

Les ongulés alpins adaptent leur activité diurne et nocturne au retour naturel des loups, malgré les pressions anthropiques

ECOGRAPHY

Research Article

Alpine ungulates adjust diel activity to the natural return of wolves amid anthropogenic pressures

Charlotte Vanderlocht^{1,2,3,4,5}, Valerio Donini^{6,7}, Andrea Corradini^{1,8}, Simone Dal Farra¹, Benjamin Robira^{1,9}, Andrea Gazzola¹⁰, Giorgia Galeotti¹, Laura Limonciello¹¹, Noemi Squillaci^{1,11}, Maël Van Dam¹, Giada Zeni¹, Marta Gandolfi⁴, Elisa Iacona^{6,7}, Lucrezia Lorenzetti^{6,7}, Matteo Nava^{6,12}, Federico Ossi^{1,8}, Heidi C. Hauße^{12,8}, Francesco Ferretti^{7,8}, Luca Corlatti^{6,13}, Luca Pedrotti^{4,6} and Francesca Cagnacci^{1,8}

Ecography, 2026 : e07988, doi: 10.1002/ecog.07988

Résumé

Alors que les loups recolonisent leur aire de répartition historique à travers l'Europe, les ongulés sont à nouveau confrontés à la prédation – mais dans des paysages profondément modifiés par l'activité humaine. Cette évolution soulève des questions cruciales quant à leur capacité à adopter des comportements d'adaptation face aux prédateurs. À l'aide d'un dispositif quasi-expérimental de pièges photographiques, nous avons examiné les réponses des ongulés en matière d'activité diurne et nocturne dans le contexte de la recolonisation en cours des loups dans le sud-est des Alpes. Le **cerf élaphe** a montré une **diurnalité** estivale plus marquée sur les sites où la présence du loup remontait à plus longtemps (augmentation de 7% en moyenne sur cinq ans) et une **nocturnalité** progressivement réduite au fur et à mesure que l'établissement local du loup progressait (diminution de 5% par an en moyenne), ce qui a également accru le **chevauchement** d'activité avec les humains. Cet « effet de protection diurne » disparaissait lorsque la chasse humaine avait lieu. **Les chevreuils et les chamois des Alpes n'ont pas** présenté de changements significatifs de leur activité diurne et nocturne en relation avec les loups, bien que les deux espèces aient réagi aux perturbations humaines : les chevreuils ont adapté leur activité à la chasse (18% de diurnité en moins, en moyenne) et les chamois ont réduit leur diurnité dans les zones de forte fréquentation humaine (jusqu'à 38% de différence de diurnité entre les zones non perturbées et les zones fortement perturbées). Le cerf élaphe était lui aussi moins diurne (jusqu'à 27% de différence) et plus nocturne (jusqu'à 37% de différence) dans ces zones fortement perturbées, ainsi qu'à proximité des établissements humains (jusqu'à 42% de différence de diurnité entre les zones isolées et les villages). Nos résultats montrent que le retour du loup peut induire des changements détectables dans l'activité diurne et nocturne des grands herbivores sur des échelles de temps relativement courtes, mais que ces réponses dépendent de la biologie de l'espèce et de sa plasticité comportementale. Il est important de noter que les risques liés à l'activité humaine et les perturbations peuvent contrebalancer ou l'emporter sur ces

ajustements comportementaux, modifiant potentiellement les effets sur l'écosystème du retour des grands carnivores.

Mots-clés : comportement anti-prédateur, activité diurne et nocturne, perturbation humaine, effet de « bouclier humain », chasse, recolonisation par le loup

INTRODUCTION

Les grands carnivores réapparaissent dans leurs aires de répartition historiques à travers l'Europe (Chapron et al. 2014) et l'Amérique du Nord (Gompper et al. 2015), plusieurs décennies, voire plusieurs siècles après leur disparition locale due à l'activité humaine (Estes et al. 2011). La **théorie classique prédateur-proie** (Sih 1980, Lima et Dill 1990) postule que **le risque de prédation peut induire des réponses antiprédatrices chez leurs proies** (Curio 1993, Caro et Girling 2005), lesquelles peuvent également se manifester dans le contexte de la recolonisation par les prédateurs. **Cependant**, dans les paysages fortement anthropisés, la mesure dans laquelle les grands carnivores peuvent exercer leurs fonctions écologiques reste remise en question (Dorresteijn et al. 2015), car les pressions anthropiques affectent non seulement fortement le comportement des grands herbivores et des grands carnivores, mais elles interfèrent également avec les interactions prédateur-proie (Kuijper et al. 2015, Wilson et al. 2020). **En effet**, en tant que « superprédateurs » (Darimont et al. 2015, Suraci et al. 2019), les **humains** peuvent déclencher de forts comportements anti-prédateurs chez les **mammifères** (Potratz et al. 2024), en particulier lorsque les perturbations humaines (Frid et Dill 2002) s'accompagnent d'activités létales (Ciuti et al. 2012, Courbin et al. 2022).

Ces comportements induits par **l'homme** comprennent l'évitement spatial (Corradini et al. 2024), la perturbation des déplacements (Tucker et al. 2018, Doherty et al. 2021) et une nocturnité accrue (Gaynor et al. 2018). Au sein des communautés écologiques, ces influences bilatérales peuvent créer des interactions tripartites complexes entre les humains, les prédateurs et les proies. **D'une part**, un nombre croissant de publications indique que les **humains ont un impact plus important sur les espèces proies, que ce soit par le biais de changements comportementaux** (Proffitt et al. 2009, Ciuti et al. 2012, Clinchy et al. 2016, Proudman et al. 2021, van Beeck Calkoen et al. 2022) ou de leur physiologie (Zbyryt et al. 2018). Dans certains cas, les chasseurs humains peuvent même faciliter la prédation naturelle lorsque le fait d'éviter les chasseurs augmente l'exposition des proies aux prédateurs (Gehr et al. 2018), ou augmenter les taux de mortalité chez les prédateurs en suscitant la peur, ce qui les pousse à abandonner plus rapidement les carcasses (Smith et al. 2015). **D'un autre côté**, les proies peuvent préférer la présence humaine à celle des prédateurs naturels lorsque le risque de mortalité associé aux humains est plus faible, créant ainsi un « effet de bouclier humain » (Berger 2007), qui peut être spatial (Leighton et al. 2010, Muhly et al. 2011), temporel (Van Scoyoc et al. 2023, Bassing et al. 2024) ou spatio-temporel (Lamichhane et al. 2023).

Lorsque les grands carnivores sont absents pendant de longues périodes sur une vaste zone géographique, les proies peuvent devenir moins sensibles à ces prédateurs, et donc moins enclines à adopter des comportements anti-prédateurs efficaces (Lati et al. 2009). **Au cours d'une recolonisation naturelle, les proies peuvent être particulièrement vulnérables lors des premières rencontres avec les prédateurs** (Berger 1999). Par exemple, le succès de chasse des ours bruns (*Ursus arctos*) et des loups gris (*Canis lupus*) en phase de recolonisation sur les élans

(*Alces alces*) était plus élevé à la lisière de leur front de recolonisation qu'au centre de leur aire de répartition (Berger et al. 2001) ou dans les zones de présence continue (Sand et al. 2006), respectivement. **D'autre part**, la capacité des espèces proies à détecter et à reconnaître les prédateurs, peut persister tout au long de leur absence (Coss 1999, Blumstein 2006, Carthey et Banks 2016) ; **par exemple, dans des conditions expérimentales, le cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus sitkensis*) (Chamaillé-Jammes et al. 2014), le daim (*Dama dama*) (Sahlén et al. 2016) et le cerf du Père David (*Elaphurus davidianus*) (Li et al. 2011) ont réagi à des signaux olfactifs, auditifs ou visuels émis par leurs prédateurs avec lesquels ils ont coévolué, malgré des absences s'étendant de plusieurs décennies à plusieurs siècles.** **Cependant**, la reprise des comportements adaptatifs anti-prédateurs peut elle-même nécessiter une sélection s'étalant sur plusieurs générations de proies (Flecker 1992) et/ou un réapprentissage individuel tout au long de la vie (Berger et al. 2001, Laundré et al. 2001, Mao et al. 2005). Ce dernier cas peut se produire chez des espèces présentant une grande flexibilité et une grande plasticité comportementale, comme on l'observe chez les espèces généralistes ou celles qui ont évolué dans des environnements hautement imprévisibles (Gabriel et al. 2005, Sih et al. 2011).

La modification de l'activité diurne pourrait constituer une première réponse plastique à une nouvelle menace. Avant même de modifier le choix de l'habitat, le fait d'éviter les prédateurs à certains moments de la journée peut réduire efficacement les probabilités de rencontre sans limiter l'accès à des habitats favorables (mais risqués ; Lima et Dill 1990, Brown et al. 1999). Les **ajustements diurnes** visant à éviter les humains et les prédateurs naturels sont courants chez les différents taxons de mammifères (Fenn et Macdonald 1995, Cunningham et al. 2019), les changements d'activité diurne vers la nocturnité étant particulièrement répandus pour éviter à la fois les perturbations humaines (Gaynor et al. 2018, Burton et al. 2024, Smith et al. 2024) et la létalité humaine (Kilgo et al. 1998, Sönnichsen et al. 2013, Oriol-Cotterill et al. 2015, Patten et al. 2019, Frey et al. 2022). **Des recherches antérieures ont montré que les grands herbivores exposés simultanément à un risque mortel lié à l'activité humaine et à celle de grands carnivores nocturnes ou crépusculaires sont confrontés à un compromis d'exposition diurne-nocturne, car ces deux facteurs influencent l'activité diurne des proies, avec une prédominance marquée des effets liés à l'activité humaine** (Crosmar et al. 2012, Bonnot et al. 2020). **Cependant**, la dynamique de ces interactions tripartites complexes reste peu étudiée, en particulier lors de la recolonisation naturelle des prédateurs, où la **naïveté** initiale des proies peut susciter des réactions extrêmes face aux prédateurs nouvellement arrivés. Le moment et la dynamique de ces modifications comportementales dans les paysages anthropiques sont en effet difficiles à évaluer, car cela nécessite idéalement des protocoles d'étude expérimentaux ou quasi-expérimentaux (Butsic et al. 2017, Montgomery et al. 2019, Peacor et al. 2022) qui tiennent explicitement compte de l'activité et de la présence humaines (Kuijper et al. 2016, Fardell et al. 2021).

Nous avons étudié trois ongulés sympatriques présentant des écologies contrastées : le cerf élaphe (*Cervus elaphus*, 70-200 kg), le chevreuil (*Capreolus capreolus*, 18-28 kg) et le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*, 25-45 kg ; Mustoni et al. 2002). Le cerf élaphe est un animal grégaire à régime mixte, le chevreuil a tendance à être plus solitaire et à privilégier les plantes concentrées, tandis que le chamois est un animal grégaire, spécialiste des milieux montagneux et à **régime mixte**, adapté aux terrains accidentés de haute altitude (environ 1 500 à 2 500 m) (von Elsner-Shack 1985, Hofmann 1989). Dans les Alpes, les cerfs élaphe et les

chevreuils effectuent souvent une **migration altitudinale partielle** entre les prairies alpines estivales et les vallées hivernales (Cagnacci et al. 2011, 2024), tandis que les chamois peuvent se déplacer de manière **saisonnnière** entre les prairies d'altitude et les pentes d'hivernage plus basses, exposées au sud (Corlatti et al. 2021, 2022). Ces trois espèces sont des espèces chassables et constituent des proies confirmées du loup dans la zone d'étude (Ferretti, non publié).

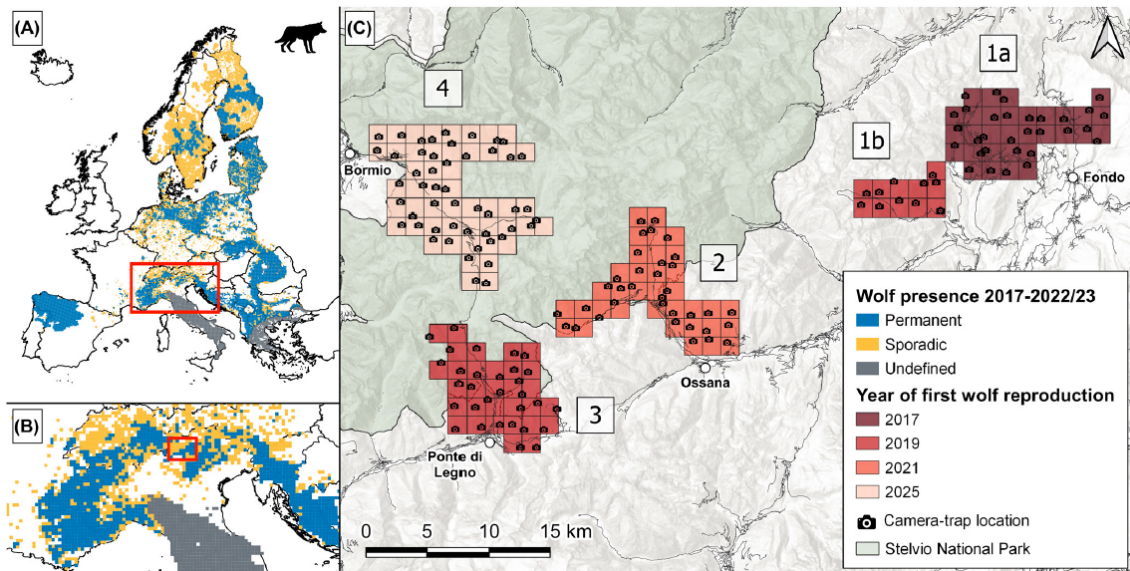


Figure 1. Plan d'étude quasi-expérimental du suivi par pièges photographiques le long du front de recolonisation du loup dans le sud-est des Alpes, en Italie. Répartition du loup à l'échelle européenne (A) et alpine (B) pour la période 2017–2022/23 (Kaczensky et al. 2024) ; les présences permanentes, occasionnelles et indéfinies (c'est-à-dire dont la présence est établie mais dont le statut n'est pas clair) sont indiquées respectivement en bleu foncé, jaune foncé et gris ; les cadres rouges indiquent la région alpine (A) et l'emplacement des zones d'étude au sein de celle-ci (B). Quatre zones d'étude (C) représentent un gradient temporel depuis la première reproduction des loups ; les nuances de rouge indiquent l'année de la première reproduction des loups (de droite à gauche : 1a) Haute vallée du Non (2017) ; 1b) vallée de Bresimo (2019) ; 2) vallée de Peio (2021) ; 3) col du Tonale (2019) ; et 4) Valfurva (2025)). Le vert clair indique l'étendue du parc national du Stelvio

Ici, nous avons tiré parti de la **recolonisation naturelle** en cours du loup gris dans les Alpes (Groff et al. 2019, présent dans notre zone d'étude depuis 2017) (Fig. 1A-B), près de 150 ans après son extinction dans cette région (Ramponi 1923, 1928, Comincini 2002, Calabrese 2015). Nous avons mis au point une étude à l'échelle de la communauté dans le cadre d'un **protocole quasi-expérimental** afin d'examiner la répartition de l'activité diurne et nocturne du cerf élaphe, du chevreuil et du chamois des Alpes en réponse à des **menaces simultanées** provenant des loups et des humains, le long d'un gradient temporel de recolonisation récente par les loups (Fig. 2). À l'aide de **pièges photographiques** placés sur quatre sites d'étude le long de ce gradient, nous avons émis l'hypothèse suivante : (H1) en l'absence de chasseurs humains, une exposition accrue des proies aux loups entraîne un décalage de l'activité diurne et nocturne des ongulés, réduisant l'activité nocturne et augmentant l'activité diurne (hypothèse de « l'effet de protection diurne »), mais que (H2) en présence à la fois de chasseurs humains (diurnes) et de loups (nocturnes), l'activité diurne des ongulés est plus fortement influencée par la chasse humaine que par la présence des loups, ce qui entraîne une diminution globale de la diurnalité (Fig. 2). Compte tenu des capacités perceptives et cognitives des ongulés (Caicoya et al. 2021, Ranc et al. 2021, Schaffer et al. 2024), nous nous attendions à ce que le changement d'activité diurne **en réponse** à la recolonisation par les

loux soit détectable en moins d'une décennie de recolonisation progressive et qu'il persiste dans le temps, sur la base de la perception directe du risque (Fraker 2009) et de la mémoire de travail (Bracis et al. 2018).

Nous avons également émis l'hypothèse (**H3**) que les traits spécifiques à chaque espèce détermineraient l'ampleur des réponses diurnes à des sources de risque nouvelles et multiples, les généralistes en matière d'habitat (cerf élaphe et chevreuil) – caractérisés par une grande plasticité comportementale – réagissant plus fortement que le chamois Alpin, spécialiste des milieux de montagne (Gabriel et al. 2005, Sih et al. 2011 ; Fig. 2).

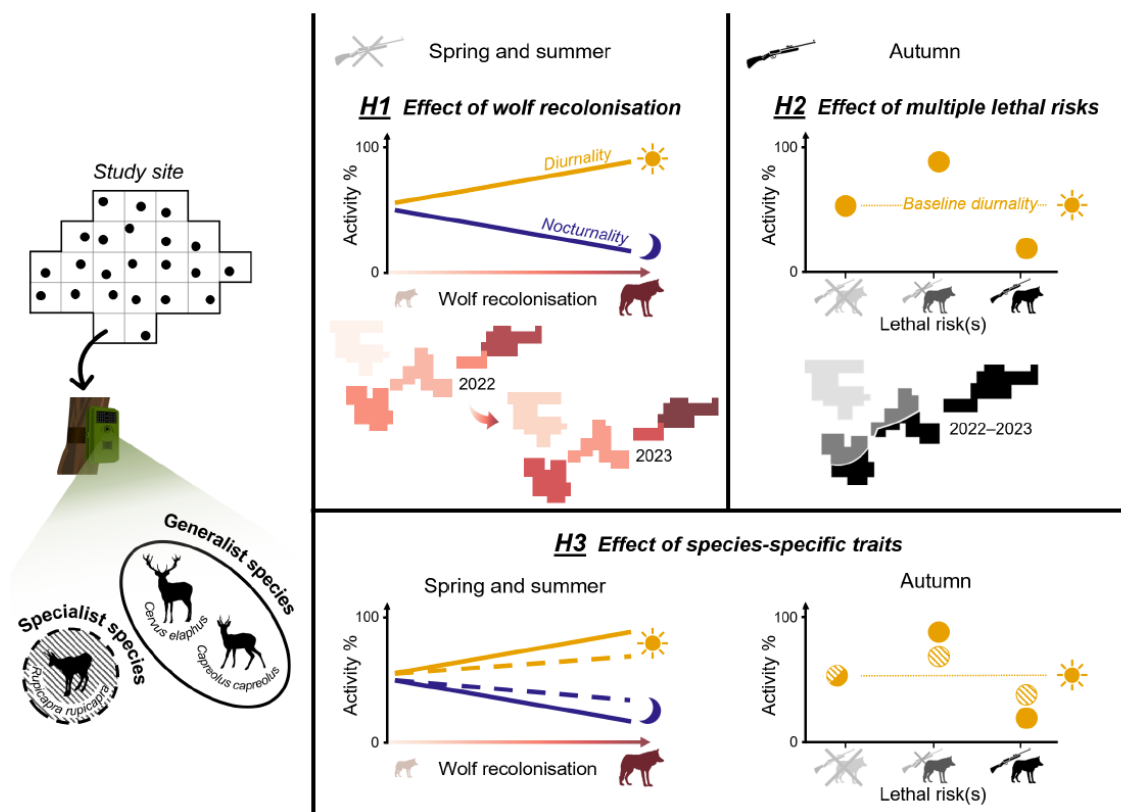


Figure 2. Représentation schématique du cadre général de la conception et de l'analyse de notre étude par pièges photographiques, incluant les résultats attendus pour chaque hypothèse (**H1 à H3**), concernant les réactions des ongulés face aux gradients de recolonisation par les loups et à la chasse. **H1** : recolonisation par les loups mesurée en termes d'espace-temps entre les sites et de temps-temps au sein des sites (nuances de rouge ; 2022 par rapport à 2023) ; **H2** : gradient de risque léthal entre les sites (nuances de gris ; à la fois en 2022 et en 2023) ; **H3** : réactions attendues chez les espèces d'ongulés généralistes (lignes continues, formes pleines) et spécialisées (lignes pointillées, formes rayées)

MATERIEL et METHODES

Sites d'étude et protocole d'étude quasi-expérimental

La zone d'étude était située dans les Alpes Italiennes, plus précisément dans les régions de Lombardie et du Trentin-Haut-Adige/Südtirol, et comprenait le parc national du Stelvio (catégorie II de l'UICN). Ce terrain montagneux accidenté (900 à 3 905 m d'altitude) se caractérise par des alpages aux altitudes élevées et des forêts de conifères entrecoupées de prairies exploitées aux altitudes plus basses. La **communauté** des grands ongulés comprend des herbivores tels que le cerf élaphe, le chevreuil et le chamois, dont les populations se sont rétablies après un goulot d'étranglement survenu après la Seconde Guerre mondiale, et ont notamment augmenté depuis les années 1950 (Passoni et al. 2024). **Tirant parti du**

rétablissement naturel en cours des loups dans les Alpes (Groff et al. 2019), nous avons conçu une étude quasi-expérimentale (Fig. 1) – en utilisant une approche non aléatoire mais structurée pour analyser les changements dans le temps et l'espace (Butsic et al. 2017, Siegel et Dee 2025) sur quatre sites d'étude (superficie totale de 355,5 km² ; moyenne de 88,9 km² [intervalle : 69,75-112,5]) au sein d'un seul **écosystème continu**, choisis pour leurs caractéristiques paysagères similaires et la présence d'ongulés (Corlatti et al. 2019, Cagnacci et al. 2024, Cagnacci et Nicoloso 2025, Vanderlocht et al. 2025a). Les sites couvraient un **gradient temporel** de recolonisation par les loups, avec des couples de loups reproducteurs établis en 2017, 2019, 2021 et 2025 (Fig. 1, informations complémentaires). Comme l'étude a été répétée pendant deux années consécutives (2022 et 2023), notre plan d'étude quasi-expérimental intégrait une substitution « espace-temps » (entre les sites) et une composante « temps-temps » au sein des sites (Fig. 2). La chasse est limitée aux zones situées en dehors du parc national du Stelvio (créé en 1935 ; Fig. 1, 2) et à la saison de chasse légale (en vigueur depuis la seconde moitié du XX^{ème} siècle, voir les informations complémentaires).

Piégeage photographique standardisé

La zone d'étude a été divisée en 158 mailles (de 1,5 × 1,5 km chacune), regroupées en quatre sites, avec un piège photographique placé au hasard dans chaque maille (Fig. 1). Nous avons suivi un protocole standardisé afin de maximiser l'homogénéité des taux et des portées de détection (hauteur de 50 cm, orientation nord, sans appât ; voir les informations complémentaires pour plus de détails). De mai à octobre 2022-2023, les caméras à détection de mouvement ont fonctionné avec des délais d'inactivité minimaux (1 à 5 s, selon le modèle). Des contrôles réguliers sur le terrain ont été effectués pour remplacer les piles et les cartes SD.

Chaque fichier multimédia issu d'un piège photographique a été annoté à l'aide du logiciel Timelapse (<https://timelapse.ucalgary.ca> ; Greenberg et al. 2019), ce qui a permis d'obtenir un ensemble de données répertoriant toutes les espèces observées par emplacement de piège photographique et par horodatage.

Événements indépendants de capture d'ongulés

Afin de regrouper les événements consécutifs de capture d'animaux en événements indépendants, nous avons appliqué une approche par maximum de vraisemblance basée sur les données pour déterminer des seuils de temps d'indépendance spécifiques à chaque espèce (cerf élaphe, chevreuil, chamois).

Plus précisément, nous avons utilisé le critère de fin de série (Luque et Guinet 2007), en ajustant un mélange de deux processus de Poisson aux intervalles de temps entre les observations des caméras, en supposant un processus « rapide » pour les images déclenchées de manière rapprochée et non indépendantes, et un processus « lent » pour les événements véritablement indépendants sur le site du piège photographique (informations complémentaires). Nous avons défini le « critère de délai d'indépendance » comme la durée minimale la plus probable nécessaire pour distinguer deux événements indépendants enregistrés par les pièges photographiques, en limitant globalement l'espace de recherche entre 1 minute et 12 heures afin d'éviter tout biais et de faciliter les calculs, à l'aide du package R « diveMove » (Luque 2024).

Cette approche nous a permis de garantir **l'indépendance** des données dans l'analyse statistique, tout en restant sensible aux différentes caractéristiques biologiques des espèces (par exemple, la sociabilité, la vitesse de déplacement et la fréquence de récurrence).

Modélisation de l'activité diurne-nocturne

Notre objectif était d'étudier l'activité diurne-nocturne des ongulés **en réponse** à la recolonisation et à la chasse par les loups, sans prendre spécifiquement en compte l'activité totale en soi. **À ce titre**, nous avons utilisé des régressions logistiques multinomiales pour estimer les probabilités qu'un événement de piégeage indépendant donné soit diurne ou nocturne par rapport à une activité crépusculaire (la crépuscularité étant considérée comme la référence ; Georgi et Schröder 1983, Pachlatko et Nievergelt 1985, Pagon et al. 2013, Ensing et al. 2014), en fonction du risque lié aux loups et/ou aux chasseurs, ainsi que d'autres variables de contrôle.

En tenant compte des variations des heures de lever et de coucher du soleil au cours de l'année, chaque événement capturé par les pièges photographiques a été classé comme crépusculaire (intervalles de 2 heures centrés autour du coucher et du lever du soleil), diurne (de 1 heure après le lever du soleil à 1 heure avant le coucher du soleil) et nocturne (de 1 heure après le coucher du soleil à 1 heure avant le lever du soleil) à l'aide du package R « suncale » (Thieurmél et Elmarhraoui 2022).

Effet de la recolonisation progressive par les loups (H1 et H3)

Tout d'abord, nous avons étudié les effets de la recolonisation par les loups sur l'activité diurne des ongulés au fil du temps au printemps (mai-juin) et en été (juillet-août). Afin d'obtenir un indicateur biologiquement significatif de l'exposition progressive et cumulative des proies aux loups, nous avons utilisé l'année de la première reproduction des loups comme point de référence dans le processus de recolonisation. Cet événement a été détecté de manière fiable dans toute la zone d'étude, indépendamment de l'effort de surveillance, et marque un établissement territorial stable ainsi qu'une augmentation du taux de prédation (Sand et al. 2008). Nous reconnaissons également que des loups peuvent être présents avant la reproduction, par exemple des individus de passage ou des couples non reproducteurs (Åkesson et al. 2022). Les ongulés pouvant réagir tout au long de ces étapes, nous avons exprimé le temps sous forme de variable continue, la valeur 0 correspondant à la première reproduction et les valeurs négatives indiquant les années antérieures à ce jalon (de -3 à +6 ans ; Fig. 1). La première reproduction a été déterminée à l'aide d'un suivi opportuniste continu par pièges photographiques et d'un suivi génétique (Marucco et al. 2022, Groff et al. 2024).

Pour chaque espèce (cerf élaphe, chevreuil et chamois), nous avons modélisé la probabilité relative qu'un événement de capture soit diurne ou nocturne par rapport à crépusculaire (package R « mclogit » ; Elff 2022) en fonction du temps écoulé depuis la première reproduction du loup (**H1**), tout en tenant compte des interactions possibles avec la saison et en contrôlant la densité du couvert arboré (Agence européenne pour l'environnement 2012), la pente (Tarquini et al. 2023), la distance minimale par rapport aux établissements humains (Marsoner et al. 2023) et l'indice d'activité en extérieur cumulé (Corradini et al. 2021 ; informations complémentaires). Des structures de modèle identiques ont été

appliquées à chaque espèce d'ongulé afin d'identifier les différences spécifiques à chaque espèce (**H3**).

Afin de tenir compte des facteurs de confusion entre le temps écoulé depuis la première reproduction du loup (TWR), les sites d'étude et les années, nous avons décomposé le TWR en une moyenne inter-sites (gradient espace-temps) et un écart intra-site (signal temps-temps). Les chocs annuels communs (par exemple, la variabilité climatique) ont été modélisés à l'aide d'effets fixes annuels, tandis que des interceptes aléatoires pour le site et l'emplacement du piège photographique ont permis de saisir l'hétérogénéité spatiale résiduelle. Cette stratégie de modélisation (voir le **Tableau 1** pour l'équation du modèle et les informations complémentaires pour une description détaillée du modèle) – combinant un centrage sur la moyenne du groupe et une approche par effets fixes (Mundlak 1978, Van De Pol et Wright 2009, Wooldridge 2010, Byrnes et Dee 2025) — atténue l'endogénéité du signal intra-site, améliore l'inférence concernant les différences inter-sites et, globalement, contribue à se rapprocher d'une interprétation causale (Dee et al. 2023, Wu et al. 2023, Byrnes et Dee 2025, Siegel et Dee 2025).

Effet de risques létaux multiples (H2 et H3)

Deuxièmement, nous nous sommes concentrés sur la période de chasse automnale (septembre-octobre) pour modéliser la probabilité relative qu'un événement de piégeage soit diurne ou nocturne par opposition à crépusculaire (package R « mclogit » ; Elff 2022) en fonction du ou des risques mortels potentiels – à savoir : aucun risque mortel, uniquement le loup, le loup et la chasse (**H2**) – en contrôlant la variabilité de la végétation (densité du couvert arboré) en tant qu'effet fixe, notre taille d'échantillon étant trop limitée pour une structure de modèle plus complexe. Afin de tenir compte des variations spatiales et temporelles de base, nous avons ajouté les sites d'étude, les emplacements des pièges photographiques et les années en tant qu'interceptes aléatoires dans les modèles. Les variables explicatives continues ont été mises à l'échelle et centrées. Des structures de modèle identiques ont été appliquées à chaque espèce d'ongulé afin d'identifier les différences spécifiques à chaque espèce (**H3**).

Pour tous les modèles (**H1-3**), nous avons vérifié les performances de chaque modèle et la qualité de l'ajustement en calculant le pseudo- R^2 de Nagelkerke (Nagelkerke 1991) et d'autres indices de performance (informations complémentaires ; package R « performance » ; Lüdecke et al. 2024). Nous avons vérifié a priori la corrélation entre les variables ($\rho < |0,4|$; informations complémentaires).

Nous avons testé pour chaque prédicteur s'il améliorait l'ajustement du modèle à l'aide de tests du rapport de vraisemblance χ^2 sur des modèles imbriqués (χ^2 , PLRT ? **Tableaux 1 et 2**). Pour chaque prédicteur améliorant significativement l'ajustement du modèle (et uniquement ceux-ci), nous avons rapporté les estimations des paramètres spécifiques à chaque niveau pour chaque catégorie (diurne, nocturne) par rapport à la valeur de référence (crépusculaire) sous forme de pentes estimées β avec leurs erreurs-types, de valeurs p de Wald (p_{wald}) et de rapports de cotes avec des intervalles de confiance à 95% (**Tableaux 1 et 2**). Les probabilités conditionnelles marginales ont été extraites des résultats du modèle à l'aide du package R

« emmeans » (Lenth et al. 2024). L'ensemble du traitement des données et des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel R (ver. 4.2.2 ; www.r-project.org).

Tableau 1. Rapports de cotes avec intervalles de confiance à 95% et estimations de β avec erreurs-types pour l'activité diurne (jour par rapport au crépuscule) et l'activité nocturne (nuit par rapport au crépuscule) du cerf élaphe, du chevreuil et du chamois des Alpes au printemps et en été, en fonction de la variation inter-sites et intra-sites du délai écoulé depuis la première reproduction du loup (TWR), de la saison de l'année (référence : printemps), l'année et un ensemble de covariables environnementales. La significativité globale de chaque prédicteur a été évaluée à l'aide de tests χ^2 du rapport de vraisemblance pour des modèles imbriqués (χ^2 , p_{LRT}). Lorsqu'un prédicteur améliorait significativement l'ajustement du modèle ($p < 0,05$), les valeurs p de Wald spécifiques au niveau (p_{Wald}) pour les catégories par rapport à la référence sont indiquées. Les effets significatifs ($p < 0,05$) sont mis en évidence en gras. Les valeurs des tests pour les termes isolés impliqués dans des interactions significatives ne sont pas indiquées, car leur interprétation n'a pas de sens prise isolément. Les colonnes situées à l'extrême droite indiquent le nombre de cellules de la grille dans lesquelles chaque espèce a été observée, le nombre total d'observations et le pseudo- R^2 de Nagelkerke (Nagelkerke 1991). La formule des modèles est indiquée dans la première ligne du tableau

DielActivity ~ TWR ^{Between} + TWR ^{Within} + (TWR ^{Between} + TWR ^{Within}) × Season + Season + Year + TCD + Slope + distHumSett + dCOI + 1 site + 1 gridcell											
Predictors	OR [95% CI]	Day $\beta \pm SE$	p_{Wald}	Night OR [95% CI]	$\beta \pm SE$	p_{Wald}	χ^2	p_{LRT}	Gridcells	Obs.	Nagelkerke's pseudo- R^2
Red deer <i>Cervus elaphus</i>											
(Intercept)	0.69 [0.42; 1.13]	-0.37 ± 0.25	0.143	0.54 [0.34; 0.88]	-0.61 ± 0.24	0.012	-	-	152	7341	0.30
Between-site TWR (scaled and centred)	1.16 [1.01; 1.33]	0.14 ± 0.07	0.039	0.95 [0.84; 1.08]	-0.05 ± 0.06	0.445	6.58	0.037			
× Season (summer)											
Within-site TWR (scaled and centred)	1.21 [1.06; 1.38]	0.19 ± 0.07	-	1.15 [1.01; 1.30]	0.14 ± 0.06	-	4.27	0.118			
× season (summer)											
Between-site variation in time since wolf recolonisation (TWR ^{Between}) (scaled and centred)	1.19 [0.75; 1.86]	0.17 ± 0.23	-	1.20 [0.77; 1.87]	0.19 ± 0.23	-	6.48	0.166			
Within-site variation in time since wolf recolonisation (TWR^{Within}) (scaled and centred)	0.83 [0.64; 1.08]	-0.19 ± 0.13	0.161	0.78 [0.62; 0.99]	-0.25 ± 0.12	0.041	12.77	0.012			
Season (summer)	0.55 [0.48; 0.63]	-0.60 ± 0.07	-	1.53 [1.35; 1.73]	0.42 ± 0.06	-	-	-			
Year (2023)	1.47 [0.93; 2.30]	0.38 ± 0.23	-	1.17 [0.79; 1.75]	0.16 ± 0.20	-	-4.27	1.000			
Tree cover density (TCD) (scaled and centred)	1.28 [1.05; 1.56]	0.25 ± 0.10	0.015	0.87 [0.73; 1.03]	-0.14 ± 0.09	0.112	7.40	0.025			
Slope (scaled and centred)	1.04 [0.87; 1.26]	0.04 ± 0.09	-	0.92 [0.78; 1.08]	-0.09 ± 0.08	-	1.30	0.521			
Distance from human settlements (distHumSett) (scaled and centred)	1.45 [1.19; 1.76]	0.37 ± 0.10	< 0.001	0.91 [0.77; 1.08]	-0.09 ± 0.09	0.303	12.21	0.002			
Density cumulated outdoor activity Index (dCOI) (scaled and centred)	0.76 [0.63; 0.91]	-0.28 ± 0.09	0.004	1.22 [1.05; 1.40]	0.20 ± 0.07	0.007	13.88	< 0.001			
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>											
(Intercept)	1.83 [0.88; 3.77]	0.60 ± 0.37	0.103	0.44 [0.26; 0.73]	-0.82 ± 0.26	0.001	-	-	117	2,439	0.22
Between-site TWR (scaled and centred) × Season (summer)	1.06 [0.86; 1.31]	0.06 ± 0.11	-	0.74 [0.55; 1.01]	-0.29 ± 0.16	-	5.83	0.054			

Dielactivity ~ TWR ^{Between} + TWR ^{Within} + (TWR ^{Between} + TWR ^{Within}) × Season + Season + Year + TCD + Slope + distHumSett + dCOI + 1 site + 1 gridcell										
Predictors	Day			Night			χ^2	p_{RT}	Gridcells	Obs.
	OR [95% CI]	$\beta \pm \text{SE}$	p_{Wald}	OR [95% CI]	$\beta \pm \text{SE}$	p_{Wald}				
Within-site TWR (scaled and centered) × season (summer)	0.84 [0.68; 1.05]	-0.17 ± 0.11	-	1.02 [0.76; 1.37]	0.02 ± 0.15	-	3.20	0.072		
Between-site variation in time since wolf recolonisation (TWR ^{Between}) (scaled and centered)	0.94 [0.44; 2.03]	-0.06 ± 0.39	-	1.45 [0.89; 2.38]	0.38 ± 0.25	-	6.65	0.156		
Within-site variation in time since wolf recolonisation (TWR ^{Within}) (scaled and centered)	0.98 [0.74; 1.29]	-0.02 ± 0.14	-	1.05 [0.73; 1.51]	0.05 ± 0.19	-	6.05	0.195		
Season (summer)	0.66 [0.54; 0.81]	-0.41 ± 0.11	< 0.001	1.82 [1.37; 2.43]	0.60 ± 0.15	< 0.001	59.29	< 0.001		
Year (2023)	1.22 [0.81; 1.82]	0.20 ± 0.21	-	0.76 [0.46; 1.27]	-0.27 ± 0.26	-	3.54	0.171		
Tree cover density (TCD) (scaled and centered)	1.15 [1.00; 1.32]	0.14 ± 0.07	0.054	0.91 [0.79; 1.06]	-0.09 ± 0.26	0.226	7.87	0.020		
Slope (scaled and centered)	1.07 [0.94; 1.23]	0.07 ± 0.10	0.313	0.84 [0.72; 0.97]	-0.18 ± 0.08	0.019	8.25	0.016		
Distance from human settlements (distHumSett) (scaled and centered)	0.99 [0.85; 1.14]	-0.01 ± 0.08	-	1.04 [0.89; 1.21]	0.04 ± 0.08	-	0.31	0.857		
Density cumulated outdoor activity index (dCOI) (scaled and centered)	0.89 [0.75; 1.06]	-0.11 ± 0.09	-	1.05 [0.88; 1.25]	0.05 ± 0.09	-	1.90	0.388		
Alpine chamois <i>Rupicapra rupicapra</i>										
(Intercept)	2.77 [1.54; 5.01]	1.02 ± 0.30	0.001	0.24 [0.11; 0.53]	-1.42 ± 0.40	< 0.001	-	-	102	1,085
Between-site TWR (scaled and centered) × Season (summer)	1.25 [0.92; 1.70]	0.22 ± 0.16	-	1.40 [0.80; 2.45]	0.34 ± 0.28	-	-0.78	1.000		0.50
Within-site TWR (scaled and centered) × Season (summer)	1.11 [0.82; 1.49]	0.1 ± 0.15	-	0.93 [0.54; 1.60]	-0.07 ± 0.28	-	0.73	0.694		
Between-site variation in time since wolf recolonisation (TWR ^{Between}) (scaled and centered)	1.09 [0.70; 1.69]	0.08 ± 0.023	-	0.74 [0.43; 1.26]	-0.31 ± 0.27	-	6.72	0.152		

Table 1. Continued.

Dielactivity ~ TWR ^{Between} + TWR ^{Within} + (TWR ^{Between} + TWR ^{Within}) × Season + Season + Year + TCD + Slope + distHumSett + dCOI + 1 site + 1 gridcell										
Predictors	Day			Night			χ^2	p_{RT}	Gridcells	Obs.
	OR [95% CI]	$\beta \pm \text{SE}$	p_{Wald}	OR [95% CI]	$\beta \pm \text{SE}$	p_{Wald}				
Within-site variation in time since wolf recolonisation (TWR ^{Within}) (scaled and centered)	1.04 [0.71; 1.52]	0.04 ± 0.19	-	1.22 [0.59; 2.54]	0.20 ± 0.37	-	1.00	0.909		
Season (summer)	0.94 [0.70; 1.27]	-0.06 ± 0.15	-	1.76 [1.03; 3.01]	0.57 ± 0.27	-	5.93	0.431		
Year (2023)	0.89 [0.45; 1.78]	-0.11 ± 0.35	-	0.67 [0.20; 2.20]	-0.41 ± 0.61	-	0.35	0.837		
Tree cover density (TCD) (scaled and centered)	1.16 [0.93; 1.46]	0.15 ± 0.11	-	1.19 [0.88; 1.61]	0.17 ± 0.16	-	-1.24	1.000		
Slope (scaled and centered)	0.92 [0.75; 1.12]	-0.09 ± 0.10	-	1.23 [0.91; 1.66]	0.21 ± 0.15	-	3.71	0.157		
Distance from human settlements (distHumSett) (scaled and centered)	0.95 [0.77; 1.17]	-0.06 ± 0.11	-	0.94 [0.69; 1.28]	-0.06 ± 0.16	-	0.34	0.843		
Density cumulated outdoor activity index (dCOI) (scaled and centered)	0.77 [0.63; 0.93]	-0.27 ± 0.10	0.006	1.23 [0.96; 1.58]	0.21 ± 0.13	0.099	11.68	0.003		

RESULTATS

Critère temporel pour déterminer l'indépendance des événements enregistrés par les pièges photographiques

Le déploiement des pièges photographiques a permis d'enregistrer 43 906 « jours-caméra » effectifs, ce qui a donné lieu à un total de 184 649 observations d'ongulés, 507 observations de loups et 19 638 observations d'humains (à l'exclusion des opérateurs de terrain). Nous avons estimé que des images consécutives de cerfs élaphe, de chevreuils et de chamois étaient très probablement indépendantes si elles étaient séparées par au moins environ 21, 16 et 20 minutes, respectivement (informations complémentaires). Après avoir regroupé les images consécutives en événements indépendants sur la base de ce critère temporel spécifique à chaque espèce, nous avons obtenu 11 616 événements indépendants de détection de cerfs élaphe, 3 658 événements indépendants de détection de chevreuils et 1 487 événements indépendants de détection de chamois sur l'ensemble de la période d'étude. En automne plus précisément, nous avons obtenu 4 275 événements indépendants de

capture de cerfs élaphe, 1 219 événements indépendants de capture de chevreuils et 402 événements indépendants de capture de chamois.

Tableau 2. Rapports de cotes avec intervalles de confiance à 95% et estimations de β avec erreurs-types pour l'activité diurne (jour par rapport au crépuscule) et l'activité nocturne (nuit par rapport au crépuscule) du cerf élaphe, du chevreuil et du chamois des Alpes en automne, en fonction de différents scénarios de risque(s) létal(aux) (référence : loup uniquement) et de la densité du couvert forestier. La significativité globale de chaque prédicteur a été évaluée à l'aide de tests χ^2 du rapport de vraisemblance pour des modèles imbriqués (χ^2 , p_{LRT}). Lorsqu'un prédicteur améliorait significativement l'ajustement du modèle ($p < 0,05$), les valeurs p de Wald spécifiques à chaque niveau (p_{Wald}) pour les catégories par rapport à la référence sont indiquées. Les effets significatifs ($p < 0,05$) sont mis en évidence en gras. Les colonnes situées à l'extrême droite indiquent le nombre de cellules de la grille dans lesquelles chaque espèce a été observée, le nombre total d'observations et le pseudo- R^2 de Nagelkerke (Nagelkerke 1991). La formule des modèles est indiquée dans la première ligne du tableau

Dielactivity ~ Lethalrisk + TCD + 1 area + 1 gridcell + 1 year											
Predictors	Day			Night			χ^2	p_{LRT}	Gridcells	Obs.	Nagelkerke's pseudo- R^2
	OR [95% CI]	$\beta \pm SE$	p_{Wald}	OR [95% CI]	$\beta \pm SE$	p_{Wald}					
Red deer <i>Cervus elaphus</i>											
(Intercept)	0.73 [0.40; 1.31]	-0.32 $\pm$ 0.30	0.287	0.92 [0.42; 1.99]	-0.09 $\pm$ 0.39	0.828	-	-	146	4275	0.30
Lethal risk (none)	0.45 [0.21; 0.97]	-0.80 $\pm$ 0.39	0.041	0.94 [0.38; 2.28]	-0.07 $\pm$ 0.46	0.884	16.55	0.002			
Lethal risk (wolf and hunting)	0.58 [0.34; 0.97]	-0.55 $\pm$ 0.26	0.039	1.84 [1.14; 2.95]	0.61 $\pm$ 0.24	0.012					
Tree cover density (TCD) (scaled and centred)	1.08 [0.88; 1.31]	0.07 $\pm$ 0.10	-	1.02 [0.86; 1.22]	0.02 $\pm$ 0.09	-	-1.04	1.000			
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>											
(Intercept)	1.75 [0.86; 3.53]	0.56 $\pm$ 0.36	0.121	1.01 [0.50; 2.01]	0.01 $\pm$ 0.35	0.987	-	-	99	1219	0.10
Lethal risk (none)	0.67 [0.30; 1.51]	-0.40 $\pm$ 0.41	0.335	0.90 [0.40; 2.03]	-0.11 $\pm$ 0.41	0.798	11.36	0.023			
Lethal risk (wolf and hunting)	0.38 [0.19; 0.73]	-0.98 $\pm$ 0.34	0.004	1.09 [0.56; 2.11]	0.09 $\pm$ 0.34	0.798					
Tree cover density (TCD) (scaled and centred)	1.08 [0.86; 1.36]	0.08 $\pm$ 0.12	-	1.02 [0.82; 1.28]	0.02 $\pm$ 0.11	-	-4.36	1.000			
Alpine chamois <i>Rupicapra rupicapra</i>											
(Intercept)	1.71 [0.66; 4.42]	0.53 $\pm$ 0.48	0.270	0.58 [0.21; 1.60]	-0.54 $\pm$ 0.51	0.293	-	-	58	402	0.17
Lethal risk (none)	0.63 [0.20; 1.96]	-0.46 $\pm$ 0.58	-	1.14 [0.35; 3.74]	0.13 $\pm$ 0.60	-	-0.77	1.000			
Lethal risk (wolf and hunting)	1.10 [0.35; 3.40]	0.09 $\pm$ 0.58	-	1.34 [0.37; 4.88]	0.29 $\pm$ 0.66	-					
Tree cover density (TCD) (scaled and centred)	0.94 [0.61; 1.43]	-0.07 $\pm$ 0.22	-	0.91 [0.56; 1.46]	-0.10 $\pm$ 0.24	-	-1.57	1.000			

Répartition de l'activité diurne en fonction du temps écoulé depuis l'établissement des loups et des pressions anthropiques (printemps et été, H1 et H3)

Le cerf élaphe présentait une diurnalité estivale plus élevée sur les sites où la recolonisation par le loup remontait à plus longtemps ($\beta \pm SE = 0,14 \pm 0,07$, $p_{Wald} = 0,039$), ce qui correspond à une augmentation moyenne de 6,6% de la diurnalité entre des sites présentant un écart de cinq ans dans l'histoire de l'implantation du loup (Fig. 3A). Au sein des sites, les cerfs élaphe ont réduit leur activité nocturne à mesure que l'établissement local du loup progressait ($\beta \pm SE = -0,25 \pm 0,12$, $p_{Wald} = 0,041$), l'activité nocturne diminuant en moyenne de 4,9% par an (Fig. 3D). **En revanche, les chevreuils et les chamois n'ont pas présenté de changements significatifs dans leur activité diurne et nocturne liés à l'implantation des loups, ni entre les sites ni au sein de ceux-ci** (Fig. 3B-C, E-F). Le terme d'effet fixe pour les années n'a pas montré d'impact significatif des fluctuations annuelles générales sur l'activité diurne et nocturne des ongulés. **Dans l'ensemble**, les chevreuils étaient plus nocturnes ($\beta \pm SE = 0,60 \pm 0,15$, $p_{Wald} < 0,001$) et moins diurnes ($\beta \pm SE = -0,41 \pm 0,11$, $p_{Wald} < 0,001$) en été qu'au printemps, et ils étaient moins nocturnes sur les pentes plus raides ($\beta \pm SE = -0,18 \pm 0,08$, $p_{Wald} = 0,019$). Les cerfs élaphe étaient plus diurnes dans les zones à forte densité de couvert forestier ($\beta \pm SE = 0,25 \pm 0,10$, $p_{Wald} = 0,015$) et dans les zones plus éloignées des zones d'habitation humaines ($\beta \pm SE = 0,37 \pm 0,10$, $p_{Wald} < 0,001$). Les cerfs élaphe étaient moins diurnes et plus nocturnes dans les zones où l'activité de plein air était intense ($\beta \pm SE = -0,28 \pm 0,09$, $p_{Wald} = 0,004$ et $\beta \pm SE = 0,20 \pm 0,07$, $p_{Wald} = 0,007$). **Les chamois étaient eux aussi moins diurnes dans ces zones fortement perturbées** ($p_{cham} \pm SE = -0,27 \pm 0,10$,

$p_{Wlad} = 0,006$). Les résultats complets du modèle sont présentés dans le **Tableau 1**, et les effets environnementaux et anthropiques peuvent être visualisés dans les informations complémentaires.

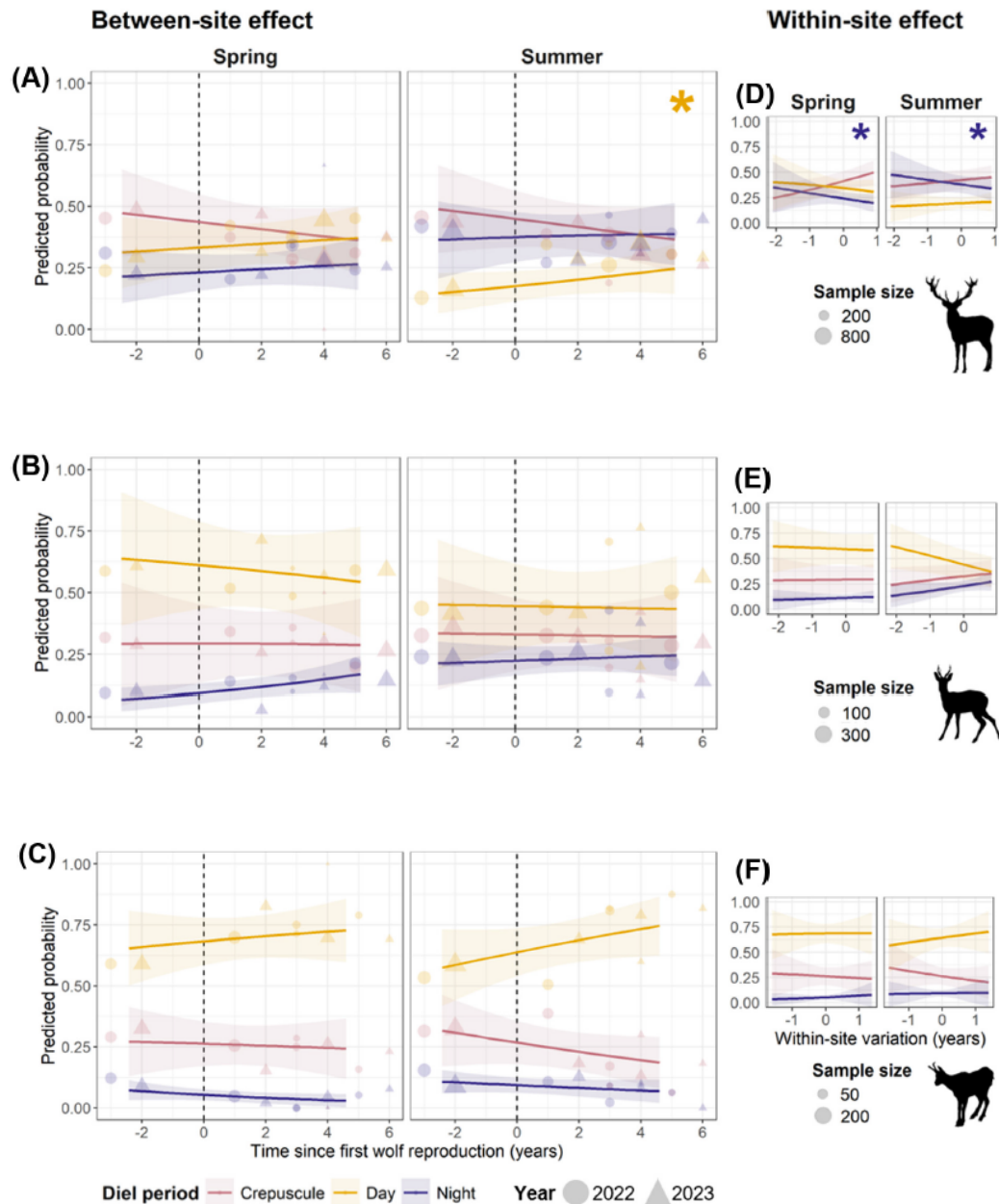


Figure 3. Probabilités prévues (à l'aide du package R « emmeans » ; Lenth et al. 2024) de la crépusculité (rose), de la diurnité (jaune) et de la nocturnité (bleu), en fonction des variations inter-sites (A–C) et intra-sites (D–F) du temps écoulé depuis l’implantation du loup, par saison, pour (A, D) le cerf élaphe, (B, E) le chevreuil et (C, F) chamois des Alpes. Lignes avec zones ombrées : prévisions du modèle (effet moyen avec intervalles de confiance à 95%) ; points et triangles : proportions observées respectivement en 2022 et 2023 (la taille des symboles indiquant le nombre relatif d’observations). (A)–(C) : 0 pour l’année de la première reproduction des loups (ligne pointillée verticale), valeurs négatives pour les années antérieures à la reproduction des loups. (D)–(F) : l’axe des x représente les écarts par rapport à la durée moyenne écoulée depuis la première reproduction des loups sur chaque site, 0 correspondant à la moyenne spécifique au site sur l’ensemble de la période d’étude. Tous les graphiques : un astérisque (*) indique un effet significatif de la durée écoulée depuis l’établissement des loups sur les probabilités prédites d’activité diurne à un niveau de signification $\alpha = 0,05$.

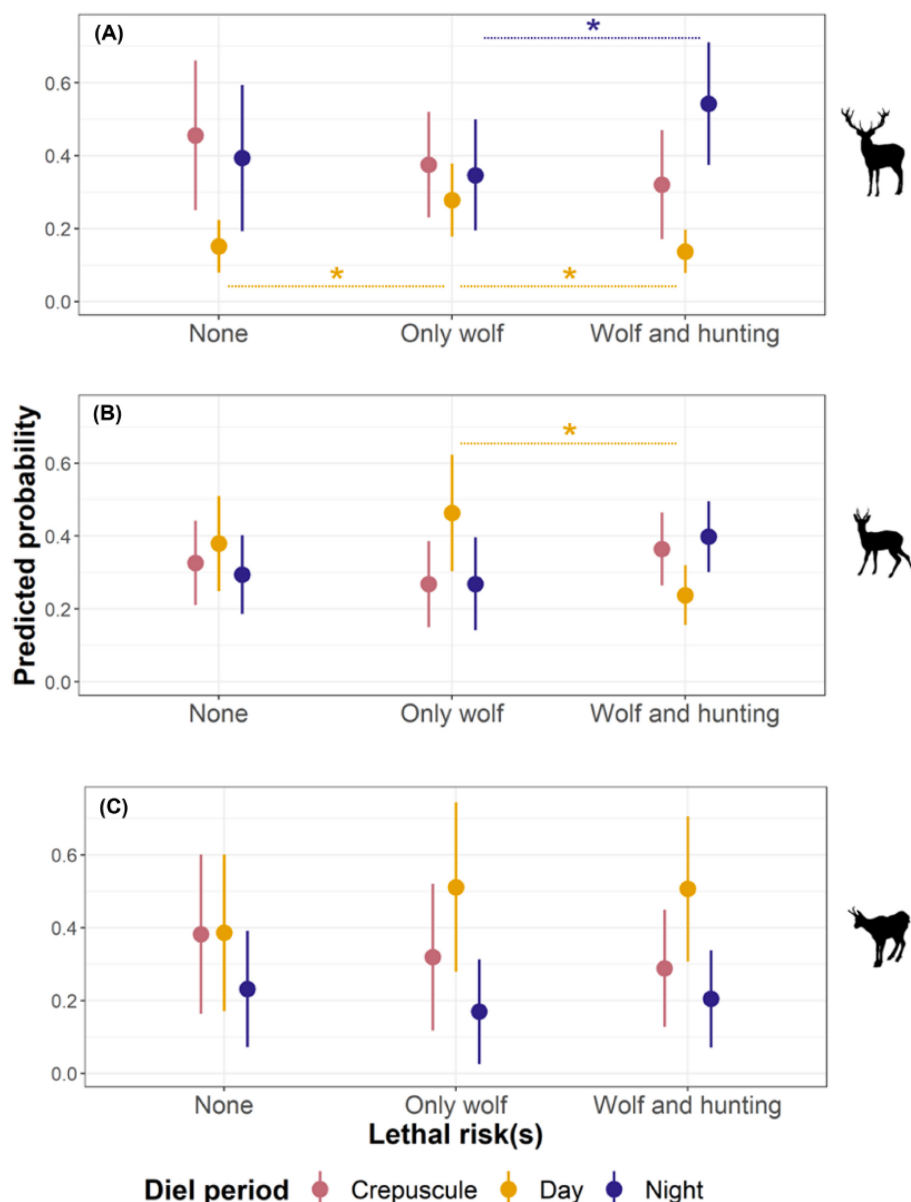


Figure 4. Probabilités prévues (avec des intervalles de confiance à 95% ; à l'aide du package R « emmeans » ; Lenth et al. 2024) de la crépusculité (rose), de la diurnité (jaune) et de la nocturnité (bleu) chez (A) le cerf élaphe, (B) le chevreuil et (C) le chamois des Alpes, en réponse à l'absence de risque léthal, à la présence de loups uniquement, ou à la présence de loups et de chasseurs. Un astérisque (*) indique un effet significatif du scénario de risque léthal sur les probabilités prédites d'activité diurne et nocturne à $\alpha = 0,05$, par rapport au scénario de référence (« Loups uniquement »)

Répartition de l'activité diurne en réponse à des risques mortels susceptibles de coexister pendant la saison de chasse (H2 et H3)

Pendant la période de chasse automnale, les cerfs élaphe étaient significativement moins diurnes à la fois là où les loups et les chasseurs étaient absents ($\beta \pm SE = -0,80 \pm 0,39$, $p_{Wlad} = 0,041$; probabilité de diurnalité $P_{diurnalité} = 15,1\%$ en moyenne) que là où ils coexistaient ($\beta \pm SE = -0,55 \pm 0,26$, $p_{Wlad} = 0,039$; $P_{diurnalité} = 13,7\%$), par rapport aux zones où les loups étaient présents mais les chasseurs absents ($P_{diurnalité} = 27,8\%$; Fig. 4A). Les cerfs élaphe étaient également significativement plus nocturnes en présence supplémentaire de chasseurs ($\beta \pm SE = 0,61 \pm 0,24$, $p_{Wlad} = 0,012$), avec des probabilités moyennes de nocturnité $P_{nocturnité} = 39,3\%$ en l'absence de loups et de chasseurs, de 34,6% là où seuls les loups étaient présents, et de 54,2% là où les deux étaient présents (Fig. 4). Les chevreuils n'ont réagi qu'à la présence

de chasseurs ($\beta \pm SE = -0,98 \pm 0,34$, $p_{Wlad} = 0,004$), leur $P_{diurnité}$ moyenne diminuant à 23,8% en présence à la fois de loups et de chasseurs, contre 38,0% en l'absence des deux et 46,3% en présence des seuls loups (Fig. 4B). **En revanche**, l'activité diurne des chamois n'a pas été affectée par le contexte de risque léthal (Fig. 4C). Les résultats complets du modèle sont présentés dans le Tableau 2.

DISCUSSION

Les ongulés jouent un rôle central dans les écosystèmes, en tant que proies, consommateurs primaires et acteurs du cycle des nutriments (Pringle et al. 2023, Trepel et al. 2024). Il est donc essentiel de comprendre leurs réactions comportementales face aux chasseurs et au retour des grands carnivores pour appréhender comment la dynamique des écosystèmes peut évoluer dans les paysages anthropiques en cours de renaturation (Dorresteijn et al. 2015, Kuijper et al. 2016, Ausilio et al. 2021, Rahman et Candolin 2022). Nos résultats montrent que le rétablissement naturel des loups en présence de pressions humaines peut entraîner des changements dans l'activité diurne-nocturne au sein d'une communauté de grands herbivores, et que le risque léthal supplémentaire lié aux chasseurs humains peut modifier considérablement l'issue de ce compromis diurne-nocturne. **Confirmant en partie** notre première hypothèse (H1), **le cerf élaphe a présenté une diurnalité estivale plus élevée sur les sites ayant une histoire plus longue de recolonisation par les loups** (+6,6% par différence de 5 ans ; Fig. 3A), et au sein même des sites, ils ont réduit leur nocturnalité à mesure que la présence locale de loups augmentait au fil du temps (-4,9% par an ; Fig. 3D).

Cette augmentation de la diurnalité s'est principalement produite dans les zones moins perturbées et plus éloignées des infrastructures (Tableau 1), ce qui suggère un « **effet de protection diurne** » concomitant à un évitement spatial à petite échelle. Il est intéressant de noter que, pendant la période de chasse automnale, cet « effet de protection diurne » a disparu là où la chasse humaine avait lieu (Fig. 4A ; confirmation de l'hypothèse H2). **Le chevreuil n'a pas réagi à la recolonisation par les loups, mais a réduit sa diurnalité en présence de chasse humaine** (H2 ; Fig. 4B). **Les chamois n'ont montré aucune réponse diurne aux loups ou à la chasse, mais ont évité spatialement l'activité humaine pendant la journée.** Les différences de réponses diurnes entre ces trois espèces d'ongulés sympatriques reflètent probablement une combinaison de traits spécifiques à chaque espèce, tels que le généralisme écologique (H3), et l'efficacité relative des changements d'activité diurne en tant que stratégie anti-prédateur, qui peut dépendre de la taille corporelle, de la sociabilité ou du risque perçu lié aux loups et aux humains.

Changements d'activité diurne et nocturne du cerf élaphe moins d'une décennie après la recolonisation par les loups

Compte tenu du schéma d'activité typiquement nocturne des loups (Merrill et Mech 2003) (Informations complémentaires), une diminution de l'activité nocturne ou une augmentation de l'activité diurne peuvent constituer des stratégies d'adaptation pour les espèces proies visant à minimiser les probabilités de rencontre. Nos résultats, observés moins d'une décennie après la recolonisation progressive par les loups (intervalle entre sites < 8 ans, intervalle au sein d'un même site < 3 ans), suggèrent que les **réponses** diurnes et nocturnes pourraient constituer une stratégie comportementale précoce pour les ongulés confrontés à de nouvelles menaces (Lazzeri et al. 2024, Mirante et al. 2024). Ces **réponses** pourraient

refléter une plasticité comportementale, ainsi que la capacité cognitive à traiter les indices liés aux prédateurs (et/ou les signaux et indices sociaux ; Dall et al. 2005), à anticiper les schémas diurnes de risque (Bosiger et al. 2012) et à adopter de manière constante au fil du temps des comportements adaptatifs anti-prédateurs (Bracis et al. 2018, Heathcote et al. 2023). Compte tenu des contraintes biologiques pesant sur les schémas d'activité diurnes et nocturnes (Kronfeld-Schor et Dayan 2003), nous nous attendons toutefois à ce que les niveaux de diurnalité du cerf élaphe se stabilisent dans un avenir proche, une fois qu'un niveau optimal conciliant l'évitement des prédateurs, l'acquisition de ressources et d'autres besoins biologiques aura été atteint.

Réactivité antipredatrice (diurne) variée au sein d'une communauté d'ongulés

Les traits spécifiques à chaque espèce expliquent probablement une partie, mais pas la totalité, des différences observées entre les ongulés en matière de réactivité face à la recolonisation par le loup. Nous avons notamment testé le généralisme écologique en tant que trait spécifique à l'espèce, qui est couramment associé à une plus grande plasticité comportementale (Gabriel et al. 2005, Sih et al. 2011). **Le cerf élaphe présentait une diurnalité de base plus faible que le chevreuil et le chamois (Fig. 3), ce qui a pu lui permettre une plus grande flexibilité dans les changements de diurnalité.** Le transfert de connaissances au niveau de la harde pourrait en outre conférer des avantages adaptatifs pour faire face à la recolonisation par de grands carnivores (Aureli et al. 2008, Caicoya et al. 2021). **Les chevreuils, en revanche, sont solitaires et plus insaisissables que les cerfs élaphe : leur absence de réponse diurne pourrait être liée à la mise en œuvre d'autres stratégies anti-prédateurs à différentes échelles spatio-temporelles, telles qu'une vigilance accrue ou une utilisation modifiée de l'espace** (Benhaïem et al. 2008, Ecard et al. 2017). **Par ailleurs,** en tant qu'animal se nourrissant principalement de concentrés et nécessitant des repas fréquents (Hofmann 1989), la **flexibilité** diurne du chevreuil pourrait être plus limitée que celle des animaux à alimentation mixte. Pourtant, les populations de chevreuils coexistant avec le lynx (qui en fait principalement sa proie) ont montré une activité diurne plus élevée (Bonnot et al. 2020) – ce qui suggère que la coévolution proie-prédateur joue un rôle dans le façonnement des réponses actuelles des proies (Abom et Schwarzkopf 2016). **Enfin, si des contraintes physiologiques limitent l'activité diurne des chamois alpins (par exemple, l'exposition à la chaleur ; Mason et al. 2014, Thel et al. 2024), ceux-ci peuvent alors recourir à d'autres stratégies anti-prédationnelles, telles que la sélection de l'habitat** (par exemple, les pentes raides ; von Elsner-Shack 1985, Anderwald et al. 2024). **Cependant,** nos conclusions concernant cette espèce peuvent également être limitées par l'échantillonnage restreint dans les prairies escarpées de haute altitude en raison de contraintes logistiques (Informations complémentaires).

Les loups sont des carnivores opportunistes (Newsome et al. 2016) qui ciblent des proies à **forte rentabilité** (Mech et Boitani 2007 ; voir la théorie de la recherche optimale de nourriture ; Emlen 1966, MacArthur et Pianka 1966). La rentabilité des proies (apport calorique, vulnérabilité, densité, facilité de capture, etc.) peut être modifiée par la prédation, créant ainsi des **rétroactions** entre les décisions de recherche de nourriture des prédateurs et les réponses anti-prédatrices des proies (Prokopenko et al. 2023). Dans les Alpes, les loups se nourrissent principalement de cerfs (Gazzola et al. 2005, Marucco et al. 2008), bien qu'une dépendance principale vis-à-vis des chamois ait également été signalée (Palmegiani et al. 2013). **Sur nos sites d'étude, des résultats préliminaires suggèrent que le cerf élaphe**

représentait 53 à 60% du régime alimentaire des loups (Ferretti, non publié), ce qui pourrait expliquer leur réactivité comportementale plus marquée (Stapley 2003, Lazzeri et al. 2024).

Cependant, se concentrer uniquement sur le régime alimentaire des prédateurs limite la compréhension du **comportement** des proies (Creel et Christianson 2008) ; la densité des proies, les variations de leur vulnérabilité et les interactions indirectes (Abrams et Matsuda 1993, Matsuda et al. 1993), telles que la concurrence apparente (Holt 1977, Holt et Kotler 1987) ou le changement de proie (Murdoch 1969, Garrott et al. 2007), influencent également la **perception du risque** et la sélectivité des prédateurs. Ces dynamiques complexes sont souvent étudiées empiriquement du point de vue du prédateur (Becker et al. 2008, Mattioli et al. 2011, Tallian et al. 2017), mais rarement du point de vue de la proie et des facteurs qui déterminent ses décisions anti-prédateurs (voir toutefois Brown et al. 1999 pour la théorie).

En analysant les réponses simultanées au sein d'une guildes de proies exposée à la recolonisation par des prédateurs, notre étude fournit une base pour discuter des mécanismes comportementaux reliant les réponses anti-prédateurs aux traits des espèces. Des travaux futurs devraient intégrer davantage d'informations spécifiques aux espèces, telles que la densité des proies et l'impact des prédateurs, mais aussi les interactions intra-guilde, afin de tester rigoureusement ces dynamiques.

« Effet de bouclier humain diurne » ... mais aussi évitement des humains

Les cerfs élaphe avaient tendance à être globalement moins diurnes et plus crépusculaires/nocturnes en été qu'au printemps (Fig. 3A). Cette diurnalité estivale plus faible pourrait s'expliquer par des conditions plus chaudes (Berger et al. 2002) et par une perturbation humaine accrue (Georgi et Schröder 1983), l'activité touristique dans les Alpes atteignant son pic au cours de cette saison (Robira et al. 2022). À mesure que les loups revenaient dans une zone et que leur présence se stabilisait, la diurnité estivale des cerfs élaphe augmentait progressivement (Fig. 3A), ce qui confirme l'émergence d'un « effet de bouclier diurne ». En raison de leur biologie et de leur histoire d'extirpation, les loups continuent d'éviter temporairement les humains (Sunde et al. 2024) (informations complémentaires), offrant ainsi aux proies un refuge diurne. Les **cerfs élaphe** ont continué à éviter spatialement les zones d'habitation et les aires de loisirs tout en tirant parti de ce refuge diurne. Ces résultats viennent renforcer l'hypothèse selon laquelle les adaptations comportementales des proies à l'échelle diurne peuvent offrir des solutions dans des environnements à risques multiples (Lone et al. 2017, Kohl et al. 2018, Palmer et al. 2022). En raison de la nature multidimensionnelle des perturbations humaines (Sih et al. 2011), on peut s'attendre à des mécanismes complexes d'évitement et d'attraction entre les prédateurs, les espèces proies, les éléments anthropiques du paysage et/ou l'activité humaine (Murphy et al. 2021, Van Scoyoc et al. 2023). En Scandinavie, il a été suggéré que les réactions des élan face à la recolonisation par les loups étaient éclipsées par les activités humaines (Sand et al. 2006, Gicquel et al. 2020, Ausilio et al. 2021). **Conformément à cela**, nous avons constaté une forte réaction face aux humains chez les ongulés alpins, mais nous avons également détecté des ajustements comportementaux précoces et progressifs face aux loups. Les effets descendants, tels que les changements dans l'abondance des proies et les dégâts causés par l'abrutissement, peuvent mettre plus de temps à se manifester que des changements comportementaux plus simples comme les modifications de l'activité diurne et nocturne.

En automne, nous avons constaté que la chasse pratiquée par l'homme pouvait modifier radicalement l'issue du compromis diurne-nocturne. Le cerf élaphe a manifesté une « préférence diurne » claire pour les humains non mortels par rapport aux loups, mais également une « préférence diurne pour les loups par rapport aux chasseurs humains » (Fig. 4A), illustrant ainsi une hiérarchie de la peur (Rigoudy et al. 2022). Le chevreuil, bien qu'insensible à la recolonisation par les loups (Fig. 3B), a réagi à la chasse humaine en réduisant sa diurnalité (Fig. 4B). Ces résultats viennent étayer des études comparatives sur la plasticité diurne dans des contextes de chasse et des densités de prédateurs variables (Cunningham et al. 2019), montrant une dominance marquée des effets liés à la chasse (Crosmarty et al. 2012, Bonnot et al. 2020). Au-delà des décalages diurnes, une vigilance plus marquée envers les humains qu'envers les grands carnivores a été observée chez le cerf élaphe (Proudman et al. 2021) et le cerf wapiti (*Cervus canadensis*) (Ciuti et al. 2012), reflétant probablement la nécessité de réagir de manière proactive face à ce « super-prédateur » hautement efficace (Darimont et al. 2015, Montgomery et al. 2020, 2022) ou à la plus grande prévisibilité spatio-temporelle des chasseurs humains pendant les saisons de chasse (Proffitt et al. 2009). Conformément à ces résultats, une analyse complémentaire des sites situés à la limite du parc (sites 2-3 ; Fig. 1) montre que l'activité diurne dans les zones chassées fluctue fortement au moment du début de la chasse, tandis qu'elle reste plus stable ou évolue plus progressivement dans les zones protégées (informations complémentaires), illustrant ainsi comment la chasse humaine structure le comportement des ongulés (Rempfler et al. 2025).

Une plasticité diurne marquée au sein d'une communauté d'ongulés

Jusqu'à récemment, on pensait que la plasticité diurne chez les animaux sauvages était limitée par des rythmes endogènes (Kronfeld-Schor et Dayan 2003), mais elle est depuis de plus en plus reconnue (Kronfeld-Schor et al. 2017) et documentée dans le contexte de changements rapides induits par l'homme (Gaynor et al. 2018, Patten et al. 2019, Burton et al. 2024). Nous montrons que de telles adaptations se produisent également en réponse à des processus naturels tels que la recolonisation par les loups dans des paysages dominés par l'homme, avec des décalages diurnes (c'est-à-dire une différence d'environ 7% dans la diurnalité sur cinq ans de recolonisation) comparables à ceux rapportés à l'échelle régionale pour les grands carnivores (par exemple, environ 6% de diurnalité chez le chevreuil avec une densité croissante de lynx en l'absence de chasse humaine ; Bonnot et al. 2020) et à l'échelle mondiale en cas de perturbation humaine (par exemple, environ 18% de nocturnalité chez Gaynor et al. 2018, environ 19% chez Burton et al. 2024).

En adoptant une approche axée sur la communauté, nous avons ici donné un premier aperçu de la diversité des stratégies antiprédatrices diurnes des espèces proies d'un même écosystème, en mettant l'accent sur les mécanismes complexes reliant la perception du risque et les réponses antiprédatrices (Gaynor et al. 2019). En prenant simultanément en compte l'évitement spatial des perturbations humaines et l'évitement diurne des chasseurs humains, nos résultats suggèrent que tous les ongulés percevaient au moins un certain niveau de risque lié aux humains (Sih et al. 2011), et que celui-ci était pris en compte lors de l'évaluation des coûts et des bénéfices liés à l'adoption de modifications comportementales face au risque récurrent lié aux prédateurs naturels (Lima et Dill 1990, Brown et al. 1999). Nous avons ainsi mis en évidence une réévaluation rapide et plastique du paysage temporel du risque chez les proies, mais avec des différences interspécifiques marquées.

Bien que nous nous soyons concentrés sur la répartition de l'activité diurne, les changements dans l'activité globale constituent une autre dimension clé de l'adaptation antiprédatrice qui mérite d'être approfondie. **De plus**, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour établir les mécanismes cognitifs et d'apprentissage sous-jacents à ces réponses, ainsi que leurs limites dans des paysages présentant des risques multiples.

Tirer parti des gradients naturels pour mettre en lumière les réponses de la faune sauvage au changement

Notre protocole quasi-expérimental, combinant des contrastes « espace-temps » et « temps-temps » le long des gradients de recolonisation par les loups, offre une occasion unique d'examiner les réponses des proies au retour naturel des prédateurs. Les études écologiques à grande échelle portant sur des phénomènes naturels permettent rarement de mener des expériences entièrement contrôlées, ce qui rend certaines limites – telles que le nombre restreint d'événements autocorrélés, une randomisation limitée et une pseudo-réplication résiduelle – presque inévitables (Hargrove et Pickering 1992). Dans notre étude, nous avons tiré parti du moment et du contexte spatial pour saisir les changements d'activité diurne et nocturne des grands herbivores le long d'un gradient de recolonisation par les loups dans un contexte de perturbation humaine.

Malgré un déploiement intensif de pièges photographiques, la combinaison de multiples contraintes dans le cadre « espace-temps » a inévitablement limité la réplication entre les sites. Le protocole « temps-temps » ne couvrait que deux ans par site, reflétant le démarrage récent du suivi et notre objectif de saisir les réponses comportementales au fur et à mesure de leur apparition en temps réel. Pour pallier ces limites, nous nous sommes appuyés sur les avancées récentes en modélisation écologique (Dee et al. 2023, Byrnes et Dee 2025, Siegel et Dee 2025), en nous inspirant de travaux méthodologiques antérieurs (Mundlak 1978, Van De Pol et Wright 2009, Wooldridge 2010) afin de renforcer nos inférences. **Plus précisément**, nous avons distingué les réponses comportementales inter-sites des réponses intra-sites, réduisant ainsi l'endogénéité liée à la conception de l'étude et offrant des perspectives complémentaires sur les changements comportementaux des proies. Cette approche soulève des questions intéressantes — par exemple, pourquoi les réponses inter-sites et intra-sites peuvent diverger (comme chez le cerf élaphe ; Fig. 3A, D) ou converger (comme chez le chamois, bien que de manière non significative ; Fig. 3C, F). De telles comparaisons peuvent aider à éclairer certaines des variations observées entre les systèmes étudiés – communément décrites comme une « dépendance au contexte » – contribuant ainsi à une compréhension plus large du rétablissement de la faune sauvage à l'échelle continentale (Kuijper et al. 2016, 2024 ; Gerber et al. 2024).

À l'avenir, la poursuite d'un suivi à long terme dans les zones de recolonisation en cours ou imminente par le loup, combinée à des études comparatives et synthétiques entre sites et régions, sera essentielle pour clarifier ces mécanismes et évaluer si les changements comportementaux se répercutent à l'échelle du paysage, y compris les dynamiques potentiellement non linéaires sur des échelles de temps plus longues, ainsi que les effets sur les niveaux trophiques inférieurs (Dorresteijn et al. 2015, Kuijper et al. 2016, Ausilio et al. 2021).

References

- Abom, R. and Schwarzkopf, L. 2016. Differential behavioural flexibility in response to predation risk in native and introduced tropical savannah rodents. – *Anim. Behav.* 122: 117–124.
- Abrams, P. and Matsuda, H. 1993. Effects of adaptive predatory and anti-predator behaviour in a two-prey-one-predator system. – *Evol. Ecol.* 7: 312–326.
- Åkesson, M., Svensson, L., Flagstad, Ø., Wabakken, P. and Frank, J. 2022. Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. – *J. Wildl. Manage.* 86: e22206.
- Anderwald, P., Buchmann, S., Rempfler, T. and Filli, F. 2024. Weather-dependent changes in habitat use by Alpine chamois. – *Mov. Ecol.* 12: 3.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Fiore, A., Dunbar, R., Henzi, S., Holekamp, K., Korstjens, A., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. and Schaik, C. 2008. Fission–fusion dynamics: new research frameworks. – *Curr. Anthropol.* 49: 627–654.
- Ausilio, G., Sand, H., Månsson, J., Mathisen, K. M. and Wikenros, C. 2021. Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: the potential for trophic cascades is context-dependent. – *Front. Ecol. Evol.* 8: 577963.
- Bassing, S. B., Ho, C. and Gardner, B. 2024. Anthropogenic activities influence spatiotemporal patterns of predator–prey interactions. – *Global Ecol. Conserv.* 53: e03017.
- Becker, M. S., Garrott, R. A., White, P. J., Gower, C. N., Bergman, E. J. and Jaffe, R. 2008. Chapter 16: Wolf prey selection in an elk–bison system: choice or circumstance? – In: Garrott, R. A., White, P. J. and Watson, G. R. (eds), *Terrestrial ecology. The ecology of large mammals in central Yellowstone*. – Elsevier, pp. 305–337.
- Benhaïem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A. J. M., Morellet, N. and Verheyden, H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. – *Anim. Behav.* 76: 611–618.
- Berger, A., Scheibe, K.-M., Brelurut, A., Schober, F. and Streich, W. J. 2002. Seasonal variation of diurnal and ultradian rhythms in red deer. – *Biol. Rhythm Res.* 33: 237–253.
- Berger, J. 1999. Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. – *Proc. R. Soc. B* 266: 2261–2267.
- Berger, J. 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. – *Biol. Lett.* 3: 620–623.
- Berger, J., Swenson, J. E. and Persson, I. L. 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. – *Science* 291: 1036–1039.
- Blumstein, D. T. 2006. The multipredator hypothesis and the evolutionary persistence of antipredator behavior. – *Ethology* 112: 209–217.
- 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. and 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.
- Bosiger, Y. J., Lonnstedt, O. M., McCormick, M. I. and Ferrari, M. C. O. 2012. Learning temporal patterns of risk in a predator-diverse environment. – *PLoS One* 7: e34535.
- Bracis, C., Gurarie, E., Rutter, J. D. and Goodwin, R. A. 2018. Remembering the good and the bad: memory-based mediation of the food–safety tradeoff in dynamic landscapes. – *Theor. Ecol.* 11: 305–319.
- Brown, J. S., Laundré, J. W. and Gurung, M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. – *J. Mammal.* 80: 385–399.
- Burton, A. C. et al. 2024. Mammal responses to global changes in human activity vary by trophic group and landscape. – *Nat. Ecol. Evol.* 8: 924–935.
- Butsic, V., Lewis, D. J., Radeloff, V. C., Baumann, M. and Kuemmerle, T. 2017. Quasi-experimental methods enable stronger inferences from observational data in ecology. – *Basic Appl. Ecol.* 19: 1–10.
- Byrnes, J. E. K. and Dee, L. E. 2025. Causal inference with observational data and unobserved confounding variables. – *Ecol. Lett.* 28: e70023.
- Calabrese, M. S. 2015. Tracce storiche della presenza del lupo in Trentino (XV–XIX secolo). – MSc thesis, Univ. degli Studi di Trento, Italy.
- Caro, T. M. and Girling, S. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals: Interspecific interactions. – Univ. Chicago Press.
- Carthey, A. J. R. and Banks, P. B. 2016. Naiveté is not forever: responses of a vulnerable native rodent to its long term alien predators. – *Oikos* 125: 918–926.
- Chamaillé-Jammes, S., Malcuit, H., Le Saout, S. and Martin, J. L. 2014. Innate threat-sensitive foraging: black-tailed deer remain more fearful of wolf than of the less dangerous black bear even after 100 years of wolf absence. – *Oecologia* 174: 1151–1158.
- Chapron, G. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. – *Science* 346: 1517–1519.
- Ciuti, S., Northrup, J. M., Muhly, T. B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J. A. and 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.
- Clinchy, M., Zanette, L. Y., Roberts, D., Suraci, J. P., Buesching, C. D., Newman, C. and Macdonald, D. W. 2016. Fear of the human “super predator” far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. – *Behav. Ecol.* 27: arw117.
- Comincini, M. 2002. L'uomo e la bestia antropofaga. Storia del lupo nell'Italia settentrionale dal XV al XIX secolo. – Unicopli.
- Corlatti, L., Bonardi, A., Bragalanti, N. and Pedrotti, L. 2019. Long-term dynamics of Alpine ungulates suggest interspecific competition. – *J. Zool.* 309: 241–249.
- Corlatti, L., Cotza, A. and Nelli, L. 2021. Linking alternative reproductive tactics and habitat selection in northern chamois. – *Ecol. Evol.* 11: 7057–7068.
- Corlatti, L., Herrero, J., Ferretti, F., Anderwald, P., García-González, R., Hammer, S. E., Nores, C., Rossi, L. and Lovari, S. 2022. Northern chamois *Rupicapra rupicapra* (Linnaeus, 1758) and southern chamois *Rupicapra pyrenaica* (Bonaparte, 1845). – In: Corlatti, L. and Zachos, F. E. (eds), *Terrestrial Cetartiodactyla*. – Springer, pp. 325–366.
- Corradini, A., Randles, M., Pedrotti, L., van Loon, E., Passoni, G., Oberosler, V., Rovero, F., Tattoni, C., Ciolli, M. and Cagnacci, F. 2021. Effects of cumulated outdoor activity on wildlife habitat use. – *Biol. Conserv.* 253: 108818.
- Corradini, A., Falcinelli, D., Pedrotti, L., Tattoni, C., Ranc, N., Bragalanti, N., Groff, C., Ciolli, M. and Cagnacci, F. 2024.

- Cagnacci, F. and Nicoloso, S. 2025. *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). – In: Loy, A., Bon, M., Di Febbraro, M., Baisero, D. and Amori, G. (eds), *Atlante dei mammiferi in Italia* (Atlas of mammals in Italy). – Edizione Belvedere, pp. 348–353.
- Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A. J. M., Morellet, N., Kjellander, P., Linnell, J. D. C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F. and Urbano, F. 2011. Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. – *Oikos* 120: 1790–1802.
- Cagnacci, F., Pedrotti, L. and Rempfler, T. 2024. Red deer: central Alps, Italy and Switzerland. – In: *Atlas of ungulate migration. Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. – Global Initiative on Ungulate Migration.*
- Caicoaya, A. L., Amici, F., Ensenyat, C. and Colell, M. 2021. Comparative cognition in three understudied ungulate species: European bison, forest buffalos and giraffes. – *Front. Zool.* 18: 30.
- and falling top-predator abundance triggers community-wide shifts in diel activity. – *Ecography* 42: 2157–2168.
- Curio, E. 1993. Proximate and developmental aspects of antipredator behavior. – In: Slater, P. J. B., Rosenblatt, J. S., Snowden, C. T. and Milinski, M. (eds), *Advances in the study of behaviour*, Vol. 22. – Academic Press, pp. 135–238.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. and Stephens, D. W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. – *Trends Ecol. Evol.* 20: 187–193.
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M. and Reimchen, T. E. 2015. The unique ecology of human predators. – *Science* 349: 858–860.
- Dee, L. E. et al. 2023. Clarifying the effect of biodiversity on productivity in natural ecosystems with longitudinal data and methods for causal inference. – *Nat. Commun.* 14: 2607.
- Doherty, T. S., Hays, G. C. and Driscoll, D. A. 2021. Human disturbance causes widespread disruption of animal movement. – *Nat. Ecol. Evol.* 5: 513–519.
- Dorresteijn, I., Schultner, J., Nimmo, D. G., Fischer, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Kehoe, L. and Ritchie, E. G. 2015. Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator-prey interactions in a human-dominated landscape. – *Proc. R. Soc. B* 282: 20151602.
- Eccard, J. A., Meißner, J. K. and Heurich, M. 2017. European roe deer increase vigilance when faced with immediate predation risk by Eurasian lynx. – *Ethology* 123: 30–40.
- Elff, M. 2022. Mclogit: multinomial logit models, with or without random effects or overdispersion. – <https://cran.r-project.org/web/packages/mclogit/index.html>.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. – *Am. Nat.* 100: 611–617.
- Ensing, E. P., Ciuti, S., De Wijs, F. A. L. M., Lentferink, D. H., Ten Hoedt, A., Boyce, M. S. and 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.
- Estes, J. A. et al. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. – *Science* 333: 301–306.
- European Environment Agency 2012. Tree cover density, copernicus land monitoring service. – <https://land.copernicus.eu/pan-european/high-resolution-layers/forests/tree-cover-density>.
- Fardell, L. L., Nano, C. E. M., Pavey, C. R. and Dickman, C. R. 2021. Small prey animal habitat use in landscapes of fear: effects of predator presence and human activity along an urban disturbance gradient. – *Front. Ecol. Evol.* 9: 750094.
- Fenn, M. G. P. and Macdonald, D. W. 1995. Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. – *J. Mammal.* 76: 130–136.
- Flecker, A. S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from Neotropical streams. – *Ecology* 73: 438–448.
- Fraker, M. E. 2009. The effect of prior experience on a prey's current perceived risk. – *Oecologia* 158: 765–774.
- Frey, S., Tejero, D., Baillie-David, K., Burton, A. C. and Fisher, J. T. 2022. Predator control alters wolf interactions with prey and competitor species over the diel cycle. – *Oikos* 2022: e08821.
- Frid, A. and Dill, L. M. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. – *Conserv. Ecol.* 6: 11.
- Gabriel, W., Luttbegg, B., Sih, A. and Tollrian, R. 2005. Environmental tolerance, heterogeneity, and the evolution of reversible plastic responses. – *Am. Nat.* 166: 339–353.
- Garrott, R. A., Bruggeman, J. E., Becker, M. S., Kalinowski, S. T. and White, P. J. 2007. Evaluating prey switching in wolf-ungulate systems. – *Ecol. Appl.* 17: 1588–1597.
- Human-induced risk drives behavioural decisions in a recovering brown bear population. – *Anim. Conserv.* 27: 753–766.
- Coss, R. G. 1999. Effects of relaxed natural selection on the evolution of behavior. – In: Foster, S. A. and Endler, J. A. (eds), *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms.* – Oxford Univ. Press.
- Courbin, N., Garel, M., Marchand, P., Duparc, A., Debeffe, L., Börger, L. and Loison, A. 2022. Interacting lethal and nonlethal human activities shape complex risk tolerance behaviors in a mountain herbivore. – *Ecol. Appl.* 32: e2640.
- Creel, S. and Christianson, D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. – *Trends Ecol. Evol.* 23: 194–201.
- Crosmary, W. G., Valeix, M., Fritz, H., Madzikanda, H. and Côté, S. D. 2012. African ungulates and their drinking problems: hunting and predation risks constrain access to water. – *Anim. Behav.* 83: 145–153.
- Cunningham, C. X., Scoleri, V., Johnson, C. N., Barmuta, L. A. and Jones, M. E. 2019. Temporal partitioning of activity: rising
- Gaynor, K. M., Hohnowski, C. E., Carter, N. H. and Brashares, J. S. 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. – *Science* 360: 1232–1235.
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E. and Brashares, J. S. 2019. Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. – *Trends Ecol. Evol.* 34: 355–368.
- Gazzola, A., Bertelli, I., Avanzinelli, E., Tolosano, A., Bertotto, P. and Apollonio, M. 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the Western Alps, Italy. – *J. Zool.* 266: 205–213.
- Gehr, B., Hofer, E. J., Pewsner, M., Ryser, A., Vimercati, E., Vogt, K. and Keller, L. F. 2018. Hunting-mediated predator facilitation and superadditive mortality in a European ungulate. – *Ecol. Evol.* 8: 109–119.
- Georgii, B. and Schröder, W. 1983. Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. – *Oecologia* 58: 238–248.
- Gerber, N., Riesch, F., Bojarska, K., Zetsche, M., Rohwer, N.-K., Signer, J., Isselstein, J., Herzog, S., Okarma, H., Kuijper, D. P. J. and Balkenhol, N. 2024. Do recolonising wolves trigger non-consumptive effects in European ecosystems? A review of evidence. – *Wildl. Biol.* 2024: e01229.
- Gicquel, M., Sand, H., Månsson, J., Wallgren, M. and Wikenros, C. 2020. Does recolonization of wolves affect moose browsing damage on young Scots pine? – *For. Ecol. Manage.* 473: 118298.
- Gompper, M. E., Belant, J. L. and Kays, R. 2015. Carnivore coexistence: America's recovery. – *Science* 347: 382–383.
- Greenberg, S., Godin, T. and Whittington, J. 2019. Design patterns for wildlife-related camera trap image analysis. – *Ecol. Evol.* 9: 13706–13730.
- Groff, C., Angeli, F., Asson, D., Bragalanti, N., Pedrotti, L. and Zanghellini, P. 2019. Rapporto grandi carnivori 2018 – large carnivore report 2018. – Servizio Foreste e fauna della Provincia Autonoma di Trento, <https://grandicarnivori.provincia.tn.it>.
- Groff, C., Angeli, F., Baggia, M., Bragalanti, N., Zanghellini, P. and Zeni, M. 2024. Rapporto grandi carnivori 2023 – large carnivore report 2023. – Servizio Foreste e fauna della Provincia Autonoma di Trento, <https://grandicarnivori.provincia.tn.it>.
- Hargrove, W. W. and Pickering, J. 1992. Pseudoreplication: a sine qua non for regional ecology. – *Landsc. Ecol.* 6: 251–258.
- Heathcote, R. J. P., Whiteside, M. A., Beardsworth, C. E., Van Horik, J. O., Laker, P. R., Toledo, S., Orchan, Y., Nathan, R. and Madden, J. R. 2023. Spatial memory predicts home range size and predation risk in pheasants. – *Nat. Ecol. Evol.* 7: 461–471.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. – *Oecologia* 78: 443–457.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. – *Theor. Popul. Biol.* 12: 197–129.
- Holt, R. D. and Kotler, B. P. 1987. Short-term apparent competition. – *Am. Nat.* 130: 412–430.
- Kaczensky, P. et al. 2024. Large carnivore distribution maps for Europe 2017–2022/23. – Dryad, <https://doi.org/10.5061/dryad.3xsj3txrc>.
- Kilgo, J. C., Labisky, R. F. and Fritzen, D. E. 1998. Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. – *Conserv. Biol.* 12: 1359–1364.
- Kohl, M. T., Stahler, D. R., Metz, M. C., Forester, J. D., Kauffman, M. J., Varley, N., White, P. J., Smith, D. W. and MacNulty, D. R. 2018. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. – *Ecol. Monogr.* 88: 638–652.

- Kronfeld-Schor, N. and Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 153–181.
- Kronfeld-Schor, N., Visser, M. E., Salis, L. and van Gils, J. A. 2017. Chronobiology of interspecific interactions in a changing world. – *Philos. Trans. R. Soc. B* 372: 20160248.
- Kuijper, D. P. J., Bubnicki, J. W., Churski, M., Mols, B. and van Hooft, P. 2015. Context dependence of risk effects: wolves and tree logs create patches of fear in an old-growth forest. – *Behav. Ecol.* 26: 1558–1568.
- Kuijper, D. P. J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K. and Cromsigt, J. P. G. M. 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. – *Proc. R. Soc. B* 283: 20161625.
- Kuijper, D. P. J., Diserens, T. A., Say-Sallaz, E., Kasper, K., Szafranska, P. A., Szweczyk, M., Stępnia, K. M. and Churski, M. 2024. Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. – *J. Appl. Ecol.* 61: 906–921.
- Lahti, D. C., Johnson, N. A., Ajie, B. C., Otto, S. P., Hendry, A. P., Blumstein, D. T., Coss, R. G., Donohue, K. and Foster, S. A. 2009. Relaxed selection in the wild. – *Trends Ecol. Evol.* 24: 487–496.
- 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. and Oli, M. K. 2023. Non-exploitative human disturbance provides shelter for prey from predator. – *Ecol. Evol.* 13: e10200.
- Laundré, J. W., Hernández, L. and Altendorf, K. B. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA – *Can. J. Zool.* 79: 1401–1409.
- Lazzeri, L., Pacini, G., Belardi, I., Fini, G., De Lillo, C. and Ferretti, F. 2024. Switch or perish? Prey–predator interactions in a Mediterranean area. – *Anim. Conserv.* 27: 830–850.
- Leighton, P. A., Horrocks, J. A. and Kramer, D. L. 2010. Conservation and the scarecrow effect: can human activity benefit threatened species by displacing predators? – *Biol. Conserv.* 143: 2156–2163.
- Lenth, R. V. et al. 2024. emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. – R package, <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>.
- Li, C., Yang, X., Ding, Y., Zhang, L., Fang, H., Tang, S. and Jiang, Z. 2011. Do Père David's deer lose memories of their ancestral predators? – *PLoS One* 6: e23623.
- Lima, S. L. and Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. – *Can. J. Zool.* 68: 619–640.
- Lone, K., Mysterud, A., Gobakken, T., Odden, J., Linnell, J. and Loe, L. E. 2017. Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. – *Oikos* 126: 624–632.
- Lüdtke, D. et al. 2024. performance: assessment of regression models performance. – R package, <https://cran.r-project.org/web/packages/performance/index.html>.
- Luque, S. and Guinet, C. 2007. A maximum likelihood approach for identifying dive bouts improves accuracy, precision and objectivity. – *Behaviour* 144: 1315–1332.
- Luque, S. P. 2024. diveMove: dive analysis and calibration. – R package, <https://cran.r-project.org/web/packages/diveMove/index.html>.
- MacArthur, R. H. and Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. – *Am. Nat.* 100: 603–609.
- Mao, J. S., Boyce, M. S., Smith, D. W., Singer, F. J., Vales, D. J., Vore, J. M. and Merrill, E. H. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. – *J. Wildl. Manage.* 69: 1691–1707.
- Marsoner, T., Simion, H., Giombini, V., Egarter Vigl, L. and Can-diago, S. 2023. A detailed land use/land cover map for the European Alps macro region. – *Sci. Data* 10: 468.
- Marucco, F., Pletscher, D. H. and Boitani, L. 2008. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the alps as a case study. – *J. Mammal.* 89: 665–673.
- Marucco, F. et al. 2022. La Popolazione di Lupo Nelle Regioni Alpine Italiane 2020–2021 (Con Evoluzione Dal 1996 al 2021). – *Relazione Tecnica dell'Attività di Monitoraggio Nazionale nell'ambito del Piano di Azione del Lupo ai Sensi della Convenzione ISPRAMITE e nell'Ambito del Progetto LIFE 18 NAT/IT/000972 WOLFALPS EU*.
- Mason, T. H. E., Stephens, P. A., Apollonio, M. and Willis, S. G. 2014. Predicting potential responses to future climate in an Alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. – *Global Change Biol.* 20: 3872–3882.
- Matsuda, H., Abrams, P. A. and Hori, M. 1993. The effect of adaptive anti-predator behavior on exploitative competition and mutualism between predators. – *Oikos* 68: 549–559.
- Mattioli, L., Capitani, C., Gazzola, A., Scandura, M. and Apollonio, M. 2011. Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. – *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 909–922.
- Mech, L. D. and Boitani, L. (eds) 2007. Wolves: behavior, ecology, and conservation. – Univ. Chicago Press.
- Merrill, S. B. and Mech, L. D. 2003. The usefulness of GPS telemetry to study wolf circadian and social activity. – *Wildl. Soc. Bull.* 31: 947–960.
- Mirante, D., Ancillotto, L., Zampetti, A., Coiro, G., Pisa, G., Santocchi, C., Giuliani, M. and Santini, L. 2024. Fine-tuning coexistence: wildlife's short-term responses to dynamic human disturbance patterns. – *Global Ecol. Conserv.* 54: e03053.
- Montgomery, R. A., Moll, R. J., Say-Sallaz, E., Valeix, M. and Prugh, L. R. 2019. A tendency to simplify complex systems. – *Biol. Conserv.* 233: 1–11.
- Montgomery, R. A., Macdonald, D. W. and Hayward, M. W. 2020. The inducible defences of large mammals to human lethality. – *Funct. Ecol.* 34: 2426–2441.
- Montgomery, R. A., Raupp, J., Miller, S. A., Wijers, M., Lisowsky, R., Comar, A., Bugir, C. K. and Hayward, M. W. 2022. The hunting modes of human predation and potential nonconsumptive effects on animal populations. – *Biol. Conserv.* 265: 109398.
- Muhly, T. B., Semeniuk, C., Massolo, A., Hickman, L. and Musiani, M. 2011. Human activity helps prey win the predator–prey space race. – *PLoS One* 6: e17050.
- Mundlak, Y. 1978. On the pooling of time series and cross section data. – *Econometrica* 46: 69–85.
- Murdoch, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. – *Ecol. Monogr.* 39: 335–354.
- Murphy, A., Diefenbach, D. R., Ternent, M., Lovallo, M. and Miller, D. 2021. Threading the needle: how humans influence predator–prey spatiotemporal interactions in a multiple-predator system. – *J. Anim. Ecol.* 90: 2377–2390.
- Mustoni, A., Zanon, E., Pedrotti, L. and Tosi, G. 2002. Ungulati delle Alpi: biologia, riconoscimento, gestione. – Nitida Immagine Editrice.
- Nagelkerke, N. J. D. 1991. Miscellanea. A note on a general definition of the coefficient of determination. – *Biometrika* 78: 691–692.

- 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. and Ripple, W. J. 2016. Food habits of the world's grey wolves. – *Mamm. Rev.* 46: 255–269.
- Oriol-Cotterill, A., Valeix, M., Frank, L. G., Riginos, C. and 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.
- Pachlatko, T. and Nievergelt, B. 1985. Time budgeting, range use pattern and relationships within groups of individually marked chamois. – In: Lovari, S. (ed.), *The biology and management of mountain ungulates*, 1st edn. – Springer, pp. 93–101.
- Pagon, N., Grignolio, S., Pipia, A., Bonghi, P., Bertolucci, C. and Apollonio, M. 2013. Seasonal variation of activity patterns in roe deer in a temperate forested area. – *Chronobiol. Int.* 30: 772–785.
- Palmeigiani, I., Gazzola, A. and Apollonio, M. 2013. Wolf diet and its impact on the ungulates community in a new recolonized area of Western Alps: Gran Paradiso National Park. – *Folia Zool.* 62: 59–66.
- Palmer, M. S., Gaynor, K. M., Becker, J. A., Abraham, J. O., Mumma, M. A. and Pringle, R. M. 2022. Dynamic landscapes of fear: understanding spatiotemporal risk. – *Trends Ecol. Evol.* 37: 911–925.
- Passoni, G. et al. 2024. Celebrating wildlife population recovery through education. – *Trends Ecol. Evol.* 39: 101–105.
- Patten, M. A., Burger, J. C. and Mitrovich, M. 2019. The intersection of human disturbance and diel activity, with potential consequences on trophic interactions. – *PLoS One* 14: e0226418.
- Peacor, S. D., Dorn, N. J., Smith, J. A., Peckham, N. E., Cherry, M. J., Sheriff, M. J. and Kimbro, D. L. 2022. A skewed literature: few studies evaluate the contribution of predation-risk effects to natural field patterns. – *Ecol. Lett.* 25: 2048–2061.
- Potratz, E. J., Holt, R. D. and Brown, J. S. 2024. Ecology of fear: acclimation and adaptations to hunting by humans. – *Sustainability* 16: 1216.
- Pringle, R. M., Abraham, J. O., Anderson, T. M., Coverdale, T. C., Davies, A. B., Dutton, C. L., Gaylard, A., Goheen, J. R., Holdo, R. M., Hutchinson, M. C., Kimuyu, D. M., Long, R. A., Subalusky, A. L. and Veldhuis, M. P. 2023. Impacts of large herbivores on terrestrial ecosystems. – *Curr. Biol.* 33: R584–R610.
- Proffitt, K. M., Grigg, J. L., Hamlin, K. L. and Garrott, R. A. 2009. Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. – *J. Wildl. Manage.* 73: 345–356.
- Prokopenko, C. M., Avgar, T., Ford, A. and Vander Wal, E. 2023. Optimal prey switching: predator foraging costs provide a mechanism for functional responses in multi-prey systems. – *Ecology* 104: e3928.
- Proudman, N. J., Churski, M., Bubnicki, J. W., Nilsson, J. Å. and Kuijper, D. P. J. 2021. Red deer allocate vigilance differently in response to spatio-temporal patterns of risk from human hunters and wolves. – *Wildl. Res.* 48: 163–174.
- Rahman, T. and Candolin, U. 2022. Linking animal behavior to ecosystem change in disturbed environments. – *Front. Ecol. Evol.* 10: 893453.
- Ramponi, S. 1923. *Il Trentino e le sue caccie*. – Temi.
- Ramponi, S. 1928. *Mammalofauna rapace*. – G. B. Monauni.
- Ranc, N., Moorcroft, P. R., Ossi, F. and Cagnacci, F. 2021. Experimental evidence of memory-based foraging decisions in a large wild mammal. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 118: e2014856118.
- Rempfler, T., Peters, W., Signer, C., Filli, F., Jenny, H., Hackländer, K., Buchmann, S. and Anderwald, P. 2025. Contrasting daytime habitat selection in wild red deer within and outside hunting ban areas emphasises importance of small-scale refuges from humans. – *Ecol. Evol.* 15: e71407.
- Rigoudy, N. L. A., Clinchy, M., Peel, M. J. S., Huebner, S., Packer, C. and Zanette, L. Y. 2022. Hierarchy of fear: experimentally testing ungulate reactions to lion, African wild dog and cheetah. – *Behav. Ecol.* 33: 789–797.
- Robira, B., Corradini, A., Ossi, F. and Cagnacci, F. 2022. Bridging human mobility to animal activity: when humans are away, bears will play. – In: *Proceedings of the 2nd A.C.M. SIGSPATIAL international workshop on animal movement ecology and human mobility. HANIMOB '22*. New York, NY, USA: Association for Computing Machinery, pp. 1–8.
- Sahlén, E., Noell, S., DePerno, C. S., Kindberg, J., Spong, G. and Cromsigt, J. P. G. M. 2016. Phantoms of the forest: legacy risk effects of a regionally extinct large carnivore. – *Ecol. Evol.* 6: 791–799.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. and Liberg, O. 2006. Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? – *Proc. R. Soc. B* 273: 1421–1427.
- Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, O., Pedersen, H. C. and Liberg, O. 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? – *Oecologia* 156: 53–64.
- Schaffer, A., Widdig, A., Holland, R. and Amici, F. 2024. Evidence of object permanence, short-term spatial memory, causality, understanding of object properties and gravity across five different ungulate species. – *Sci. Rep.* 14: 13718.
- Siegel, K. and Dee, L. E. 2025. Foundations and future directions for causal inference in ecological research. – *Ecol. Lett.* 28: e70053.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? – *Science* 210: 1041–1043.
- Sih, A., Ferrari, M. C. O. and Harris, D. J. 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. – *Evol. Appl.* 4: 367–387.
- Smith, A. F. et al. 2024. Reduced human disturbance increases diurnal activity in wolves, but not Eurasian lynx. – *Global Ecol. Conserv.* 53: e02985.
- Smith, J. A., Wang, Y. and Wilmers, C. C. 2015. Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear. – *Proc. R. Soc. B* 282: 20142711.
- Sönichsen, L., Bokje, M., Marchal, J., Hofer, H., Jędrzejewska, B., Kramer-Schadt, S. and Ortmann, S. 2013. Behavioural responses of European roe deer to temporal variation in predation risk. – *Ethology* 119: 233–243.
- Stapley, J. 2003. Differential avoidance of snake odours by a lizard: evidence for prioritized avoidance based on risk. – *Ethology* 109: 785–796.
- Sunde, P., Kjeldgaard, S. A., Mortensen, R. M. and Olsen, K. 2024. Human avoidance, selection for darkness and prey activity explain wolf diel activity in a highly cultivated landscape. – *Wildl. Biol.* 2024: e01251.
- Suraci, J. P., Clinchy, M., Zanette, L. Y. and Wilmers, C. C. 2019. Fear of humans as apex predators has landscape-scale impacts from mountain lions to mice. – *Ecol. Lett.* 22: 1578–1586.

- Tallian, A., Smith, D. W., Stahler, D. R., Metz, M. C., Wallen, R. L., Geremia, C., Ruprecht, J., Wyman, C. T. and MacNulty, D. R. 2017. Predator foraging response to a resurgent dangerous prey. – *Funct. Ecol.* 31: 1418–1429.
- Tarquini, S., Isola, I., Favalli, M., Battistini, A. and Dotta, G. 2023. TINITALY, a digital elevation model of Italy with a 10 meters cell size (ver. 1.1). Application/zip/image/tiff. – Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia (INGV), <https://doi.org/10.13127/TINITALY/1.1>.
- Thel, L., Garel, M., Marchand, P., Bourgoïn, G. and Loison, A. 2024. Too hot or too disturbed? Temperatures more than hikers affect circadian activity of females in northern chamois. – *Anim. Behav.* 210: 347–367.
- Thieumel, B. and Elmarhraoui, A. 2022. suncalc: compute sun position, sunlight phases, moon position and lunar phase. – R package, <https://cran.r-project.org/web/packages/suncalc/index.html>.
- Trepel, J., le Roux, E., Abraham, A. J., Buitenwerf, R., Kamp, J., Kristensen, J. A., Tietje, M., Lundgren, E. J. and Svenning, J. C. 2024. Meta-analysis shows that wild large herbivores shape ecosystem properties and promote spatial heterogeneity. – *Nat. Ecol. Evol.* 8: 705–716.
- Tucker, M. A. et al. 2018. Moving in the Anthropocene: global reductions in terrestrial mammalian movements. – *Science* 359: 466–469.
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Deis, M. H., Oeser, J., Kuijper, D. P. J. and Heurich, M. 2022. Humans rather than Eurasian lynx (*Lynx lynx*) shape ungulate browsing patterns in a temperate forest. – *Ecosphere* 13: e3931.
- Van De Pol, M. and Wright, J. 2009. A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. – *Anim. Behav.* 77: 753–758.
- Vanderlocht, C., Robira, B., Corradini, A., Dal Farra, S., Ossi, F., Righetti, D., Hauffe, H. C., Pedrotti, L. and Cagnacci, F. 2025a. Proactive and reactive movement behaviours shape the antipredator sequence in a large herbivore. – *Mov. Ecol.* 13: 57.
- Vanderlocht, C. et al. 2025b. Data from: Alpine ungulates adjust diel activity to the natural return of wolves amid anthropogenic pressures. – Zenodo Digital Repository, <https://doi.org/10.5281/zenodo.14841059>.
- Vanderlocht, C., Robira, B. and Cagnacci, F. 2025c. Scripts from: Alpine ungulates adjust diel activity to the natural return of wolves amid anthropogenic pressures. – Zenodo Digital Repository, <https://doi.org/10.5281/zenodo.14840994>.
- Van Scoyoc, A., Smith, J. A., Gaynor, K. M., Barker, K. and Brashares, J. S. 2023. The influence of human activity on predator–prey spatiotemporal overlap. – *J. Anim. Ecol.* 92: 1124–1134.
- von Elsner-Shack, I. 1985. What is good chamois habitat? – In: Lovari, S. (ed.), *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, pp. 71–76.
- Wilson, M. W., Ridlon, A. D., Gaynor, K. M., Gaines, S. D., Stier, A. C. and Halpern, B. S. 2020. Ecological impacts of human-induced animal behaviour change. – *Ecol. Lett.* 23: 1522–1536.
- Wooldridge, J. M. 2010. *Econometric analysis of cross section and panel data*, 2nd edn. – MIT Press.
- Wu, X., Sverdrup, E., Mastrandrea, M. D., Wara, M. W. and Wager, S. 2023. Low-intensity fires mitigate the risk of high-intensity wildfires in California's forests. – *Sci. Adv.* 9: eadi4123.
- Zbyryt, A., Bubnicki, J. W., Kuijper, D. P. J., Dehnhard, M., Churski, M. and Schmidt, K. 2018. Do wild ungulates experience higher stress with humans than with large carnivores? – *Behav. Ecol.* 29: 19–30.