

La diminution des perturbations humaines accroît l'activité diurne chez les loups, mais pas chez le lynx Eurasien

Global Ecology and Conservation 53 (2024) e02985

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

 **Global Ecology and Conservation** 

journal homepage: www.elsevier.com/locate/gecco



Reduced human disturbance increases diurnal activity in wolves, but not Eurasian lynx

Adam F. Smith^{a,b,c,*}, Katharina Kasper^d, Lorenzo Lazzeri^e, Michael Schulte^{f,g}, Svitlana Kudrenko^{a,b,h}, Elise Say-Sallaz^d, Marcin Churski^d, Dmitry Shamovichⁱ, Serhii Obrizan^j, Serhii Domashevsky^j, Kateryna Korepanova^j, Andriy-Taras Bashta^{k,l}, Rostyslav Zhuravchak^a, Martin Gahbauer^c, Bartosz Pirga^m, Viktor Fenchuk^a, Josip Kusak^g, Francesco Ferretti^{e,n}, Dries P.J. Kuijper^d, Krzysztof Schmidt^d, Marco Heurich^{b,c,o}

Résumé

Dans l'Anthropocène, la faune sauvage est de plus en plus soumise à des contraintes spatiales et temporelles dues aux perturbations humaines, qu'elles soient mortelles ou non. Pour les grands carnivores ayant des besoins en espace importants, comme les loups et les lynx Eurasiens, il est difficile d'échapper aux perturbations humaines dans les paysages Européens, car les espaces suffisamment vastes et peu perturbés sont rares. **Par conséquent**, l'étude des adaptations comportementales à la présence humaine est essentielle pour comprendre la capacité d'adaptation à ces perturbations. Nous avons émis **l'hypothèse** que, dans des conditions de faible perturbation humaine, les grands carnivores ajusteraient leurs comportements temporels pour profiter de la journée, et que, lorsque la perturbation humaine diurne est forte, ils opéreraient pour la nocturnité. **À l'aide de données issues de pièges photographiques provenant de neuf sites d'étude Européens situés le long d'un gradient de perturbation humaine, nous avons analysé les schémas d'activité des loups et des lynx Eurasiens.** Nos données couvrent plusieurs années, de 2014 à 2022, et nous avons concentré notre analyse sur la période de septembre à avril, lorsque la plupart des suivis des grands carnivores ont lieu. Pour les loups, notre analyse a révélé **i)** une augmentation du comportement nocturne, **ii)** une diminution du chevauchement diurne avec l'augmentation de l'activité humaine, et **iii)** une association significative entre une probabilité plus élevée d'activité nocturne et une perturbation humaine croissante. Pour le lynx Eurasien, nous avons constaté **iv)** des comportements systématiquement nocturnes sur tous les sites d'étude, indépendamment des perturbations humaines, et **v)** aucune association entre les perturbations humaines et une probabilité accrue d'activité nocturne. **Nos résultats montrent que les loups peuvent s'adapter à des comportements diurnes ou catéméraux en cas de faibles perturbations humaines, mais qu'ils passent à la nocturnité lorsque ces perturbations augmentent.** Le lynx Eurasien, **en revanche**, conserve systématiquement son comportement nocturne, ce que nous attribuons à sa stratégie de chasse principale, qui consiste à traquer et

à tendre des embuscades. Si les perturbations humaines limitent l'activité des grands carnivores à la nuit, cela pourrait influencer leurs interactions avec leurs proies, entraînant des effets en cascade dans l'écosystème. D'un autre côté, le maintien de comportements nocturnes dans des paysages dominés par l'homme pourrait favoriser la conservation des grands carnivores, en réduisant les interactions négatives avec les humains et en contribuant ainsi à un paysage de coexistence.

Mots-clés : Perturbations humaines, Nocturnité, Paysage dynamique de la peur, Pièges photographiques, Modèles d'activité, Chronobiologie

1. INTRODUCTION

La compréhension de l'écologie comportementale des grands carnivores est essentielle pour gérer les attentes, les attitudes du public et leur coexistence avec les humains dans des espaces à usages multiples (Kuijper et al., 2019 ; Mech, 2017). En tant que « superprédateur » de toutes les autres espèces, l'être humain peut susciter des réactions de peur et des comportements **d'évitement**, même chez les grands carnivores (Bryan et al., 2015 ; Smith et al., 2017 ; Suraci et al., 2019 ; Ordiz et al., 2021), ce qui amène ces derniers à adapter leur comportement pour éviter toute interaction potentiellement risquée avec les humains. **Par conséquent**, les paysages Européens dominés par l'homme forment une **matrice de risques** que la faune sauvage doit traverser pour minimiser les perturbations humaines létales et non létales, telles que la chasse ou les activités récréatives (par exemple, Bonnot et al., 2020 ; Gehr et al., 2017 ; Ruiz-Villar et al., 2024). Pour trouver un équilibre entre l'évitement des risques et l'acquisition de ressources, on s'attend à ce que la faune sauvage, dans un paysage de peur induit par l'homme, adapte ses comportements en évitant, dans l'espace et dans le temps, les moments et les lieux à risque (Gaynor et al., 2019 ; Laundré et al., 2010 ; Laundré et al., 2001 ; Lone et al., 2014 ; Palmer et al., 2022). Une **stratégie comportementale** pour éviter les interactions risquées avec les humains consiste à être actif à des moments où les humains sont absents, par exemple la nuit (Hebblewhite et Merrill, 2007 ; Sunde et al., 2023).

Les grands carnivores, comme les autres animaux sauvages, peuvent renforcer leur nocturnité lorsque leur niche temporelle est restreinte par les perturbations humaines pendant la journée, tandis qu'à l'inverse, ils deviennent plus diurnes lorsque les perturbations diurnes sont moindres (Bonnot et al., 2020 ; De Grove et al., 2023 ; Gaynor et al., 2018 ; Mayer et al., 2023). **Cependant**, les grands carnivores présentent des différences dans leurs modes de chasse, ce qui peut influencer leurs périodes d'activité préférées. Par exemple, le puma (*Puma concolor*) est un prédateur **à l'affût**, actif au crépuscule et la nuit afin de maximiser ses chances de traquer avec succès ses proies dans des conditions de faible luminosité (Smith et al., 2019 ; Soria-Díaz et al., 2016). **En revanche**, les lycas (*Lycan pictus*) et les guépards (*Acinonyx jubatus*) sont principalement des chasseurs diurnes qui utilisent des tactiques de **course** ou de **poursuite** pour chasser leurs proies (Hayward et Somers, 2009 ; Makin et al., 2017). Pour les proies, les prédateurs à **embuscade** peuvent être plus prévisibles dans l'espace, en particulier dans des paysages hétérogènes, et donc soit plus faciles à éviter, soit susceptibles de déclencher une réponse anti-prédateur plus forte (Makin et al., 2017 ; Smith et al., 2019). **De même**, tous les prédateurs dont les périodes de chasse sont limitées (par exemple par les perturbations humaines) pourraient être plus prévisibles dans le temps, ce qui a des implications potentielles pour les interactions prédateur-proie (Palmer et al., 2022).

Des études antérieures ont déjà cherché à examiner les schémas d'activité et la nocturnité des loups (*Canis lupus*) et des lynx Eurasiens (*Lynx lynx*). Les loups sont principalement des chasseurs cursoriaux qui font également preuve de comportements de chasse coopérative (Middleton et al., 2013 ; Van Beeck Calkoen et al., 2021 ; Woodruff et al., 2018). En Europe, ils sont connus pour être principalement nocturnes ou crépusculaires, comme les loups de Croatie (Blaskovic et al., 2022 ; Haswell et al., 2020 ; Kusak et al., 2005), en Pologne (Lazzeri et al., 2024 ; Theuerkauf et al., 2007), au Danemark (Sunde et al., 2023), en Italie (Ciucci et al., 1997 ; Mori et al., 2020 ; Rossa et al., 2021) et en Espagne (Jiménez et al., 2023). Les lynx, en tant que prédateurs traqueurs et embusqués (Heurich et al., 2016 ; Van Beeck Calkoen et al., 2021) sont également connus pour être nocturnes ou crépusculaires, à l'instar des loups, comme le montrent des études menées en Pologne (Schmidt, 1999), en Croatie (Blaskovic et al., 2022), en Allemagne, en République Tchèque, en Norvège et en Suède (Filla et al., 2017 ; Heurich et al., 2014). Certaines études ont constaté une activité diurne accrue chez ces grands carnivores et ont émis l'hypothèse que l'absence de perturbation humaine est un facteur déterminant de cette observation (Eggermann et al., 2009 ; Heurich et al., 2014 ; Martínez-Abraín et al., 2023 ; J. Theuerkauf et al., 2003). En Amérique du Nord également, des études ont observé des tendances diurnes chez les loups (Frey et al., 2020 ; Kohl et al., 2018) ainsi qu'un passage à des comportements nocturnes lorsque les perturbations humaines sont importantes (Frey et al., 2022). Martínez-Abraín et al. (2023) soulignent que les conditions expérimentales d'exclusion des humains, qui permettraient aux chercheurs d'étudier les différences de comportement des grands carnivores au cours de la période diurne, sont rares, en particulier à des échelles spatiales et temporelles significatives. **Cependant**, l'effet des perturbations humaines sur le comportement des grands carnivores peut être étudié efficacement en tirant parti d'un gradient de perturbations humaines, y compris dans des zones où les humains sont exclus.

Étant donné que les loups et les lynx ont tous deux de vastes territoires (Linnell et al., 2021 ; Mystajek et al., 2018 ; Ripari et al., 2022), il est évident que presque tous les grands carnivores d'Europe habitent une matrice de refuges tranquilles (Martínez-Abraín et al., 2023 ; Smith et al., 2022) et de zones à plus forte perturbation (Bubnicki et al., 2019 ; Ripari et al., 2022 ; Santini et al., 2016). Les zones protégées en Europe offrent relativement peu d'espace où la faune sauvage peut vivre à l'abri des perturbations (Diserens et al., 2017), y compris les parcs nationaux (Van Beeck Calkoen et al., 2020), ce qui contraste fortement avec les vastes zones protégées d'Amérique du Nord. Les zones protégées Européennes sont généralement de petite taille et subissent des perturbations dues à l'exploitation forestière (Thorn et al., 2018), à la chasse (Van Beeck Calkoen et al., 2020), au tourisme et aux loisirs (Belotti et al., 2018) ou à l'agriculture (Van Beeck Calkoen et al., 2020). Au risque de perturbations non létales s'ajoute la mortalité des grands carnivores induite par l'homme sur l'ensemble de leur aire de répartition Européenne, par le biais d'abattages tant légaux qu'illégaux (Heurich et al., 2018 ; Liberg et al., 2012 ; Musto et al., 2021 ; Nowak et al., 2021*b*).

Malgré des siècles de persécution massive en Europe, les loups et les lynx font aujourd'hui leur retour en termes de répartition et d'abondance (Chapron et al., 2014 ; Cimatti et al., 2021). Pour ces deux espèces, l'augmentation de la disponibilité des habitats et des proies (Cimatti et al., 2021), ainsi que des mesures de conservation proactives telles que la protection légale et la réintroduction du lynx (Linnell et al., 2009 ; Skorupski et al., 2022) ont favorisé leur retour. **Cependant**, le statut de protection exact et son interprétation présentent une

grande hétérogénéité entre les États membres de l'Union Européenne (UE) et surtout d'autres pays Européens (Chapron et al., 2014 ; Trouwborst, 2010). **De plus**, la présence de ces espèces dans des paysages dominés par l'homme au cours des deux dernières décennies a de plus en plus soulevé des problèmes de coexistence entre les humains et les grands carnivores. Par exemple, lorsque les grands carnivores tuent du bétail (Gervasi et al., 2021), et à mesure que les humains renforcent leur présence dans des habitats plus sauvages (Mumme et al., 2023). Alors que les grands carnivores continuent de recoloniser l'Europe, nous en sommes encore à démêler leurs adaptations comportementales à ces nouveaux paysages dominés par l'homme (Kuijper et al., 2024). **Si les paysages Européens obligent les loups et les lynx à adapter leur niche temporelle, cela pourrait accroître la prévisibilité du risque pour les proies** (Palmer et al., 2022), affectant ainsi le rôle fonctionnel que les grands carnivores sont censés jouer dans l'écosystème, comme le contrôle descendant des populations de proies et le déclenchement de cascades trophiques (Kuijper et al., 2016).

À notre connaissance, aucune étude en Europe n'a examiné le comportement temporel des loups et des lynx le long d'un gradient de perturbation humaine, allant de zones où la présence humaine est très limitée à des zones de forte perturbation humaine. Sur la base des études mentionnées précédemment, nous avons formulé **deux hypothèses** principales. **Premièrement**, que **i)** le comportement le plus diurne des loups et des lynx serait observable dans les sites d'étude les moins perturbés par l'homme, et **ii)** que la probabilité d'être actif pendant la nuit augmenterait à mesure que la perturbation humaine s'intensifie.

Pour vérifier ces hypothèses, nous avons analysé les données de pièges photographiques concernant les loups, les lynx Eurasiens, leurs principales proies ongulées et les humains sur **neuf** sites d'étude en Europe, et examiné le comportement des carnivores le long d'un gradient de perturbation humaine, incluant une vaste zone de référence à perturbation humaine minimale, où l'accès humain est restreint depuis des décennies (la zone d'exclusion de Tchernobyl en Ukraine). Nous avons quantifié la probabilité d'activité diurne et nocturne, évalué et comparé les schémas d'activité des loups et des lynx entre les sites, et examiné les relations entre l'activité nocturne des loups et des lynx et diverses pressions environnementales et anthropiques. Étant donné que nos sites d'étude couvrent un large gradient de perturbations humaines présentes dans les paysages Européens, allant des zones protégées sans chasse mais soumises à une forte pression touristique, aux zones où la chasse (au loup) est pratiquée, en passant par des zones où pratiquement toutes les activités humaines ont été exclues, cette étude apporte des données importantes sur les schémas comportementaux de ces grands carnivores.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Sites d'étude

Nous avons déployé des pièges photographiques sur neuf sites d'étude répartis dans six pays Européens (Fig. 1), présentant un gradient prévu de perturbation humaine, décrit dans le **Tableau 1**. La zone d'exclusion de Tchernobyl (Ukraine) ayant servi de site de référence pour l'étude du comportement des loups et des lynx, nous en fournissons une description plus détaillée afin de replacer le contexte. L'activité humaine à l'intérieur de la zone d'exclusion de Tchernobyl est faible en raison de la restriction d'accès imposée à long terme après la catastrophe nucléaire de 1986. De nos jours, l'essentiel de l'activité humaine se concentre dans la ville de Tchernobyl (1 000 habitants) et dans la zone industrielle de la centrale

nucléaire de Tchernobyl. L'activité humaine se limite aux postes de contrôle, à certaines activités forestières (notamment autour des lignes électriques), aux villages (population totale d'environ 40 habitants) et aux activités scientifiques. Il existe des routes dans la zone, mais la circulation se concentre sur la route principale et est limitée aux heures de pointe. La zone d'exclusion de Tchernobyl en Ukraine, d'une superficie d'environ 2 600 km², est contiguë à la réserve radioécologique d'État de Polésie (Palieski) en Biélorussie, d'une superficie de près de 2 200 km², qui est soumise à des réglementations tout aussi strictes en matière d'accès humain. La chasse n'est pas pratiquée dans la zone, mais des rapports anecdotiques font état de cas de braconnage (Gashchak et al., 2022). La combinaison de la taille et de la protection de ces zones crée des conditions de perturbation humaine parmi les plus faibles d'Europe, où les populations de grands carnivores peuvent se développer avec une interférence humaine minimale (Kudrenko et al., 2023 ; Palmero et al., 2023). Nous nous attendions donc à observer le comportement le plus naturel possible de la faune sauvage dans cette zone à accès restreint, par rapport à un continent par ailleurs dominé par l'homme.



Fig. 1. : Sites d'étude à travers l'Europe où des données issues de pièges photographiques ont été recueillies. Les pays mis en évidence indiquent la présence de sites d'étude. Les données sur le loup proviennent de tous les sites, à l'exception du Parc national de la Forêt bavaroise (données insuffisantes). Les données sur le lynx eurasiatique proviennent de tous les sites, à l'exception du Parc régional de la Maremma, du Complexe forestier de Tuchola (absence de présence) et du Parc national des Bieszczady (données insuffisantes). La couche d'arrière-plan représente l'indice d'empreinte humaine (Venter et al., 2016)

Nous avons également collecté des données de pièges photographiques dans la région centrale de Pripjat-Polesia (sud de la Biélorussie), dans la forêt vierge de Bialowieza (est de la Pologne), dans le complexe forestier de Tuchola (nord de la Pologne), dans le parc national de Bieszczady (sud-est de la Pologne) et dans le parc national de Skolivski Beskydy (ouest de l'Ukraine), dans le parc national de la Forêt Bavaroise (sud-est de l'Allemagne), le parc national des lacs de Plitvice (centre de la Croatie) et le parc régional de la Maremma (centre-ouest de l'Italie). Comme la plupart des zones en Europe, nos sites d'étude (Fig. 1) sont

soumis à des perturbations humaines variables mais souvent considérables, résultant généralement d'une combinaison de forte pression touristique, d'activités telles que la sylviculture et de la chasse dans le cadre de la gestion de la faune sauvage (Tableau 1).

Tableau 1. Sites d'étude et informations sur les pièges photographiques à travers l'Europe, où des observations de loups, de lynx Eurasiens et d'êtres humains ont été recueillies à l'aide de pièges photographiques en vue d'analyses

Study Site	Country	Wolf/ Lynx Data	Camera Trap Array (km ²)	Camera Trap Locations Used	Study Years	Main Human Disturbances	Mean Human Footprint Index	Main Habitats	Study Site Description/ Study Design
Maremma Regional Park	Italy	Wolf	55	55	2020	Tourism	16.8	Mediterranean pine forest and scrub	(Lazzeri et al., 2024)
Bavarian Forest National Park	Germany	Lynx	353	29	2019–2021	Tourism, forestry, hunting	10.2	Mixed-mountain beech-fir-spruce forest	(Palmero et al., 2021)
Plitvice Lakes National Park	Croatia	Both	189	54	2014–2017	Tourism	7.1	Mixed-mountain beech-fir forest	(Haswell et al., 2020)
Tuchola Forest Complex	Poland	Wolf	2930	48	2022	Tourism, forestry, hunting	14.9	Lowland deciduous forest	(Krawiec et al., 2022)*
Białowieża Forest	Poland	Both	671	103	2014–2015	Tourism, forestry	10.9	Lowland deciduous forest	(Bubnicki et al., 2019)
Bieszczady National Park	Poland	Wolf	236	15	2021–2022	Tourism	7.1	Mixed-mountain beech-fir-spruce forest	(Nowak et al., 2021a)*
Skolivski Beskydy National Park	Ukraine	Both	540	63	2020–2023	Tourism, forestry	8.8	Mixed-mountain beech-fir-spruce forest	(Palmero et al., 2023)
Belarusian Pripjat- Polesia	Belarus	Both	812	49	2020–2021	Tourism, foraging, forestry, hunting	6.8	Floodplain wetlands, pine forest	(Palmero et al., 2023)
Chornobyl Exclusion Zone	Ukraine	Both	792	65	2020–2021	Area protection	9.4	Floodplain wetlands, pine and oak forest	(Palmero et al., 2023)

* Asterix denote references where the study site was described but not the study design.

2.2. Méthodes de collecte des données par pièges photographiques

Des pièges photographiques ont été déployés sur les routes et les sentiers, qui constituent des éléments fréquents du paysage que les grands carnivores utilisent pour patrouiller leurs territoires (Blaskovic et al., 2022 ; Iannarilli et al., 2021). Le placement des pièges photographiques sur ces éléments, là où les animaux sont susceptibles de passer, minimise les problèmes de rayon de détection et d'efficacité (tels que l'impossibilité d'identifier des animaux à grande distance pendant la nuit ; Palencia et al., 2022). Des pièges photographiques ont été utilisés pour surveiller les loups ou les lynx, ou pour surveiller la population de lynx à l'aide d'un dispositif à deux pièges photographiques afin de distinguer les individus par les motifs de leur pelage dans la zone d'exclusion de Tchernobyl, la région biélorusse de Pripjat-Polesia, le parc national de Skolivski Beskydy et le parc national de la Forêt Bavaroise. Les observations issues de la paire de pièges photographiques ont été combinées pour chaque site. Les données n'étaient généralement pas disponibles pendant l'été, car la plupart des suivis de grands carnivores à l'aide de pièges photographiques ont lieu en automne, en hiver ou au printemps, lorsque les juvéniles sont capables de se déplacer (Jedrzejewski et al., 2001 ; Weingarth et al., 2015 ; Zimmermann et al., 2014). Nous n'avons utilisé que les données du 1^{er} septembre au 31 avril afin de maximiser le chevauchement saisonnier entre nos sites d'étude et de réduire les biais pendant la période d'étude.

Les pièges photographiques ont été réglés pour prendre des photos ou enregistrer des vidéos à tout moment de la journée (Tableau A1 de l'Annexe), et les données ont été stockées et classées manuellement (Parc régional de la Maremma) ou à l'aide du logiciel open source

TRAPPER (Bubnicki et al., 2016) (Parc national des Bieszczady, Parc national des Beskides de Skolivski, Zone d'exclusion de Tchernobyl, Pripjat-Polesia Biélorusse, Forêt de Bialowieza, Complexe forestier de Tuchola, Parc national de la Forêt bavaroise), ou avec Camelot (Hendry et Mann, 2018) (Parc national des lacs de Plitvice).

2.3. Analyse des données

Toutes les analyses de données ont été réalisées à l'aide du logiciel de programmation statistique R (version 4.3.0, R Core Team, 2023), tandis que les opérations SIG ont été effectuées dans QGIS (version 3.30 ; QGIS Association, 2023).

Toutes les espèces ont été classées au niveau taxonomique le plus bas, et les déclenchements intempestifs ainsi que les photographies vierges ont été supprimés de l'ensemble de données avant la réalisation des analyses. Nous avons également exclu les observations d'autres espèces qui ne faisaient pas l'objet de l'étude, et avons sous-divisé toutes les observations par pièges photographiques de loups, de lynx, d'ongulés sauvages proies et d'humains à partir de nos ensembles de données de pièges photographiques. Étant donné que les données de pièges photographiques provenant de nos sites d'étude sélectionnés n'incluaient pas toujours d'informations sur les types de perturbations humaines (par exemple, touristes, personnel, véhicules, etc.), nous n'avons pas pu différencier les classes de perturbations humaines de manière comparable. **Par conséquent**, nous avons regroupé tous les types de rencontres anthropiques sous la catégorie « humains » comme preuve générale de présence. Nous avons maintenu l'indépendance temporelle de ces observations en utilisant un seuil de 5 minutes à compter de la première observation de notre espèce cible à un emplacement de piège photographique (Henrich et al., 2023 ; Kühl et al., 2023). Nous avons ensuite calculé le taux de rencontre avec des humains (c'est-à-dire l'abondance relative) pour chaque site d'étude en calculant le nombre moyen d'événements indépendants par 100 jours (O'Brien, 2011), afin de l'utiliser ultérieurement comme variable explicative représentant la perturbation humaine dans notre modélisation.

Nous avons défini la nuit et le jour à chaque emplacement de piège photographique en fonction de la lumière disponible (Ensing et al., 2014 ; Hut et al., 2013), le jour commençant lorsque le changement maximal de la lumière solaire est observé au début du crépuscule civil à l'aube (soleil à -6 degrés sous l'horizon) et la fin du crépuscule civil au crépuscule (soleil à -6 degrés sous l'horizon). **Par conséquent**, les observations enregistrées pendant la partie la plus lumineuse du crépuscule ont été classées comme « jour », et celles enregistrées pendant la partie la plus sombre du crépuscule ont été considérées comme « nuit ». L'un des avantages de cette approche basée sur la luminosité était que la répartition entre le jour et la nuit était bien équilibrée pour cette période de l'année sur nos sites d'étude (la durée moyenne de la nuit d'après les observations était de 12,2 heures ; Tableau A1 de l'Annexe). Nous avons ensuite classé chaque observation en catégorie « nuit » ou « jour » en calculant l'angle du soleil à l'aide du package `suncalc`, puis nous avons associé les moments instantanés de la journée solaire (midi solaire, début du jour, début de la nuit) à chaque observation des pièges photographiques en fonction de l'heure, de la date et des coordonnées.

2.3.1. Probabilités d'activité

Nous avons calculé les probabilités d'activité pour les loups et les lynx dans chaque site d'étude séparément, ainsi que pour l'ensemble des sites d'étude (à l'exclusion de la zone

d'exclusion de Tchernobyl, qui sert de référence), en utilisant une approche de **modélisation multinomiale probabiliste bayésienne** développée par Gerber et al. (2024), appliquée à l'aide du package *Diel.Niche* dans R, qui utilise des fonctions wrapper mettant en œuvre les fonctions de modélisation et d'estimation du package *multinomial* (Heck et Davis-Stober, 2019). Comme nous nous intéressons strictement à l'activité nocturne par opposition à l'activité diurne selon notre définition de ces périodes, nous n'avons utilisé que les comptages d'observations diurnes et nocturnes ; par conséquent, les paramètres du modèle modifiés pour l'hypothèse de « maximisation » (le résultat est soit nocturne, soit diurne) mis en œuvre par le modèle sont devenus :

$$P(\text{nuit}) = 1 - p(\text{jour})$$

ce qui nous a permis de calculer la probabilité d'activité pour chaque site d'étude en fonction de la fréquence d'utilisation de chaque période diurne et nocturne par les loups ou les lynx. Vous trouverez plus de détails dans la documentation *Diel.Niche* (Gerber et al., 2024).

Afin d'améliorer l'analyse visant à expliquer l'activité diurne des grands carnivores, nous avons également calculé une probabilité d'activité pour leurs principales espèces de proies ongulées dans chaque zone d'étude. Pour les loups, les principales espèces de proies étaient le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le daim (*Dama dama*), l'élan d'Eurasie (c'est-à-dire l'orignal ; *Alces alces*) et le sanglier (*Sus scrofa*). Nous avons combiné les observations des espèces proies du loup afin d'obtenir une probabilité unique d'activité des proies pour chaque site d'étude. Pour le lynx, nous n'avons calculé la probabilité d'activité que pour le chevreuil, en tant que proie principale préférée (Khorozyan et Heurich, 2023).

2.3.2. Courbes d'activité

Nous avons converti les horodatages des observations en « temps solaire » en radians, ancrés au lever et au coucher du soleil à chaque emplacement de piège photographique, afin de tenir compte des différences de durée du jour entre le début et la fin de la saison, ainsi que des différences de latitude (Vazquez et al., 2019). Les transformations de temps ancrées sur la moyenne avant analyse fournissent des estimations approximativement non biaisées du niveau d'activité, comparables entre les saisons ou les latitudes des observations de nos zones d'étude (Vazquez et al., 2019). À partir des horodatages, nous avons créé des courbes de densité d'activité pour visualiser les schémas d'activité diurne des loups et des lynx sur chaque site d'étude et sur l'ensemble des sites d'étude agrégés (à l'exclusion de la zone d'exclusion de Tchernobyl) afin de comparer l'activité diurne. Nous avons calculé les courbes d'activité à l'aide de la fonction *fitact* du package *activity* (Rowcliffe et al., 2014), qui génère des distributions de densité à noyau circulaire à partir de nos données d'observation avec des temps ancrés sur la moyenne. Nous avons rééchantillonné les données à l'aide de 100 bootstraps afin d'estimer l'incertitude entourant nos distributions de densité d'activité.

Nous avons calculé le chevauchement entre les populations de grands carnivores de la zone d'exclusion de Tchernobyl et chacune des autres zones d'étude, puis entre la zone d'exclusion de Tchernobyl et l'ensemble des autres zones d'étude, à l'aide de la fonction *compareCkern*. Nous avons sous-échantillonné le coefficient de chevauchement entre les distributions d'activité à l'aide de 1 000 bootstraps afin de calculer l'incertitude à l'aide des fonctions de

bootstrapping du package *overlap*. Nous avons comparé le pourcentage de variation du chevauchement entre les grands carnivores et les humains dans chaque site d'étude, ainsi que dans l'ensemble des sites, par rapport à nos estimations de référence pour la zone d'exclusion de Tchernobyl.

2.3.3. Modèles de régression

Enfin, nous avons utilisé une **régression linéaire généralisée** pour modéliser les probabilités d'activité nocturne à partir de nos modèles multinomiaux probabilistes bayésiens ci-dessus pour les loups et les lynx. Chaque modèle a été assigné à une famille quasi-binomiale afin de mieux tenir compte de la surdispersion et de la structure des données résultant de la probabilité (0 - 1) en tant que variable de réponse. Nos variables explicatives étaient le taux de rencontre avec des humains (transformé en logarithme pour tenir compte des grandes différences entre les sites d'étude ; min = 7,5, max = 866), la probabilité que les proies soient nocturnes (0 - 1), et les conditions moyennes couvrant à la fois les variables de perturbation environnementale et humaine au niveau du site d'étude, avec un modèle par variable explicative. Plus précisément, nous avons extrait la densité routière (Meijer et al., 2018), la densité de population humaine (CIESIN, 2018), la rugosité du terrain (Danielson et Gesch, 2011), l'empreinte humaine (indice de l'agriculture, de la population et des infrastructures ; Venter et al., 2016), la latitude et la couverture arborée (Sexton et al., 2013). Avant d'extraire ces variables, nous avons créé des polygones convexes correspondant aux réseaux de pièges photographiques, puis ajouté une zone tampon de 10 km autour de ceux-ci, afin de représenter au mieux les conditions du paysage au sein et autour de nos sites d'étude à une échelle significative pour les domaines vitaux des grands carnivores (c'est-à-dire > 100 km² ; Mancinelli et al., 2018 ; Ripari et al., 2022). Pour le parc régional de la Maremme, cette zone tampon s'étendait jusqu'à la mer Méditerranée, et pour la forêt de Bialowieza, elle excluait la zone située du côté biélorusse de la frontière polono-biélorusse, en raison de la longue clôture frontalière qui restreint les déplacements de la faune sauvage (Fenchuk et al., 2017 ; Smith et al., 2022). Nous avons extrait la valeur moyenne de diverses variables environnementales au sein de la zone tampon pour chaque site d'étude et vérifié les corrélations entre chaque variable afin de nous assurer qu'il n'y avait pas de colinéarité (coefficient de corrélation < 0,7 ; Dormann et al., 2013).

3. RESULTATS

Notre ensemble de données final comprenait 71 357 observations distinctes. Parmi celles-ci, 2 430 concernaient des loups, 934 des lynx, 8 585 des espèces proies et 59 408 des rencontres avec des humains. Le taux de rencontres avec des humains le plus élevé, d'après les données des pièges photographiques, a été enregistré dans le parc national de la Forêt Bavaroise (866 humains par jour ; Fig. 2), tandis que le plus faible a été observé dans le parc national de Skolivski Beskydy (7,5 humains par jour ; Fig. 2), suivi de la zone d'exclusion de Tchernobyl (8,2 humains par jour ; Fig. 2). Il n'y avait pas suffisamment d'événements indépendants concernant les loups dans le parc national de la Forêt Bavaroise ($n = 10$; faible densité de loups à cette époque), ni suffisamment d'événements concernant les lynx dans le parc national des Bieszczady ($n = 1$; effort d'étude de courte durée) pour produire des résultats fiables ; nous les avons donc exclus de l'analyse respective des espèces.

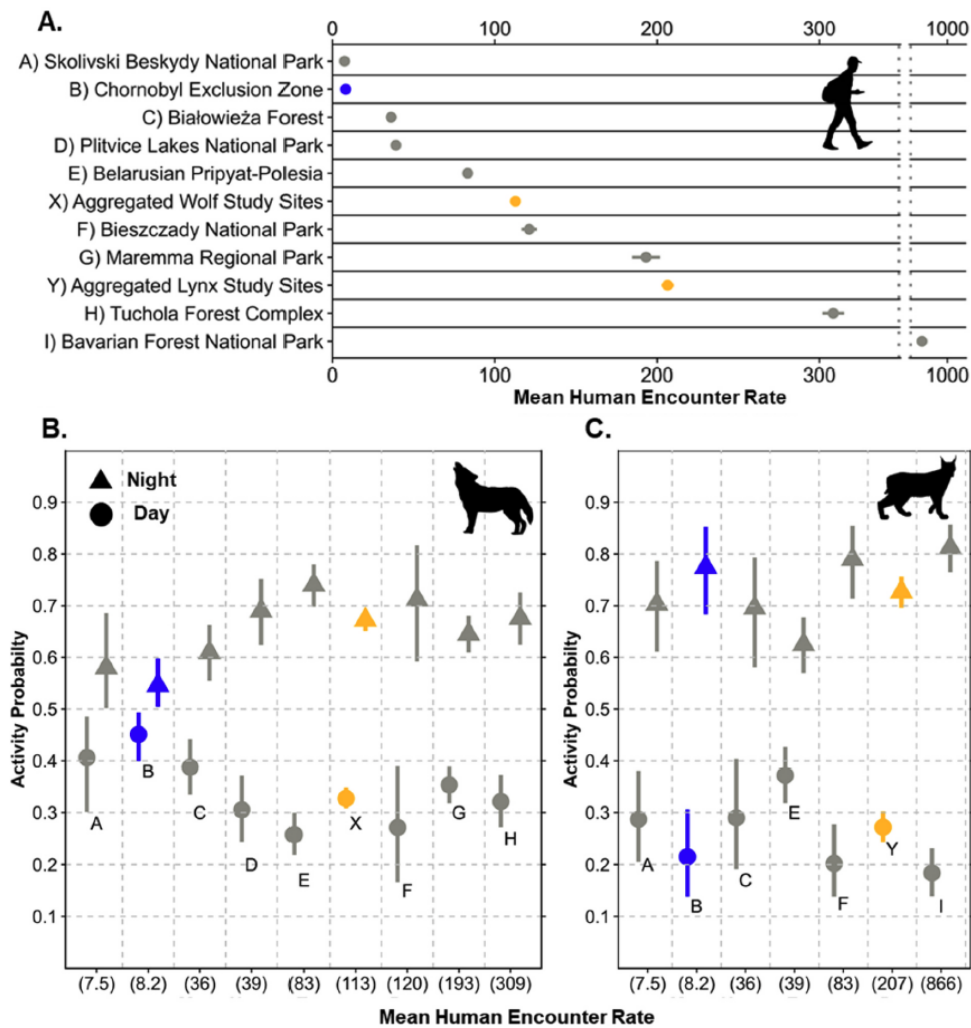


Fig. 2 : **A.** Taux moyens de présence humaine enregistrés par les pièges photographiques pour chaque site d'étude (nombre moyen d'individus par jour, avec erreur-type). Probabilités d'activité avec des intervalles de confiance à 95% pour les loups (**B.**) et les lynx Eurasiens (**C.**), classées en fonction du taux de rencontre avec des humains. La zone d'exclusion de Tchernobyl, servant de référence pour les zones à accès restreint aux humains, est surlignée en bleu, tandis que l'ensemble des sites d'étude, comprenant toutes les zones à l'exception de la zone d'exclusion de Tchernobyl, est surligné en jaune

3.1. Loups

D'après nos modèles de niche diurne-nocturne, les loups de tous nos sites d'étude étaient **toujours plus nocturnes que diurnes**. Comme prévu, les loups de notre zone d'étude de référence dans la zone d'exclusion de Tchernobyl ont présenté les niveaux d'activité diurne les plus élevés (Fig. 2), avec une probabilité d'activité diurne de 0,451 (IC = [0,397 - 0,494]). Les loups du parc national de Skolivski Beskydy et du parc national et de la forêt de Bialowieza étaient les plus diurnes après eux (probabilité diurne de 0,408, IC = [0,304 - 0,488] ; et 0,388, IC = [0,334 - 0,442] respectivement ; Fig. 2), tandis que les loups de Pripyat-Polesia en Biélorussie étaient les plus nocturnes (probabilité diurne de 0,257, IC = [0,221 - 0,299]).

Les chevauchements d'activité des loups entre les autres sites d'étude et la zone d'exclusion de Tchernobyl étaient les plus élevés avec le parc national de Skolivski Beskydy (chevauchement = $0,79 \pm 0,09$), et les plus faibles avec le parc national de Bieszczady (chevauchement = $0,55 \pm 0,11$). Les loups des sites d'étude agrégés présentaient un chevauchement moyen de $0,74 \pm 0,05$ avec la zone d'exclusion de Tchernobyl (Fig. 3). Les loups ont montré des augmentations substantielles de leur activité nocturne (souvent de 50

à 100% ou plus) dans toutes les zones d'étude par rapport à la zone d'exclusion de Tchernobyl. Une activité diurne des loups relativement plus faible a été observée dans le parc national de Bieszczady (Fig. 3).

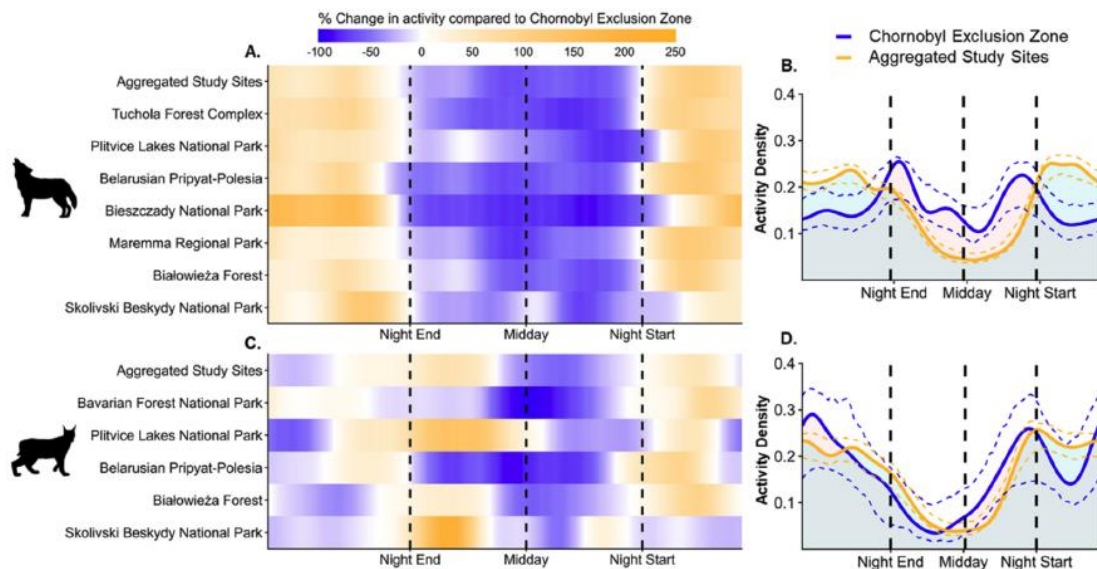


Fig. 3. : Évolution de l'activité au cours de la période diurne et profils d'activité des loups (A et B) et des lynx eurasiens (C et D) par rapport à leurs congénères de la zone d'exclusion de Tchernobyl, prise comme référence de référence en l'absence d'activité humaine. L'ensemble des sites d'étude comprend tous les sites d'étude à l'exception de la zone d'exclusion de Tchernobyl. Le chevauchement des loups entre l'ensemble des sites d'étude et la zone d'exclusion de Tchernobyl était de $0,74 \pm 0,05$, et celui des lynx eurasiens entre l'ensemble des sites d'étude et la zone d'exclusion de Tchernobyl était de $0,88 \pm 0,07$

Conformément à nos prévisions, les loups étaient les plus actifs pendant la journée et présentaient le plus grand chevauchement avec l'activité humaine sur le site d'étude présentant le moins de perturbations humaines globales, à savoir la zone d'exclusion de Tchernobyl (chevauchement = $0,56 \pm 0,06$; Fig. 4). Toutes les autres zones d'étude ont présenté des réductions statistiquement significatives du chevauchement entre les loups et les humains par rapport à la zone d'exclusion de Tchernobyl (Fig. 4), la réduction la plus importante ayant été observée dans le parc national de Bieszczady ($65,0 \pm 15,9$ %), où le chevauchement entre l'activité des loups et celle des humains n'était que de $0,19 \pm 0,09$ (Annexe, Fig. A1). La réduction la plus faible du chevauchement par rapport à la zone d'exclusion de Tchernobyl a été observée dans la forêt de Bialowieza ($32,2 \pm 8,3\%$).

L'ensemble des sites étudiés présentait un chevauchement moyen de l'activité des loups avec celle des humains inférieurs de $42,8 \pm 3,4\%$ à celui de la zone d'exclusion de Tchernobyl (Fig. 4). Les schémas d'activité humaine dans toutes les zones d'étude se caractérisaient par de forts pics en milieu de journée.

3.2. Lynx Eurasien

À l'instar des loups, nos modèles de niche diurne pour le lynx Eurasien ont mis en évidence un comportement systématiquement nocturne sur tous les sites étudiés. **Cependant**, les lynx de la zone d'exclusion de Tchernobyl n'ont pas présenté la probabilité d'observation la plus élevée pendant la journée (0,214, IC = [0,140 - 0,306]). **En revanche**, les lynx du parc national des lacs de Plitvice présentaient la probabilité d'observation la plus élevée pendant la journée (0,371, IC = [0,317 - 0,428]), tandis que ceux du parc national de la Forêt Bavaroise étaient les plus nocturnes (probabilité diurne de 0,183, IC = [0,141 - 0,236]).

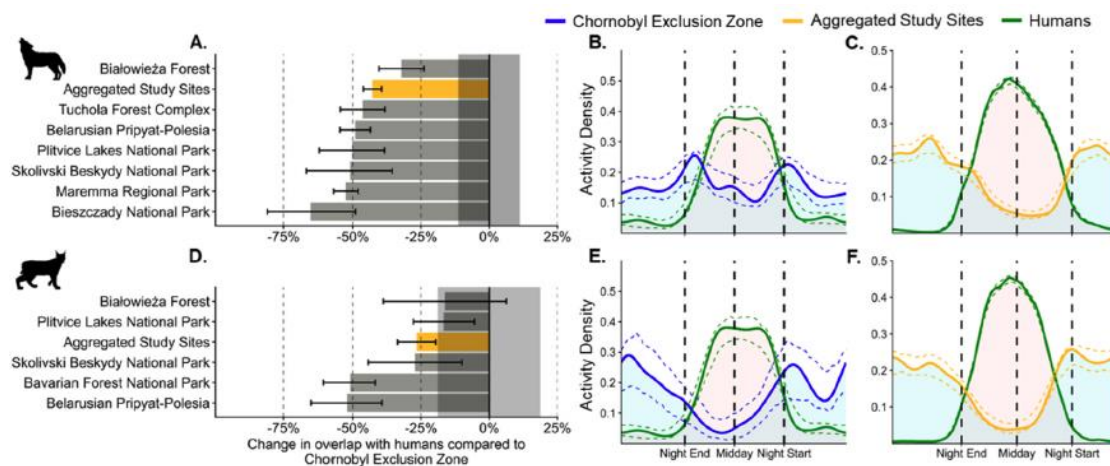


Fig. 4. : Évolution des chevauchements d'activité entre les humains et les grands carnivores sur les sites d'étude à travers l'Europe, comparée au chevauchement observé dans la zone d'exclusion de Tchernobyl, prise comme référence où la présence humaine est limitée (A. et D.). La zone ombrée des graphiques à barres représente l'intervalle de confiance à 95 % du coefficient de chevauchement de la zone d'exclusion de Tchernobyl. (A. et D.) Les barres d'erreur pour chaque site d'étude qui chevauchent l'intervalle de confiance ne diffèrent pas de manière significative du chevauchement dans la zone de référence. Les données des sites d'étude agrégés comprennent tous les sites d'étude à l'exception de la zone d'exclusion de Tchernobyl, et sont surlignées en jaune. Le chevauchement entre les courbes d'activité des loups et des humains dans la zone d'exclusion de Tchernobyl était de $0,56 \pm 0,06$ (B.), tandis que celui entre les loups et les humains dans les sites d'étude agrégés était de $0,32 \pm 0,02$ (C.). Le chevauchement entre les courbes d'activité du lynx eurasien et des humains dans la zone d'exclusion de Tchernobyl était de $0,39 \pm 0,07$ (E.), et de $0,29 \pm 0,03$ pour l'ensemble des sites d'étude (F.)

L'activité des lynx dans la zone d'exclusion de Tchernobyl présentait le plus grand chevauchement avec celle du parc national de Skolivski Beskydy (chevauchement = $0,87 \pm 0,08$), et le plus faible dans le parc national des lacs de Plitvice (chevauchement = $0,78 \pm 0,09$; Fig. 3). L'activité des lynx sur l'ensemble des sites étudiés présentait un chevauchement moyen de $0,88 \pm 0,07$ avec celle des lynx de la zone d'exclusion de Tchernobyl (Fig. 3). Les lynx du parc national de Skolivski Beskydy et du parc national des lacs de Plitvice présentaient une activité accrue le matin par rapport à ceux de la zone d'exclusion de Tchernobyl. En revanche, leur activité diurne dans la région Biélorusse de Pripyat-Polesia et dans le parc national de la Forêt Bavaroise a diminué de près de 100% par rapport à la valeur de référence (Fig. 3).

Les pics d'activité marqués des humains pendant la journée contrastaient avec les schémas d'activité crépusculaires ou nocturnes du lynx (Fig. 4). À l'instar des loups, les lynx de la zone d'exclusion de Tchernobyl présentaient le plus grand chevauchement avec les humains (chevauchement = $0,39 \pm 0,07$). Par rapport à la zone d'exclusion de Tchernobyl, le chevauchement entre les lynx et les humains était nettement plus faible dans le parc national de la Forêt Bavaroise et dans la région Biélorusse de Pripyat-Polesia, où il était respectivement inférieur de $51,1 \pm 9,3\%$ et $52,1 \pm 12,7\%$. L'ensemble des zones d'étude a montré une diminution moyenne du chevauchement entre le lynx et les humains de $26,6 \pm 17,0\%$ par rapport à la zone d'exclusion de Tchernobyl.

3.3. Modèles de régression

La probabilité d'activité nocturne du loup a augmenté de manière significative avec le logarithme de la moyenne du taux de rencontre avec les humains ($P = 0,011$), mais ce n'était pas le cas pour le lynx ($P = 0,324$). Notre analyse de régression a montré que la probabilité d'activité nocturne des loups augmentait de 15,4% lorsque le logarithme du taux de rencontre avec les humains augmentait de 1. Aucune relation significative ($P < 0,05$) n'a été détectée

entre la probabilité d'activité nocturne des loups ou des lynx et d'autres prédicteurs au niveau des sites d'étude (Tableau A1 de l'Annexe ; Figure A2 de l'Annexe).

4. DISCUSSION

Nos résultats ont apporté un éclairage unique sur le comportement des grands carnivores en mettant en évidence des réactions contrastées en matière d'activité diurne et nocturne chez les loups et les lynx Eurasiens, le long d'un gradient de perturbation humaine dans les paysages Européens dominés par l'homme. **Conformément à notre hypothèse initiale, notre analyse a révélé une augmentation de l'activité nocturne des loups à mesure que la perturbation humaine s'intensifiait.** **Comme prévu,** les loups étaient les plus actifs pendant la journée dans notre zone de référence la moins perturbée (la zone d'exclusion de Tchernobyl), mais nous avons également constaté que sur le site d'étude où les rencontres avec des humains étaient les moins fréquentes sur les pièges photographiques, le parc national de Skolivski Beskydy, le comportement des loups correspondait le plus étroitement à la référence attendue. **Contrairement à notre hypothèse, notre analyse n'a révélé que de faibles variations dans l'activité diurne et nocturne du lynx Eurasiens, qui présentait des schémas de comportement systématiquement nocturnes, quel que soit le site d'étude et malgré les variations de la perturbation humaine.** Nos résultats ont également montré une diminution significative du chevauchement avec l'activité humaine pour les loups et les lynx par rapport à la zone d'exclusion de Tchernobyl.

L'augmentation des perturbations humaines le long du gradient que nous avons observé fait évoluer les loups vers une activité plus nocturne, et les rencontres avec les humains jouent un rôle dans ce schéma, l'intensité de la présence humaine pendant la journée dans le paysage ayant des conséquences sur le comportement des loups. Bien que nous n'ayons pas examiné les causes de mortalité des grands carnivores, les deux espèces sont protégées sur tous nos sites d'étude, à l'exception des loups de la région Biélorusse de Pripjat-Polesia (où ils peuvent être chassés légalement), ce qui ajoute aux perturbations humaines globales. Étant donné que nous rapportons les comportements les plus nocturnes sur ce site d'étude, cela correspond à l'hypothèse selon laquelle les perturbations générales, combinées aux rôles que les humains peuvent jouer dans le paysage (par exemple en tant que chasseurs ou touristes), contribuent à l'adoption d'un comportement nocturne. Des abattages illégaux de loups et de lynx peuvent se produire, mais ils sont difficiles à évaluer (par exemple, le lynx Eurasiens en Allemagne, Heurich et al., 2018 ; les loups en Pologne, Nowak et al., 2021*b* ; les loups en Italie, Ciucci, 2015). Dans certaines régions, une proportion importante de grands carnivores est encore persécutée et de nombreuses études ont publié des chiffres sur les abattages illégaux, par exemple en Italie (Musto et al., 2021) et en Pologne (Nowak et al., 2021). Mais même si nous ne connaissons pas toujours les chiffres exacts pour nos sites d'étude, le seuil de référence pour les événements détectés est déjà élevé. **Bien que la chasse au loup soit légale en Ukraine, elle n'est pas pratiquée sur nos sites d'étude (Cherepanyn et al., 2023 ; Kudrenko et al., 2023 ; Shkvyria et Vishnevskiy, 2012), les animaux de la zone d'exclusion de Tchernobyl et du parc national de Skolivski Beskydy étaient les moins nocturnes, ce qui suggère que leur taille et leur protection stricte leur permettent de servir de refuges, permettant ainsi aux loups d'être plus actifs pendant la journée** (Smith et al., 2022). Les études existantes suggèrent également que le risque de mortalité directe lié à la chasse humaine pourrait influencer le paysage temporel de la peur chez les grands carnivores dans certaines régions (Frey et al., 2022) et

que la variation au cours de la période diurne se prête à des effets dynamiques du paysage de la peur (Palmer et al., 2022) induits par l'homme.

Les sources de mortalité et de perturbation d'origine humaine qui ne sont pas détectées par les pièges photographiques peuvent façonner le comportement des grands carnivores, indépendamment de leur statut de protection ou de la protection en place sur nos sites d'étude. D'autres influences humaines, telles que les routes et les zones d'habitation, jouent en fin de compte un rôle dans la création de perturbations létales et non létales et dans la formation d'un comportement d'évitement temporel (Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Dennehy et al., 2021 ; Smith et al., 2022 ; Theuerkauf, 2009).

Nos résultats n'ont montré **aucune** relation entre la rugosité moyenne du terrain, le couvert forestier, la latitude ou l'activité des proies et la probabilité que les grands carnivores soient plus nocturnes. Nous n'avons également trouvé aucune relation significative entre la densité moyenne des routes, la densité de population humaine ou l'empreinte humaine sur les sites d'étude et la probabilité que les grands carnivores soient nocturnes. Même dans les zones protégées, il a été démontré que les routes influencent le comportement des grands carnivores au cours de la période diurne (Ciucci et al., 2018 ; Filla et al., 2017 ; Smith et al., 2022 ; Zimmermann et al., 2014). Il est possible que la densité routière, la densité de population et l'empreinte humaine à l'échelle du paysage, combinées à la faible résolution spatiale des réseaux de pièges photographiques utilisés dans notre étude, ne permettent pas de saisir l'adaptabilité à plus petite échelle de l'activité diurne des grands carnivores. **De plus,** l'empreinte humaine en tant qu'indice paysager pourrait ne pas refléter fidèlement la présence humaine réelle (Nickel et al., 2020), ce qui, dans notre cas, est étroitement lié aux fluctuations du tourisme et de l'exploitation forestière, qui varient quotidiennement et de manière saisonnière. Le tourisme est particulièrement pertinent pour notre étude, puisque six de nos neuf zones englobent des parcs nationaux ou régionaux (**Tableau 1**), où les perturbations liées au tourisme prédominent. Les touristes sont souvent saisonniers et hétérogènes tant sur le plan spatial que sur celui de leur mode de visite ou de transport (tourisme motorisé, cyclotourisme, tourisme de ski, tourisme équestre, à pied, etc.), ce qui peut avoir des effets perturbateurs non létaux individuels ou cumulatifs différents sur la faune sauvage (Corradini et al., 2021 ; Morales-González et al., 2020), mais rend difficile la quantification de ces effets. Dans la région Biélorusse de Pripyat Polesia, où la probabilité d'activité des loups pendant la journée était la plus faible, les perturbations humaines proviennent des activités forestières, ainsi que de la cueillette intensive de baies et de champignons (Palmero et al., 2023), qui éclipsent la pression touristique, mais sont à leur tour éclipsées par la pression de la chasse sur les loups.

Nous avons observé une augmentation de la nocturnité et une diminution du chevauchement temporel entre les loups et les humains en raison des taux élevés de rencontres avec les humains au niveau du site d'étude, résultant d'activités telles que le tourisme, ainsi qu'en comparant la probabilité d'activité et les schémas d'activité à ceux de la zone d'exclusion de Tchernobyl. Dans le parc national de Skolivski Beskydy, la zone présentant le taux de rencontres avec les humains le plus faible, le tourisme est concentré dans certaines zones et est même restreint là où certains pièges photographiques étaient installés, ce qui facilite probablement l'activité des loups pendant la journée. **Il a été spécifiquement démontré que le tourisme affecte les grands carnivores** (Belotti et al., 2018 ;

Fennell et al., 2023 ; Granados et al., 2023 ; Ladle et al., 2018 ; Malcolm et al., 2020 ; Morales-González et al., 2020). **Par conséquent**, nous pensons que la combinaison des schémas d'activité humaine et des taux moyens de rencontre avec des humains fournit un indicateur global de perturbation temporelle permettant une comparaison entre nos sites d'étude.

Nos analyses ont révélé des schémas d'activité contrastés et des tendances à la nocturnité entre les loups et les lynx, qui s'expliquent probablement mieux par la combinaison de leur écologie de prédation différente et de leur tolérance globale aux perturbations humaines. Les loups, prédateurs principalement cursoriaux, s'appuient fortement sur des tactiques de poursuite prolongée pour chasser (Van Beeck Calkoen et al., 2021 ; Woodruff et al., 2018). **Cependant**, ils peuvent également adopter des stratégies d'approche et d'embuscade en fonction de leur choix de proie (par exemple, les castors ; Gable et al., 2024), ce qui est probablement lié aux conditions de faible luminosité nocturnes et à un couvert favorisant leur dissimulation. **Le succès de chasse des loups serait maximal au crépuscule, période à laquelle leur vue est bien adaptée (Kohl et al., 2018 ; Theuerkauf et al., 2003). On pourrait s'attendre à ce que les loups présentant une activité diurne plus importante en l'absence de perturbations humaines améliorent leur succès de chasse pendant la journée et au crépuscule.** Dans le parc national de Yellowstone, les fréquences les plus faibles de déplacements de wapitis (*Cervus canadensis*) aboutissant à des emplacements à risque ont été observées pendant la journée, lorsque l'activité des loups était élevée, ce qui correspondait au risque de prédation le plus élevé (Kohl et al., 2018). **Cependant**, comme les zones protégées de cette taille sont rares en Europe (Van Beeck Calkoen et al., 2020), la reproductibilité et la comparabilité de ces résultats devraient être limitées, mais pourraient être testées dans une zone telle que la zone d'exclusion de Tchernobyl.

L'heure de la journée peut être un facteur potentiel dans le choix des proies et la stratégie de chasse des loups, les dynamiques sociales et la cohésion influençant également les comportements de chasse (Metz et al., 2011 ; Nordli et al., 2023). **Les loups solitaires ou les meutes de petite taille peuvent être moins visibles, ce qui leur permet d'être actifs tout au long de la journée.** La taille des groupes de loups peut varier considérablement tant au cours d'une même année qu'entre les années (Chapron et al., 2016), mais une meute moyenne (en hiver) en Europe compte entre 2,6 et 6,0 individus (références dans Llaneza et al., 2023), ce qui correspond aux fourchettes attendues sur nos sites d'étude où des données sont disponibles. Par exemple, dans la forêt de Tuchola, une meute comptait en moyenne environ 5 individus, mais des meutes de 8 à 11 individus ont également été recensées (K. Kasper, comm. pers.), tandis que des moyennes hivernales similaires de 4 à 5 individus, avec un maximum de 12 loups, ont été rapportées pour le parc national de Skolivski Beskydy (A.T. Bashta, comm. pers.). Dans la forêt de Bialowieza, les meutes hivernales comptaient entre 3 et 8 individus (Jedrzejewski et al., 2007), et dans la zone d'exclusion de Tchernobyl, une moyenne globale de 5 à 7 loups par meute a été rapportée (Shkvyrina et Vishnevskiy, 2012). Nous disposons de peu d'éléments supplémentaires permettant d'expliquer les différences d'activité entre les sites d'étude en fonction de la sociabilité, car la taille des meutes était relativement similaire d'un site à l'autre et à la moyenne Européenne.

En tant que prédateurs principalement solitaires, pratiquant l'embuscade sur des ongulés et des mammifères de taille moyenne (Khorozyan et Heurich, 2023), les lynx s'intègrent bien dans la niche nocturne-crépusculaire, car l'obscurité se prête beaucoup mieux à la traque et à

l'embuscade (Heurich et al., 2016 ; Hocevar et al., 2021 ; Schmidt, 1999). Les loups et les lynx cohabitent sur sept de nos neuf sites d'étude et, bien que les régimes alimentaires des deux espèces se recoupent, la spécialisation sur des espèces de proies préférées a été identifiée comme l'adaptation la plus probable à la coexistence globale entre les deux espèces (Schmidt et al., 2009 ; Wikenros et al., 2010). **Cependant**, des interactions négatives, telles que les mises à mort interspécifiques et le kleptoparasitisme des proies, ont déjà été signalées en Biélorussie (Sidorovich, 2022).

Le débat public concernant les grands carnivores en Europe se concentre souvent sur leurs effets descendants sur les populations et le comportement des proies, ce qui entraîne des interactions écologiques plus complexes et des cascades trophiques (Hayward et al., 2019 ; Kuiper et al., 2013 ; Van Beeck Calkoen et al., 2023). **Cependant**, les perturbations humaines qui limitent les périodes d'activité des grands carnivores à la nuit pourraient atténuer les effets sur les proies en créant un « refuge temporel » pendant la journée (Palmer et al., 2022 ; Smith et al., 2019), mais cela sera probablement influencé par les effets de peur plus forts induits par les humains – en particulier si la chasse a également lieu (Bonnot et al., 2020 ; Lone et al., 2014). **En revanche**, on pourrait s'attendre à ce que les prédateurs bénéficiant d'une « libération temporelle » (activité possible tout au long de la période diurne) créent un paysage de risque imprévisible pour les proies, entraînant des réponses anti-prédateurs d'autant plus marquées. Comme le notent Kohl et al. (2018), les **schémas spatio-temporels du risque de prédation** causés par des prédateurs multiples et asynchrones (par exemple, des loups plus diurnes et des lynx systématiquement nocturnes dans la zone d'exclusion de Tchernobyl) exigent probablement que les proies réagissent à un prédateur plutôt qu'à un autre, au prix d'une augmentation de leur risque. **La difficulté à démêler les dynamiques entre les humains, les prédateurs et les proies réside dans le fait que les perturbations humaines qui affectent les grands carnivores sont également susceptibles d'affecter les espèces proies** (Dorresteijn et al., 2015 ; Ordiz et al., 2021, 2013). **En effet**, il a été démontré que les chasseurs humains en Europe ont des effets encore plus marqués que les prédateurs naturels (Van Beeck Calkoen et al., 2023). Bien que nous ne nous concentrons pas ici sur l'activité des proies, on peut s'attendre à ce qu'elles réagissent conformément à notre hypothèse concernant les grands carnivores et à la tendance à une nocturnité accrue dans l'Anthropocène due aux perturbations humaines (Gaynor et al., 2018). Étant donné que la catastrophe nucléaire de Tchernobyl a créé des conditions de « renaturation accidentelle » après des décennies de réduction de l'influence humaine (Deryabina et al., 2015 ; Dombrovski et al., 2022 ; Hostert et al., 2011), d'autres comparaisons expérimentales du comportement des grands mammifères et des effets trophiques pourraient y être menées, ce qui, comme nous le démontrons ici, pourrait présenter un réel intérêt pour la compréhension des comportements de la faune sauvage.

5. Conclusions et limites

À partir des données de pièges photographiques provenant de plusieurs sites d'étude à travers l'Europe, nous avons conclu que l'augmentation du comportement nocturne chez les loups était liée à l'augmentation des perturbations humaines, contrairement au comportement nocturne du lynx. Pour les loups, cela correspond à la tendance à un comportement de plus en plus nocturne de la faune sauvage, induite par les perturbations humaines à l'ère de l'Anthropocène (Gaynor et al., 2018 ; mais voir Frey et al., 2020). Hormis le taux de rencontre avec l'homme et l'activité nocturne des loups, aucun facteur de perturbation humaine, tel que

la densité de population humaine ou la densité routière, à l'échelle du paysage n'expliquait bien l'activité nocturne plus élevée. La comparaison et la mise en contraste de l'intensité et des schémas de ces comportements démontrent la plasticité comportementale des loups et la cohérence de l'activité des lynx à travers l'Europe. Le comportement relativement diurne des loups dans la zone d'exclusion de Tchernobyl démontre qu'une activité diurne et catémérale facultative est possible, voire naturelle, pour les loups dans des conditions de perturbation humaine réduite. **La combinaison de différentes méthodes et de nouvelles zones d'étude confirme que les schémas précédemment rapportés sont cohérents.** **De plus**, comme les schémas d'activité, les taux de rencontre avec l'homme et les variables paysagères que nous avons utilisés sont agrégés au niveau du site d'étude, les comportements d'évitement à très petite échelle (c'est-à-dire par emplacement de piège photographique) pourraient être négligés en raison des limites de la résolution des données. Nos données proviennent de pièges photographiques installés sur des chemins forestiers et des sentiers, qui sont privilégiés non seulement par les grands carnivores, mais aussi par les humains. À certains endroits, les grands carnivores peuvent être plus diurnes loin de ces éléments linéaires, ce qui pourrait être examiné par de futures études utilisant des pièges photographiques à des emplacements plus aléatoires et/ou avec des données de télémétrie à fine échelle pour étudier l'évitement spatial. Nous manquons également de données provenant de paysages encore plus perturbés, comme les zones périurbaines ou agricoles, où les grands carnivores étendent leur aire de répartition (Fechter et Storch, 2014 ; Kuijper et al., 2019). Des travaux supplémentaires devraient examiner s'il existe des coûts liés à l'augmentation de la nocturnalité chez les loups et comment cela se rapporte aux interactions prédateur-proie. Une autre considération concerne la relation spécifique entre la crépusculaire des loups et des lynx, qui pourrait également les aider à trouver un compromis entre les perturbations humaines et les opportunités de chasse.

Étant donné qu'il est peu probable que l'accès humain à de vastes zones en Europe soit restreint, nous pensons que les populations de grands carnivores en expansion en Europe continueront à adopter des comportements principalement nocturnes lorsque des humains sont présents dans le paysage. **Cependant, ce comportement permet également une coexistence (Gehr et al., 2017 ; Oriol-Cotterill et al., 2015), où les grands carnivores et les humains peuvent partager l'environnement, facilitée par une séparation des schémas d'activité temporelle.** Bien que cela ne permette pas d'éviter entièrement les problèmes de coexistence, cela peut réduire les interactions suscitant la peur chez les humains, mais nécessitera tout de même des mesures de gestion pour la prévention des prédateurs sur le bétail. Une bonne compréhension des comportements d'activité diurne et nocturne des grands carnivores est cruciale pour la mise en œuvre de mesures de gestion visant à prévenir et/ou à atténuer les conflits entre les humains et les carnivores.

Table A1

Extra study site information including camera trap models, media, and the average length of night during the study based on the night length of each observation from that study site.

Study Site	Camera Trap Models	Media Type	Mean Night Length (hours)
Maremma Regional Park	Ir-plus 100 – HD; Ir-plus HD2 – BF; Scout SG-2060X; Comitel Guard – 1; Comitel Guard - Z2	Video	11.5
Bavarian Forest National Park	Cuddeback Attack; Cuddeback Ambush; Cuddeback C-series.	Photo	12.4
Plitvice Lakes National Park	Cuddeback C-series; Acorn LTL Acorn	Photo	11.8
Tuchola Forest Complex	Browning Spec Ops Elite HP5	Photo	11.8
Białowieża Forest	Ecotone SGN-5210A	Both	11.7
Bieszczady National Park	Browning Recon Force Elite HP4	Photo	13.1
Skolivski Beskydy National Park	Cuddeback C-series	Photo	13.2
Belarusian Pripyat-Polesia	Cuddeback G-series	Photo	13.0
Chornobyl Exclusion Zone	Cuddeback G-series; Cuddeback C-series	Photo	13.4

Table A2

Proportions of the wild ungulate prey species of wolves from camera traps for study sites which provided this information.

Study Site	% Red Deer	% Roe Deer	% Fallow Deer	% Moose	% Wild Boar
Maremma Regional Park	NA	6.2	88.1	NA	5.7
Plitvice Lakes National Park	28.8	48.1	NA	NA	23.1
Białowieża Forest	34.0	2.7	NA	2.0	61.3
Bieszczady National Park	33.3	63.3	NA	NA	3.3
Skolivski Beskydy National Park	72.2	15.6	NA	0.0	12.2
Belarusian Pripyat-Polesia	0.0	68.3	NA	13.4	18.3
Chornobyl Exclusion Zone	37.2	16.2	NA	38.7	7.9

Table A1 Study Site Camera Trap Models Media Type Mean Night Length (hours) Maremma Regional Park Ir-plus 100 – HD; Ir-plus HD2 – BF; Scout SG-2060X; Comitel Guard – 1; Comitel Guard - Z2 Video 9.9 Bavarian Forest National Park Cuddeback Attack; Cuddeback Ambush; Cuddeback C-series. Photo 12.4 Plitvice Lakes National Park Cuddeback C-series; Acorn LTL Acorn Photo 11.8 Tuchola Forest Complex Browning Spec Ops Elite HP5 Photo 11.8 Białowieża Forest Ecotone SGN-5210A Both 11.7 Bieszczady National Park Browning Recon Force Elite HP4 Photo 13.1 Skolivski Beskydy National Park Cuddeback C-series Photo 13.2 Belarusian Pripyat-Polesia Cuddeback G-series Photo 13.0 Chornobyl Exclusion Zone Cuddeback G-series; Cuddeback C-series Photo 13.4

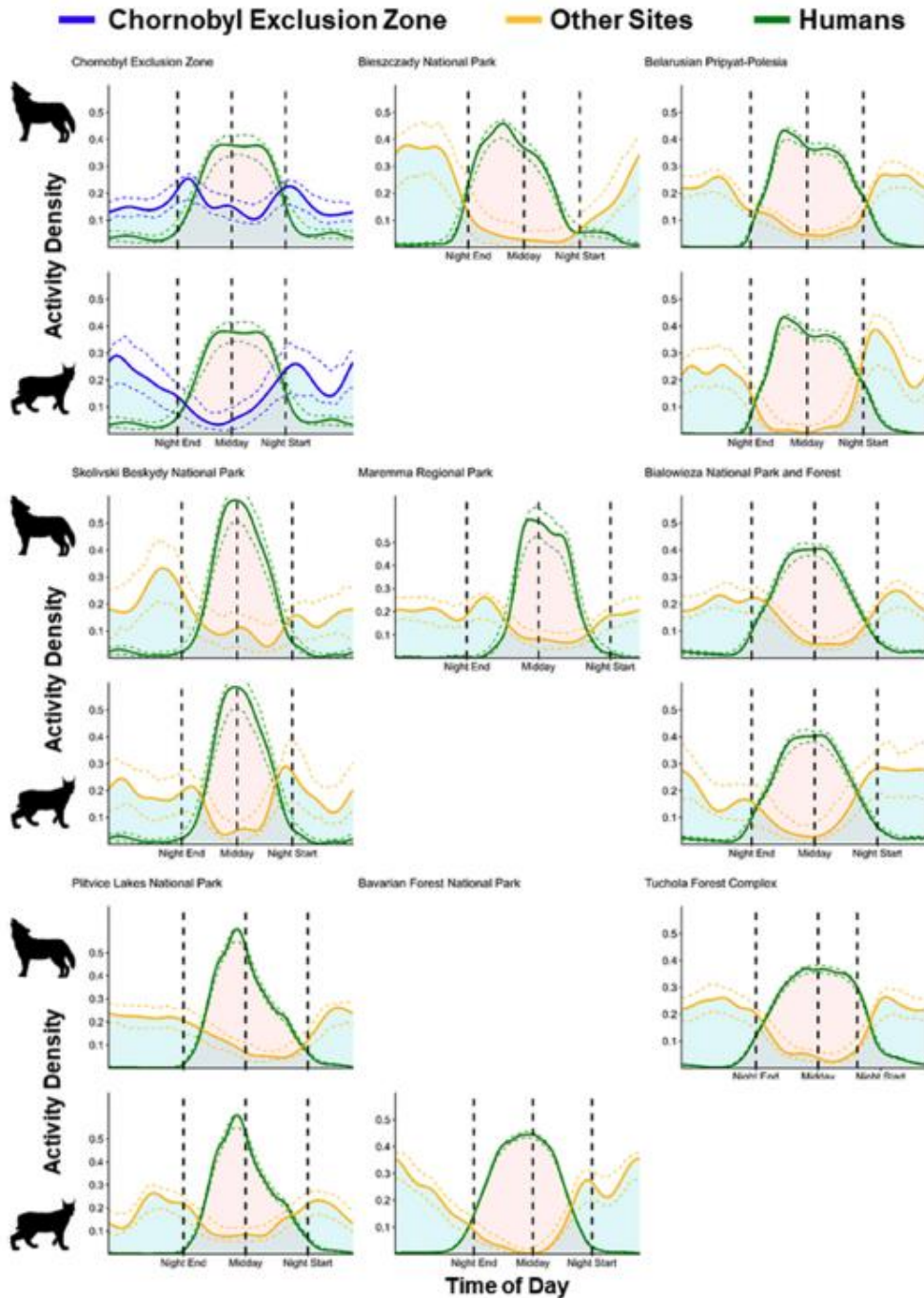
Table A2 Proportions of the wild ungulate prey species of wolves from camera traps for study sites which provided this information. Table A2 Study Site % Red Deer % Roe Deer % Fallow Deer % Moose % Wild Boar Maremma Regional Park NA 6.2 88.1 NA 5.7 Plitvice Lakes National Park 28.8 48.1 NA NA 23.1 Białowieża Forest 34.0 2.7 NA 2.0 61.3 Bieszczady National Park 33.3 63.3 NA NA 3.3 Skolivski Beskydy National Park 72.2 15.6 NA 0.0 12.2 Belarusian Pripyat-Polesia 0.0 68.3 NA 13.4 18.3 Chornobyl Exclusion Zone 37.2 16.2 NA 38.7 7.9

Table A3

Model estimates from individual generalised linear regression between nighttime activity probabilities and the environmental variables for study sites with wolves (n = 8) and Eurasian lynx (n = 6). For prey nighttime activity for wolves, we had data for n = 7 study sites.

Wolf			
Model	Odds Ratios	CI	p-value
Road density	1.00	1.00 – 1.00	0.954
Population density	1.00	0.99 – 1.01	0.946
Terrain ruggedness	1.00	0.98 – 1.02	0.852
Human footprint	0.98	0.92 – 1.05	0.586
Latitude	0.99	0.93 – 1.06	0.829
Tree cover %	1.00	0.99 – 1.02	0.834
Log human encounter rate	1.21	1.04 – 1.31	0.011
Prey nighttime activity	0.29	0.05 – 1.73	0.173
Eurasian Lynx			
Model	Odds Ratios	CI	p-value
Road density	1.00	1.00 – 1.00	0.392
Population density	1.01	0.99 – 1.02	0.441
Terrain ruggedness	0.99	0.96 – 1.01	0.396
Human footprint	1.05	0.85 – 1.29	0.650
Latitude	1.07	0.97 – 1.18	0.191
Tree cover %	0.99	0.95 – 1.02	0.481
Log human encounter rate	1.10	0.91 – 1.34	0.325
Prey nighttime activity	3.63	0.04 – 456.15	0.590

Figure A1. Courbes d'activité du loup et du lynx eurasien pour les sites d'étude où des données étaient disponibles (Parc régional de la Maremme et Parc national des lacs de Plitvice) pendant l'été (du 1^{er} mai au 31 août). Les observations effectuées pendant l'été ont révélé une durée moyenne de la nuit de 7,9 heures dans le Parc régional de la Maremme et de 8,0 heures dans le Parc national des lacs de Plitvice. Figure A1 Figure A2 Courbes d'activité illustrant la densité d'activité enregistrée par les pièges photographiques pour les loups et les humains (lignes du haut) et pour le lynx eurasien et les humains (lignes du bas) pour chaque site d'étude. Figure A2 Figure A3 Régressions linéaires simples entre la probabilité d'activité nocturne et les facteurs de perturbation humaine et environnementaux au niveau du site d'étude pour les loups (graphiques de gauche) et le lynx eurasien (graphiques de droite). Les points bleus sur les graphiques de régression indiquent les valeurs pour la zone d'exclusion de Tchernobyl, servant de référence avec une présence humaine restreinte. Seul le taux de rencontre avec des humains (transformé en logarithmes) pour les loups a augmenté de manière significative la probabilité d'activité nocturne. Figure A3



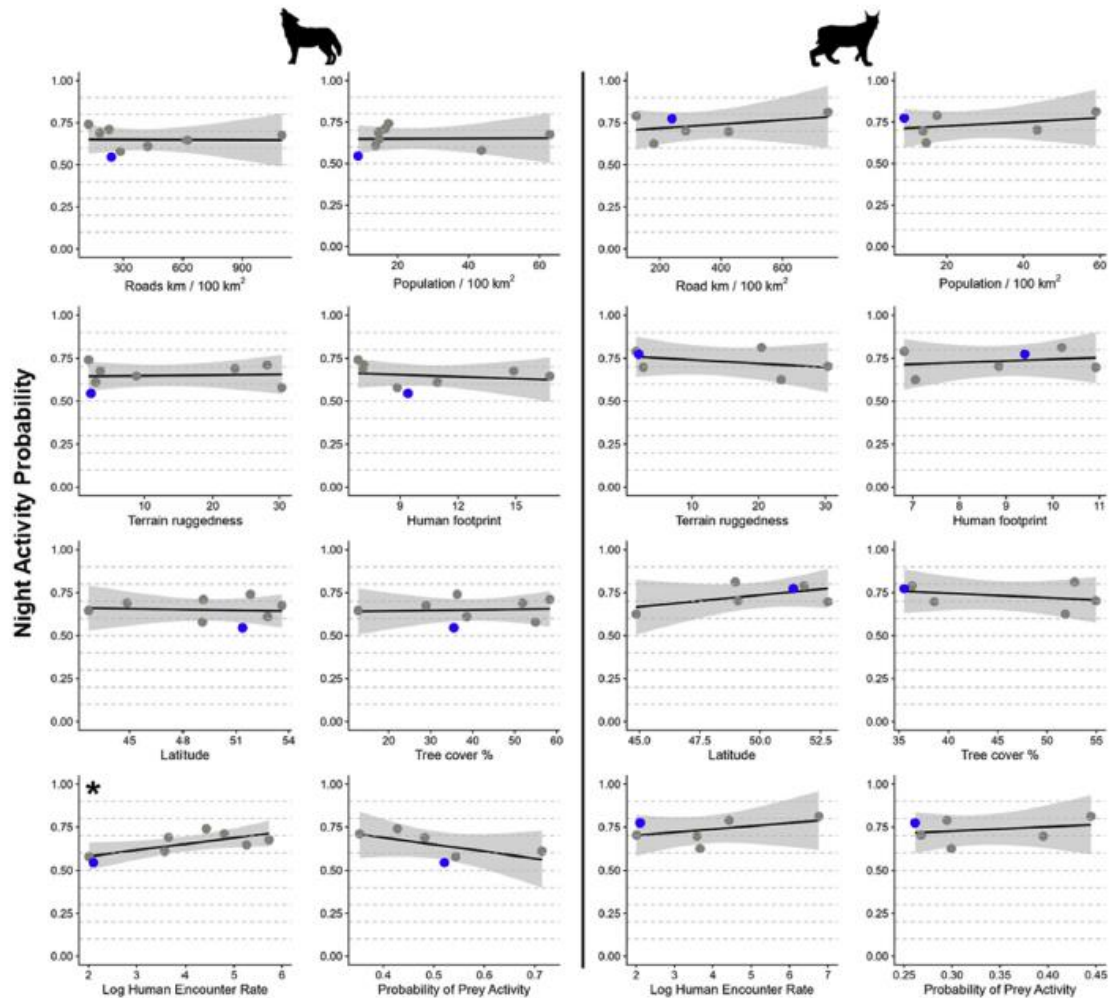


Figure A2. Régressions linéaires simples entre la probabilité d'activité nocturne et les facteurs de perturbation humaine et environnementaux au niveau du site d'étude pour les loups (graphiques de gauche) et le lynx eurasiens (graphiques de droite). Les points bleus sur les graphiques de régression indiquent les valeurs de la zone d'exclusion de Tchernobyl, utilisée comme référence où l'activité humaine est limitée. Seul le taux de rencontre avec l'homme (transformé en logarithmes) chez les loups a augmenté de manière significative la probabilité d'activité nocturne

References

- Belotti, E., Mayer, K., Kreisinger, J., Heurich, M., Bufka, L., 2018. Recreational activities affect resting site selection and foraging time of eurasian lynx. *Hystrix* 29, 0. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00053-2018>.
- Blasković, S., Gomercić, T., Topličanec, I., Sindičić, M., 2022. Temporal overlap of human and apex predator activity on wildlife trails and forest roads. *J. Vertebr. Biol.* 71 <https://doi.org/10.25225/jvb.22029>.
- Bonnot, N.C., Couriot, O., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., De Groeve, J.E., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Sönnichsen, L., Hewison, A.J.M., 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>.
- Bryan, H.M., Smits, J.E.G., Koren, L., Paquet, P.C., Wynne-Edwards, K.E., Musiani, M., 2015. Heavily hunted wolves have higher stress and reproductive steroids than wolves with lower hunting pressure. *Funct. Ecol.* 29, 347–356. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12354>.
- Bubnicki, J.W., Churski, M., Kuijper, D.P., 2016. Trapper: an open source web-based application to manage camera trapping projects. *Methods Ecol. Evol.* 7, 1209–1216.

- Bubnicki, J.W., Churski, M., Schmidt, K., Diserens, T.A., Kuijper, D.P., 2019. Linking spatial patterns of terrestrial herbivore community structure to trophic interactions. *eLife* 8, e44937. <https://doi.org/10.7554/eLife.44937>.
- Carricondo-Sanchez, D., Zimmermann, B., Wabakken, P., Eriksen, A., Milleret, C., Ordiz, A., Sanz-Pérez, A., Wikenros, C., 2020. Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biol. Conserv.* 244, 108514 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108514>.
- 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., Balčiauskas, L., Baly, V., Bedó, P., Bego, F., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Buřka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutsov, A., Engleder, T., Fuxjäger, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremić, J., Jerina, K., Kluth, G., Knauer, F., Kojala, I., Kos, I., Krolf, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Majič, A., Männil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzani, Y., Myslajek, R.W., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Pauronová, C., Persson, J., Potočník, H., Quenette, P.-Y., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbinšek, T., Stojanov, A., Swenson, J.E., Szemethy, L., Trajçe, A., Tsingarska-Sedefcheva, E., Vána, M., Veevoja, R., Wabakken, P., Wölf, M., Wölf, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D., Boitani, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346, 1517. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>.
- Chapron, G., Wikenros, C., Liberg, O., Wabakken, P., Flagstad, Ø., Milleret, C., Månsson, J., Svensson, L., Zimmermann, B., Åkesson, M., Sand, H., 2016. Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecol. Model.* 339, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.012>.
- Cherepanyn, R.M., Vykhor, B.I., Biatov, A.P., Yamelynets, T.S., Dykyy, V., 2023. Population dynamics and spatial distribution of large carnivores in the Ukrainian Carpathians and Polissya. *Biosys. Divers.* 31, 10–19. <https://doi.org/10.15421/012302>.
- CIESIN, 2018. Gridded Population of the World, Version 4 (GPWv4): Basic Demographic Characteristics, Revision 11. (<https://doi.org/10.7927/H46M34XX>).
- Cimatti, M., Ranc, N., Benítez-López, A., Maiorano, L., Boitani, L., Cagnacci, F., Cengić, M., Ciucci, P., Huijbregts, M.A.J., Krolf, M., López-Bao, J.V., Selva, N., Andren, H., Bautista, C., Ćirović, D., Hemmingmoore, H., Reinhardt, I., Marenče, M., Mertzani, Y., Pedrotti, L., Trbojević, I., Zetterberg, A., Zwijacz-Kozica, T., Santini, L., 2021. Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. *Divers. Distrib.* 27, 602–617. <https://doi.org/10.1111/ddi.13219>.
- Ciucci, P., Boitani, L., Falco, M., Maiorano, L., 2018. Hierarchical, multi-grain rendezvous site selection by wolves in southern Italy: Rendezvous Site Selection by Wolves in Italy. *Jour. Wildl. Mgmt.* 82, 1049–1061. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21440>.
- Ciucci, P., Boitani, L., Francisci, F., Andreoli, G., 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *J. Zool.* 243, 803–819. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x>.
- Corradini, A., Randles, M., Pedrotti, L., Van Loon, E., Passoni, G., Oberosler, V., Rovero, F., Tattoni, C., Ciolli, M., Cagnacci, F., 2021. Effects of cumulated outdoor activity on wildlife habitat use. *Biol. Conserv.* 253, 108818 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108818>.
- Danielson, J.J., Gesch, D.B., 2011. Global multi-resolution terrain elevation data 2010 (GMTED2010). (<https://doi.org/10.3133/ofr20111073>).
- Dennehy, E., Llana, L., López-Bao, J.V., 2021. Contrasting wolf responses to different paved roads and traffic volume levels. *Biodivers. Conserv.* 30, 3133–3150. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02239-y>.
- Deryabina, T.G., Kuchmel, S.V., Nagorskaya, L.L., Hinton, T.G., Beasley, J.C., Lerebours, A., Smith, J.T., 2015. Long-term census data reveal abundant wildlife populations at Chernobyl. *Curr. Biol.* 25, R824–R826. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.017>.
- Diserens, T.A., Borowik, T., Nowak, S., Szewczyk, M., Niedzwiecka, N., Myslajek, R.W., 2017. Deficiencies in Natura 2000 for protecting recovering large carnivores: a spotlight on the wolf *Canis lupus* in Poland. *PLoS ONE* 12, e0184144. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184144>.
- Dombrowski, V.C., Zhurauliou, D.V., Ashton-Butt, A., 2022. Long-term effects of rewilding on species composition: 22 years of raptor monitoring in the Chernobyl Exclusion Zone. *Restor. Ecol.* 30, e13633 <https://doi.org/10.1111/rec.13633>.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.
- Dorresteijn, I., Schultner, J., Nimmo, D.G., Fischer, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Kehoe, L., Ritchie, E.G., 2015. Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator-prey interactions in a human-dominated landscape. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20151602. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1602>.
- Eggermann, J., Gula, R., Pirga, B., Theuerkauf, J., Tsunoda, H., Brzezowska, B., Rouys, S., Radler, S., 2009. Daily and seasonal variation in wolf activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland. *Mamm. Biol.* 74, 159–163. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.05.010>.
- Ensing, E.P., Ciuti, S., De Wijs, F.A.L.M., Lentferink, D.H., Ten Hoedt, A., Boyce, M.S., Hut, R.A., 2014. GPS Based Daily Activity Patterns in European Red Deer and North American Elk (*Cervus elaphus*): Indication for a Weak Circadian Clock in Ungulates. *PLoS ONE* 9, e106997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106997>.
- Fechter, D., Storch, I., 2014. How Many Wolves (*Canis lupus*) Fit into Germany? The Role of Assumptions in Predictive Rule-Based Habitat Models for Habitat Generalists. *PLoS ONE* 9, e01798. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101798>.
- Fenchuk, V.A., Cherkas, N.D., Pekach, A.A., Sipach, V.A., 2017. The current state of the wolf *Canis lupus* in the National Park "Belovezhskaya Pushcha". *Belovezhskaya Pushcha. Сборник научных статей ГПУ НП «Беловежская пушча»* 127–134.
- Fennell, M.J.E., Ford, A.T., Martin, T.G., Burton, A.C., 2023. Assessing the impacts of recreation on the spatial and temporal activity of mammals in an isolated alpine protected area. *Ecol. Evol.* 13, e10733 <https://doi.org/10.1002/ece3.10733>.
- Filla, M., Premier, J., Magg, N., Dupke, C., Khorozyan, I., Waltert, M., Buřka, L., Heurich, M., 2017. Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night. *Ecol. Evol.* 7, 6367–6381. <https://doi.org/10.1002/ece3.3204>.
- Frey, S., Tejero, D., Baillie-David, K., Burton, A.C., Fisher, J.T., 2022. Predator control alters wolf interactions with prey and competitor species over the diel cycle. *Oikos* 2022, e08821. <https://doi.org/10.1111/oik.08821>.
- Frey, S., Volpe, J.P., Heim, N.A., Paczkowski, J., Fisher, J.T., 2020. Move to nocturnality not a universal trend in carnivore species on disturbed landscapes. *Oikos* 129, 1128–1140. <https://doi.org/10.1111/oik.07251>.
- Gable, T.D., Homkes, A.T., Windels, S.K., Bump, J.K., 2024. Evidence that wolves use cooperative ambush strategies to hunt beavers. *Ethol. Ecol. Evol.* 36, 220–231. <https://doi.org/10.1080/03949370.2023.2248608>.
- Gashchak, S., Barnett, C.L., Beresford, N.A., Paskevych, S., Wood, M.D., 2022. Estimating the population density of Eurasian lynx in the Ukrainian part of the Chernobyl exclusion zone using camera trap footage. *Theriol. Ukr.* (23), 47–65. <https://doi.org/10.15407/TU2307>.
- Gaynor, K.M., Brown, J.S., Middleton, A.D., Power, M.E., Brashares, J.S., 2019. Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol. Evol.* 34, 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>.
- Gaynor, K.M., Hohnowski, C.E., Carter, N.H., Brashares, J.S., 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science* 360, 1232–1235. <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>.
- Gehr, B., Hofer, E.J., Muff, S., Ryser, A., Vimercati, E., Vogt, K., Keller, L.F., 2017. A landscape of coexistence for a large predator in a human dominated landscape. *Oikos* 126, 1389–1399. <https://doi.org/10.1111/oik.04182>.
- Gerber, B.D., Devarajan, K., Farris, Z.J., Fidino, M., 2024. A model-based hypothesis framework to define and estimate the diel niche via the 'Diel.Niche' R package. *J. Anim. Ecol.* 93, 132–146. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14035>.
- Gervasi, V., Linnell, J.D.C., Berce, T., Boitani, L., Cerne, R., Ciucci, P., Cretois, B., Derron-Hilfiker, D., Duchamp, C., Gastineau, A., Grente, O., Huber, D., Iliopoulos, Y., Karamanlidis, A.A., Kojala, I., Marucco, F., Mertzani, Y., Männil, P., Norberg, H., Pagon, N., Pedrotti, L., Quenette, P.-Y., Reljic, S., Salvatori, V., Talvi, T., Von Arx, M., Gimenez, O., 2021. Ecological correlates of large carnivore depredation on sheep in Europe. *Glob. Ecol. Conserv.* 30, e01798 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01798>.
- Granados, A., Sun, C., Fisher, J.T., Ladle, A., Dawe, K., Beirne, C., Boyce, M.S., Chow, E., Heim, N., Fennell, M., Klees van Bommel, J., Naidoo, R., Procko, M., Stewart, F.E.C., Burton, A.C., 2023. Mammalian predator and prey responses to recreation and land use across multiple scales provide limited support for the human shield hypothesis. *Ecol. Evol.* 13, e10464 <https://doi.org/10.1002/ece3.10464>.

- De Groeve, J., Van De Weghe, N., Ranc, N., Morellet, N., Bonnot, N.C., Gehr, B., Heurich, M., Hewison, A.J.M., Kröschel, M., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Sandfort, R., Cagnacci, F., 2023. Back and forth: day-night alternation between cover types reveals complementary use of habitats in a large herbivore. *Land. Ecol.* 38, 1033–1049. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01594-1>.
- Haswell, P.M., Kusak, J., Jones, K.A., Hayward, M.W., 2020. Fear of the dark? A mesopredator mitigates large carnivore risk through nocturnality, but humans moderate the interaction. *Behav. Ecol. Socio* 74, 62. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02831-2>.
- Hayward, M.W., Edwards, S., Fancourt, B.A., Linnell, J.D., Nilsen, E.B., 2019. Top-down control of ecosystems and the case for rewilding: does it all add up. *Rewilding* 325–354.
- Hayward, M.W., Somers, M.J. (Eds.), 2009. *Reintroduction of Top-Order Predators*, 1st ed. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444312034>.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., 2007. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models: mixed-effect resource selection models. *J. Appl. Ecol.* 45, 834–844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x>.
- Heck, D.W., Davis-Stober, C.P., 2019. Multinomial models with linear inequality constraints: overview and improvements of computational methods for Bayesian inference. *J. Math. Psychol.* 91, 70–87. <https://doi.org/10.1016/j.jmp.2019.03.004>.
- Hendry, H., Mann, C., 2018. *Camelot*—intuitive software for camera-trap data management, 15–15 *Oryx* 52. <https://doi.org/10.1017/S0030605317001818>.
- Henrich, M., Burguño, M., Hoyer, J., Haucke, T., Steinhage, V., Kühl, H.S., Heurich, M., 2023. A semi-automated camera trap distance sampling approach for population density estimation. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* rse2.362. <https://doi.org/10.1002/rse2.362>.
- Heurich, M., Hilger, A., Küchenhoff, H., Andrén, H., Bufka, L., Krofel, M., Mattison, J., Odden, J., Persson, J., Rauset, G.R., Schmidt, K., Linnell, J.D.C., 2014. Activity patterns of Eurasian lynx are modulated by light regime and individual traits over a wide latitudinal range. *PLoS ONE* 9, e114143. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114143>.
- Heurich, M., Schultze-Naumburg, J., Piacenza, N., Magg, N., Červený, J., Engleder, T., Herdtfelder, M., Sladova, M., Kramer-Schadt, S., 2018. Illegal hunting as a major driver of the source-sink dynamics of a reintroduced lynx population in Central Europe. *Biol. Conserv.* 224, 355–365. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.011>.
- Heurich, M., Zeis, K., Küchenhoff, H., Müller, J., Belotti, E., Bufka, L., Woelfing, B., 2016. Selective predation of a stalking predator on ungulate prey. *PLoS ONE* 11, e0158449. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158449>.
- Hoetber, P., Kuemmerle, T., Prishchepov, A., Sieber, A., Lambin, E.F., Radeloff, V.C., 2011. Rapid land use change after socio-economic disturbances: the collapse of the Soviet Union versus Chernobyl. *Environ. Res. Lett.* 6, 045201. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045201>.
- Hočevar, L., Oliveira, T., Krofel, M., 2021. Felid bedrooms with a panoramic view: selection of resting sites by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in a karstic landscape. *Behav. Ecol. Socio* 75, 34. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02977-7>.
- Hut, R.A., Paolucci, S., Dor, R., Kyriacou, C.P., Daan, S., 2013. Latitudinal clines: an evolutionary view on biological rhythms. *Proc. R. Soc. B.* 280, 20130433. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0433>.
- Iannarilli, F., Erb, J., Arnold, T.W., Fieberg, J.R., 2021. Evaluating species-specific responses to camera-trap survey designs. *Wildl. Biol.* 2021. <https://doi.org/10.2981/wib.00726>.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Okarma, H., 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland. *Can. J. Zool.* 79, 1993–2004. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-11-1993>.
- Jiménez, J., Cara, D., García-Dominguez, F., Barasona, J.A., 2023. Estimating wolf (*Canis L lupus*) densities using video camera traps and spatial capture–recapture analysis. *Ecosphere* 14, e4604. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4604>.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Kowalczyk, R., 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30, 66–76. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x>.
- Khorozyan, I., Heurich, M., 2023. Patterns of predation by the Eurasian lynx *Lynx lynx* throughout its range: ecological and conservation implications. *Mammal. Rev.* 53, 177–188. <https://doi.org/10.1111/mam.12317>.
- Kohl, M.T., Stahler, D.R., Metz, M.C., Forester, J.D., Kauffman, M.J., Varley, N., White, P.J., Smith, D.W., MacNulty, D.R., 2018. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecol. Monogr.* 88, 638–652. <https://doi.org/10.1002/eem.1313>.
- Krawiec, A., Wysocki, W., Jamorska, I., Belzyt, S., 2022. Geotourist evaluation of geosites in the Tuchola forest biosphere reserve (N Poland). *Resources* 11, 13. <https://doi.org/10.3390/resources11020013>.
- Kudrenko, S., Fenchuk, V., Vollerling, J., Zedrosser, A., Selva, N., Ostapowicz, K., Beasley, J.C., Heurich, M., 2023. Walking on the dark side: Anthropogenic factors limit suitable habitat for gray wolf (*Canis lupus*) in a large natural area covering Belarus and Ukraine. *Glob. Ecol. Conserv.* 46, e02586. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02586>.
- Kühl, H.S., Buckland, S.T., Henrich, M., Howe, E., Heurich, M., 2023. Estimating effective survey duration in camera trap distance sampling surveys. *Ecol. Evol.* 13, e10599. <https://doi.org/10.1002/ece3.10599>.
- Kuijper, D.P.J., Churski, M., Trouwborst, A., Heurich, M., Smit, C., Kerley, G.I.H., 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>.
- Kuijper, D.P.J., De Kleine, C., Churski, M., Van Hoof, P., Bubnicki, J., Jędrzejewska, B., 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36, 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>.
- Kuijper, D.P.J., De Kleine, C., Churski, M., Van Hoof, P., Bubnicki, J., Jędrzejewska, B., 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36, 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>.
- Kuijper, D.P.J., Diserens, T.A., Say-Sallaz, E., Kasper, K., Szafranska, P.A., Szewczyk, M., Stepniak, K.M., Churski, M., 2024. Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. *J. Appl. Ecol.*, 1365-2664.14602. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14602>.
- Kusak, J., Skrbinek, A.M., Huber, D., 2005. Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. *Eur. J. Wildl. Res.* 51, 254–262. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0111-2>.
- Ladle, A., Steenweg, R., Shepherd, B., Boyce, M.S., 2018. The role of human outdoor recreation in shaping patterns of grizzly bear-black bear co-occurrence. *e0191730 PLoS ONE* 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191730>.
- Laundré, J.W., Hernández, L., 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>.
- Laundré, J.W., Hernandez, L., Ripple, W.J., 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *TOECOLJ* 3, 1–7. <https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>.
- Lazzeri, L., Ferretti, F., Churski, M., Diserens, T.A., Oliveira, R., Schmidt, K., Kuijper, D.P.J., 2024. Spatio-temporal interactions between the red fox and the wolf in two contrasting European landscapes. *Sci. Rep.* 14, 221. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-50447-z>.
- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H.C., Hobbs, N.T., Sand, H., 2012. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proc. R. Soc. B.* 279, 910–915. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1275>.
- Linnell, J.D.C., Breitenmoser, U., Breitenmoser-Würsten, C., Odden, J., Von Arx, M., 2009. Recovery of Eurasian Lynx in Europe: What Part has Reintroduction Played? In: Hayward, M.W., Somers, M.J. (Eds.), *Reintroduction of Top-Order Predators*. Wiley, pp. 72–91. <https://doi.org/10.1002/9781444312034.ch4>.
- Linnell, J.D.C., Mattison, J., Odden, J., 2021. Extreme home range sizes among Eurasian lynx at the northern edge of their biogeographic range. *Ecol. Evol.* 11, 5001–5009. <https://doi.org/10.1002/ece3.7436>.
- Llaneza, L., Sazatornil, V., García, E.J., Palacios, V., López-Bao, J.V., 2023. Minimum average pack size in Iberian wolves. *Eur. J. Wildl. Res.* 69, 58. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01695-x>.
- Lone, K., Loe, L.E., Gobakken, T., Linnell, J.D.C., Odden, J., Remmen, J., Mysterud, A., 2014. Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos* 123, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00938.x>.
- Makin, D.F., Chamailé-Jammes, S., Shrader, A.M., 2017. Herbivores employ a suite of antipredator behaviours to minimize risk from ambush and cursorial predators. *Anim. Behav.* 127, 225–231. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.024>.
- Malcolm, K., Cheveau, M., St-Laurent, M.-H., 2020. Wolf habitat selection in relation to recreational structures in a national park. *J. Mammal.* 101, 1638–1649. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa115>.

- Mancinelli, S., Boitani, L., Ciucci, P., 2018. Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in the central Apennines, Italy. *Can. J. Zool.* 96, 828–838. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0210>.
- Martínez-Abraín, A., Linares, Á., Llaneza, L., Santidrián Tomillo, P., Pita-Romero, J., Valle-García, R.J., Formoso-Freire, V., Perina, A., Oro, D., 2023. Increased grey wolf diurnality in southern Europe under human-restricted conditions. *J. Mammal.* 104, 846–854. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad003>.
- Mayer, A.E., Ganoë, L.S., Brown, C., Gerber, B.D., 2023. Diel activity structures the occurrence of a mammal community in a human-dominated landscape. *Ecol. Evol.* 13, e10684 <https://doi.org/10.1002/ece3.10684>.
- Mech, L.D., 2017. Where can wolves live and how can we live with them? *Biol. Conserv.* 210, 310–317. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.029>.
- Meijer, J.R., Huijbregts, M.A.J., Schotten, K.C.G.J., Schipper, A.M., 2018. Global patterns of current and future road infrastructure. *Environ. Res. Lett.* 13, 064006 <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aabd42>.
- Metz, M.C., Vucetich, J.A., Smith, D.W., Stahler, D.R., Peterson, R.O., 2011. Effect of Sociality and Season on Gray Wolf (*Canis lupus*) Foraging Behavior: Implications for Estimating Summer Kill Rate. *PLoS ONE* 6, e17332. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017332>.
- Middleton, A.D., Kauffman, M.J., McWhirter, D.E., Jimenez, M.D., Cook, R.C., Cook, J.G., Albeke, S.E., Sawyer, H., White, P.J., 2013. Linking anti-predator behaviour to prey demography reveals limited risk effects of an actively hunting large carnivore. *Ecol. Lett.* 16, 1023–1030. <https://doi.org/10.1111/ele.12133>.
- Morales-González, A., Ruiz-Villar, H., Ordiz, A., Penteriani, V., 2020. Large carnivores living alongside humans: brown bears in human-modified landscapes. *Glob. Ecol. Conserv.* 22, e00937 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00937>.
- Mori, E., Bagnato, S., Serroni, P., Sangiuliano, A., Rotondaro, F., Marchianò, V., Cascini, V., Paoletti, L., Ferretti, F., 2020. Spatiotemporal mechanisms of coexistence in an European mammal community in a protected area of southern Italy. *J. Zool.* 310, 232–245. <https://doi.org/10.1111/jzo.12743>.
- Mumme, S., Middleton, A.D., Ciucci, P., De Groeve, J., Corradini, A., Aikens, E.O., Ossi, F., Atwood, P., Balkenhol, N., Cole, E.K., DeBefve, L., Dewey, S.R., Fischer, C., Gude, J., Heurich, M., Hurley, M.A., Jarnemo, A., Kauffman, M.J., Licoppe, A., Van Loon, E., McWhirter, D., Mong, T.W., Pedrotti, L., Morellet, N., Mysterud, A., Peters, W., Proffitt, K., Saïd, S., Signer, J., Sunde, P., Starý, M., Cagnacci, F., 2023. Wherever I may roam—Human activity alters movements of red deer (*Cervus elaphus*) and elk (*Cervus canadensis*) across two continents. *Glob. Change Biol.* 29, 5788–5801. <https://doi.org/10.1111/gcb.16769>.
- Musto, C., Cerri, J., Galaverni, M., Caniglia, R., Fabbri, E., Apollonio, M., Mucci, N., Bonilauri, P., Maioli, G., Fontana, M.C., Gelmini, L., Proserpio, A., Rossi, A., Garbarino, C., Fiorentini, L., Ciuti, F., Berzi, D., Meriadi, G., Delogu, M., 2021. Men and wolves: Anthropogenic causes are an important driver of wolf mortality in human-dominated landscapes in Italy. *Glob. Ecol. Conserv.* 32, e01892 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01892>.
- Mysłajek, R.W., Tracz, Maciej, Tracz, Magdalena, Tomczak, P., Szewczyk, M., Niedźwiecka, N., Nowak, S., 2018. Spatial organization in wolves *Canis lupus* recolonizing north-west Poland: large territories at low population density. *Mamm. Biol.* 92, 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.01.006>.
- Nickel, B.A., Suraci, J.P., Allen, M.L., Wilmer, C.C., 2020. Human presence and human footprint have non-equivalent effects on wildlife spatiotemporal habitat use. *Biol. Conserv.* 241, 108383 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108383>.
- Nordli, K., Wabakken, P., Eriksen, A., Sand, H., Wikénros, C., Maartmann, E., Zimmermann, B., 2023. Spatial and temporal cohesion of parents and offspring in a social large carnivore. *Anim. Behav.* 197, 155–167. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.12.006>.
- Nowak, S., Szewczyk, M., Tomczak, P., Calus, I., Figura, M., Mysłajek, R.W., 2021a. Social and environmental factors influencing contemporary cases of wolf aggression towards people in Poland. *Eur. J. Wildl. Res.* 67, 69. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01455-1>.
- Nowak, S., Żmihorski, M., Figura, M., Stachyra, P., Mysłajek, R.W., 2021b. The illegal shooting and snaring of legally protected wolves in Poland. *Biol. Conserv.* 264, 109367 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109367>.
- Ordiz, A., Aronsson, M., Persson, J., Sten, O.-G., Swenson, J.E., Kindberg, J., 2021. Effects of human disturbance on terrestrial apex predators. *Diversity* 13, 68. <https://doi.org/10.3390/d13020068>.
- Ordiz, A., Bischof, R., Swenson, J.E., 2013. Saving large carnivores, but losing the apex predator? *Biol. Conserv.* 168, 128–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.024>.
- Oriol-Cotterill, A., Valeix, M., Frank, L.G., Riginos, C., Macdonald, D.W., 2015. Landscapes of Coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. *Oikos* 124, 1263–1273. <https://doi.org/10.1111/oik.02224>.
- O'Brien, T.G., 2011. Abundance, Density and Relative Abundance: A Conceptual Framework. *Camera Traps in Animal Ecology*. Springer, pp. 71–96. https://doi.org/10.1007/978-4-431-99495-4_6.
- Palencia, P., Vicente, J., Sorriquer, R.C., Acevedo, P., 2022. Towards a best-practices guide for camera trapping: assessing differences among camera trap models and settings under field conditions. *J. Zool.* 316, 197–208. <https://doi.org/10.1111/jzo.12945>.
- Palmero, S., Belotti, E., Bufka, L., Gahbauer, M., Heibl, C., Premier, J., Weingarth-Dachs, K., Heurich, M., 2021. Demography of a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population within a strictly protected area in Central Europe. *Sci. Rep.* 11, 19868 <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99337-2>.
- Palmero, S., Smith, A.F., Kudrenko, S., Gahbauer, M., Dachs, D., Weingarth-Dachs, K., Kashpei, I., Shamovich, D., Vyshevskiy, D., Borsuk, O., Korepanova, K., Bashta, A., Zhuravchak, R., Fenchuk, V., Heurich, M., 2023. Shining a light on elusive lynx: Density estimation of three Eurasian lynx populations in Ukraine and Belarus. *Ecol. Evol.* 13, e10688 <https://doi.org/10.1002/ece3.10688>.
- Palmer, M.S., Gaynor, K.M., Becker, J.A., Abraham, J.O., Mumma, M.A., Pringle, R.M., 2022. Dynamic landscapes of fear: understanding spatiotemporal risk. *Trends Ecol. Evol.* 37, 911–925. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.06.007>.
- QGIS Association, 2023. QGIS Geographic Information System.
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ripari, L., Premier, J., Belotti, E., Bluhm, H., Breitenmoser-Würsten, C., Bufka, L., Červený, J., Drouet-Hoguet, N., Fuxjäger, C., Jędrzejewski, W., Kont, R., Koubek, P., Kowalczyk, R., Krofel, M., Krojerová-Prokešová, J., Molinari-Jobin, A., Okarma, H., Oliveira, T., Remm, J., Schmidt, K., Zimmermann, F., Kramer-Schadt, S., Heurich, M., 2022. Human disturbance is the most limiting factor driving habitat selection of a large carnivore throughout Continental Europe. *Biol. Conserv.* 266, 109446 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109446>.
- Rossa, M., Lovari, S., Ferretti, F., 2021. Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behav. Ecol. Socio* 75, 32. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02956-4>.
- Rowcliffe, J.M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., Jansen, P.A., 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods Ecol. Evol.* 5, 1170–1179. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12278>.
- Ruiz-Villar, H., Morales-González, A., López-Bao, J.V., Palomares, F., 2024. Humans and traffic influence European wildcat behaviour in pastoral landscapes. *Anim. Behav.* 207, 131–146. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.11.004>.
- Santini, L., Boitani, L., Maiorano, L., Rondinini, C., 2016. Effectiveness of Protected Areas in Conserving Large Carnivores in Europe. In: Joppa, L.N., Baillie, J.E.M., Robinson, J.G. (Eds.), *Protected Areas*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 122–133. <https://doi.org/10.1002/9781118338117.ch7>.
- Schmidt, K., 1999. Variation in daily activity of the free-living Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Zool.* 249, 417–425.
- Schmidt, K., Jędrzejewski, W., Okarma, H., Kowalczyk, R., 2009. Spatial interactions between grey wolves and Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecol. Res.* 24, 207–214. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0496-y>.
- Sexton, J.O., Song, X.-P., Feng, M., Noojipady, P., Anand, A., Huang, C., Kim, D.-H., Collins, K.M., Channan, S., DiMiceli, C., Townshend, J.R., 2013. Global, 30-m resolution continuous fields of tree cover: Landsat-based rescaling of MODIS vegetation continuous fields with lidar-based estimates of error. *Int. J. Digit. Earth* 6, 427–448. <https://doi.org/10.1080/17538947.2013.786146>.
- Shkvyria, M., Vishnevskiy, D., 2012. Large Carnivores of the Chernobyl Nuclear Power Plant Exclusion Zone. *Vestn. Zool.* 46, e-21–e-28. <https://doi.org/10.2478/v10058-012-0020-2>.
- Sidorovich, V.E., 2022. Behaviour and ecology of the Eurasian lynx. "Four Quarters." Publishing House, Minsk.
- Skorupski, J., Tracz, Magdalena, Tracz, Maciej, Śmietana, P., 2022. Assessment of Eurasian lynx reintroduction success and mortality risk in north-west Poland. *Sci. Rep.* 12, 12366 <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16589-2>.
- Smith, A.F., Ciuti, S., Shamovich, D., Fenchuk, V., Zimmermann, B., Heurich, M., 2022. Quiet islands in a world of fear: wolves seek core zones of protected areas to escape human disturbance. *Biol. Conserv.* 276, 109811 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109811>.

- Smith, J.A., Donadio, E., Pauli, J.N., Sheriff, M.J., Middleton, A.D., 2019. Integrating temporal refugia into landscapes of fear: prey exploit predator downtimes to forage in risky places. *Oecologia* 189, 883–890. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04381-5>.
- Smith, J.A., Suraci, J.P., Clinchy, M., Crawford, A., Roberts, D., Zanette, L.Y., Wilmers, C.C., 2017. Fear of the human 'super predator' reduces feeding time in large carnivores. *Proc. R. Soc. B* 284, 20170433. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0433>.
- Soria-Díaz, L., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, Z., 2016. Activity pattern of puma (*Puma concolor*) and its main prey in central Mexico. *Anim. Biol.* 66, 13–20. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002487>.
- Sunde, P., Kjeldgaard, S., Mortensen, R.M., Olsen, K., 2023. Human avoidance, selection for darkness and prey activity explain wolf diel activity in a highly cultivated landscape in West-Central Europe (preprint). Preprints. (<https://doi.org/10.22541/au.169813275.51326418/v1>).
- Suraci, J.P., Clinchy, M., Zanette, L.Y., 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>.
- Theuerkauf, J., 2009. What Drives Wolves: Fear or Hunger? Humans, Diet, Climate and Wolf Activity Patterns. *Ethology* 115, 649–657. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01653.x>.
- Theuerkauf, J., Gula, R., Pirga, B., Tsunoda, H., Eggermann, J., Brzezowska, B., Rouys, S., Radler, S., 2007. Human impact on wolf activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland. *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, pp. 225–231.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H., Ruczyński, I., Śniezko, S., Gula, R., 2003a. Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieża Forest, Poland. *J. Mammal.* 84, 243–253. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0243:DPADOW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0243:DPADOW>2.0.CO;2).
- Theuerkauf, J., Schmidt, G., 2003b. Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *J. Wildl. Manag.* 67, 706. <https://doi.org/10.2307/3802677>.
- Thorn, S., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P.J., Cahall, R., Campbell, J.L., Castro, J., Choi, C., Cobb, T., Donato, D.C., Durska, E., Fontaine, J.B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R.L., Lee, E., Leverkus, A.B., Lindenmayer, D.B., Obrist, M.K., Rost, J., Seibold, S., Seidl, R., Thom, D., Waldron, K., Wermelinger, B., Winter, M., Zmihorski, M., Müller, J., 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55, 279–289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>.
- Trouwborst, A., 2010. Managing the carnivore comeback: International and EU species protection law and the return of lynx, wolf and bear to Western Europe. *J. Environ. Law* 22, 347–372. <https://doi.org/10.1093/jel/eqq013>.
- Van Beeck Calkoen, S.T.S., Kreikenbohm, R., Kuijper, D.P.J., Heurich, M., 2021. Olfactory cues of large carnivores modify red deer behavior and browsing intensity. *Behav. Ecol.* 32, 982–992. <https://doi.org/10.1093/beheco/abab071>.
- Van Beeck Calkoen, S.T.S., Kuijper, D.P.J., Apollonio, M., Blondel, L., Dormann, C.F., Storch, I., Heurich, M., 2023. Numerical top-down effects on red deer (*Cervus elaphus*) are mainly shaped by humans rather than large carnivores across Europe. *J. Appl. Ecol.* 60, 2625–2635. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14526>.
- Van Beeck Calkoen, S.T.S., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balčiauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T.T., Hetherington, D., Karamanlidis, A.A., Krofel, M., Kuehl, H.S., Linnell, J.D.C., Müller, J., Ozolins, J., Premier, J., Ranc, N., Schmidt, K., Zlatanova, D., Bachmann, M., Fonseca, C., Lonescu, O., Nyman, M., Šprem, N., Sunde, P., Tannik, M., Heurich, M., 2020. Ungulate management in European national parks: why a more integrated European policy is needed. *J. Environ. Manag.* 260, 110068. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110068>.
- Vazquez, C., Rowcliffe, J.M., Spoolstra, K., Jansen, P.A., 2019. Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: time transformations using day length. *Methods Ecol. Evol.* 10, 2057–2066. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13290>.
- Venter, O., Sanderson, E.W., Magrath, A., Allan, J.R., Beher, J., Jones, K.R., Possingham, H.P., Laurance, W.F., Wood, P., Fekete, B.M., Levy, M.A., Watson, J.E.M., 2016. Global terrestrial human footprint maps for 1993 and 2009. *Sci. Data* 3, 160067. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.67>.
- Weingarth, K., Zeppenfeld, T., Heibl, C., Heurich, M., Buřka, L., Daniszová, K., Müller, J., 2015. Hide and seek: extended camera-trap session lengths and autumn provide best parameters for estimating lynx densities in mountainous areas. *Biodivers. Conserv.* 24, 2935–2952. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0986-5>.
- Wikénros, C., Liberg, O., Sand, H., Andrén, H., 2010. Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Can. J. Zool.* 88, 271–279. <https://doi.org/10.1139/Z09-143>.
- Woodruff, S.P., Jimenez, M.D., Johnson, T.R., 2018. Characteristics of Winter Wolf Kill Sites in the Southern Yellowstone Ecosystem. *J. Fish. Wildl. Manag.* 9, 155–167. <https://doi.org/10.3996/032016-JFWM-024>.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O., 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behav. Ecol.* 25, 1353–1364. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru134>.