






Réactions des chevreuils face aux perturbations humaines et à la prédation par les loups dans une forêt Polonaise

Current Zoology, 2025, 00, 1–13
<https://doi.org/10.1093/cz/zoaf059>
Advance access publication 28 August 2025
Original Article

OXFORD

Reactions of roe deer to human disturbances and wolf predation in a Polish forest

Andželika Haidt^{a,*}, Radosław Gawryś^a, Maciej Szewczyk^b, Kateryna Lipińska^a
and Karolina Lubińska^c

^aDepartment of Forest Ecology, Forest Research Institute, Braci Leśnej 3, Sękocin Stary 05-090, Poland

^bDepartment of Vertebrate Ecology and Zoology, Faculty of Biology, University of Gdańsk, Wita Stwosza 59, Gdańsk 80-308, Poland

^cBory Tucholskie National Park, Długa 33, Charzykowy 89-606, Poland

*Address correspondence to Andželika Haidt. E-mail: a.haidt@ibles.waw.pl.

Handling editor: Zu-Shi Huang

Résumé

Les réactions des proies face aux prédateurs sont importantes en raison de leurs effets potentiels en cascade sur la chaîne alimentaire. Les réactions des prédateurs revêtent une importance particulière pour les espèces ayant un impact sur l'économie, telles que les ongulés. Les recherches antérieures se sont concentrées sur l'adaptation comportementale du chevreuil, l'ongulé le plus répandu en Europe, face à la pression exercée par l'homme et le lynx. **Cependant**, la population de loups en Europe a augmenté au cours de la dernière décennie et, dans certaines régions de Pologne récemment recolonisées, le chevreuil constitue la principale source de nourriture des loups. **Contrairement à ce qui a été observé chez l'élan et le cerf élaphe, aucune preuve n'a encore été trouvée concernant des changements dans le rapport entre le temps de vigilance et le temps de recherche de nourriture chez le chevreuil en réponse à la présence des loups.** Nous avons saisi cette occasion unique d'étudier le comportement des chevreuils lors de la recolonisation partielle par les loups d'un vaste complexe forestier (la forêt de Tuchola) en Pologne. À l'aide de caméras vidéo, nous avons constaté que les chevreuils réagissent différemment à la présence des loups par rapport à celle des humains. La prédation par les loups augmente les déplacements des chevreuils. En comparaison, la pression anthropique amène les chevreuils à adopter principalement une stratégie d'évitement, limitant leur activité aux moments de la journée où les humains sont absents. Cette stratégie d'évitement temporel était similaire, que la pression humaine résulte de la chasse ou des loisirs.

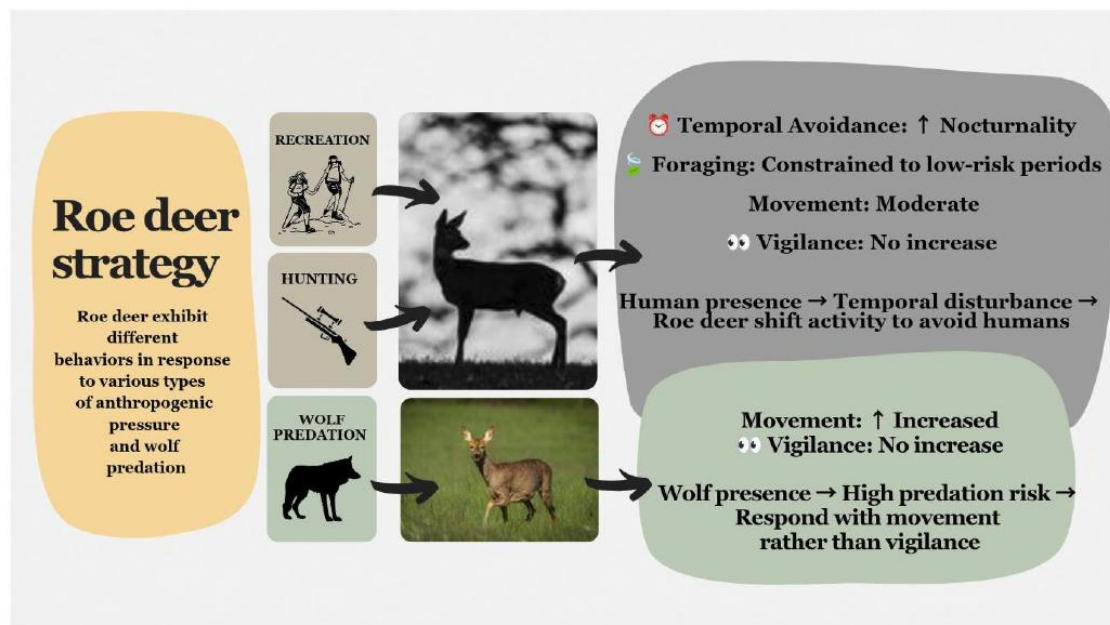
Mots-clés : écologie de la peur, loup gris, chasse, loisirs, chevreuil.

INTRODUCTION

La population de chevreuils d'Europe centrale (*Capreolus capreolus*) est estimée à 15 millions d'individus et est en augmentation (Lovari et al. 2016 ; Linnel et al. 2020). En Pologne, sa population a également augmenté de manière constante ces dernières années. Cette croissance est attribuée à plusieurs facteurs, notamment une gestion efficace de la faune

sauvage et des conditions d'habitat favorables (Husek et al. 2021). Il occupe une grande variété d'habitats, allant des forêts aux zones urbaines (Jasinska et al. 2021). La gestion du chevreuil repose principalement sur la chasse afin de réduire la densité de population (Burbaite et Csányi 2009), mais on sait également que les effets non létaux de la chasse modifient le comportement des chevreuils (Benhaïem et al. 2008 ; Bonnot et al. 2013 ; Picardi et al. 2019). La présence humaine pendant la chasse est l'un des facteurs les plus importants influençant le comportement des chevreuils, au même titre que les effets des activités de loisirs et de la prédation par le lynx (*Lynx lynx*) (Bonnot et al. 2013, 2020 ; Eccard et al. 2017 ; Carbillet et al. 2020). Outre le lynx, la prédation par les loups influence les populations et le comportement des ongulés (Creel et Christianson 2009 ; van Beeck Calkoen et al. 2018 ; Mpenba et al. 2019 ; Ausilio et al. 2021 ; Raynor et al. 2021 ; Loosen et al. 2021).

Graphical Abstract



Le loup gris (*Canis lupus*) avait autrefois disparu de la majeure partie de l'Europe centrale. Grâce à des mesures de conservation, les loups ont recolonisé une grande partie de leur aire de répartition historique (Chapron et al. 2014). La population de loups réintroduite en Europe centrale s'étend désormais rapidement vers l'ouest de l'Europe à partir de l'ouest de la Pologne (Szewczyk et al. 2021). L'augmentation de la population de loups en Pologne est étroitement liée à la croissance des populations d'ongulés tels que le chevreuil, qui constituent une part importante du régime alimentaire du loup (Nowak et Myslajek 2016 ; Rodríguez-Recio et al. 2022). La plupart des études sur les loups et les ongulés ont été menées en Amérique du Nord et se concentrent sur les impacts des loups sur le cerf wapiti (*Cervus elaphus canadensis*).

La présence des loups entraîne des changements comportementaux significatifs chez les wapitis, notamment une vigilance accrue et une réduction de l'activité de recherche de nourriture, ce qui a un impact négatif sur leur condition physique (Creel et Winnie 2005). Hebblewhite et Merrill (2007) ont constaté que les loups modifient les schémas de migration des wapitis, l'ampleur de cet effet dépendant de la disponibilité de l'habitat et de la dynamique saisonnière des populations de prédateurs. À long terme, les loups entraînent également une

diminution du nombre de wapitis et des changements dans la structure de la végétation en raison d'une pression de broutage réduite (Halofsky et Ripple 2008 ; Laundre et al. 2010). Le retour des prédateurs peut entraîner des changements significatifs dans les populations de proies et la dynamique des écosystèmes (Loosen et al. 2021). La prédation par les loups a un impact sur le comportement des ongulés et la végétation dans les forêts Européennes, les études montrant que les loups induisent des changements dans les mouvements et les schémas de recherche de nourriture des proies (Kjupier et al. 2014). Proudman et al. (2021) ont analysé les **effets en cascade** des prédateurs sur la biodiversité, soulignant le rôle des prédateurs apicaux dans la structuration de l'écosystème. La présence de prédateurs a un impact sur les niveaux de stress des proies, ce qui montre que le risque de prédation modifie la physiologie des proies (Van Beeck Calkoen et al. 2018). L'effet le mieux étudié du loup sur le comportement des chevreuils a été décrit dans des études menées en Europe du Sud (Bongi et al. 2008 ; Rossa et al. 2021). Les changements décrits dans la littérature concernant le comportement des chevreuils étaient d'ordre temporel, spatial et physiologique (Gerber et al. 2024). **Les chevreuils ont montré une évitement temporel minimal des loups par rapport à d'autres espèces d'ongulés** (Rossa et al. 2021). **Au lieu de cela**, ce sont les loups qui ont adapté leurs schémas d'activité pour s'aligner sur ceux des chevreuils, plutôt que les chevreuils qui modifient leur activité pour éviter les loups. Nous pensons que l'absence de rapports sur l'impact des loups sur le rapport entre la vigilance et la recherche de nourriture est due à la présence du lynx (le principal prédateur du chevreuil) dans la zone où ces études ont été menées et au fait que la densité de population de chevreuils était faible (c'est-à-dire que les échantillons étaient trop petits pour permettre d'obtenir des résultats significatifs) (Kuijper et al. 2013). **Cependant, dans certaines régions d'Europe centrale, les chevreuils constituent une part importante du régime alimentaire des loups**. Par exemple, en Pologne, ils étaient la proie principale des loups dans la partie occidentale du pays immédiatement après la recolonisation de cette région par les loups, où ils représentaient 42% de leur régime alimentaire (Nowak et al. 2011). **La forte pression de prédation exercée par les loups sur la population de chevreuils a peut-être déclenché de vives réactions comportementales dans cette région – telles qu'une vigilance accrue ou une réduction de la recherche de nourriture – qui n'avaient pas été documentées auparavant chez cette espèce dans le cadre de ses stratégies anti-prédateurs face aux loups** (Gerber et al. 2024).

Les humains, en tant que superprédateurs, peuvent également modifier profondément les schémas d'activité des cerfs tout au long de la journée (Bonnot et al. 2020). Les activités de loisirs constituent une forme de perturbation anthropique affectant le comportement des ongulés. **Une étude menée aux Pays-Bas a montré que les chevreuils évitaient les zones à forte activité récréative, ce qui entraînait une réduction de l'abrouissement des jeunes arbres dans les landes ouvertes, tandis que la chasse n'avait pas d'effet supplémentaire sur leur comportement** (Mols et al. 2022). Les cerfs élaphe de la forêt de Białowieża réagissent différemment à la présence des humains et des loups ; ils font preuve d'une vigilance accrue dans les zones protégées, probablement en raison d'une activité plus intense des loups dans ces parties de la forêt. **De plus**, pendant la saison de chasse, les cerfs sont plus vigilants pendant la journée, en dehors des zones protégées, c'est-à-dire au moment et à l'endroit où les chasseurs sont actifs (Proudman et al. 2021). **En revanche**, une étude menée dans la forêt Bavaroise (Allemagne) suggère que les effets de l'activité humaine sur les cerfs l'emportent sur ceux d'un grand prédateur, le lynx (van Beeck Calkoen et al. 2022).

Les zones partiellement occupées par des prédateurs (par exemple, lors de la recolonisation d'une zone par un prédateur) peuvent être utilisées pour analyser le comportement des proies au fil du temps dans des conditions environnementales similaires. Une situation unique de ce type s'est produite en Pologne lors de la conduite des recherches pour la présente étude. La forêt de Tuchola présente des zones distinctes d'alimentation et d'abri : des prairies, où se déroule le forage, et de jeunes forêts de pins, où un couvert est disponible. La forte visibilité dans les prairies augmente probablement le comportement d'évitement des cerfs, car elle accroît leur détectabilité par les prédateurs et réduit leurs chances de fuite. Le couvert, en revanche, est crucial pour la protection contre la prédation par les humains et les loups. **Cependant**, les loups choisissent également des endroits offrant un bon abri pour leurs gîtes (Bojarska et al. 2021).

À notre connaissance, la **visibilité** dans le contexte de la vigilance des chevreuils, de leur recherche de nourriture et du temps consacré au déplacement n'a jamais fait l'objet de recherches en tant que facteur influençant le comportement des chevreuils. L'objectif de cette étude était de déterminer comment le comportement des chevreuils évolue lors de la recolonisation partielle d'un vaste complexe forestier (la forêt de Tuchola) par les loups. **Nous avons émis l'hypothèse que les chevreuils réagissent différemment à la pression humaine et à la prédation par les loups.** La **première** hypothèse suppose que les chevreuils, comme la plupart des ongulés, évitent temporairement les zones où l'activité humaine est la plus intense. Les chevreuils peuvent modifier leurs habitudes d'activité en devenant plus nocturnes ou crépusculaires afin de réduire les rencontres avec les humains et les loups. La **deuxième** hypothèse suppose que les chevreuils réagissent à la pression exercée par les loups en redoublant de vigilance. Nous pensons que nos travaux constituent un point de départ important pour d'autres études sur les interactions entre les chevreuils et les loups, ce qui est essentiel car le loup est le grand carnivore le plus nombreux en Europe, et le chevreuil l'ongulé le plus abondant, et ces deux espèces ont des répercussions économiques majeures.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

La forêt de Tuchola (Bor Tucholskie) est située dans le nord de la Pologne, en Europe centrale, principalement dans la voïvodie de Poméranie. Elle s'étend au sud de Gdańsk et au nord de Bydgoszcz, entre les rivières Bra et Wda. La région se caractérise par de vastes forêts de pins, des lacs et des sols sableux. La forêt de Tuchola est l'un des plus grands complexes forestiers de Pologne. Elle s'étend sur environ 3 000 km² (Kondracki 2002). Plus de 90% de la superficie est couverte de forêts, les 10% restants étant constitués de prairies et de pâturages, de terres arables et de bâtiments. Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) est l'essence dominante dans les peuplements forestiers.

Trois zones de recherche ont été établies dans la forêt de Tuchola. Chaque zone présentait des conditions d'habitat similaires et des niveaux variés de pression cynégétique, d'utilisation récréative et de risque de prédation par les loups (Figure 1).

- La **zone A** a été établie dans le parc national de Bory Tucholskie (BTNP), la zone la plus à l'ouest couvrant 46 km² (Figure 2A). Les forêts de conifères dominent, occupant près de 98% de la superficie forestière du parc. Le BTNP est le seul parc national de Pologne

où il est possible de cueillir des champignons et des baies (c'est-à-dire qu'il est accessible hors des sentiers battus et comporte des sentiers de randonnée). Dans cette zone, il n'y a plus de saison de chasse au chevreuil depuis 2005 ; la zone est donc totalement exempte de pression cynégétique pour cette espèce (données du parc national). La population de chevreuils a été estimée à 17,6 individus par 10 km² et aucune chasse n'a été pratiquée sur cette espèce pendant la durée de l'étude. Au début de l'étude, il n'y avait aucun groupe familial de loups dans cette partie du parc et aucune reproduction confirmée selon les données publiées (Nowak et al. 2017). Les résultats du suivi des loups confirment que jusqu'à l'hiver 2016/17, seules des présences sporadiques de loups en dispersion ont été détectées. Les données estimatives sur le nombre de touristes visitant le parc sont de 35 200 en 2016 et de 31 700 en 2017 (données du parc national de Bory Tucholskie).

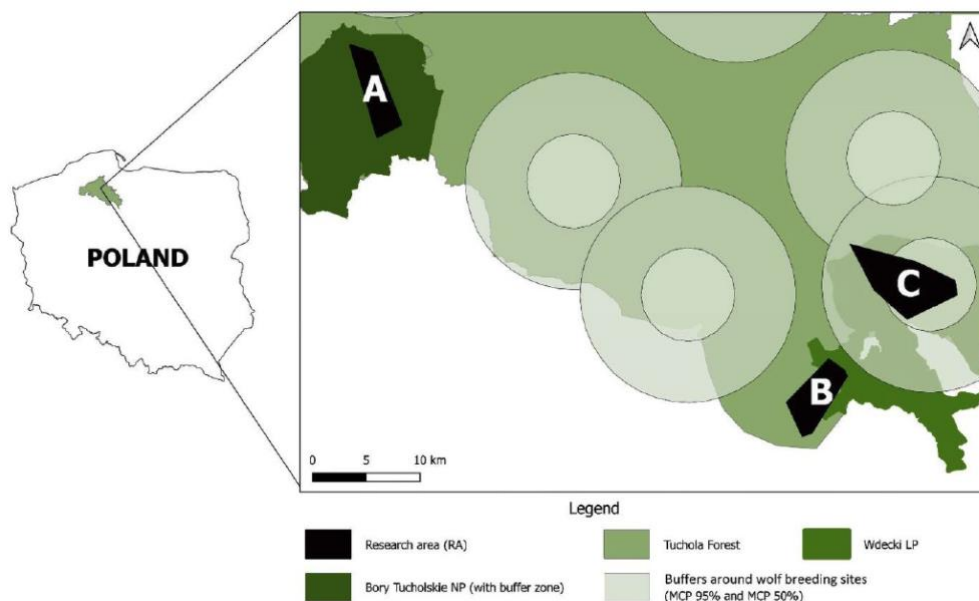


Figure 1. Localisation de la forêt de Tuchola en Pologne et emplacement des zones d'étude (A, B et C). Les territoires des loups sont représentés schématiquement sous forme de zones tampons circulaires autour des sites de reproduction (tanières/lieux de rendez-vous avec les louveteaux). La taille des zones tampons est basée sur des données télémétriques provenant d'une zone d'étude similaire dans l'ouest de la Pologne (forêt de Drawa, Mysłajek et al. 2018). Les zones tampons de 60 km² représentent les territoires centraux des meutes et correspondent au polygone convexe minimal (MCP) à 50% tel que défini dans l'article susmentionné, tandis que celles de 310 km² correspondent au MCP à 95%

- La **zone B**, d'une superficie de 37 km², est située à la frontière entre les districts forestiers de Zamrzenica et de Trzebciny (Figure 2B). La gestion cynégétique dans cette zone est assurée par les forêts domaniales, et la chasse y est intense. Au début de l'étude, il n'y avait ni présence permanente de loups ni reproduction confirmée dans la zone (Nowak et al. 2017). Cependant, nous avons détecté la présence sporadique de loups appartenant à une meute dont le territoire central se situait à environ 20 km au nord-ouest de la zone d'étude (Figure 1), ce qui correspond probablement à des déplacements extraterritoriaux liés à la chasse et/ou à la dispersion natale. La population de chevreuils, selon la base de données forestière (<https://www.bdl.lasy.gov.pl/portal/tworzenie-zestawienia-rlo>), était de 70 individus par 10 km², tandis que le nombre de chevreuils abattus par les chasseurs en 2017 (une mesure de la pression de chasse humaine) était de 12,4 par 10 km². La zone B est située à la périphérie du complexe forestier de BT, plus près des zones d'habitation que la zone C, qui s'enfonce plus profondément dans la forêt. Plusieurs villages, tels que Wierzchucin, Zdroje et Jelenia Góra, sont situés dans la zone B. Contrairement au parc national, qui attire les touristes, la zone B n'est ni protégée ni

mise en valeur, ce qui la rend moins fréquentée à des fins récréatives. En conséquence, le niveau d'activité récréative dans la zone B se situe entre celui des zones A et C.

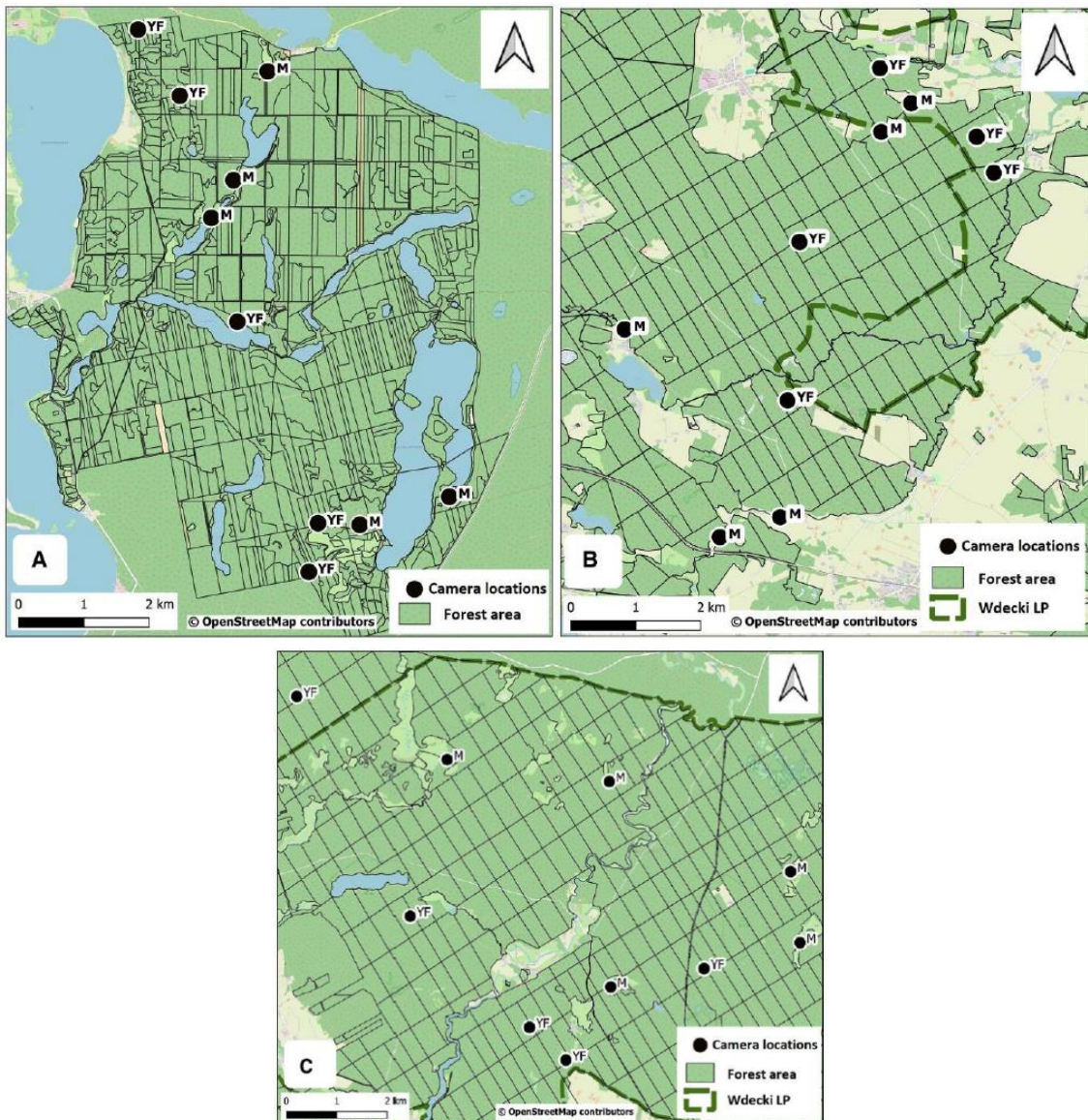


Figure 2. Emplacement des caméras (M — prairie $n = 5$; YF — jeune forêt $n = 5$) dans la zone d'étude (A) : BTNP, (B) : circonscriptions forestières de Zamzenica et Trzebciny, et (C) : circonscriptions forestières de Trzebciny et Osie

- La **zone C** a une superficie de 50 km² et se trouve à la frontière des districts forestiers de Trzebciny et d'Osie ; elle comprend une partie du parc paysager de Wdecki (Figure 2C). Dans cette zone, seules des chasses individuelles sont menées par l'Association Polonaise de chasse. Un groupe familial de loups dont la reproduction a été confirmée est présent dans cette zone (Nowak et al. 2017), et ce depuis au moins 2012. Des louveteaux ont été détectés dans la zone d'étude pendant l'étude, ainsi que les années précédentes et suivantes, ce qui indique que la zone constitue la partie centrale du territoire de la meute locale (Figure 1). La population de chevreuils était de 34,8 individus par 10 km², tandis que le nombre de chevreuils abattus par les chasseurs en 2017 était de 0,8 par 10 km². La zone C est située loin des villages, au cœur du complexe forestier de BT.

Nous supposons que les activités de loisirs et la chasse sont aléatoires dans les deux types d'habitats : les prairies et les jeunes forêts. Selon la littérature, le lynx d'Europe n'est pas présent dans les zones d'étude (Mystajek et al. 2019).

Les cartes de répartition des zones d'étude et des pièges photographiques ont été créées dans QGIS 2.18.2 Las Palmas en utilisant un fond OpenStreetMap (© contributeurs OpenStreetMap, disponible sous licence Open Database License, ODbL 1.0). Des couches de fichiers de formes fournies par le parc national de la forêt de Tuchola et les districts forestiers d'Osie, Trzebczyn et Zamrzenica ont été utilisées pour visualiser les zones forestières, avec l'autorisation des autorités compétentes.

Suivi des loups

Les meutes de loups vivant dans la forêt de Tuchola font l'objet d'un suivi depuis 2012 dans le cadre d'un programme de surveillance à long terme mené par l'Association pour la nature « Wolf », l'Université de Varsovie et l'Université de Gdańsk, et coordonné par l'un des coauteurs de cette étude (S.M.). Les territoires principaux des groupes familiaux de loups ont été identifiés à l'aide d'une combinaison de méthodes, notamment des relevés de traces dans la neige en hiver (réalisés chaque année principalement en janvier et février), la recherche de signes de présence de louveteaux en été (réalisée chaque année du 15 juillet au 15 septembre environ), la mise en place de pièges photographiques tout au long de l'année et des analyses d'ADN d'échantillons prélevés principalement lors du suivi hivernal.

Les loups ont été suivis à pied, à vélo ou en voiture, en utilisant le réseau dense et régulier de chemins forestiers de la zone d'étude. **Les recherches de traces, d'excréments ou de griffures au sol se sont concentrées principalement sur les carrefours routiers, qui sont utilisés par les loups comme points chauds de marquage olfactif** (Stepniak et al. 2020). **De plus**, des signes de la présence de louveteaux, tels que des traces et divers objets utilisés comme jouets par les jeunes loups (pour plus de détails, voir Ausband 2021), ont été recherchés à la fin de l'été. **Des pièges photographiques ont été installés sur les sites de rendez-vous identifiés et les points de marquage olfactif**. Lors de chaque inspection, une attention particulière a également été accordée aux signes potentiels de la présence de lynx.

Des échantillons d'ADN non invasifs (excréments, poils, urine et sang d'œstrus dans la neige) ont été collectés pendant le travail de terrain et traités dans un laboratoire génétique dédié, comme décrit précédemment (Szewczyk et al. 2019). Les échantillons ont été génotypés à l'aide de **13 marqueurs microsatellites autosomiques** non liés, utilisés précédemment pour étudier la génétique des populations de loups (Szewczyk et al. 2019 ; Stepniak et al. 2020). Afin de distinguer les groupes familiaux et d'évaluer le degré de parenté entre les individus, les génotypes microsatellites individuels ont été analysés à l'aide d'une combinaison de méthodes : **1**) calcul de l'estimateur de parenté par paires de Lynch et Ritland (1999) dans GenAlex (Peakall et Smouse 2012), **2**) comparaison manuelle des génotypes apparentés dans Microsoft Excel, et **3**) identification des groupes de parents à l'aide de logiciels dédiés à l'analyse de parenté basée sur des marqueurs génétiques codominants : Colony (Jones et Wang 2010) et Cervus (Kalinowski et al. 2007). L'estimation du nombre de groupes familiaux de loups et de leurs domaines vitaux approximatifs s'est appuyée sur un effort de surveillance total de 60 jours de pistage répartis sur deux saisons de surveillance, ce qui a permis de collecter 134 échantillons d'ADN et de recenser 249 autres indices de présence de loups (principalement des excréments anciens et des traces). **Plus précisément**, au cours de la saison de surveillance des loups précédant notre étude (2015/16), l'effort de surveillance comprenait 27 jours de pistage, l'analyse de 56 échantillons génétiques et 89 autres indices de

présence de loups, tandis que pendant la période d'étude (saison 2016/17), nous avons suivi les loups pendant 33 jours, ce qui a permis de recueillir 78 échantillons d'ADN et 160 autres indices. Des analyses d'ADN ont été réalisées afin de confirmer ou d'exclure la présence de groupes familiaux de loups dans les zones d'étude. Cela était nécessaire pour classer le risque de prédation par les loups. Les analyses génétiques ont servi de complément à la méthode des pièges photographiques.

Pièges photographiques

Les pièges photographiques ont déjà été utilisés pour mener des analyses comportementales et pour déterminer l'activité des chevreuils tout au long de la journée. Les pièges photographiques sont un outil très utilisé pour étudier l'écologie de la faune sauvage (Thomas 2011). Ils sont non invasifs et ne nécessitent pas de moyens financiers importants (Tobler et al. 2008). À l'aide du logiciel QGIS (QGIS Las Palmas 2.18), les écosystèmes des zones d'étude ont été classés en deux catégories : jeune forêt ou prairie.

Les caméras ont été réparties de manière égale entre les deux types d'habitats dans chaque zone. Dix pièges photographiques ont été placés dans chaque zone d'étude (Figure 2A-C). Les pièges photographiques ont été placés à proximité de traces d'ongulés, d'excréments et de marques d'alimentation. Des caméras Acorn KAM3 équipées de capteurs infrarouges intégrés ont été utilisées. Les pièges photographiques ont été installés sur des troncs d'arbres à une hauteur d'environ 0,5 m au-dessus du sol.

Les pièges photographiques ont été orientés aussi loin que possible vers le nord afin qu'il n'y ait aucune source de chaleur (par exemple, des rochers pouvant être chauffés par le soleil et activer le capteur infrarouge) ni aucune source de mouvement, provenant par exemple de branches saillantes ou d'herbes hautes, dans le champ de la caméra. Les réglages des pièges photographiques pour les enregistrements ci-dessus comprenaient les paramètres suivants : angle de vue de l'objectif : 52°, résolution : 1440×1080 720p, durée de la vidéo de 20 s et temps de pause entre les prises de vue de 2 min.

L'analyse comportementale des chevreuils a été réalisée à partir d'enregistrements provenant de deux types d'environnements, distingués par leur niveau de couverture : les clairières en milieu de forêt (site d'alimentation présentant un risque élevé de prédation [Torretta et al. 2018]) et les zones de jeune forêt (site de refuge).

Les enregistrements vidéo des pièges photographiques ont été systématiquement contrôlés tous les 2 à 3 mois. Pendant la saison de croissance, lorsque la végétation se développe rapidement, les pièges photographiques installés dans les prairies ont été vérifiés chaque mois afin d'éviter qu'ils ne soient masqués par les herbes en croissance ou d'autres végétaux. Les vidéos enregistrées sur des cartes mémoire ont été classées dans des dossiers appropriés (c'est-à-dire loup, humain, chevreuil) avec des informations notées sur la date, la saison, l'heure de la journée, l'environnement (jeune forêt ou prairie), le sexe et le nombre d'individus.

Les taux de capture vidéo pour les loups, les humains et les chevreuils ont été estimés pour chaque zone d'étude sur la base des enregistrements des pièges photographiques. Pour la recherche, nous avons sélectionné la période pendant laquelle tous fonctionnaient

simultanément. L'analyse a été réalisée sur les vidéos enregistrées du 11 août 2016 au 11 août 2017, période durant laquelle les 10 pièges photographiques de chaque zone ont fonctionné en continu (soit un total de 365 jours de vidéo).

Tableau 1. Classification des comportements du chevreuil

Behavior	Description
Vigilance	The animal stood still with its head held parallel to the body or higher, looking around and/or pricking its ears. Sniffing without chewing was also classified as vigilance
Foraging	Includes grazing (consuming grass or herbaceous vegetation) and browsing (consuming woody species)
Movement	Running and walking
Other	This included all other types of behavior, such as scratching or rubbing against trees, checking the phototrap (walking toward the camera, smelling it)

The classification includes the following types of behavior and their description: vigilance, feeding, movement, and other based on [Winnie and Creel \(2007\)](#).

Par la suite, les vidéos de loups, d'humains et de chevreuils ont été comptées. Cela a fourni des données fiables sur la présence de loups dans les zones d'étude. Le comportement des chevreuils a été classé dans chaque enregistrement en quatre catégories : vigilance, recherche de nourriture, déplacement et autres ([Tableau 1](#)), sur la base de [Winnie et Creel \(2007\)](#). Afin d'éliminer les pseudo-répétitions, lorsque le même piège photographique enregistrait plus d'une vidéo du même individu dans un intervalle de 30 minutes ([Torretta et al. 2017](#)), la séquence d'enregistrements était considérée comme un seul événement. Pour l'analyse approfondie, l'heure et la date du premier enregistrement de la série ont été utilisées. Les détections survenant dans l'heure précédant le coucher du soleil ont été classées comme « crépuscule », et celles survenant dans l'heure suivant le lever du soleil comme « aube ». L'heure de la journée a été déterminée avec précision et individuellement pour chaque vidéo sur la base des données de l'Institut de météorologie et de gestion de l'eau. Sur chaque site, la proportion d'événements a été calculée pour chacune des quatre périodes d'activité quotidiennes : l'aube, le crépuscule, le jour et la nuit, offrant ainsi une vue d'ensemble des schémas d'activité temporelle des animaux. Cette classification peut s'appuyer sur des angles solaires spécifiques par rapport à l'horizon, ce qui aide à distinguer objectivement ces périodes lors de l'analyse vidéo. Les saisons sont classées selon le calendrier.

Méthodes statistiques...

RESULTATS

Au cours de la période d'étude d'un an, 702 enregistrements photographiques ont été réalisés dans les trois zones d'étude ([Tableau 2](#)). Dans la **zone A**, on a recensé 63 enregistrements d'humains, 136 de chevreuils et 4 de loups dans l'habitat de prairie. Dans l'habitat de jeune forêt, on a recensé 126 enregistrements d'humains et 4 de loups ; aucune donnée concernant les chevreuils n'a été enregistrée. Dans la **zone B**, l'habitat de prairie a enregistré 64 observations d'humains et 91 de chevreuils, sans aucune observation de loups. Dans l'habitat de jeune forêt, on a recensé 32 observations d'humains et 5 de loups ; aucune donnée concernant les chevreuils n'a été enregistrée. Dans la **zone C** (territoire des loups), l'habitat de prairie a enregistré 21 humains, 86 chevreuils et 4 loups. Dans l'habitat de jeune forêt, on a enregistré 1 humain, 38 chevreuils et 27 loups. Aucun lynx n'a été enregistré par aucune des caméras.

Tableau 2. Nombre d'enregistrements réalisés par des pièges photographiques entre le 11 août 2016 et le 11 août 2017 dans trois zones de recherche (A, B et C) réparties sur deux habitats (M et YF) pour trois espèces : les humains, les chevreuils et les loups

Research area	Habitat	Human	Roe deer	Wolf
A	M	63	136	4
A	YF	126		4
B	M	64	91	
B	YF	32		5
C	M	21	86	4
C	YF	1	38	27

M, meadow; YF, young forest.

Dans les prairies, l'activité des chevreuils se caractérisait par deux pics quotidiens : le premier le matin (plus faible) et le second le soir (plus élevé), tandis que le pic d'activité humaine dans la prairie se produisait l'après-midi (Figure 3). L'activité quotidienne des chevreuils dans les prairies différait de manière significative ($W = 11,37$, $P = 0,023$), mais uniquement entre les zones A et B, avec un coefficient de chevauchement de $\Delta = 0,77$, IC à 95% [0,67-0,85]. L'activité humaine quotidienne ne présentait pas de différences significatives dans la catégorie des prairies entre les zones. L'activité quotidienne des chevreuils dans la zone C différait de manière significative entre la prairie et la jeune forêt ($W = 8,50$, degrés de liberté [df] = 2, valeur de $P = 0,014$), avec un coefficient de chevauchement de $\Delta = 0,70$, IC à 95% [0,56-0,83]. Le coefficient de chevauchement de la courbe d'activité chevreuil-humain dans la prairie variait de $\Delta = 0,38$, IC à 95% [0,26-0,50] (zone d'étude B) à $\Delta = 0,58$, IC à 95% [0,43-0,73] (zone d'étude C).

On a également observé deux pics d'activité des chevreuils dans les jeunes forêts, le premier (le plus élevé) se situant le matin. Le deuxième pic d'activité des chevreuils dans les jeunes forêts est plus étendu dans le temps et commence plus tôt que dans la prairie, après une baisse brève mais marquée de l'activité des chevreuils dans la jeune forêt l'après-midi.

L'activité quotidienne du loup dans la jeune forêt a présenté deux pics, le premier à minuit et le second, plus faible, en milieu de journée. Bien que les pics d'activité du chevreuil et du loup se produisent à des moments différents, le coefficient de chevauchement de leurs profils d'activité dans la jeune forêt de la zone d'étude C était de $\Delta = 0,54$, IC à 95% [0,38-0,71]. Le coefficient de chevauchement de la courbe d'activité des chevreuils dans la prairie et la jeune forêt était de $\Delta = 0,71$, IC à 95% [0,58-0,84], les échantillons n'étant pas répartis de manière égale ($W = 8,42$, $P = 0,015$). Le coefficient de chevauchement des courbes d'activité des chevreuils dans la jeune forêt et des humains dans la prairie était de $\Delta = 0,70$, IC à 95% [0,53-0,85], les échantillons étant répartis de manière égale ($W = 2,4821$, $P = 0,2891$). L'impact potentiel du chevauchement entre les schémas d'activité diurne des loups et des humains n'a pas été comparé en raison d'un échantillon de taille insuffisante.

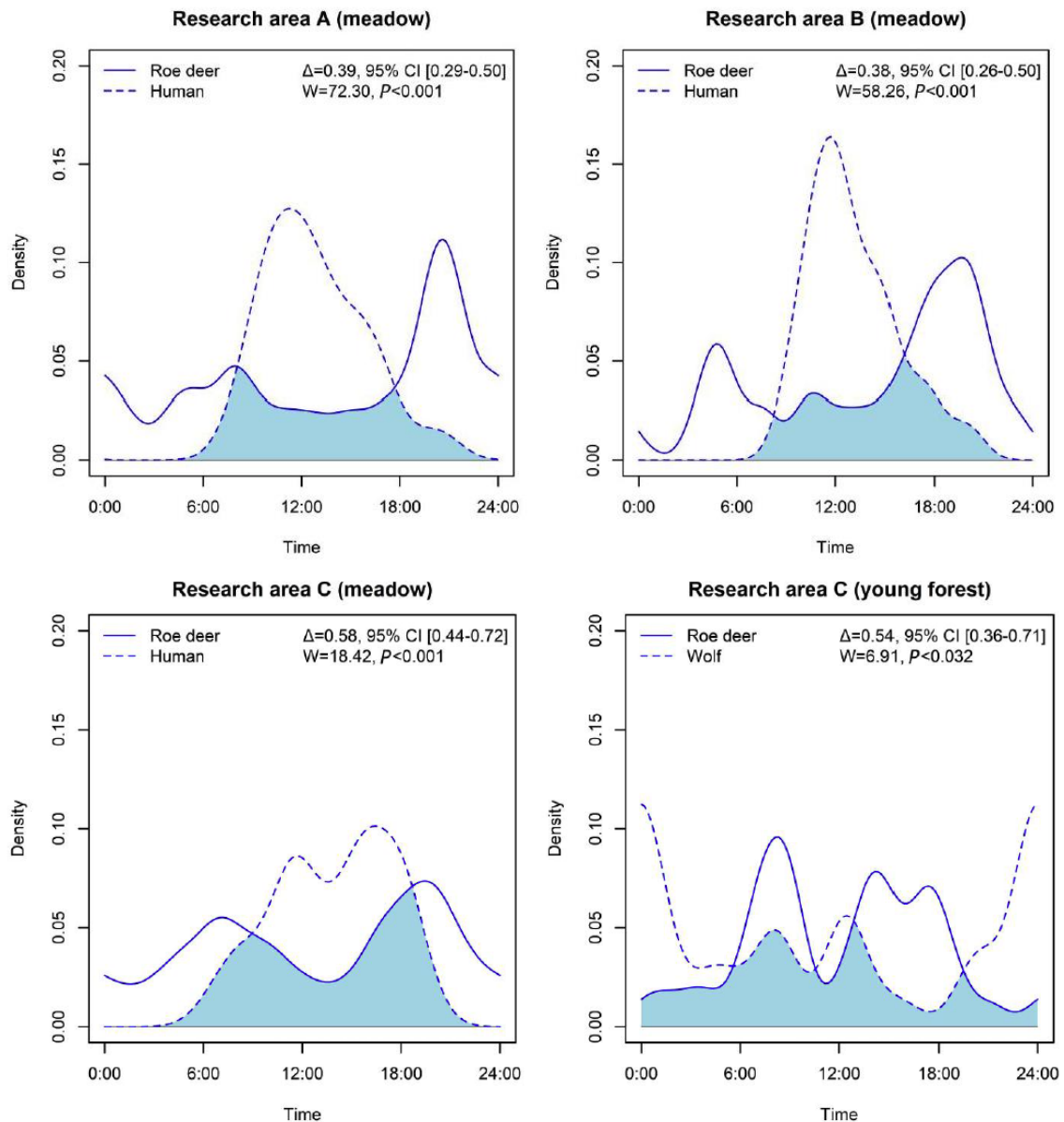


Figure 3. Comparaison de l'activité des chevreuils avec celle des humains et des loups tout au long de la journée. Les graphiques montrent le facteur de chevauchement Δ [IC à 95%] et le résultat du test de Watson-Wheeler. Les figures incluent toutes les comparaisons possibles remplissant la condition d'avoir plus de 5 enregistrements dans chaque catégorie (zone de recherche [c'est-à-dire A, B, C] \times environnement [c'est-à-dire prairie {M} ou jeune forêt {YF}])

Trois types principaux de comportement du chevreuil ont été distingués dans les images collectées : la vigilance, la recherche de nourriture et le déplacement (Tableau 3). La vigilance a été observée dans 116 enregistrements (33%), et aucune des variables analysées n'a eu d'effet significatif sur la survenue de ce comportement (selon le test de Wald, $P = 0,05$). La recherche de nourriture a été observée dans 134 enregistrements (38%).

La recherche de nourriture a été significativement influencée par 4 facteurs : 1) la **zone d'étude** (A vs C [$IZ = 3,728, P < 0,001, OR = 2,71$] et B vs C [$Z = 2,130, P = 0,033, OR = 1,88$], AIC = 458,19) ; 2) la **saison** (printemps vs hiver [$Z = 2,532, P = 0,011, OR = 2,50$] AIC = 468,0) ; 3) le **moment de la journée** (nuit vs crépuscule [$Z = 2,074, P = 0,038, OR = 2,02$] AIC = 470,41) ; et 4) **habitat** (jeune forêt vs prairie [$Z = -2,550, P = 0,011, OR = 0,33$] AIC = 463,03). Le déplacement, détecté dans 235 enregistrements (67%), a été significativement influencé par : 1) la **zone d'étude** (A vs C [$Z = -2,769, P = 0,006, OR =$

0,46] et B vs C [$Z = -3,549$, $P < 0,001$, OR = 0,34] AIC = 437,07) et 2) l'**habitat** (jeune forêt vs prairie [$Z = 3,076$, $P = 0,002$, OR = 6,59] AIC = 434,4).

Tableau 3. Influence de certaines variables sur la probabilité d'observation d'un comportement chez le chevreuil, selon la zone d'étude (A, B et C), l'habitat (M et YF), le sexe (mâle et femelle), le moment de la journée (jour, nuit, aube et crépuscule) et la saison (automne, été, printemps et hiver), y compris les proportions de ces comportements (vigilance, recherche de nourriture et déplacements)

Variables	Number of videos	Contribution videos with		
		Vigilance	Foraging	Movement
Research area				
A	136	0.32	0.49	0.63
B	91	0.30	0.40	0.56
C	124	0.36	0.26	0.79
Habitat				
M	313	0.30	0.36	0.57
YF	38	0.32	0.18	0.92
Sex				
Female	269	0.33	0.38	0.69
Male	82	0.32	0.40	0.61
Time				
Day	141	0.36	0.38	0.64
Night	68	0.31	0.47	0.63
Dawn	57	0.32	0.39	0.75
Dusk	85	0.31	0.31	0.69
Season				
Autumn	38	0.37	0.37	0.68
Summer	165	0.36	0.39	0.69
Spring	86	0.30	0.47	0.59
Winter	62	0.26	0.26	0.71

M, meadow; YF, young forest.

La durée de chaque comportement ne différait statistiquement entre les sites que pour la recherche de nourriture (test du chi carré de Kruskal-Wallis = 11,566, $P = 0,003$), avec des différences significatives entre les zones A vs C et B vs C (Figure 4). La différence de durée de la recherche de nourriture entre la jeune forêt et la prairie n'a pas été tout à fait significative ($U = 634$, $P = 0,057$).

Les courbes de coefficient d'activité des chevreuils dans les prairies (pour l'ensemble des zones d'étude) montrent que la vigilance et le déplacement ont un $\Delta = 0,91$ (IC à 95% [0,84-0,96]). Les différences entre les 3 types d'activité n'étaient pas significatives ($W = 0,48$, $P = 0,98$). Des résultats similaires ont été obtenus en comparant la recherche de nourriture et la vigilance ($\Delta = 0,92$) ainsi que la recherche de nourriture et le déplacement ($\Delta = 0,91$) (Figure 5). Le coefficient des courbes d'activité pour la vigilance des chevreuils dans les prairies est le plus élevé lorsque l'on compare les zones B et C ($\Delta = 0,85$, IC à 95% [0,68-0,97]), mais les différences n'étaient pas statistiquement significatives ($W = 8,77$, $P = 0,067$). En ce qui concerne la recherche de nourriture, le coefficient de la courbe d'activité des chevreuils dans les prairies variait de $\Delta = 0,75$ (zones A et B) à $\Delta = 0,80$ (zones A et C).

Le **coefficient d'activité** pour les zones de recherche B et C est de $\Delta = 0,77$ (IC à 95% [0,61-0,91]). Les différences dans cette activité n'étaient pas statistiquement significatives entre les zones ($W = 4,05$, $P = 0,399$). En ce qui concerne le déplacement, le coefficient de la courbe d'activité des chevreuils dans les prairies est le plus élevé pour les zones B et C ($W = 0,81$, IC à 95% [0,69-0,92]). Les différences dans cette activité étaient statistiquement significatives ($W = 10,06$, $P = 0,039$) et concernaient la paire de zones A et B. Les proportions

d'enregistrements en fonction de divers facteurs sont présentées dans les Tableaux supplémentaires S1 à S54.

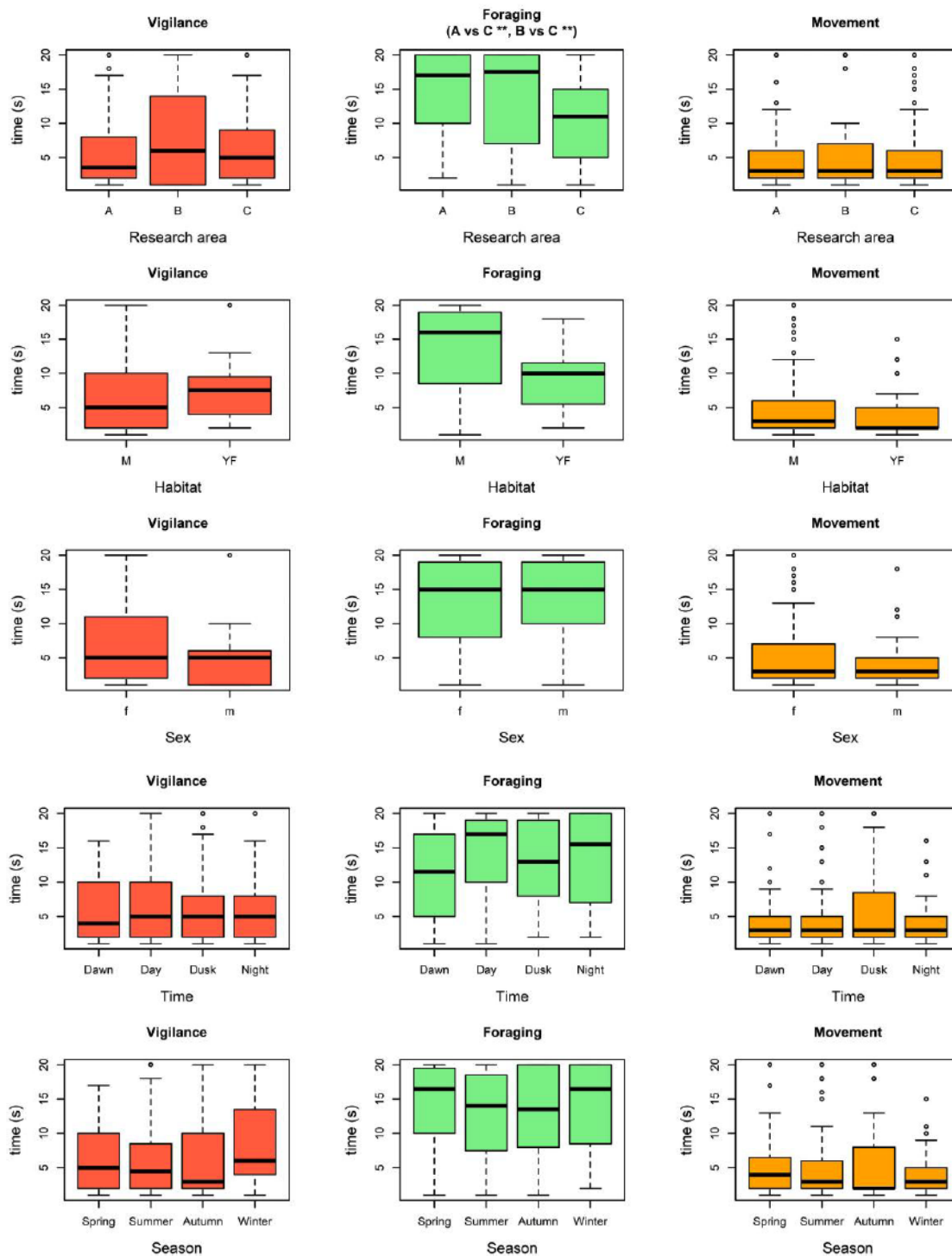


Figure 4. Influence de certaines variables telles que la zone d'étude (A, B et C) ; l'habitat (prairie [M] et jeune forêt [YF]) ; le sexe (M et F) ; et le moment de la journée (divisé en jour, nuit, aube et crépuscule), ainsi que la saison (divisée en automne, été, printemps et hiver) sur la durée des comportements individuels des cerfs, tels que la vigilance, l'alimentation et les déplacements. Les groupes présentant des différences statistiquement significatives à $P < 0,05$ sont indiqués entre parenthèses. La significativité des différences pour 3 groupes indépendants ou plus a été déterminée à l'aide du test du chi carré de Kruskal-Wallis avec post-hoc de Conover ($P < 0,05$), et pour 2 groupes à l'aide du test U de Mann-Whitney

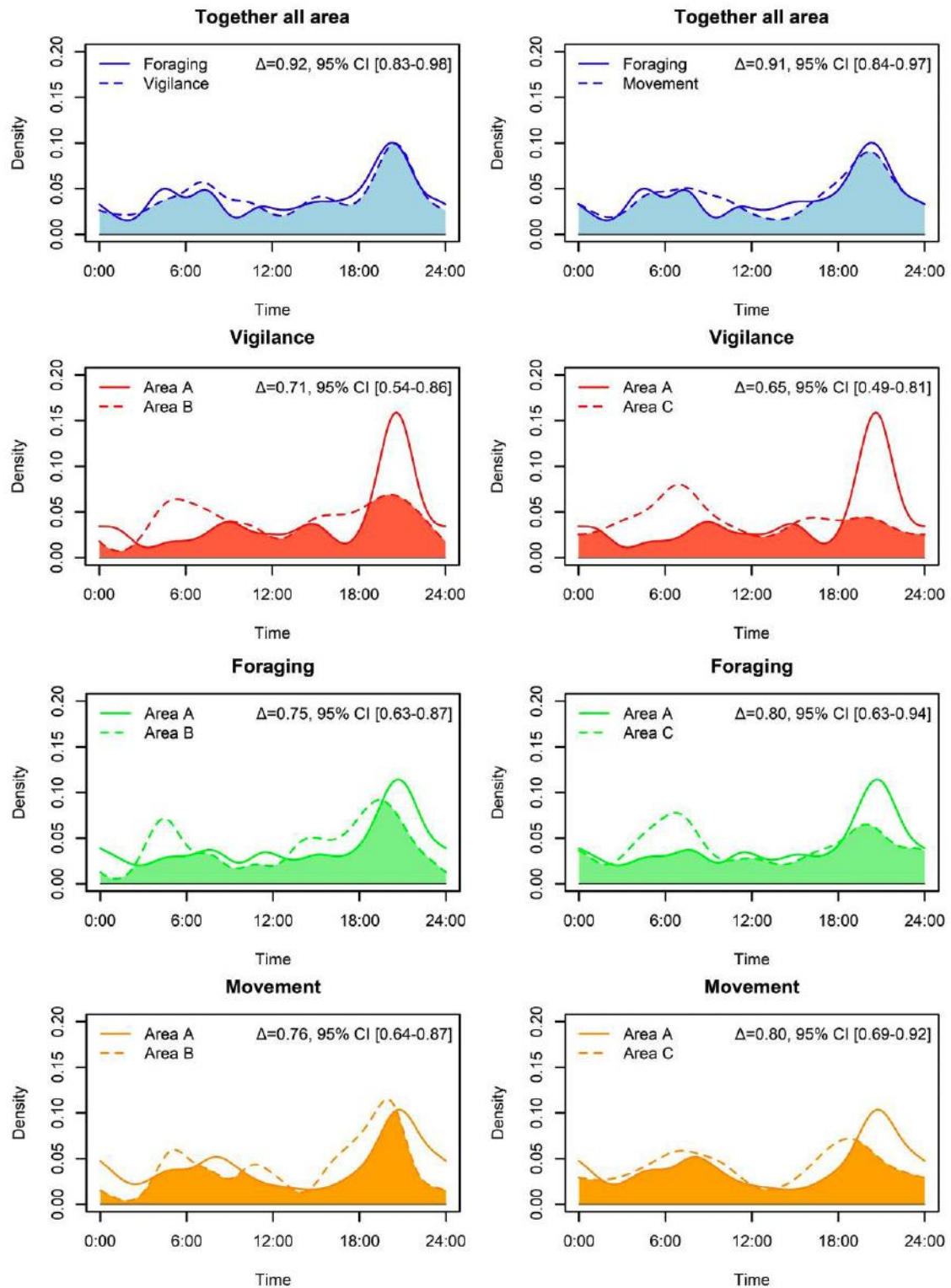


Figure 5. Comparaison des différentes formes d'activité du chevreuil tout au long de la journée dans les prairies. Les graphiques indiquent le facteur de chevauchement Δ [IC à 95%]

DISCUSSION

Le **risque de prédation** par les loups varie dans l'espace et dans le temps ; les chevreuils doivent donc recourir à des stratégies d'évitement spatial et de déplacement pour réduire la fréquence des rencontres. Les loups chassent activement et peuvent s'adapter au comportement de leurs proies ; les chevreuils doivent donc réagir avec souplesse, en intensifiant souvent leurs déplacements pour éviter d'être repérés ou poursuivis (Petridou et

al. 2023). Les chevreuils ont coévolué avec les loups, ce qui leur a permis de développer un comportement finement adapté face aux prédateurs. **Contrairement aux loups, les activités humaines suivent généralement des schémas temporels prévisibles.** Par exemple, les chevreuils peuvent s'adapter en limitant leurs activités aux périodes à faible risque (Pagon et al. 2013). **Contrairement aux loups, les humains ne sont pas des prédateurs directs dans la plupart des cas. Cependant,** comme certaines activités humaines (telles que la chasse) présentent un risque mortel, les chevreuils ont recours à une stratégie générale d'évitement temporel (Sönnichsen et al. 2013). Les perturbations humaines sont souvent statiques sur le plan spatial (par exemple, les sentiers) par rapport à des prédateurs mobiles tels que les loups ; l'évitement temporel est donc la stratégie la plus efficace (Bonnot et al. 2013).

Les chevreuils de la zone C, caractérisée par un risque élevé de présence de loups, ont montré une mobilité accrue. Cependant, la vigilance n'était pas plus élevée lorsque le risque lié aux loups était plus grand. L'absence de différences de vigilance entre les zones fréquentées par les humains et celles fréquentées par les loups rend difficile la détermination de l'espèce la plus stressante pour les chevreuils. L'une des raisons pour lesquelles aucune différence entre les réactions face aux humains et aux loups n'a été détectée pourrait être que les chevreuils réagissent par une vigilance accrue lorsqu'ils entrent directement en contact avec l'odeur du loup. Par exemple, des études sur le cerf élaphe (*C. elaphus*) ont démontré une vigilance accrue lorsqu'il est exposé aux excréments de prédateurs, y compris ceux des loups (Lung et Childress 2007 ; Kuijper et al. 2014). Une telle expérience n'a pas été incluse dans notre étude. En cas de contact avec l'urine du lynx, un autre prédateur, les cerfs deviennent très vigilants (Eccard et al. 2017). La vigilance permanente chez le chevreuil est un comportement peu avantageux. L'augmentation des mouvements, souvent une réponse induite par le stress, est l'un des comportements que les ongulés comme le chevreuil utilisent pour éviter la prédation, ce qui affecte à son tour les maillons inférieurs de la cascade trophique (Frair et al. 2005). La **vigilance** consiste généralement à scruter l'environnement de manière stationnaire à la recherche de menaces, ce qui se fait au détriment de la mobilité et du temps consacré à la recherche de nourriture (Lung et Childress 2007). **Dans les environnements à forte prédation, les chevreuils pourraient privilégier le mouvement plutôt que la vigilance comme stratégie de survie.** En se déplaçant plus fréquemment, ils réduisent le temps passé à un endroit donné, ce qui pourrait rendre plus difficile pour les loups de leur tendre une embuscade (Benhaïem et al. 2008). Les chevreuils vivant dans des zones soumises à une forte pression des loups peuvent s'habituer à la présence de ces derniers et adapter leur comportement en conséquence. Au lieu d'une vigilance accrue constante, qui peut être coûteuse en énergie, ils peuvent adopter le déplacement comme stratégie anti-prédateur plus durable (Kuijper et al. 2014). Au fil du temps, ces animaux ont peut-être appris que rester en mouvement est un moyen plus efficace d'éviter la prédation que de rester immobile et de scruter les environs à la recherche de prédateurs. Les chevreuils pourraient s'appuyer sur les caractéristiques de l'habitat (par exemple, une végétation dense) qui réduisent le besoin de vigilance visuelle (Lone et al. 2015). Dans de tels environnements, le déplacement peut leur permettre de se positionner dans des zones plus sûres où le risque de rencontre avec des loups est moindre. **Il convient de noter ici que les chevreuils ont été observés uniquement et exclusivement dans la jeune forêt, dans une zone présentant un risque élevé de prédation par les loups.** Par exemple, ils pourraient se déplacer vers des zones forestières plus denses après avoir détecté des signes de prédateurs, comptant davantage sur la dissimulation pour éviter d'être repérés plutôt que sur la surveillance visuelle. Dans les prairies de la zone C, où le

risque de prédation est élevé, les chevreuils ont peut-être dû passer plus de temps à rechercher une nourriture de meilleure qualité, ce qui a pu accroître l'intensité de leurs déplacements. **Cependant**, la préférence des chevreuils pour certains types d'habitat est davantage influencée par la structure forestière, c'est-à-dire l'ouverture de la canopée et la **richesse** en espèces d'arbres, plutôt que par l'abondance de nourriture (Moser et al. 2006). Dans le BTNP, le pin sylvestre est l'espèce dominante de la canopée, et la structure d'âge des peuplements n'est pas très diversifiée. Comme l'ont montré Churski et al. (2021), le risque de prédation peut affecter la composition des régimes alimentaires des ongulés. **L'augmentation des déplacements des chevreuils dans les zones riches en prédateurs peut également être due à la recherche d'une nourriture de meilleure qualité ou à plus haute valeur calorique pour compenser la perte d'énergie liée au déplacement.** La présence humaine peut causer plus de stress dans les zones à forte pression humaine que la présence de loups là où ils sont présents (Zbyryt et al. 2018).

Une forte pression exercée par les loups, combinée à la chasse individuelle, peut réduire considérablement le temps de s'alimenter des chevreuils en raison de la perception accrue du risque de prédation. Dans les zones où la présence de prédateurs est fréquente, les chevreuils doivent consacrer plus de temps à des comportements anti-prédateurs, tels que le déplacement et la sélection de l'habitat, ce qui réduit le temps disponible pour la recherche de nourriture (Benhaiem et al. 2008). **De plus**, les chevreuils peuvent être contraints de se nourrir dans des habitats suboptimaux et plus dissimulés afin de réduire le risque de prédation, ce qui peut limiter l'accès à un fourrage de haute qualité, aggravant encore la réduction du temps consacré à l'alimentation (Lone et al. 2015). **Ainsi**, l'augmentation du temps consacré à la recherche de nourriture est due à la zone plus restreinte dans laquelle les chevreuils se confinent en présence de prédateurs, ce qui les conduit à consommer la nourriture « la plus proche » et les empêche de rechercher une nourriture de meilleure qualité sur une zone plus vaste.

Dans les prairies des zones A et B, les chevreuils ont modifié leurs activités quotidiennes pour éviter temporairement les humains. **Plus précisément**, les chevreuils évitent les humains dans les prairies malgré l'attrait de cet environnement pour le fourrage, quelle que soit la forme de perturbation humaine à laquelle ils sont confrontés (c'est-à-dire aussi bien pour les activités récréatives sans chasse dans la zone A que pour la forte pression cynégétique dans la zone B). **Cela est surprenant, car on pourrait s'attendre à ce que la chasse ait une influence plus forte sur le comportement des chevreuils que les activités récréatives.** Mais la chasse a tendance à se concentrer sur des périodes plus courtes et bien définies, ce qui entraîne un stress intense mais **temporaire** chez les chevreuils (Viela et al. 2020). **Ainsi**, les activités de loisirs très intenses dans le BTNP pourraient avoir un effet similaire à celui de la chasse sur l'activité des chevreuils. Les activités de loisirs ont un effet effrayant sur le comportement des ongulés qui réduit le broutage (van Beeck Calkoen et al. 2022). Cela est particulièrement vrai dans le BTNP, où, contrairement à d'autres parcs nationaux en Pologne, les visiteurs sont autorisés à s'éloigner des sentiers touristiques. Le fait d'éviter les humains peut également affecter la durée de la recherche de nourriture, comme mentionné ci-dessus. Les chevreuils consommeront la végétation la plus proche sans chercher de nourriture de meilleure qualité. **En effet**, le temps que les chevreuils consacrent à la recherche de nourriture est plus court que dans les endroits où les perturbations humaines sont moindres (Bonnot et al. 2020).

Dans la zone présentant un risque élevé de prédation par les loups et, en même temps, une faible pression humaine (zone C), on n'a pas observé de chevreuils évitant les humains dans les prairies. Cela peut s'expliquer par plusieurs facteurs. **Il est peut-être possible que la perturbation humaine limitée soit moins importante lorsque les chevreuils sont fortement exposés au risque de prédation par les loups.** **Cependant**, le petit nombre d'individus dans cette étude a rendu difficile la mise en évidence d'une signification statistique. **Enfin**, tout comme les chevreuils n'évitent pas les loups dans les zones offrant un bon couvert, ces lieux sont perçus comme des abris plutôt que comme des sources de danger, même en présence de prédateurs. Les jeunes forêts servent de lieux de repos aux loups pendant la journée (Bojarska et al. 2021) ; le pic d'activité dans ces lieux a été observé à midi, suivi d'un deuxième pic le matin. Le pic d'activité de chasse se produit à l'aube et au crépuscule (Tharenkauf et al. 2003). Cela pourrait également expliquer l'absence de signification statistique. **Le faible nombre d'observations de rencontres entre loups et humains pendant la journée suggère que ces interactions ne sont pas suffisamment fréquentes pour avoir introduit un biais potentiel dans les présents résultats.**

Les chevreuils et les loups utilisent tous deux le couvert pour se cacher des humains. S'ils se cachent des humains et se reposent en même temps, les loups ne constituent clairement pas une menace pour les chevreuils, car ces derniers sont occupés à éviter leur ennemi commun, à savoir les humains (Bojarska et al. 2021). **De plus**, les ongulés tels que les chevreuils sont plus stressés par la présence des humains que par celle des prédateurs, car ils sont évolutivement adaptés pour éviter les loups (Zbyryt et al. 2018).

Nos résultats pourraient confirmer dans une certaine mesure que les chevreuils, en raison du risque élevé de prédation par les loups, choisissent plus souvent des abris comme lieu de sécurité, et pas seulement les femelles pendant la période d'élevage (Bongi et al. 2008). **D'autre part, nous n'avons pas pu confirmer de quelque manière que ce soit l'évitement temporel des loups par les chevreuils ni la synchronisation temporelle, comme l'ont démontré d'autres études** (Rossa et al. 2021 ; Petridou et al. 2023).

L'utilisation de pièges photographiques constitue une limite de cette étude. Nous estimons toutefois que l'observation par caméra des effets de facteurs tels que divers types de pressions anthropiques et la prédation par les loups sur le comportement des chevreuils est précieuse. En particulier, cette étude a été menée à une époque où les grands complexes forestiers de Pologne n'avaient été que partiellement recolonisés par les loups. **Cela a offert l'occasion rare d'analyser le comportement des chevreuils sous des niveaux variables de risque de prédation et de pression humaine.** Un autre aspect précieux de cette étude a été la possibilité d'évaluer les réactions des chevreuils face aux humains et aux loups en l'absence de lynx, qui est ailleurs un prédateur majeur des chevreuils. La différence dans les réactions des chevreuils face aux loups et aux humains découle de la nature distincte de ces menaces. **La prédation par les loups est un défi qui nécessite une mobilité accrue pour minimiser le risque, tandis que les perturbations humaines constituent une pression atténuée par un évitement temporel.** Ces stratégies reflètent la plasticité comportementale des chevreuils, mais soulignent également les coûts liés à l'adaptation à de multiples facteurs de stress. Les résultats mettent en évidence la manière dont les prédateurs et les activités humaines façonnent différemment le comportement des chevreuils, offrant ainsi des informations précieuses pour la conservation.

La modification des schémas de déplacement en **réponse** aux loups suggère des conséquences physiologiques potentielles et une augmentation des coûts énergétiques chez les chevreuils, tandis que l'évitement temporaire de l'activité humaine souligne la nécessité de minimiser les perturbations. En tenant compte de ces réponses comportementales, les stratégies de conservation peuvent mieux favoriser la coexistence entre la faune sauvage et les activités humaines.

References

- Agostinelli C, Lund U. 2024. R package 'circular': circular statistics (version 0.5-1). [Accessed 2024 May 20]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=circular>
- Ausbund DE, 2021. Wolf use of humanmade objects during pup-rearing. *Anim Behav Cogn* 8(3):405–414.
- Ausilio G, Sand H, Månsson J, Mathisen KM, Wikenros C, 2021. Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: the potential for trophic cascades is context-dependent. *Front Ecol Evol* 8:1–12.
- Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S *et al.*, 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim Behav* 76(3):611–618.
- Bojarska K, Maugeri L, Kuehn R, Król W, Theuerkauf J *et al.*, 2021. Wolves under cover: the importance of human-related factors in resting site selection in a commercial forest. *For Ecol Manag* 497: 119511.
- Bongi P, Ciuti S, Grignolio S, Del Frate M, Simi S *et al.*, 2008. Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *J Zool* 276(3): 242–251.
- Bonnot NC, Couriot O, Berger A, Cagnacci F, Ciuti S *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(1):132–145.
- Bonnot NC, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B *et al.*, 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *Eur J Wildl Res* 59(2):185–193.
- Burbaite L, Csányi S, 2009. Roe deer population and harvest changes in Europe. *Estonian J Ecol* 58(3):169–180.
- Carbillat J, Rey B, Palme R, Morellet N, Bonnot N *et al.*, 2020. Under cover of the night: context-dependency of anthropogenic disturbance on stress levels of wild roe deer *Capreolus capreolus*. *Conserv Physiol* 8(1):1–11.
- Chapron G, Kaczensky P, Linnell JDC, Von Arx M, Huber D *et al.*, 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346(6216):1517–1519.
- Churski M, Spitzer R, Coissac E, Taberlet P, Lescinskaite J *et al.*, 2021. How do forest management and wolf space-use affect diet composition of the wolf's main prey, the red deer versus a non-prey species, the European bison? *For Ecol Manag* 479:118620.
- Creel S, Christianson D, 2009. Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: implications for trophic cascades. *Ecology* 90(9):2454–2466.
- Creel S, Winnie JA, 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Anim Behav* 69(5):1181–1189.
- Eccard JA, Meißner JK, Heurich M, 2017. European roe deer increase vigilance when faced with immediate predation risk by Eurasian lynx. *Ethology* 123(1):30–40.
- Frair JL, Merrill EH, Visscher DR, Fortin D, Beyer HL *et al.*, 2005. Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landsc Ecol* 20(3): 273–287.
- Gerber N, Riesch F, Bojarska K, Zetsche M, Rohwer NK *et al.*, 2024. Do recolonising wolves trigger non-consumptive effects in European ecosystems? A review of evidence. *Wildl Biol* 2024(6): e01229.
- Halofsky JS, Ripple WJ, 2008. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. *Oecologia* 155(4):869–877.
- Hebblewhite M, Merrill EH, 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia* 152(2):377–387.
- Hušek J, Boudreau MR, Panek M, 2021. Hunter estimates of game density as a simple and efficient source of information for population monitoring: a comparison to targeted survey methods. *PLoS One* 16(8):e0256580.
- Jasińska KD, Jackowiak M, Gryz J, Bijak S, Szyc K *et al.*, 2021. Occurrence and activity of roe deer in urban forests of Warsaw. *Diversity (Basel)* 3(1):7913.
- Jones O, Wang J, 2010. COLONY a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol Ecol Resour* 10(3): 551–555.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC, 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol* 16(5):1099–1106.
- Kondracki J, 2002. *Regional Geography of Poland*. Warsaw: PWN Scientific Publishers, 79–86.
- Kuijper DPJ, Kleine CD, Churski M, Hooft PV, Bubnicki J, 2013. Landscape of fear in Europe : wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36(12):1263–1275.
- Kuijper DPJ, Verwijmeren M, Churski M, Zbyryt A, Schmidt K *et al.*, 2014. What cues do ungulates use to assess predation risk in dense temperate forests? *PLoS One* 9(1):e84607.
- Laundre JW, Hernandez L, Ripple WJ, 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecol J* 3(3):1–7.
- Linnell JDC, Cretois B, Nilsen EB, Rolandsen CM, Solberg EJ *et al.*, 2020. The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biol Conserv* 244:108500.
- Lone K, Loe LE, Meisingset EL, Stamnes I, Mysterud A, 2015. An adaptive behavioural response to hunting: surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Anim Behav* 102:127–138.
- Loosen AE, Devineau O, Zimmermann B, Cromsigt JPM, Pfeffer SE *et al.*, 2021. Roads, forestry, and wolves interact to drive moose browsing behavior in Scandinavia. *Ecosphere* 12(1):e03358.
- Lovari S, Herrero J, Masseti M, Ambarli H, Lorenzini R *et al.*, 2016. *Capreolus capreolus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016: e.T42395A22161386.
- Lung MA, Childress MJ, 2007. The influence of conspecifics and predation risk on the vigilance of elk (*Cervus elaphus*) in Yellowstone National Park. *Behav Ecol* 18(1):12–20.
- Lynch M, Ritland K, 1999. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics* 152(4):1753–1766.
- Mols B, Lambers E, Cromsigt JPM, Kuijper DPJ, Smit C, 2022. Recreation and hunting differentially affect deer behaviour and sapling performance. *Oikos* 2022(1):1–13.
- Moser B, Schütz M, Hindenlang KE, 2006. Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: the role of food availability and species quality. *For Ecol Manag* 226(1–3):248–255.
- Mpemba H, Fan Y, Macleod KJ, Wen D, Jiang G, 2019. The effect of novel and familiar predator cues on prey vigilance and foraging behaviors in the greater Khingan mountains, Inner Mongolia, China. *Appl Ecol Environ Res* 17(4):8219–8234.
- Myslajek R, Kwiatkowska I, Diserens TA, Haidt A, Nowak S, 2019. Occurrence of the Eurasian lynx in western Poland after two decades of strict protection. *Cat News* 69:12–14.
- Myslajek RW, Tracz M, Tracz M, Tomczak P, Szewczyk M *et al.*, 2018. Spatial organization in wolves *Canis lupus* recolonizing north-west Poland: Large territories at low population density. *Behaviour* 92: 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.01.006>.
- Nowak S, Myslajek RW, 2016. Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012. *Mammal Res* 61(2):83–98.
- Nowak S, Myslajek RW, Kloosińska A, Gabrys G, 2011. Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mamm Biol* 76(6):709–715.
- Nowak S, Myslajek RW, Szewczyk M, Tomczak P, Borowik T *et al.*, 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(11):1353–1364.
- Pagon N, Grignolio S, Pipia A, Bongi P, Bertolucci C *et al.*, 2013. Seasonal variation of activity patterns in roe deer in a temperate forested area. *Chronobiol Int* 30(6):772–785.

- Peakall R, Smouse PE, 2012. Genalex 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28(19):2537–2539.
- Petridou M, Benson JF, Gimenez O, Kati V, 2023. Spatiotemporal patterns of wolves, and sympatric predators and prey relative to human disturbance in Northwestern Greece. *Diversity (Basel)* 15(2):184.
- Picardi S, Basille M, Peters W, Ponciano JM, Boitani L *et al.*, 2019. Movement responses of roe deer to hunting risk. *J Wildl Manag* 83(1):43–51.
- Pohlert T. 2022. PMCMRplus: calculate pairwise multiple comparisons of mean rank sums extended_. R package version 1.9.6. [Accessed 2024 May 20]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=PMCMRplus>
- Proudman NJ, Churski M, Bubnicki JW, Nilsson JÅ, Kuijper DPJ, 2021. Red deer allocate vigilance differently in response to spatio-temporal patterns of risk from human hunters and wolves. *Wildl Res* 48(2):163–174.
- Raynor JL, Grainger CA, Parker DP, 2021. Wolves make roadways safer, generating large economic returns to predator conservation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 118(22):e2023251118.
- R Core Team, 2022. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ridout MS, Linkie M, 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *J Agric Biol Environ Stat* 14(3): 322–337.
- Rodríguez-Recio M, Wikenros C, Zimmermann B, Sand H, 2022. Rewilding by wolf recolonisation, consequences for ungulate populations and game hunting. *Biology (Basel)* 11(2):317.
- Rossa M, Lovari S, Ferretti F, 2021. Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behav Ecol Sociobiol* 75(2):32.
- Sönnichsen L, Bokje M, Marchal J, Hofer H, Jędrzejewska B *et al.*, 2013. Behavioural responses of European roe deer to temporal variation in predation risk. *Ethology* 119(3):233–243.
- Stępniań KM, Niedźwiecka N, Szewczyk M, Mysłajek RW, 2020. Scent marking in wolves *Canis lupus* inhabiting managed lowland forests in Poland. *Mammal Res* 65(4):629–638.
- Szewczyk M, Nowak C, Hulva P, Mergaey J, Stronen AV *et al.*, 2021. Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population. *Wildl Biol* 2021(2):1–7.
- Szewczyk M, Nowak S, Niedźwiecka N, Hulva P, Špinkytė-Bačkaitienė R *et al.*, 2019. Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Sci Rep* 9(1):19003.
- Theuerkauf J, Jędrzejewski W, Schmidt K, Okarma H, Ruczyński I *et al.*, 2003. Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieża Forest, Poland. *J Mammal* 84(1):243–253.
- Thomas K, 2011. A history of camera trapping. In: Kucera TE, Barrett RH, editors. *Camera Traps in Animal Ecology* Tokyo: Springer, 9–26.
- Tobler MW, Carrillo-Percegue SE, Leite Pitman R, Mares R, Powell G, 2008. An evaluation of camera traps for inventoring large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Anim Conserv* 11(3):169–178.
- Torretta E, Caviglia L, Serafini M, Meriggi A, 2018. Wolf predation on wild ungulates: how slope and habitat cover influence the localization of kill sites. *Curr Zool* 64(3):271–275.
- Torretta E, Mosini A, Piana M., Tirozzi P., Serafini M., Puopolo F., *et al.* Time partitioning in mesocarnivore communities from different habitats of NW Italy: insights into martens' competitive abilities. *Behaviour* 2017;154(2):241–266. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003420>
- van Beeck Calkoen STS, Deis MH, Oeser J, Kuijper DPJ, Heurich M, 2022. Humans rather than Eurasian lynx (*Lynx lynx*) shape ungulate browsing patterns in a temperate forest. *Ecosphere* 13(2):1–19.
- van Beeck Calkoen STS, Kuijper DPJ, Sand H, Singh NJ, van Wieren SE *et al.*, 2018. Does wolf presence reduce moose browsing intensity in young forest plantations? *Ecography* 41(11):1776–1787.
- Vilela S, Alves da Silva A, Palme R, Ruckstuhl KE, Sousa JP *et al.*, 2020. Physiological stress reactions in red deer induced by hunting activities. *Animals (Basel)* 10(6):1003.
- Winnie J, Creel S, 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Anim Behav* 73(1):215–225.
- Żbyryt A, Bubnicki JW, Kuijper DPJ, Dehnhard M, Churski M *et al.*, 2018. Do wild ungulates experience higher stress with humans than with large carnivores? *Behav Ecol* 29(1):19–30.