://doi.org/10.1002/ecs2.3309.

41. Atkins, J.L., Long, R.A., Pansu, J., Daskin, J.H., Potter, A.B., Stalmans, M.E., Tarnita, C.E., and Pringle, R.M. (2019). Cascading impacts of large-carnivore extirpation in an African ecosystem. Science *364*, 173–177. https://doi.org/10.1126/science.aau3561.

42. Suraci, J.P., Clinchy, M., Mugerwa, B., Delsey, M., Macdonald, D.W., Smith, J.A., Wilmers, C.C., and Zanette, L.Y. (2017). A new Automated Behavioural Response system to integrate playback experiments into camera trap studies. Methods Ecol. Evol. *8*, 957–964. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12711.

43. Bergström, A., Stanton, D.W.G., Taron, U.H., Frantz, L., Sinding, M.S., Ersmark, E., Pfrengle, S., Cassatt-Johnstone, M., Lebrasseur, O., Girdland-Flink, L., et al. (2022). Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs. Nature *607*, 313–320. https://doi.org/10.1038/s41586-022-04824-9.

44. Szewczyk, M., Nowak, S., Niedźwiecka, N., Hulva, P., Špinkytė-Bačkaitienė, R., Demjanovičová, K., Bolfíková, B.Č., Antal, V., Fenchuk, V., Figura, M., et al. (2019). Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. Sci. Rep. *9*, 19003. https://doi.org/10.1038/s41598-019-55273-w.

45. Nowak, S., Mysłajek, R.W., Szewczyk, M., Tomczak, P., Borowik, T., and Jędrzejewska, B. (2017). Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonizing western Poland (2001–2016) conform to the predictions of a habitat suitability model. Divers. Distrib. *23*, 1353–1364. https://doi.org/10.1111/ddi.12621.

35. Ciucci, P., Mancinelli, S., Boitani, L., Gallo, O., and Grottoli, L. (2020). Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: Insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. Glob. Ecol. Conserv. *21*, e00841. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00841.

36. Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C., and Clinchy, M. (2011). Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. Science *334*, 1398–1401. https://doi.org/10.1126/science.1210908.

37. Allen, M.C.A., Clinchy, M., and Zanette, L.Y. (2022). Fear of predators in free-living wildlife reduces population growth over generations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *119*, e2112404119. https://doi.org/10.1073/pnas.2112404119.

38. Ford, A.T., Goheen, J.R., Otieno, T.O., Bidner, L., Isbell, L.A., Palmer, T.M., Ward, D., Woodroffe, R., and Pringle, R.M. (2014). Large carnivores make savanna tree communities less thorny. Science *346*, 346–349. https://doi.org/10.1126/science.1252753.

39. Suraci, J.P., Clinchy, M., Dill, L.M., Roberts, D., and Zanette, L.Y. (2016). Fear of large carnivores causes a trophic cascade. Nat. Commun. *7*, 10698. https://doi.org/10.1038/ncomms10698.

40. Le Roux, E., Kerley, G.I.H., and Cromsigt, J.P.G.M. (2018). Megaherbivores modify trophic cascades triggered by fear of predation in an African savanna ecosystem. Curr. Biol. *28*, 2493–2499.e3. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.05.088.

46. Hettena, A.M., Munoz, N., and Blumstein, D.T. (2014). Prey responses to predator's sounds: a review and empirical study. Ethology *120*, 427–452. https://doi.org/10.1111/eth.12219.

47. Dalerum, F., and Belton, L. (2015). African ungulates recognize a locally extinct native predator. Behav. Ecol. *26*, 215–222. https://doi.org/10.1093/beheco/aru180.

48. Treves, A., Artelle, K.A., Darimont, C.T., and Parsons, D.R. (2017). Mismeasured mortality: correcting estimates of wolf poaching in the United States. J. Mammal. *98*, 1256–1264. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx052.

49. Ramirez, J.I., Kuijper, D.P.J., Olofsson, J., Smit, C., Hofmeester, T.R., Siewert, M.B., Widemo, F., and Cromsigt, J.P.G.M. (2024). Applied ecology of fear: A meta-analysis on the potential of facilitating human-wildlife coexistence through nonlethal tools. Ecol. Solut. Evid. *5*, e12322. https://doi.org/10.1002/2688-8319.12322.

50. Nhleko, Z.N., Shrader, A.M., Ferreira, S.M., and McCleery, R.A. (2022). White rhinos and other herbivores decrease visitations and increase vigilance in response to human vocalizations. J. Mammal. *103*, 1364–1372. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac083.