

Influence des perturbations humaines sur les schémas d'activité et les interactions spatio-temporelles des loups et de leurs proies dans un bastion Italien

Journal of Zoology

ZSL

Journal of Zoology. Print ISSN 0952-8369

ORIGINAL RESEARCH

Influence of human disturbance on the activity patterns and spatiotemporal interactions of wolves and their prey in an Italian stronghold

F. Brivio^{1,2,3} , R. Brogi^{2,3} , M. Corbia², M. Mulas², E. Mureddu², E. Bassi², N. Cappai⁴, A. Dissegna⁵, S. Marshall-Pescini¹ & M. Apollonio^{2,3}

¹Domestication Lab, Konrad Lorenz Institute of Ethology, University of Veterinary Medicine Vienna, Vienna, Austria

²Department of Veterinary Medicine, University of Sassari, Sassari, Italy

³National Biodiversity Future Center (NBFC), Palermo, Italy

⁴Foreste Casentinesi National Park, Pratovecchio, Arezzo, Italy

⁵Department of Biology, University of Padova, Padova, Italy

Résumé

L'intensification des activités humaines exerce une influence sur le comportement animal, entraînant des changements notables dans la répartition, les déplacements et les schémas d'activité des espèces. Les réponses différentielles des espèces sympatriques, influencées par les perturbations humaines, sont susceptibles de modifier les interactions entre les espèces, telles que les relations prédateur-proie. Cette étude a examiné l'impact des perturbations humaines sur les schémas d'activité des loups et de leurs proies potentielles, ainsi que sur leurs interactions spatio-temporelles, dans l'un des bastions historiques des loups en Italie, où la présence de ce grand prédateur et celle de l'homme sont établies de longue date. Les données ont été collectées entre octobre et avril afin de fournir un aperçu ciblé de la dynamique de la saison froide, période durant laquelle les conditions environnementales et les activités humaines présentent une variabilité temporelle limitée. Il a été constaté que les perturbations humaines locales (tenant compte à la fois de l'urbanisation et des loisirs de plein air) avaient un impact négligeable sur l'utilisation temporelle et spatiale de la niche écologique des loups et, dans l'ensemble, n'avaient qu'un effet modeste sur la communauté de mammifères étudiée, tant en termes de schémas d'activité des espèces individuelles que de leurs interactions spatio-temporelles avec ce grand prédateur. Le sanglier était la seule espèce d'ongulé à avoir accru sa **nocturnalité** dans les paysages plus urbanisés, ce qui s'est traduit par un chevauchement temporel accru avec les loups. À l'inverse, le daim s'est avéré présenter une activité plus diurne dans les zones plus urbanisées, ce qui suggère une **accoutumance** à la présence humaine. Il est intéressant de noter que nos résultats ont montré que les perturbations humaines pourraient indirectement profiter aux loups en augmentant leur chevauchement temporel avec leur proie principale, le sanglier. Dans l'ensemble, nos conclusions indiquent une tolérance substantielle aux perturbations humaines dans un système de coexistence établi de longue date, avec des changements comportementaux limités et un couplage temporel prédateur-proie préservé.

Mots-clés : schémas d'activité ; pièges photographiques ; *Canis lupus* ; perturbation de la faune sauvage par l'homme ; chevauchement spatial ; chevauchement temporel ; interactions prédateur-proie ; urbanisation.

INTRODUCTION

Les activités humaines ont un impact croissant sur les milieux où la faune sauvage subsiste (Goudie, 2018 ; Williams et al., 2020). Au-delà de l'expansion du développement urbain et agricole, la pratique croissante des loisirs de plein air étend l'empreinte anthropique à des espaces naturels autrefois considérés comme protégés et vierges (Gonson et al., 2016 ; Watson et al., 2016). Cette tendance est particulièrement évidente en Europe, où la majorité des zones traditionnellement considérées comme des « espaces sauvages » sont désormais largement intégrées dans une mosaïque anthropique d'occupations du sol (Ellis & Ramankutty, 2008 ; Venter et al., 2016). Dans ce contexte, même la faune sauvage vivant dans les zones protégées est de plus en plus exposée aux perturbations humaines résultant à la fois des infrastructures anthropiques (ci-après « urbanisation ») et des activités de loisirs de plein air (Farmer et al., 2022 ; Salvatori et al., 2024 ; Sganzerla et al., 2025).

Les perturbations humaines liées à l'urbanisation et aux loisirs peuvent influencer profondément le comportement animal (Wilson et al., 2020), modifiant la répartition des espèces (Chen et al., 2011 ; Pecl et al., 2017), leurs schémas de déplacement (Tucker et al., 2018) et leurs horaires d'activité (Gallo et al., 2022 ; Gaynor et al., 2018 ; Martínez-Abraín et al., 2023). De plus en plus de données suggèrent que les réponses comportementales aux perturbations humaines varient considérablement d'une espèce sympatrique à l'autre : les espèces de petite taille, généralistes et à reproduction rapide semblent souvent plus tolérantes ou moins affectées, tandis que les espèces de plus grande taille, spécialisées dans leur alimentation, ont tendance à manifester un comportement d'évitement plus marqué (Salvatori et al., 2024 ; Suraci et al., 2016, 2021). Ces réactions spécifiques à chaque espèce peuvent modifier les interactions interspécifiques, notamment les relations prédateur-proie (Gaynor et al., 2022 ; Kuijper et al., 2024 ; Van Scoyoc et al., 2023), avec des conséquences potentielles sur la coexistence des espèces et la stabilité des communautés (Lee et al., 2024 ; Petridou et al., 2023 ; Vicedo et al., 2023).

Le « paysage de la peur » (LOF) est un cadre conceptuel largement utilisé pour décrire les réponses comportementales au risque de prédation ; il décrit la manière dont les animaux perçoivent et réagissent aux variations spatiales du risque à travers le paysage (Laundre et al., 2010). Dans ce cadre, les proies adaptent leur utilisation de l'espace et leurs schémas d'activité afin de trouver un équilibre entre l'acquisition de ressources et le risque de rencontrer des prédateurs (Laundre et al., 2010 ; Lima & Dill, 1990). Dans les environnements modifiés par l'homme, ce paysage de risque est encore davantage altéré, car les humains peuvent agir comme des « superprédateurs » écologiques, générant des réactions de peur à l'échelle de la communauté qui peuvent dépasser celles provoquées par les prédateurs naturels (Ciuti et al., 2012 ; Clinchy et al., 2016 ; Proffitt et al., 2009). Par conséquent, les perturbations humaines peuvent modifier directement le comportement de divers taxons (par exemple, une nocturnité accrue ; Gaynor et al., 2022), tout en remodelant indirectement les dynamiques prédateur-proie en modifiant le comportement des prédateurs apicaux (Palmer et al., 2021 ; Suraci et al., 2019). En effet, les prédateurs apicaux sont particulièrement sensibles à l'activité

humaine et aux infrastructures, manifestant souvent un évitement spatial, une nocturnité accrue et des modifications de leur comportement de déplacement (Mancinelli et al., 2019 ; Smith et al., 2022 ; Whittington et al., 2004). **En conséquence**, lorsque les prédateurs apicaux évitent les zones dominées par l'homme, certaines espèces proies peuvent exploiter ces zones comme **refuge** contre la prédation, un phénomène connu sous le nom « **d'effet de bouclier humain** » (Gaynor et al., 2022, 2025 ; Lamichhane et al., 2023 ; Shannon et al., 2014).

Malgré des recherches approfondies sur les effets écologiques des perturbations humaines, la plupart des études ont été menées dans des régions où les prédateurs apicaux sont en voie de rétablissement (Ehlers Smith et al., 2019 ; Ferretti et al., 2023 ; Oberosler et al., 2017), où les perturbations humaines augmentent rapidement (Baker & Leberg, 2018 ; Lendrum et al., 2017) ou encore où subsistent de vastes étendues de nature sauvage relativement intactes (par exemple, Barreto et al., 2014 ; Dawson et al., 2018 ; Mills & Harris, 2020). On en sait beaucoup moins sur ces dynamiques dans les régions caractérisées par une coexistence de longue date entre les humains et les grands prédateurs, où l'exposition prolongée à l'activité humaine et les persécutions historiques ont pu façonner des interactions comportementales et écologiques plus stables. En Europe, les grands carnivores, en particulier les loups gris (*Canis lupus*), ont subi des siècles de **persécutions intenses**, entraînant un déclin des populations, une **contraction** de leur aire de répartition et une **forte sélection** en faveur de comportements d'évitement de l'homme (Chapron et al., 2014). Comprendre l'impact des perturbations humaines sur les interactions prédateur-proie dans ces systèmes de coexistence établis de longue date est donc essentiel pour anticiper les scénarios futurs dans les paysages dominés par l'homme et pour élaborer des stratégies de conservation efficaces.

Dans cette étude, nous avons examiné l'influence des perturbations humaines sur les interactions spatio-temporelles entre le loup gris, ci-après dénommé « loup », et ses proies potentielles au sein d'une aire protégée du centre de l'Italie, le Parc national des Foreste Casentinesi. Cette zone constitue un bastion historique pour les loups en Italie (Apollonio et al., 2004 ; Mattioli et al., 1995) et abrite actuellement l'une des populations de loups les plus **denses** du pays.

Nous nous sommes concentrés sur les interactions des loups avec les espèces de mammifères de taille moyenne (1 à 15 kg) et de grande taille (>15 kg) coexistant dans la même zone afin d'évaluer comment différentes sources de perturbations humaines influencent l'occupation spatiale, l'activité temporelle et le chevauchement prédateur-proie. **Plus précisément**, nous avons testé **trois hypothèses**. **Premièrement**, conformément à l'hypothèse du « superprédateur humain » (Smith et al., 2017), nous avons prédit que les loups chercheraient à se réfugier à la fois spatialement et temporellement loin des humains, avec une présence plus importante dans les zones à faible perturbation et une nocturnité accrue en cas de perturbation humaine plus forte. **Deuxièmement**, conformément à l'hypothèse du « bouclier humain » (Gaynor et al., 2025), nous avons prédit que les principales espèces proies des loups chercheraient un refuge spatial à proximité des humains, tirant parti de la réduction du risque lié au prédateur naturel. **Néanmoins**, comme les humains peuvent également agir en tant que superprédateurs, nous nous attendions à ce que les proies augmentent leur activité nocturne en réponse aux perturbations humaines, ce qui entraînerait un chevauchement temporel plus important avec les loups dans les zones les plus perturbées. **Enfin**,

conformément à la tolérance différentielle vis-à-vis de l'activité humaine en fonction de la taille corporelle (c'est-à-dire que les espèces plus petites, généralistes et à reproduction plus rapide sont plus tolérantes ; Salvatori et al., 2024), nous avons prédit que les mammifères de taille moyenne feraient preuve d'un évitement spatial et temporel des humains moins marqué que les espèces de plus grande taille, ce qui se traduirait par un chevauchement réduit avec les loups dans les zones les plus perturbées.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

L'étude a été menée dans le parc national des Foreste Casentinesi (43°480 N, 11°490 E), une aire protégée de 362 km² située dans le nord des Apennins, en Italie (altitude comprise entre 400 et 1 658 m au-dessus du niveau de la mer ; Fig. 1). Le climat est continental tempéré, avec des étés chauds et secs et des hivers froids et humides, les chutes de neige se produisant généralement entre novembre et avril. Les forêts dominent le paysage (80% de la superficie), composées principalement de hêtres (*Fagus sylvatica*) et de chênes chevelus (*Quercus cerris*). Les basses altitudes sont caractérisées par des pâturages, l'élevage et des zones cultivées. Le parc abrite une communauté diversifiée d'ongulés, comprenant le sanglier (*Sus scrofa*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le daim (*Dama dama*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Les densités estimées sont de 14,18 individus/km² pour le sanglier (Guerrasio et al., 2022), de 7,34 individus/km² pour le cerf élaphe (Orlandi & Leonessi, 2024), de 5,23 individus/m² pour le daim et de 1,86 individus/km² pour le chevreuil (L. Mattioli, comm. pers.), d'après les données de suivi les plus récentes disponibles pour la zone d'étude. Parmi les autres herbivores, on trouve le lièvre brun (*Lepus europaeus*) et le porc-épic à crête (*Hystrix cristata*). Parmi les mésocarnivores, on trouve le renard roux (*Vulpes vulpes*), le blaireau européen (*Meles meles*) et le chat sauvage européen (*Felis silvestris*). Le loup est le seul grand prédateur de la région, avec au moins 13 meutes dont le territoire se trouve entièrement ou en partie à l'intérieur du parc (Dissegna et al., 2023). La densité de population humaine est faible (environ 2 000 habitants), mais le parc abrite des infrastructures permanentes et fait l'objet d'activités de loisirs très répandues, notamment la randonnée, le vélo et l'observation de la faune sauvage le long d'un vaste réseau de sentiers. Ces éléments, associés aux agglomérations et aux routes voisines, contribuent à l'hétérogénéité spatiale des perturbations humaines à l'échelle du paysage. La chasse est interdite à l'intérieur du parc, tandis qu'à l'extérieur de ses limites, les ongulés et les lièvres font l'objet d'une chasse réglementée.

Collecte des données

Cette étude a été menée du 25 octobre 2019 au 24 avril 2020, période correspondant aux mois les plus froids dans les Apennins du Nord. Le fait de limiter l'échantillonnage à une seule fenêtre saisonnière a permis d'éviter les transitions intersaisonnières majeures et de garantir que toutes les espèces soient suivies dans des conditions environnementales et des niveaux de perturbation humaine comparables. Cette restriction temporelle a également minimisé le renouvellement démographique et les changements à grande échelle dans l'utilisation de l'espace, permettant d'interpréter la présence et l'activité des espèces à l'échelle de l'utilisation saisonnière du site.

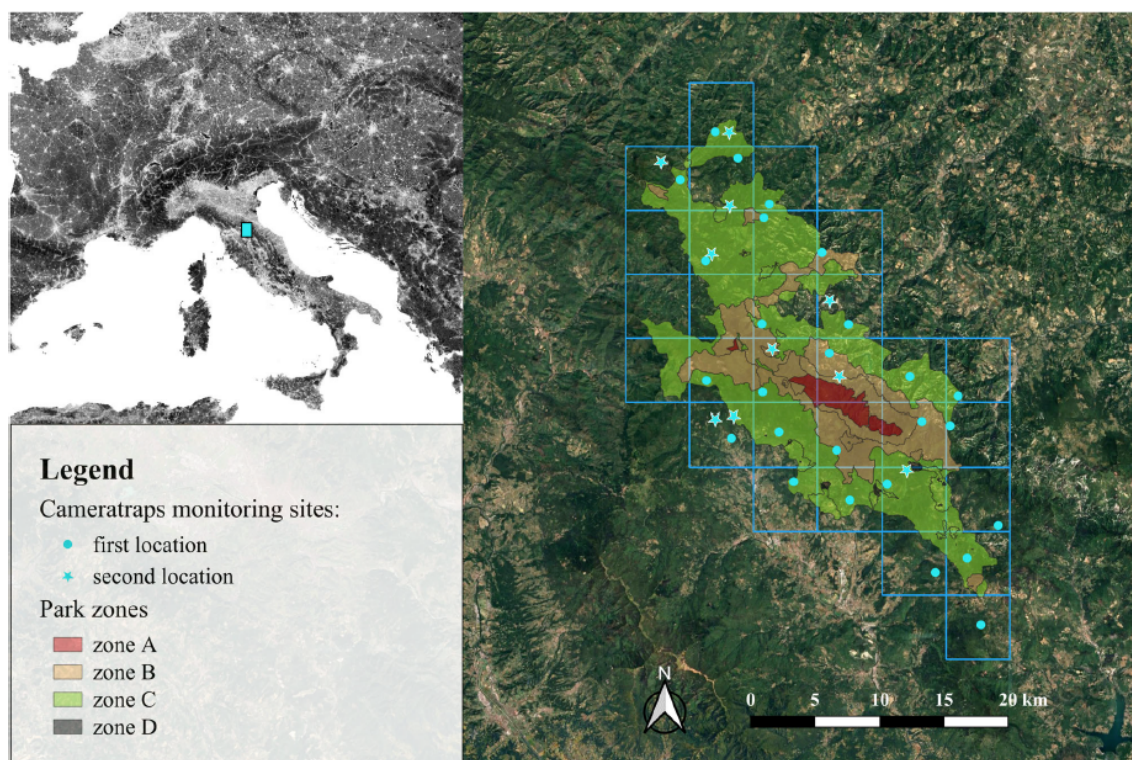


Figure 1 : Carte du parc national des Foreste Casentinesi, en Italie, présentant la grille d'échantillonnage de $5 \times 9 \times 5$ km, l'emplacement des pièges photographiques et le découpage en zones du parc. La zone A (réserve intégrale) est représentée en rouge, la zone B (réserve à orientation générale) en orange, la zone C (zones protégées à usage traditionnel des sols) en vert et la zone D (zones habitées et socio-économiques) en gris. Les points bleu clair indiquent les emplacements initiaux des caméras, tandis que les étoiles bleu clair indiquent les caméras déplacées au sein de la même cellule de la grille afin d'améliorer la détectabilité lorsqu'aucune espèce cible n'était détectée (voir la section « Matériel et méthodes » pour plus de détails)

Piégeage photographique

Les données ont été collectées à l'aide d'un protocole de surveillance par pièges photographiques appliqué dans Dissegna et al. (2023) pour la détection des meutes de loups. Nous avons établi une grille d'échantillonnage composée de 30 cellules de 5×5 km (système de coordonnées ETRS 1989 LAEA), couvrant l'ensemble du territoire du parc. Tous les sites équipés de pièges photographiques étaient situés en dehors de la zone A (réserve intégrale, fermée au public) et répartis entre les zones B à D, qui diffèrent par l'usage autorisé des terres mais permettent des activités de loisirs à des degrés divers. Dans 21 cellules, un piège photographique a été installé ; dans les 9 cellules restantes, deux pièges photographiques ont été déployés à des emplacements distincts au sein d'une même cellule. Ces déploiements par paires visaient différents microhabitats et couloirs de déplacement afin d'améliorer la détectabilité dans les zones où la probabilité de détection des loups était jugée faible, ce qui a conduit à un total de 39 déploiements de pièges photographiques. Les caméras ont été placées le long de sentiers de randonnée ou, parfois, de chemins forestiers (principalement accessibles à pied) et positionnées sur des arbres faisant face à des emplacements susceptibles d'être utilisés par les loups pour le marquage olfactif, identifiés à partir d'observations antérieures (par exemple, dépôt de crottes, grattage du sol) ou de caractéristiques topographiques telles que les bifurcations de sentiers et les crêtes. Aucun appât ni attractif n'a été utilisé. Tous les pièges photographiques fonctionnaient en continu (24h/24, 7j/7) et étaient déclenchés par le mouvement pour enregistrer des vidéos de 60 secondes, avec un délai de 5 secondes entre deux déclenchements consécutifs. Les caméras étaient inspectées

tous les 14 jours afin de vérifier leur bon fonctionnement et de télécharger les données. Les caméras qui n'avaient pas permis de détecter de mammifères de taille moyenne ou grande après au moins deux semaines de fonctionnement ont été déplacées au sein de la même cellule de la grille de 5×5 km afin d'améliorer l'efficacité de la collecte de données. Aucun déplacement n'a jamais eu lieu entre des cellules différentes, ce qui a permis de garantir que les caméras actives simultanément restaient spatialement indépendantes.

Lorsqu'une caméra était déplacée au sein d'une cellule, la nouvelle position était considérée comme un site d'échantillonnage distinct. Tous les déploiements de caméras, y compris ceux n'ayant pas permis de détecter l'espèce cible, ont été conservés dans l'ensemble de données afin de préserver une estimation non biaisée de la probabilité de détection. En raison de défaillances techniques, certaines données ont été perdues pendant 1 à 2 semaines consécutives sur six déploiements de caméras. Ces déploiements n'étant plus comparables en termes de couverture temporelle et d'effort d'échantillonnage, ils ont été exclus des analyses statistiques ultérieures. **De plus**, afin d'éviter un suréchantillonnage des cellules de la grille comportant plusieurs déploiements de caméras, toutes les analyses statistiques ont été réalisées en utilisant une seule caméra sélectionnée au hasard par cellule de la grille et par occasion d'échantillonnage, garantissant ainsi une pondération spatiale égale sur l'ensemble de la grille d'échantillonnage. La **Figure 1** illustre la grille d'échantillonnage de 5×5 km, le zonage du parc et les emplacements des caméras retenus pour les analyses statistiques.

Analyse des données

Piégeage photographique

Pour chaque enregistrement de piège photographique, nous avons identifié la date et l'heure, l'espèce animale et le site de surveillance (c'est-à-dire l'emplacement géoréférencé où un piège photographique a été déployé et auquel des covariables spatiales ont été attribuées). Afin de garantir l'indépendance temporelle, les enregistrements d'une même espèce sur un même piège photographique ont été considérés comme indépendants s'ils étaient séparés d'au moins 30 minutes (Linkie & Ridout, 2011 ; Ridout & Linkie, 2009). Seuls les enregistrements indépendants ont été utilisés pour les analyses ultérieures. Les niveaux d'activité n'ont été estimés que pour les espèces comptant au moins 20 enregistrements, car une petite taille d'échantillon peut réduire l'exactitude et la précision des estimations d'activité (Lashley et al., 2018).

Covariables

Pour quantifier les perturbations humaines, nous avons utilisé deux indicateurs complémentaires et non redondants capturant des dimensions distinctes de l'influence humaine : l'indice d'empreinte humaine (HFI) et l'indice d'activité de plein air cumulée (COAI). Le HFI représente la pression anthropique à long terme et structurée spatialement, dérivée de couches de données normalisées à l'échelle mondiale concernant les infrastructures, l'occupation des sols et la densité de population humaine. Le COAI est un indice spatialement explicite quantifiant l'intensité des activités de loisirs en plein air (Corradini et al., 2021). Il a été validé et largement utilisé pour évaluer les effets de l'activité humaine sur le comportement de la faune sauvage et l'utilisation de son habitat (Carlson et al., 2022 ; Corradini et al., 2021, 2024 ; Donini et al., 2025 ; Jäger et al., 2020). Ici, le COAI a été utilisé comme indicateur de la pression récréative en plein air plutôt que de la présence humaine globale.

Pour chaque site de surveillance, les valeurs de l'HI et de l'OCAI ont été extraites en calculant la moyenne des valeurs de la grille au sein d'une zone tampon de 500 m, représentant le contexte paysager immédiat influençant l'utilisation de l'espace par les animaux. Les deux indices ont été traités comme des covariables continues, normalisées avant l'analyse et soumises à un test de colinéarité.

Sur l'ensemble de nos sites de surveillance, les valeurs de l'indice HFI variaient de 5,5 à 25,2 (médiane = 11,49), les valeurs les plus élevées (>20) étant spatialement limitées aux fonds de vallée et aux secteurs périphériques du parc, tandis que des valeurs faibles à intermédiaires de l'indice HFI prédominaient dans le paysage. Les valeurs du COAI variaient de 17,0 à 73,4 (médiane = 34,14), indiquant une hétérogénéité importante de la pression récréative à l'échelle de la zone d'étude. Des descriptions détaillées des sources de données, de la construction des indices, du traitement spatial, de la validation et des limites de ces deux mesures sont fournies dans l'annexe « Données » (Data SI).

Modèles d'occupation et analyse des interactions spatiales

Nous avons modélisé la présence des espèces à l'aide de modèles d'occupation multispécifiques sur une seule saison (Rota et al., 2016) afin d'estimer la probabilité de présence des espèces tout en tenant compte de la détection imparfaite, c'est-à-dire l'incapacité à détecter une espèce même lorsqu'elle est présente. Afin de répondre à l'exigence d'un échantillonnage répété, les données des pièges photographiques ont été organisées en périodes d'échantillonnage secondaires de 7 jours (ci-après « semaine de surveillance »). Pour chaque espèce, des historiques de détection ont été établis au niveau site-semaine : une espèce était considérée comme détectée ($y = 1$) sur un site de surveillance au cours d'une semaine donnée si au moins une vidéo avait été enregistrée cette semaine-là, et comme non détectée ($y = 0$) dans le cas contraire. Les historiques de détection ont été structurés au niveau « site-semaine » et analysés à l'aide de la fonction *occuMulti* du package R *unmarked* (Fiske & Chandler, 2011), qui prend en compte les historiques de détection incomplets. Les semaines au cours desquelles un site n'a pas fait l'objet d'un suivi (par exemple en raison du déplacement d'un piège photographique, d'un dysfonctionnement ou d'une perte de données) ont été explicitement codées comme des observations manquantes. Cette formulation permet au modèle de prendre en compte un échantillonnage « site-semaine » incomplet. Le cadre multispécifique nous a également permis d'évaluer l'occupation conditionnelle, c'est-à-dire la manière dont la présence d'une certaine espèce (les proies du loup, dans cette étude) varie en fonction de la présence d'une autre espèce (le loup, dans cette étude), et si leur association spatiale varie le long de gradients environnementaux (Rota et al., 2016).

Nous avons utilisé une modélisation en plusieurs étapes pour évaluer des hypothèses alternatives concernant la détection, l'occupation marginale et l'occupation conditionnelle dans le système loup-proie (Données SI, tableau S2). **Tout d'abord**, nous avons modélisé la probabilité de détection tout en maintenant l'occupation constante, en tenant compte des différences d'effort d'échantillonnage entre les sites et en testant différents effets temporels de la semaine d'échantillonnage (linéaire, quadratique et nul). Nous avons ensuite retenu la structure de détection la mieux étayée et évalué l'occupation marginale des espèces étudiées en fonction des perturbations humaines, en tenant compte de l'urbanisation (HFI) et des activités de loisirs (COAD). **Enfin**, à l'aide des structures de détection et d'occupation

marginale retenues, nous avons vérifié si les associations spatiales loup-proie (occupation conditionnelle) variaient en fonction de l'urbanisation et des activités de loisirs, et comparé ces modèles à un modèle à intercepte seul représentant l'indépendance spatiale. Afin de réduire la complexité du modèle, nous avons simplifié le cadre de modélisation de l'occupation multispécifique en supprimant les termes non informatifs (c'est-à-dire l'effet de l'indice HFI sur la probabilité d'occupation marginale du cerf élaphe et du chevreuil). Les hypothèses concurrentes ont été évaluées à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) (Burnham & Anderson, 2002).

Modèles d'activité et chevauchement temporel

Les modèles d'activité quotidiens de chaque espèce ont été représentés à l'aide de la distribution temporelle des enregistrements des pièges photographiques. Ainsi, nous avons estimé le pourcentage de niveau d'activité au cours de la journée (24h) en ajustant une fonction de densité de noyau circulaire non paramétrique aux données d'heure du jour exprimées en radians, à l'aide de la fonction *fitact* du package « activity » dans R (Rowcliffe, 2023). Nous avons ensuite calculé le pourcentage d'enregistrements survenant pendant les heures diurnes et nocturnes en nous basant sur les heures de lever et de coucher du soleil pour la zone d'étude (obtenues à partir du package « suncalc » de R) et sur l'horodatage de chaque détection.

Afin d'étudier les schémas de chevauchement de l'activité entre les espèces, nous avons calculé les coefficients de chevauchement (Δ) entre le loup et d'autres mammifères de taille moyenne et grande, par paires, à l'aide du package « overlap » de R (Ridout & Linkie, 2009). Le coefficient de chevauchement varie de 0 (aucun chevauchement) à 1 (chevauchement complet ; Linkie & Ridout, 2011 ; Ridout & Linkie, 2009). Nous avons utilisé l'estimateur Δ_1 lorsque le nombre de photographies était inférieur à 50 pour au moins une des espèces de la paire ; dans le cas contraire, nous avons utilisé Δ_4 (Meredith & Ridout, 2017). Nous avons calculé les intervalles de confiance à 95% de chaque indice de chevauchement à l'aide d'une méthode de bootstrap lissée avec 1 000 rééchantillonnages (Meredith & Ridout, 2017).

Influence des perturbations humaines sur les schémas d'activité et les chevauchements temporels

Afin d'examiner l'influence des perturbations humaines sur les schémas d'activité et les chevauchements temporels, nous avons comparé les distributions des détections par pièges photographiques entre différents groupes de sites de surveillance. Les sites ont été regroupés en deux niveaux de perturbation humaine sur la base de l'indice d'empreinte humaine (HFI), en utilisant la valeur médiane comme seuil. Les sites présentant des valeurs HFI supérieures et inférieures à la médiane ont été classés respectivement comme « à forte empreinte humaine » et « à faible empreinte humaine ». Nous avons ensuite estimé les schémas d'activité quotidiens de chaque espèce en calculant la distribution temporelle des enregistrements des pièges photographiques séparément pour les sites à HFI élevé et à HFI faible. Puis, pour chaque espèce, nous avons comparé les schémas d'activité dans les zones à HFI faible et à HFI élevé en estimant le coefficient de chevauchement Δ . Le coefficient de chevauchement étant de nature descriptive et ne permettant pas de tester formellement les différences entre les profils d'activité, nous avons utilisé le test de Mardia-Watson-Wheeler (MWW), implémenté dans le package « circular » (Agostinelli & Lund, 2025), afin de tester

explicitement l'existence de différences significatives entre les sites à HF élevé et à HF faible pour chaque espèce. En conclusion, nous avons vérifié si le niveau local de perturbation humaine affectait le chevauchement temporel entre le loup et ses principales espèces proies en calculant les coefficients de chevauchement par paires, séparément pour les sites à forte et à faible pression humaine.

Régime alimentaire du loup

Le régime alimentaire du loup pendant la période d'étude a été évalué par l'analyse des excréments afin de fournir un contexte écologique aux interactions prédateur-proie ; les procédures détaillées d'échantillonnage et d'analyse sont présentées dans les données S1.

RESULTATS

Piégeage photographique

Nous avons recensé au total 6 espèces de mammifères sauvages de taille moyenne (1 à 15 kg) et 5 espèces de grande taille (> 15 kg), avec 4 030 observations distinctes sur l'ensemble de la période d'échantillonnage et des sites de surveillance sélectionnés. Nous avons recensé cinq espèces de carnivores (loups, renard roux, blaireau, chat sauvage, *Martes* sp.) et six autres mammifères sauvages, représentant des proies potentielles du loup (à savoir le sanglier, le daim, le cerf élaphe, le chevreuil, le lièvre et le porc-épic). Le chat sauvage et *Martes* sp. ont été exclus des analyses statistiques en raison de la petite taille des échantillons ($N = 29$ et $N = 56$, respectivement).

Influence des perturbations humaines sur la probabilité d'occupation et les interactions spatiales

Nous avons constaté que la probabilité de détection des espèces étudiées était mieux décrite par l'effort d'échantillonnage et par un effet linéaire de la semaine d'échantillonnage (Données S1, Tableau S3). Pour l'occupation marginale, le modèle le mieux étayé incluait l'indice HFI. La variable COAI, utilisée comme estimation du niveau d'activité récréative, n'a pas amélioré de manière significative l'ajustement du modèle. Sur la base de ces résultats, nous avons conservé l'effet linéaire de l'effort et de la semaine d'échantillonnage dans la composante de détection, ainsi que l'indice HFI comme covariable dans la composante d'occupation marginale des modèles ajustés lors de la troisième étape de notre analyse. Lors de la comparaison de structures alternatives pour la cooccurrence des espèces avec les loups (occurrence conditionnelle), les modèles permettant aux interactions de varier selon des gradients de perturbation humaine n'ont pas reçu de soutien significatif. **En particulier**, le modèle supposant des interactions constantes entre les espèces a donné des résultats similaires à ceux du modèle le mieux classé incluant le COAI, tandis que les modèles incluant l'indice HFI ont été moins bien étayés (Tableau S3). **Dans l'ensemble**, ces résultats indiquent que les interactions spatiales entre les loups et les ongulés étaient largement invariantes par rapport à la perturbation humaine sur l'ensemble de la zone d'étude.

Selon le modèle le mieux classé (modèle 3A), la probabilité de détection des loups et des sangliers a diminué tout au long de la période d'échantillonnage, tandis qu'aucune tendance temporelle n'a été détectée pour les autres espèces d'ongulés (Tableau 1). La probabilité marginale d'occupation des loups était relativement élevée sur l'ensemble du gradient de HFI, mais tendait à diminuer à mesure que le HFI augmentait (Fig. 2a).

Tableau 1 : Estimations des paramètres issues du modèle d'occupation multispécifique évaluant les effets des perturbations humaines sur l'occupation des espèces, la cooccurrence avec les loups et la probabilité de détection dans le parc national des Foreste Casentinesi, en Italie, sur la base des données recueillies par des pièges photographiques entre octobre 2019 et avril 2020

	Estimate	SE	z	P (> z)
Occupancy (logit scale)				
[wolf] (Intercept)	1.151	0.249	4.626	<0.001***
[wolf] scale(HFI)	-1.264	0.652	-1.938	0.053
[wild.boar] (Intercept)	0.983	0.293	3.352	0.001**
[wild.boar] scale(HFI)	0.785	0.313	2.512	0.012*
[roe.deer] (Intercept)	-0.260	0.285	-0.911	0.362
[red.deer] (Intercept)	-0.099	0.369	-0.267	0.790
[fallow.deer] (Intercept)	-0.372	0.237	-1.567	0.117
[fallow.deer] scale(HFI)	1.047	0.533	1.967	0.049*
[wolf:roe.deer] (Intercept)	0.844	0.390	2.165	0.030*
[wolf:wild.boar] (Intercept)	1.706	0.238	7.159	<0.001***
[wolf:red.deer] (Intercept)	1.272	0.292	4.354	<0.001***
[wolf:fallow.deer] (Intercept)	-0.120	0.300	-0.398	0.691
Detection (logit scale)				
[wolf] (Intercept)	-0.464	0.548	-0.848	0.396
[wolf] week	-0.392	0.166	-2.355	0.019*
[wolf] effort	0.011	0.004	2.473	0.013*
[roe.deer] (Intercept)	-0.148	0.598	-0.248	0.805
[roe.deer] week	0.224	0.195	1.149	0.251
[roe.deer] effort	-0.014	0.005	-2.838	0.005**
[wild.boar] (Intercept)	-0.801	0.615	-1.303	0.193
[wild.boar] week	-0.544	0.144	-3.768	<0.001***
[wild.boar] effort	0.007	0.007	0.956	0.339
[red.deer] (Intercept)	-0.062	0.657	-0.094	0.925
[red.deer] week	-0.117	0.125	-0.936	0.349
[red.deer] effort	-0.006	0.007	-0.880	0.379
[fallow.deer] (Intercept)	0.287	0.979	0.294	0.769
[fallow.deer] week	-0.137	0.209	-0.657	0.511
[fallow.deer] effort	-0.007	0.008	-0.819	0.413

La composante « présence » comprend des probabilités marginales de présence spécifiques à chaque espèce ainsi que des paramètres de présence conditionnelle par paires décrivant les associations spatiales entre les loups et les espèces d'ongulés. Les probabilités marginales de présence ont été modélisées en fonction de l'indice d'empreinte humaine (HFI). La probabilité de détection a été modélisée en fonction de la semaine d'échantillonnage et de l'effort de recensement. L'indice d'empreinte humaine a été normalisé avant l'analyse. Estimation, estimations des paramètres (échelle logit) ; $P(>|z|)$ = valeurs P associées issues du modèle d'occupation multispécifique sélectionné ; SE, erreurs-types ; z, statistique z de Wald. Les astérisques indiquent les niveaux de signification : * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

Bien que les zones à HFI élevé ne représentaient qu'une proportion relativement faible de la zone d'étude, des loups ont été détectés sur l'ensemble de la plage de valeurs de l'HFI (5,5-25,2), y compris sur les sites présentant les niveaux d'HFI les plus élevés, ce qui indique que ces zones n'étaient pas marginales en termes de présence de loups. **En revanche**, les sangliers et les daims présentaient une probabilité marginale d'occupation croissante à mesure que l'HFI augmentait (Fig. 2b, c). Les autres espèces ne présentaient pas de relations marquées entre la probabilité marginale d'occupation et les variables de perturbation anthropique prises en compte. Nous avons mis en évidence une cooccurrence spatiale positive entre les loups et leurs principales espèces proies, l'association la plus forte étant observée avec le sanglier, suivi du cerf élaphe et du chevreuil, tandis qu'aucune association de ce type n'a été détectée avec le daim (Tableau 1).

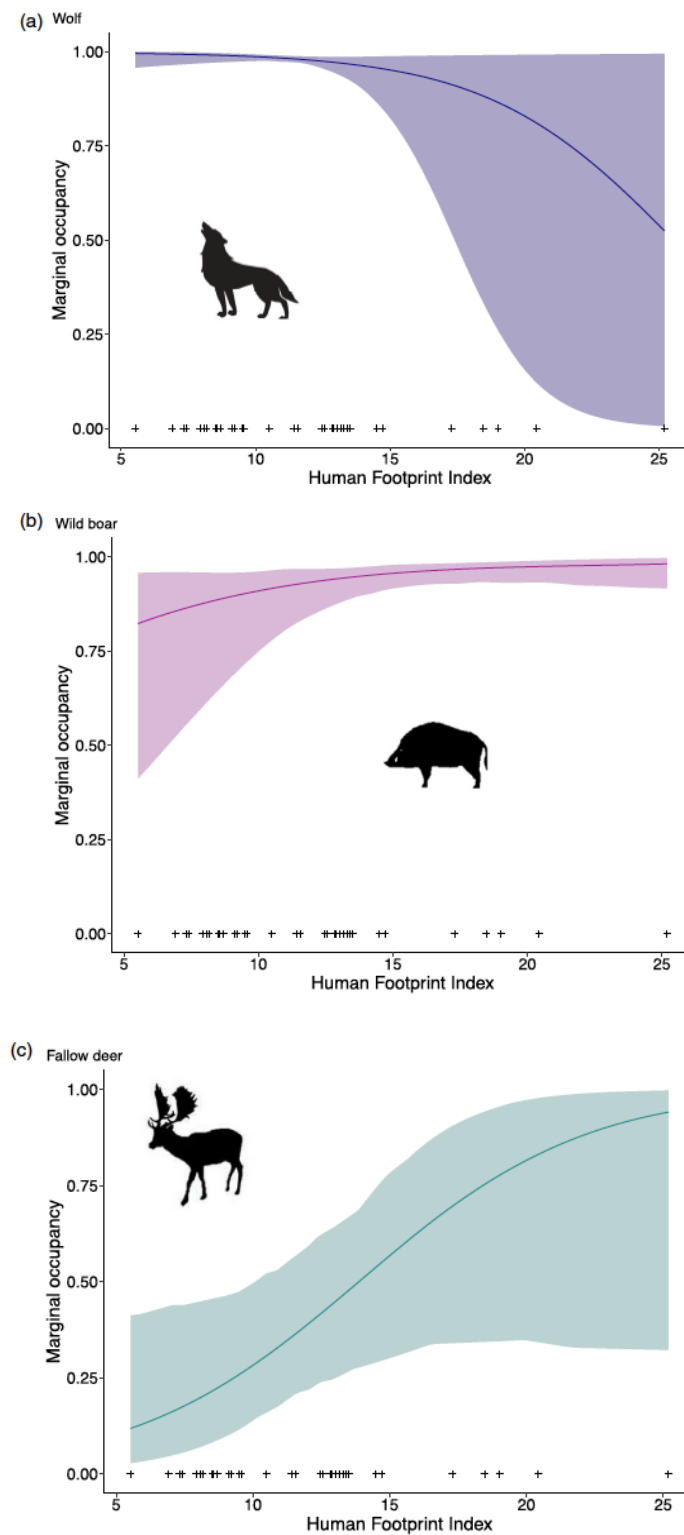


Figure 2. Probabilité marginale de présence du loup (a), du sanglier (b) et du daim (c) le long du gradient de l'indice d'empreinte humaine (HFI) dans le parc national des Foreste Casentinesi, en Italie, d'après les données issues de pièges photographiques recueillies entre octobre 2019 et avril 2020. Les croix situées au bas de chaque panneau représentent les valeurs des sites échantillonnés par rapport au gradient correspondant de l'indice HFI. Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes prévues, et les zones ombrées représentent les intervalles de confiance à 95%

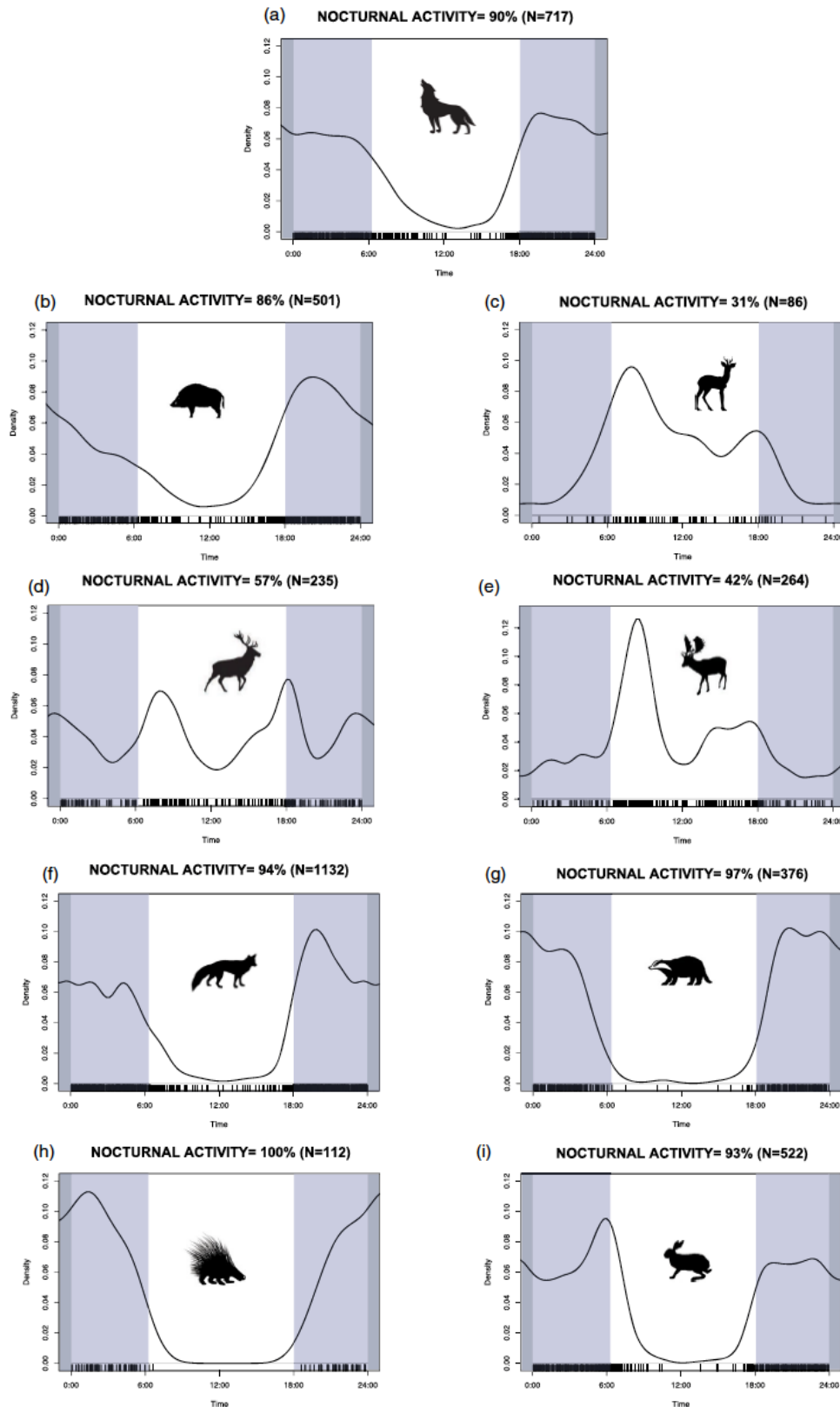


Figure 3 : Profils d'activité temporelle du loup (a), du sanglier (b), du chevreuil (c), du daim (e), du renard roux (f), du blaireau (g), du porc-épic (h) et du lièvre brun (i) dans le parc national des Foreste Casentinesi, en Italie, d'après les données issues de pièges photographiques recueillies entre octobre 2019 et avril 2020. Les lignes noires continues indiquent les estimations des profils d'activité temporelle obtenues à l'aide d'estimateurs de densité par noyau : l'aire sous la courbe correspond à la probabilité d'observer l'animal pour chaque période. Les rectangles bleus indiquent les heures nocturnes (avant l'aube et après le crépuscule). Le pourcentage d'activité nocturne et la taille de l'échantillon (c'est-à-dire le nombre de détections indépendantes) sont indiqués dans chaque encart

Modèles d'activité et chevauchement temporel

L'activité des loups était concentrée pendant la nuit (90% de l'activité totale sur 24 heures). Les niveaux d'activité étaient les plus faibles au milieu de la journée et augmentaient fortement vers le coucher du soleil, pour atteindre un pic peu après. L'activité restait élevée tout au long de la nuit (Fig. 3a). Parmi les ongulés, le sanglier présentait une activité principalement nocturne (86%), avec un pic principal après le coucher du soleil (Fig. 3b). **En revanche**, les espèces de cervidés présentaient des schémas d'activité principalement crépusculaires et diurnes. L'activité du chevreuil et du daim atteignait son pic peu après le lever du soleil, tandis que le cerf élaphe présentait deux pics comparables pendant l'aube et le crépuscule (Fig. 3c-e). Les mésocarnivores se sont révélés principalement nocturnes, avec un pic d'activité survenant dans la première partie de la nuit (Fig. 3f, g). **De plus**, le porc-épic et le lièvre ont montré une activité principalement nocturne (Fig. 3h-j).

Les chevauchements temporels d'activité entre les loups, les mésocarnivores et d'autres mammifères de taille moyenne étaient modérément élevés ($\Delta > 0,75$), en raison de la forte activité nocturne détectée chez toutes ces espèces (Tableau 2). Parmi les principales espèces proies (c'est-à-dire les ongulés), le chevauchement temporel de l'activité était le plus élevé pour le sanglier ($\Delta = 0,88$, IC : 0,84-0,93), suivi du cerf élaphe ($\Delta = 0,68$, IC : 0,61-0,74) et le plus faible pour le daim ($\Delta = 0,50$, IC : 0,44-0,56) et le chevreuil ($\Delta = 0,47$, IC : 0,38-0,55).

Influence des perturbations humaines sur les schémas d'activité et les chevauchements temporels

Lorsque l'on tient compte du niveau de perturbation humaine, les différences dans les schémas d'activité et les chevauchements temporels avec les loups sont généralement **modestes**. Des tests formels sur les distributions d'activité (test de Mardia-Watson-Wheeler ; Tableau 2) ont néanmoins mis en évidence des changements statistiquement significatifs chez les loups, les sangliers et les daims, tandis qu'aucune différence significative n'a été observée pour les autres espèces. Parmi toutes les espèces, le daim a présenté le changement d'activité le plus marqué, avec une augmentation inattendue de l'activité diurne sur les sites à forte HF. **En revanche**, seuls le sanglier et le blaireau ont vu leur nocturnalité augmenter en présence d'une HF plus élevée, bien qu'ils soient déjà principalement nocturnes, tandis que les loups ont affiché une légère réduction de leur nocturnalité (Tableau 2). Lors de la comparaison du chevauchement temporel d'activité avec les loups entre les sites à forte et à faible HF, ce chevauchement a augmenté dans les sites à forte HF pour les sangliers, les chevreuils et les cerfs élaphe, mais a diminué pour les daims, les mésocarnivores et les porcs-épics (Tableau 2, Fig. 4, Fig. S1). **Toutefois**, si l'on tient compte des intervalles de confiance des coefficients estimés, cette modification de la superposition temporelle avec le loup, induite par la HF, n'était significative que pour le sanglier (Tableau 2).

Régime alimentaire du loup

L'analyse de 180 excréments de loup a révélé une forte dépendance vis-à-vis des ongulés sauvages (89,92% du volume moyen), le sanglier constituant la proie dominante (68,05%), suivi des cervidés (21,87%). Des contributions mineures provenant de petits mammifères et de matière végétale ont également été enregistrées (Données S1).

Tableau 2 : Estimations de la proportion d'activité se déroulant pendant la nuit pour chaque espèce, calculées à partir des données issues des pièges photographiques recueillies entre octobre 2019 et avril 2020 dans le parc national des Foreste Casentinesi, en Italie. Les estimations sont présentées avec les mesures d'incertitude associées (voir la section « Méthodes » pour plus de détails)

	Low-HF sites		High-HF sites		Comparison between low-HF and high-HF sites			Overlap with wolf in low-HF sites	Overlap with wolf in high-HF sites
	N	% nocturnal	N	% nocturnal	Δ (95% CI)	W	P-value	Δ (95% CI)	Δ (95% CI)
Wolf	371	93	346	88	0.88 (0.84–0.93)	6.655	0.036		
Wild Boar	148	83	353	88	0.81 (0.73–0.89)	12.808	0.002	0.75 (0.67–0.83)	0.92 (0.87–0.97)
Roe deer	59	32	27	30	0.90 (0.77–1.00)	0.406	0.816	0.42 (0.32–0.52)	0.53 (0.38–0.67)
Red deer	71	58	164	56	0.87 (0.79–0.95)	0.796	0.672	0.66 (0.55–0.76)	0.70 (0.62–0.78)
Fallow deer	144	52	120	29	0.73 (0.64–0.82)	24.553	<0.001	0.53 (0.45–0.61)	0.44 (0.36–0.52)
Hare	286	94	236	92	0.93 (0.87–0.98)	1.793	0.408	0.89 (0.83–0.94)	0.88 (0.82–0.94)
Porcupine	39	100	73	100	0.86 (0.75–0.98)	1.405	0.495	0.81 (0.71–0.92)	0.68 (0.60–0.78)
Fox	465	95	667	93	0.92 (0.87–0.96)	5.296	0.071	0.96 (0.92–1.00)	0.89 (0.84–0.94)
Badger	91	92	285	99	0.87 (0.80–0.95)	3.710	0.156	0.86 (0.79–0.93)	0.73 (0.68–0.78)

% nocturnal, proportion of active time during nocturnal hours; 95% CI, 95% confidence intervals for the coefficient of overlap; N, number of individual records; W, Watson–Wheeler test statistic; Δ , coefficient of overlap.

DISCUSSION

Comprendre comment les grands prédateurs et leurs proies réagissent aux perturbations humaines est un enjeu central de l'écologie de la faune sauvage, en particulier dans les paysages façonnés par une coexistence de longue date entre l'homme et la faune sauvage. Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer si les loups, leurs proies et les mammifères de taille moyenne sympatriques réagissaient, sur le plan spatial et temporel, à l'urbanisation et aux activités de loisirs au sein d'une aire protégée. **Les loups n'ont montré aucun signe d'évitement spatial des zones les plus urbanisées, où ils ont toutefois présenté une diminution inattendue, bien que faible, de leur activité nocturne.** Parmi les espèces proies, les réponses étaient hétérogènes : le sanglier présentait une présence plus fréquente et une activité nocturne accrue dans les zones plus urbanisées, ce qui entraînait un chevauchement temporel plus important avec les loups, tandis que le daim augmentait son activité diurne dans ces mêmes zones, réduisant ainsi le chevauchement temporel avec le prédateur. Les mammifères de taille moyenne n'ont présenté que des changements comportementaux mineurs. **Dans l'ensemble, les réactions aux perturbations humaines étaient spécifiques à chaque espèce et ne correspondaient pas systématiquement aux attentes en matière d'évitement spatial ou de dynamique de « bouclier humain » dans ce système de coexistence établi de longue date.**

L'activité principalement nocturne des loups observée dans cette étude est cohérente avec les tendances rapportées à travers l'Europe (Blaskovic et al., 2022 ; Ferretti et al., 2023 ; Mori et al., 2020 ; Petridou et al., 2023 ; Rossa et al., 2021). Alors que de nombreuses études ont fait état d'une augmentation supplémentaire de la nocturnalité en cas de perturbation humaine accrue (Frey et al., 2020 ; Kojola et al., 2016 ; Smith et al., 2022), **nous n'avons détecté que des différences négligeables entre les zones à faible et à forte empreinte humaine.** Cela **contraste** avec les résultats observés dans des systèmes caractérisés par de vastes étendues sauvages ou par une pression humaine s'intensifiant rapidement, où les grands carnivores présentent souvent des changements comportementaux marqués (par exemple Gray & Phan, 2011 ; Lamichhane et al., 2023 ; Lendrum et al., 2017 ; Mills & Harris, 2020). **Dans l'ensemble, ces tendances suggèrent que les réponses aux perturbations humaines ne sont pas seulement spécifiques à chaque espèce, mais dépendent aussi fortement du contexte.** En Italie, des siècles de persécution suivis d'une coexistence à long terme ont peut-

être favorisé une stratégie comportementale nocturne stable, dissociant en partie les schémas d'activité contemporains des variations locales des perturbations humaines.

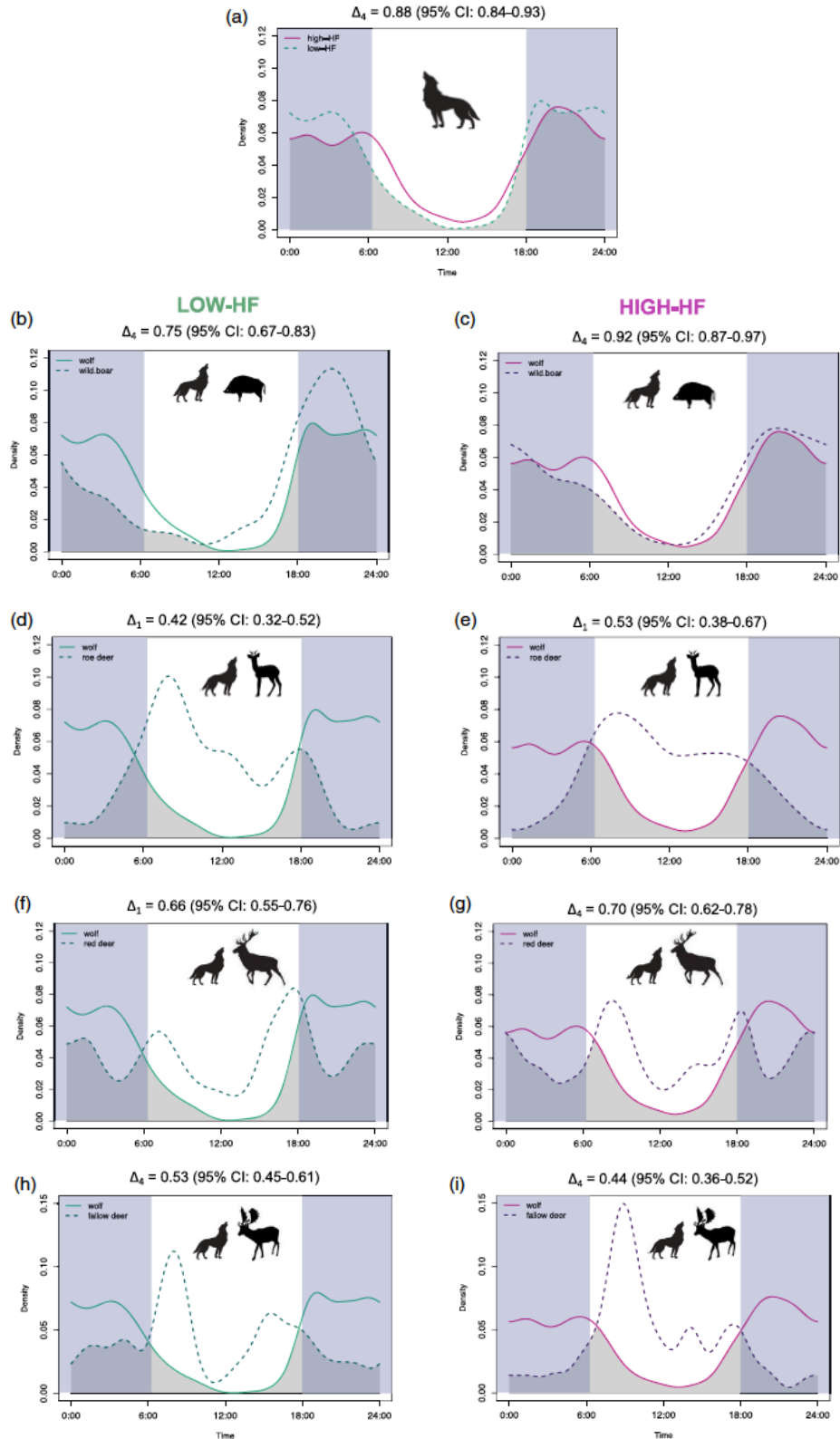


Figure 4 : Chevauchement temporel des activités entre le loup (lignes pleines) et les espèces d'ongulés sauvages (lignes pointillées), notamment le sanglier (b, c), le chevreuil (d, e), le cerf élaphe (f, g) et le daim (h, i), d'après les données issues de pièges photographiques recueillies entre octobre 2019 et avril 2020 dans le parc national des Foreste Casentinesi, en Italie. Le chevauchement est présenté séparément pour les sites à faible HFI (b, d, f, h) et les sites à forte HFI (c, e, g, i)

La coexistence apparente d'un évitement temporel et d'un évitement spatial limité des zones plus urbanisées par les loups pourrait refléter des contraintes écologiques à l'œuvre dans des paysages saturés. La zone d'étude abrite actuellement l'une des plus fortes densités de loups enregistrées en Italie (Dissegna et al., 2023 ; Mattioli et al., 2018), ce qui limite probablement les possibilités de ségrégation spatiale et contraint les loups à occuper même des zones fortement urbanisées (Lazzaroni et al., 2026 ; Zanni et al., 2023). Dans de tels contextes, l'évitement temporel pourrait constituer la seule option disponible pour minimiser les rencontres avec les humains, permettant ainsi aux loups de persister malgré les différents niveaux de perturbation observés dans notre système d'étude.

L'analyse alimentaire a confirmé que les loups se nourrissaient presque exclusivement d'ongulés sauvages (environ 90%), le sanglier représentant la proie dominante et le daim la moins consommée (Mori et al., 2016). Les schémas comportementaux des loups que nous avons détectés grâce aux pièges photographiques reflétaient leurs préférences alimentaires : les chevauchements spatiaux et temporels les plus importants ont été observés entre les loups et les sangliers, et les plus faibles avec les daims. Ce résultat s'inscrit dans la lignée d'un nombre croissant de recherches sur les loups et d'autres grands prédateurs, qui ont systématiquement fait état d'un fort chevauchement d'activité entre les prédateurs et leurs proies principales (par exemple, Azevedo et al., 2018 ; Lazzeri, Pacini et al., 2024 ; Ramesh et al., 2012). Ces résultats viennent étayer la « théorie de la chasse opportuniste », selon laquelle les prédateurs adaptent leur comportement afin de maximiser leur efficacité énergétique en sélectionnant les proies les plus vulnérables (Sunquist & Sunquist, 1989). Dans le système étudié, les loups privilégient le sanglier au-delà de sa disponibilité (Mattioli et al., 2011), probablement en raison de son caractère grégaire et de sa grande détectabilité (Mori et al., 2016). Nos données suggèrent une autre explication : l'activité nocturne et crépusculaire du sanglier – encore renforcée par les perturbations humaines – pourrait augmenter la probabilité de rencontre avec les loups, ce qui contribuerait à expliquer sa forte vulnérabilité à la prédation (sensu Becker et al., 2008).

Dans la **course à l'armement** prédateur-proie, on s'attend à ce que les prédateurs maximisent les taux de rencontre, tandis que les proies cherchent à minimiser le risque de prédation (Lima & Dill, 1990 ; Sih, 1984). Dans les paysages anthropiques, **cependant**, les proies doivent trouver un équilibre entre l'évitement des prédateurs naturels et celui des menaces liées à l'homme. Nous avons donc émis l'hypothèse que les proies pourraient parvenir à un compromis optimal en occupant des zones plus proches des humains tout en réduisant leur exposition à ces derniers grâce à une nocturnalité accrue. Cette stratégie n'a été confirmée que pour le sanglier, qui était plus susceptible d'être présent dans les zones urbanisées, où il présentait également une activité nocturne accrue. **Toutefois**, cette tendance ne peut être interprétée sans nuance comme une tentative d'éviter les loups via un « mécanisme de bouclier humain », car les loups eux-mêmes n'évitaient pas les zones urbanisées. Il se peut plutôt que les sangliers soient attirés vers les zones urbanisées en raison d'autres facteurs, tels que les apports alimentaires d'origine anthropique — un phénomène observé dans d'autres régions d'Europe (Cahill et al., 2012 ; Castillo-Contreras et al., 2021 ; Podgorski et al., 2013 ; Stillfried et al., 2017), même en l'absence de prédateurs (Brogi et al., 2023). L'augmentation de la nocturnalité chez les sangliers a également été interprétée comme une réponse au risque lié à la chasse (par exemple, Ohashi et al., 2013), bien que la contribution relative de sources de perturbation spécifiques ne puisse être isolée ici.

Outre le sanglier, le chevreuil et le cerf élaphe n'ont montré que peu de réactions comportementales face aux perturbations humaines, tandis que le daim a présenté des changements marqués dans l'utilisation de sa niche tant spatiale que temporelle. **Plus précisément**, le daim a affiché une occupation plus importante dans les zones plus urbanisées et, de manière quelque peu inattendue, une augmentation significative de son activité diurne. Cette réaction pourrait refléter à la fois une plus grande tolérance à la présence humaine (Duarte et al., 2015) et une stratégie d'adaptation visant à réduire le risque de prédation en décalant leur activité par rapport à celle des loups, ce qui concorde avec des données récentes issues de systèmes comparables (Lazzeri, Belardi, et al., 2024 ; Lazzeri, Pacini, et al., 2024).

Les mésocarnivores et autres mammifères de taille moyenne ont présenté une activité principalement nocturne et un **chevauchement temporel important** avec les loups, tout en affichant de faibles réactions comportementales face aux perturbations humaines. Ce schéma concorde avec des études antérieures faisant état d'une **tolérance** relativement élevée à la présence humaine chez les espèces de petite et moyenne taille (Salvatori et al., 2024 ; Suraci et al., 2016, 2021). Le fort chevauchement temporel avec les loups suggère qu'il existe peu d'indices d'un comportement d'évitement de ce prédateur apical lié à l'activité. Ce schéma pourrait refléter en partie l'absence de ces espèces du régime alimentaire des loups dans notre zone d'étude, contrairement aux résultats observés dans d'autres régions Européennes (Newsome et al., 2016).

Néanmoins, on pourrait tout de même s'attendre à un certain degré d'évitement en raison d'une concurrence potentielle et/ou d'interférences résultant de rencontres agressives avec le prédateur apical. **Cependant**, des études antérieures menées sur diverses communautés de mammifères ont systématiquement mis en évidence un chevauchement substantiel entre les mammifères de taille moyenne et les loups (par exemple, Ferretti et al., 2023 ; Mori et al., 2020 ; Petridou et al., 2023 ; Salvatori et al., 2024).

Dans l'ensemble, les résultats suggèrent que la ségrégation spatio-temporelle ne saurait être considérée comme le principal mécanisme favorisant la coexistence entre les mammifères de taille moyenne et les loups. **Au contraire**, d'autres mécanismes, tels que le partage des niches trophiques, la sélection de microhabitats et les comportements défensifs spécifiques à chaque espèce face aux prédateurs, pourraient jouer un rôle plus important. La compréhension de ces mécanismes apporterait des éclairages précieux sur les processus écologiques qui assurent la stabilité des communautés animales dans les paysages partagés.

Limites de l'étude et perspectives d'avenir

Cette étude a été menée sur une période de six mois couvrant les mois les plus froids ; la présence des loups doit donc être interprétée comme une utilisation saisonnière des sites plutôt que comme une utilisation de l'habitat tout au long de l'année. Bien que cette focalisation temporelle ait réduit les effets de confusion liés à la variabilité saisonnière (par exemple, Noonan et al., 2014) et à la vulnérabilité des proies (par exemple, Brivio et al., 2017), les besoins énergétiques des prédateurs et l'activité humaine en plein air peuvent varier considérablement pendant les mois les plus chauds. **Par conséquent**, toute extrapolation au-delà de la période d'étude doit être effectuée avec prudence. Des travaux futurs étendant l'échantillonnage sur plusieurs saisons et plusieurs années permettraient de clarifier la stabilité

temporelle des schémas observés et de renforcer les conclusions concernant les réponses comportementales à long terme.

Conclusions

Nos résultats suggèrent que les réponses comportementales aux perturbations humaines dépendent du contexte et sont spécifiques à chaque espèce, et qu'elles peuvent différer fondamentalement entre les systèmes de coexistence établis de longue date et les paysages soumis à une expansion humaine récente ou rapide. Dans notre système, les perturbations humaines ne se sont pas traduites par un évitement spatial généralisé, mais ont été compensées principalement par un évitement temporel, sous la forme d'une tendance à la nocturnité. Il est à noter que cet ajustement s'est produit sans rupture apparente des relations interspécifiques clés, le couplage temporel prédateur-proie ayant été maintenu et, dans certains cas, même renforcé en présence de perturbations humaines.

References

- Agostinelli, C., & Lund, U. (2025). R package 'circular': Circular statistics (version 0.5-0). <https://CRAN.R-project.org/package=circular>
- Apollonio, M., Mattioli, L., Scandura, M., Mauri, L., Gazzola, A., & Avanzinelli, E. (2004). Wolves in the Casentinesi forests: Insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community. *Biological Conservation*, **120**, 249–260.
- Azevedo, F. C., Lemos, F. G., Freitas-Junior, M. C., Rocha, D. G., & Azevedo, F. C. C. (2018). Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, **305**, 246–255.
- Baker, A. D., & Leberg, P. L. (2018). Impacts of human recreation on carnivores in protected areas. *PLoS One*, **13**, e0195436.
- Barneto, M., Ford, A. T., & Clevenger, A. P. (2014). Anthropogenic effects on activity patterns of wildlife at crossing structures. *Ecosphere*, **5**, 1–19.
- Becker, M. S., Garrott, R. A., White, P. J., Gower, C. N., Bergman, E. J., & Jaffe, R. (2008). Chapter 16 wolf-prey selection in an elk-bison system: Choice or circumstance? In R. A. Garrott, P. J. White, & F. G. R. Watson (Eds.), *The ecology of large mammals in central Yellowstone, terrestrial ecology* (pp. 305–337). Elsevier.
- Blašković, S., Gomerčić, T., Toplićanec, I., & Sindičić, M. (2022). Temporal overlap of human and apex predator activity on wildlife trails and forest roads. *Journal of Vertebrate Biology*, **71**, 22029.1.
- Brivio, F., Grignolio, S., Brogi, R., Benazzi, M., Bertolucci, C., & Apollonio, M. (2017). An analysis of intrinsic and extrinsic factors affecting the activity of a nocturnal species: The wild boar. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **84**, 73–81.

- Brogi, R., Apollonio, M., Grignolio, S., Cossu, A., Luccarini, S., & Brivio, F. (2023). Behavioural responses to temporal variations of human presence: Insights from an urban adapter. *Journal of Zoology*, **321**, 215–224.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer.
- Cahill, S., Llimona, F., Cabañeros, L., & Calomardo, F. (2012). Characteristics of wild boar (*Sus scrofa*) habituation to urban areas in the Collserola Natural Park (Barcelona) and comparison with other locations. *Animal Biodiversity and Conservation*, **35**, 221–233.
- Carlson, M., Young, H., Linnard, A., & Ryan, M. (2022). Supplementing environmental assessments with cumulative effects scenario modeling for grizzly bear connectivity in the Bow Valley, Alberta, Canada. *Environmental Management*, **70**, 1066–1077.
- Castillo-Contreras, R., Mentaberre, G., Fernandez Aguilar, X., Conejero, C., Colom-Cadena, A., Ráez-Bravo, A., González-Crespo, C., Espunyes, J., Lavín, S., & López-Olvera, J. R. (2021). Wild boar in the city: Phenotypic responses to urbanisation. *Science of the Total Environment*, **773**, 145593.
- 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., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., . . . Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, **346**, 1517–1519.
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024–1026.
- Ciuti, S., Northrup, J. M., Muhly, T. B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J. A., & Boyce, M. S. (2012). Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PLoS One*, **7**, e50611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050611>
- Clinchy, M., Zanette, L. Y., Roberts, D., Suraci, J. P., Buesching, C. D., Newman, C., & Macdonald, D. W. (2016). Fear of the human “super predator” far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. *Behavioral Ecology*, **27**, 1826–1832.
- Corradini, A., Falcinelli, D., Pedrotti, L., Tattoni, C., Ranc, N., Bragalanti, N., Groff, C., Ciolli, M., & Cagnacci, F. (2024). Human-induced risk drives behavioural decisions in a recovering brown bear population. *Animal Conservation*, **27**, 753–766.
- 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. *Biological Conservation*, **253**, 108818.
- Dawson, S. J., Adams, P. J., Moseby, K. E., Waddington, K. I., Kobryn, H. T., Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2018). Peak hour in the bush: Linear anthropogenic clearings funnel predator and prey species. *Austral Ecology*, **43**, 159–171.
- Farmer, M. J., Allen, M. L., Olson, E. R., Van Stappen, J., & Van Deelen, T. R. (2022). Anthropogenic activity and structures have varying effects on the activity of carnivores in a protected area in Wisconsin, United States. *Biodiversity and Conservation*, **31**, 3163–3178.
- Ferretti, F., Oliveira, R., Rossa, M., Belardi, I., Pacini, G., Mugnai, S., Fattorini, N., & Lazzeri, L. (2023). Interactions between carnivore species: Limited spatiotemporal partitioning between apex predator and smaller carnivores in a Mediterranean protected area. *Frontiers in Zoology*, **20**, 20.
- Fiske, I. J., & Chandler, R. B. (2011). Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, **43**, 1–23.
- 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.
- Gallo, T., Fidino, M., Gerber, B., Ahlers, A. A., Angstmann, J. L., Amaya, M., Concilio, A. L., Drake, D., Gay, D., Lehrer, E. W., Murray, M. H., Ryan, T. J., St Clair, C. C., Salsbury, C. M., Sander, H. A., Stankowich, T., Williamson, J., Belaire, J. A., Simon, K., & Magle, S. B. (2022). Mammals adjust diel activity across gradients of urbanization. *eLife*, **11**, e74756.
- 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.
- Gaynor, K. M., McInturff, A., & Brashares, J. S. (2022). Contrasting patterns of risk from human and non-human predators shape temporal activity of prey. *Journal of Animal Ecology*, **91**, 46–60.
- Gaynor, K. M., Wooster, E. I. F., Martinig, A. R., Green, J. R., Chhen, A., Cuadros, S., Gill, R., Khanal, G., Love, N., Marcus, R., Mills, C. L., Wrensford, K., Wright, N. S., Mezzini, S., Marley, J., & Noonan, M. J. (2025). The human

- Dissegna, A., Rota, M., Basile, S., Fusco, G., Mencucci, M., Cappai, N., Galavemi, M., Fabbri, E., Velli, E., & Caniglia, R. (2023). How to choose? Comparing different methods to count wolf packs in a protected area of the northern Apennines. *Genes*, *14*, 932.
- Donini, V., Pedrotti, L., Ferretti, F., Iacona, E., Lorenzetti, L., Cozzi, F., & Corlatti, L. (2025). Spatial and temporal relationships between roe and red deer in an alpine area. *Ecology and Evolution*, *15*, e70777.
- Duarte, J., Farfán, M. A., Fa, J. E., & Vargas, J. M. (2015). Deer populations inhabiting urban areas in the south of Spain: Habitat and conflicts. *European Journal of Wildlife Research*, *61*, 365–377.
- Ehlers Smith, Y. C., Ehlers Smith, D. A., Ramesh, T., & Downs, C. T. (2019). Novel predators and anthropogenic disturbance influence spatio-temporal distribution of forest antelope species. *Behavioural Processes*, *159*, 9–22.
- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *6*, 439–447.
- visitations close to human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day. *Biological Conservation*, *198*, 9–14.
- Kuijper, D. P. J., Diserens, T. A., Say-Sallaz, E., Kasper, K., Szafrńska, P. A., Szewczyk, M., Stępnia, K. M., & Churski, M. (2024). Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. *Journal of Applied Ecology*, *61*, 906–921.
- Lamichhane, S., Lamichhane, B. R., Gurung, A., Rayamajhi, T., Dahal, T. P., Regmi, P. R., Pokheral, C. P., Pathak, A., Panta, G., Kandel, R. C., & Oli, M. K. (2023). Non-exploitative human disturbance provides shelter for prey from predator. *Ecology and Evolution*, *13*, e10200.
- Lashley, M. A., Cove, M. V., Chitwood, M. C., Penido, G., Gardner, B., DePemo, C. S., & Moorman, C. E. (2018). Estimating wildlife activity curves: Comparison of methods and sample size. *Scientific Reports*, *8*, 4173.
- Laundre, J. W., Hernandez, L., & Ripple, W. J. (2010). The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, *3*, 1–7.
- Lazzaroni, M., Brogi, R., Brivio, F., Bassi, E., Boromello, A., Teichmann, T., Range, F., Apollonio, M., & Marshall-Pescini, S. (2026). Wolves respond differently to human cues as they expand into urban landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *123*, e2529810123.
- Lazzeri, L., Belardi, I., Pacini, G., Fattorini, N., & Ferretti, F. (2024). Beyond ungulate density: Prey switching and selection by the wolf in a recolonised area. *Global Ecology and Conservation*, *54*, e03069.
- Lazzeri, L., Pacini, G., Belardi, I., Fini, G., De Lillo, C., & Ferretti, F. (2024). Switch or perish? Prey–predator interactions in a Mediterranean area. *Animal Conservation*, *27*, 830–850.
- Lee, S. X. T., Amir, Z., Moore, J. H., Gaynor, K. M., & Luskin, M. S. (2024). Effects of human disturbances on wildlife behaviour and consequences for predator-prey overlap in Southeast Asia. *Nature Communications*, *15*, 1521.
- shield hypothesis: Does predator avoidance of humans create refuges for prey? *Ecology Letters*, *28*, e70138.
- Gonson, C., Pelletier, D., Gamp, E., Preuss, B., Jollit, I., & Ferraris, J. (2016). Decadal increase in the number of recreational users is concentrated in no-take marine reserves. *Marine Pollution Bulletin*, *107*, 144–154.
- Goudie, A. (2018). *Human impact on natural environment: Past, present and future*. Wiley-Blackwell.
- Gray, T. N. E., & Phan, C. (2011). Habitat preferences and activity patterns of the larger mammal community in Phnom Prich wildlife sanctuary, Cambodia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, *59*, 311–318.
- Guerrasio, T., Brogi, R., Marcon, A., & Apollonio, M. (2022). Assessing the precision of wild boar density estimations. *Wildlife Society Bulletin*, *46*, e1335.
- Jäger, H., Schirpke, U., & Tappeiner, U. (2020). Assessing conflicts between winter recreational activities and grouse species. *Journal of Environmental Management*, *276*, 111194.
- Kojala, I., Hallikainen, V., Mikkola, K., Gurarie, E., Heikkinen, S., Kaartinen, S., Nikula, A., & Nivala, V. (2016). Wolf diurnality in southern Europe under human-restricted conditions. *Journal of Mammalogy*, *104*, 846–854.
- Mattioli, L., Apollonio, M., Mazzarone, V., & Centofanti, E. (1995). Wolf food habits and wild ungulate availability in the Foreste Casentinesi National Park, Italy. *Acta Theriologica*, *40*, 387–402.
- Mattioli, L., Canu, A., Passilongo, D., Scandura, M., & Apollonio, M. (2018). Estimation of pack density in grey wolf (*Canis lupus*) by applying spatially explicit capture-recapture models to camera trap data supported by genetic monitoring. *Frontiers in Zoology*, *15*, 38.
- Mattioli, L., Capitani, C., Gazzola, A., Scandura, M., & Apollonio, M. (2011). Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. *European Journal of Wildlife Research*, *57*, 909–922.
- Meredith, M., & Ridout, M. (2017). Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R Package version 0.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=overlap>
- Mills, K. L., & Harris, N. C. (2020). Humans disrupt access to prey for large African carnivores. *eLife*, *9*, e60690.
- Mori, E., Bagnato, S., Serroni, P., Sangiuliano, A., Rotondaro, F., Marchianò, V., Cascini, V., Poerio, L., & Ferretti, F. (2020). Spatiotemporal mechanisms of coexistence in an European mammal community in a protected area of southern Italy. *Journal of Zoology*, *310*, 232–245.
- Mori, E., Benatti, L., Lovari, S., & Ferretti, F. (2016). What does the wild boar mean to the wolf? *European Journal of Wildlife Research*, *63*, 9. <https://doi.org/10.1007/s10344-016-1060-7>
- Newsome, T. M., Boitani, L., Chapron, G., Ciucci, P., Dickman, C. R., Dellinger, J. A., López-Bao, J. V., Peterson, R. O., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Ripple, W. J. (2016). Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review*, *46*, 255–269.
- Noonan, M. J., Markham, A., Newman, C., Trigoni, N., Buesching, C. D., Ellwood, S. A., & Macdonald, D. W. (2014). Climate and the individual: Inter-annual variation in

- Lendrum, P. E., Crooks, K. R., & Wittemyer, G. (2017). Changes in circadian activity patterns of a wildlife community post high-intensity energy development. *Journal of Mammalogy*, **98**(5), 1265–1271.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioural decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619–640.
- Linkie, M., & Ridout, M. S. (2011). Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests: Tiger-prey temporal interactions. *Journal of Zoology*, **284**, 224–229.
- Mancinelli, S., Falco, M., Boitani, L., & Ciucci, P. (2019). Social, behavioural and temporal components of wolf (*Canis lupus*) responses to anthropogenic landscape features in the central Apennines, Italy. *Journal of Zoology*, **309**, 114–124.
- Martínez-Abraín, A., Llinares, Á., Llaneza, L., Santidrián Tomillo, P., Pita-Romero, J., Valle-García, R. J., Formoso-Freire, V., Perina, A., & Oro, D. (2023). Increased grey wolf
- Palmer, M. S., Portales-Reyes, C., Potter, C., Mech, L. D., & Isbell, F. (2021). Behaviorally-mediated trophic cascade attenuated by prey use of risky places at safe times. *Oecologia*, **195**, 235–248.
- Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I.-C., Clark, T. D., Colwell, R. K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R. A., Griffis, R. B., Hobday, A. J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M. A., Jennings, S., . . . Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, **355**, 1389.
- Petridou, M., Benson, J. F., Gimenez, O., & Kati, V. (2023). Spatiotemporal patterns of wolves, and sympatric predators and prey relative to human disturbance in northwestern Greece. *Diversity*, **15**, 248.
- Podgórski, T., Baś, G., Jędrzejewska, B., Sönnichsen, L., Śnieżko, S., Jędrzejewski, W., & Okarma, H. (2013). Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: Primeval forest and metropolitan area. *Journal of Mammalogy*, **94**, 109–119.
- Proffitt, K. M., Grigg, J. L., Hamlin, K. L., & Garrott, R. A. (2009). Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *Journal of Wildlife Management*, **73**, 345–356.
- Ramesh, T., Kalle, R., Sankar, K., & Qureshi, Q. (2012). Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology*, **287**, 269–275.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **14**, 322–337.
- the autumnal activity of the European badger (*Meles meles*). *PLoS One*, **9**, e83156.
- Obersoler, V., Groff, C., Iemma, A., Pedrini, P., & Rovero, F. (2017). The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **87**, 50–61.
- Ohashi, H., Saito, M., Horie, R., Tsunoda, H., Noba, H., Ishii, H., Kuwabara, T., Hiroshige, Y., Koike, S., Hoshino, Y., Toda, H., & Kaji, K. (2013). Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 167–177.
- Orlandi, L., & Leonessi, L. (2024). Conteggio del cervo al bramito nel Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi M.te Falterona e Campigna - Anno 2023. *Relazione Annuale*. https://www.parcoforestecasentinesi.it/sites/default/files/2023%20Scheda%20risultati%20bramito_1.pdf
- Sih, A. (1984). The behavioral response race between predator and prey. *The American Naturalist*, **123**, 143–150.
- 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. *Biological Conservation*, **276**, 109811.
- 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. *Proceedings of the Royal Society B*, **284**, 20170433.
- Stillfried, M., Gras, P., Bömer, K., Göritz, F., Painer, J., Röllig, K., Wenzler, M., Hofer, H., Ortmann, S., & Kramer-Schadt, S. (2017). Secrets of success in a landscape of fear: Urban wild boar adjust risk perception and tolerate disturbance. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **5**, 157.
- Sunquist, M. E., & Sunquist, F. C. (1989). Ecological constraints on predation by large felids. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (pp. 283–301). Gittleman J.
- Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., Roberts, D., & Zanette, L. Y. (2016). Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications*, **7**, 10698.
- 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. *Ecology Letters*, **22**, 1578–1586.
- Suraci, J. P., Gaynor, K. M., Allen, M. L., Alexander, P., Brashares, J. S., Cendejas-Zarelli, S., Crooks, K., Elbroch, L. M., Forrester, T., Green, A. M., Haight, J., Harris, N. C., Hebblewhite, M., Isbell, F., Johnston, B., Kays, R., Lendrum, P. E., Lewis, J. S., McInturff, A., . . . Wilmers, C. C. (2021). Disturbance type and species life history predict mammal responses to humans. *Global Change Biology*, **27**, 3718–3731.

- Rossa, M., Lovari, S., & Ferretti, F. (2021). Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *75*, 32.
- Rota, C. T., Ferreira, M. A. R., Kays, R. W., Forrester, T. D., Kalies, E. L., McShea, W. J., Parsons, A. W., & Millsbaugh, J. J. (2016). A multispecies occupancy model for two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*, 1164–1173.
- Rowcliffe, M. (2023). Activity: Animal activity statistics. R package version 1.3.4.
- Salvatori, M., Greco, I., Petroni, L., Massolo, A., Dorigatti, E., Miscioscia, M., Natucci, L., Oberosler, V., Partel, P., Pedrini, P., Volcan, G., & Rovero, F. (2024). Body mass mediates spatio-temporal responses of mammals to human frequentation across Italian protected areas. *Proceedings of the Royal Society B*, *291*, 20232874.
- Sganzerla, F., Scillitani, L., Brivio, F., & Grignolio, S. (2025). The effects of recreational activities on wild mammals. *Global Ecology and Conservation*, *58*, e03485.
- Shannon, G., Cordes, L. S., Hardy, A. R., Angeloni, L. M., & Crooks, K. R. (2014). Behavioral responses associated with a human-mediated predator shelter. *PLoS One*, *9*, e94630.
- Watson, J. E. M., Shanahan, D. F., Di Marco, M., Allan, J., Laurance, W. F., Sanderson, E. W., Mackey, B., & Venter, O. (2016). Catastrophic declines in wilderness areas undermine global environment targets. *Current Biology*, *26*, 2929–2934.
- Whittington, J., St. Clair, C. C., & Mercer, G. (2004). Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. *Ecology and Society*, *9*(1), 4.
- Williams, B. A., Venter, O., Allan, J. R., Atkinson, S. C., Rehbein, J. A., Ward, M., Di Marco, M., Grantham, H. S., Ervin, J., Goetz, S. J., Hansen, A. J., Jantz, P., Pillay, R., Rodríguez-Buritica, S., Supples, C., Virnig, A. L. S., & Watson, J. E. M. (2020). Change in terrestrial human footprint drives continued loss of intact ecosystems. *One Earth*, *3*, 371–382.
- Wilson, M. W., Ridlon, A. D., Gaynor, K. M., Gaines, S. D., Stier, A. C., & Halpern, B. S. (2020). Ecological impacts of human-induced animal behaviour change. *Ecology Letters*, *23*, 1522–1536.
- Zanni, M., Brogi, R., Merli, E., & Apollonio, M. (2023). The wolf and the city: Insights on wolves' conservation in the anthropocene. *Animal Conservation*, *26*, 766–780.
- Tucker, M. A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W. F., Fryxell, J. M., Van Moorter, B., Alberts, S. C., Ali, A. H., Allen, A. M., Attias, N., Avgar, T., Bartlam-Brooks, H., Bayarbaatar, B., Belant, J. L., Bertassoni, A., Beyer, D., Bidner, L., Van Beest, F. M., Blake, S., Blaum, N., ... Mueller, T. (2018). Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, *359*, 466–469.
- Van Scoyoc, A., Smith, J. A., Gaynor, K. M., Barker, K., & Brashares, J. S. (2023). The influence of human activity on predator–prey spatiotemporal overlap. *Journal of Animal Ecology*, *92*, 1124–1134.
- 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). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, *7*, 12558.
- Vicedo, T., Meloro, C., Penteriani, V., García, J., Lamillar, M. Á., Marsella, E., Gómez, P., Cruz, A., Cano, B., Varas, M. J., Álvarez, E., & Dalerum, F. (2023). Temporal activity patterns of bears, wolves and humans in the Cantabrian Mountains, northern Spain. *European Journal of Wildlife Research*, *69*, 100.