Équilibre entre risque et bénéfice : l'exploitation des lieux de chasse par le renard roux dans un habitat peuplé de loups

Journal of Zoology

Zoological Society of London

ORIGINAL RESEARCH OPEN ACCESS

Balancing Risk and Reward: Red Fox Exploitation of Kill Sites in a Wolf-Occupied Landscape

Valerio Donini[1] | Luca Corlatti[1,2] | Luca Pedrotti[1,3] | Giulia Borsani[1] | Matteo Nava[4,5]

[1]ERSAF-Stelvio National Park, Bormio, SO, Italy | [2]Chair of Wildlife Ecology and Management, University of Freiburg, Freiburg, Germany | [3]Stelvio National Park, Sustainable Development and Protected Areas Service, Autonomous Province of Trento, Cogolo di Pejo, Italy | [4]Department of Veterinary Medicine and Animal Science, Università Degli Studi Di Milano, Lodi, Italy | [5]Department of Veterinary Medicine and Animal Science, Wildlife Health Lab, Università Degli Studi Di Milano, Lodi, Italy

Correspondence: Luca Corlatti (luca.corlatti@wildlife.uni-freiburg.de)

Received: 8 April 2026 | **Revised:** 21 August 2026 | **Accepted:** 4 September 2026

Editor: Matthew Hayward

Résumé

Au sein des guildes de carnivores, les prédateurs apicaux et les méso-carnivores peuvent interagir selon des mécanismes allant de **l'antagonisme** à la **facilitation**. La récente recolonisation du loup gris (*Canis lupus*) dans les Alpes offre une occasion précieuse d'étudier comment les sites de proies tuées par les loups influencent le comportement des méso-carnivores. Nous avons analysé les interactions entre les loups et les renards roux (*Vulpes vulpes*) autour de carcasses de cerfs élaphes (*Cervus elaphus*) dans le parc national du Stelvio (Alpes Italiennes). À l'aide de pièges photographiques déployés sur 26 carcasses tuées par des loups entre novembre 2022 et décembre 2024, nous avons évalué si les renards exploitaient les proies tuées par les loups et s'ils manifestaient une tendance à éviter les loups à certains moments, en tenant compte des caractéristiques des carcasses et des facteurs environnementaux. La présence ou l'absence des renards a été modélisée avec une résolution horaire à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes. Quatre variables ont été dérivées des données des pièges photographiques pour évaluer l'influence des loups sur la présence des renards : la présence de loups au cours de la même heure, la présence de loups au cours de l'heure précédente, le temps écoulé depuis la dernière visite de loups et la durée totale des visites de loups par heure. Des renards ont été détectés sur toutes les carcasses surveillées, tandis que des loups ont été enregistrés sur 20 des 26 sites, l'activité étant principalement nocturne. La présence des renards était le plus fortement associée à la consommation initiale de la carcasse et, dans une moindre mesure, à l'activité humaine et aux caractéristiques de l'habitat. Nos résultats fournissent des preuves limitées indiquant que l'activité des loups à petite échelle a influencé le charognage des renards sur les carcasses tuées par les loups, **sans qu'aucun effet** d'évitement ou d'attraction temporel ne soit détectable. La rentabilité de la carcasse expliquait la présence des renards plus fortement que n'importe laquelle des variables mesurées relatives aux loups, ce qui suggère que les renards pourraient réagir

principalement à la rentabilité de la carcasse plutôt qu'au risque de prédation à petite échelle. Les sites de carcasses constituent des ressources alimentaires de grande valeur, ce qui met en évidence le rôle écologique de l'approvisionnement en proies tuées par les loups dans les écosystèmes Alpins.

Mots-clés : Écosystèmes alpins, *Canis lupus*, interactions au sein des guildes de carnivores, interactions interspécifiques, méso-carnivore, dynamique de la nécrophagie, *Vulpes vulpes*

1. INTRODUCTION

Les animaux qui partagent des ressources similaires, telles que la nourriture ou l'espace, peuvent être amenés à entrer dans un large éventail d'interactions écologiques (Schoener 1973). Ces interactions peuvent être positives, comme le mutualisme ou le commensalisme, ou négatives, comme la compétition (Krebs 1985). Les interactions positives sont celles dans lesquelles au moins un individu tire un avantage en termes de valeur sélective, tandis que les interactions négatives, telles que la compétition, peuvent survenir lorsque les ressources sont limitées, réduisant ainsi la valeur sélective d'un ou des deux individus (De Boer et Prins 1990). La compétition pour des ressources partagées est particulièrement pertinente dans les systèmes où les espèces diffèrent par leur taille corporelle. Les espèces de plus grande taille disposent souvent d'un avantage concurrentiel, dominant l'accès aux ressources (Holt et Polis 1997), ce qui peut conduire les espèces plus petites à modifier leur comportement (De Boer et Prins 1990 ; Durant 1998), par exemple en adoptant des stratégies de recherche de nourriture plus discrètes, en modifiant leurs schémas d'activité ou en exploitant différentes composantes de la ressource (Pianka 1973 ; Vanak et al. 2013).

Les interactions interspécifiques entre les guildes de carnivores sont particulièrement complexes et jouent un rôle clé dans la dynamique des communautés (Schoener 1983 ; Ritchie et Johnson 2009 ; Prugh et Sivy 2020). Les carnivores se disputent souvent le même espace et les mêmes ressources alimentaires, ce qui peut donner lieu à des relations antagonistes (Palomares et Caro 1999). La nature de ces interactions est influencée par des facteurs tels que la taille corporelle, la structure sociale, les stratégies de chasse et la disponibilité des ressources (Ritchie et Johnson 2009 ; Sivy et al. 2018). Les prédateurs dominants peuvent exclure ou tuer des concurrents plus petits par le biais de la concurrence par interférence ou de la prédation intraguilde (Palomares et Caro 1999). **En réponse**, les espèces subordonnées peuvent modifier leur comportement spatial ou temporel (Donadio et Buskirk 2006 ; Ferretti et al. 2021). **Cependant**, les carnivores subordonnés peuvent en tirer un bénéfice indirect en ayant accès à davantage de charognes (Pereira et al. 2014), les prédateurs apicaux jouant ici un rôle clé en augmentant l'approvisionnement en carcasses (Wilmers, Crabtree, et al. 2003).

Chez les carnivores, la nécrophagie est une stratégie très répandue pouvant donner lieu à des dynamiques tant facilitatrices que concurrentielles (Wikenros et al. 2013, 2014). Les nécrophages peuvent tirer profit des efforts de recherche de nourriture des grands prédateurs en accédant à des sources alimentaires riches en énergie, telles que les carcasses, sans dépenser l'énergie nécessaire à la chasse (Allen et al. 2015). Dans certains cas, cela peut déboucher sur des relations commensales, voire mutualistes, à condition que le charognard n'entrave pas le succès du prédateur (Prugh et Sivy 2020). **Cependant**, une concurrence et des interférences peuvent également se produire, en particulier lorsque les carcasses se font

rares ou que le prédateur considère le charognard comme une menace pour ses ressources (Wikenros et al. 2014). Par exemple, la réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone a entraîné une baisse de 50% des effectifs de coyotes, principalement due à la prédation directe (Crabtree et Sheldon 1999), et environ 75% des interactions entre ces espèces ont été observées à proximité de carcasses (Merkle et al. 2009). De tels cas de prédation intraguilde peuvent entraîner des adaptations comportementales chez les méso-carnivores, telles qu'une vigilance accrue sur les sites d'alimentation (Kimbrell et al. 2007), afin de réduire à la fois le risque de prédation et la probabilité de rencontres agressives avec les membres dominants de la guilde (Jones 1998).

Outre le risque de prédation intraguilde, d'autres facteurs peuvent influencer le comportement des méso-carnivores et leurs interactions avec les prédateurs apicaux sur les sites d'alimentation. Des études ont montré que les renards roux (*Vulpes vulpes*) préfèrent les carcasses situées dans des habitats forestiers caractérisés par une faible densité de végétation et une bonne visibilité (Stahlberg et Apollonio 2023) et à proximité des activités humaines (Stahlberg et Apollonio 2023). Dans le Wyoming, on a observé que les renards utilisaient de préférence des carcasses situées à basse altitude en hiver et à haute altitude en été, ce qui reflète probablement les variations saisonnières de la disponibilité des carcasses (O'Malley et al. 2018). Ces résultats suggèrent que l'utilisation des carcasses par les méso-carnivores est déterminée non seulement par la présence de prédateurs apicaux, mais aussi par une combinaison de facteurs abiotiques et biotiques, notamment la complexité topographique, la structure de la végétation, ainsi que l'état ou l'accessibilité de la carcasse.

D'après la littérature, la récente recolonisation du loup (*Canis lupus*) dans l'arc Alpin est susceptible d'avoir un impact significatif sur la dynamique des écosystèmes (Chapron et al. 2014). La présence du loup pourrait modifier la dynamique écologique en influençant la structure et la composition des populations de proies, ainsi que les interactions avec divers méso-carnivores, notamment les renards.

Des études antérieures ont montré que la présence de loups augmente considérablement la disponibilité des carcasses d'ongulés, offrant ainsi davantage de ressources alimentaires aux charognards (Wilmers, Crabtree et al. 2003). Par exemple, dans le parc national de Bialowieza en Pologne, il a été constaté que les charognards ont tendance à exploiter davantage les carcasses provenant de proies chassées par les loups que celles résultant d'autres causes (Selva et al. 2005). **De plus**, des études menées en Italie ont montré que les renards sont les principaux charognards à repérer et à exploiter les carcasses comme source de nourriture, bien que les loups reviennent régulièrement sur leurs sites d'alimentation (Stählberg et Apollonio 2023). **Enfin**, les rythmes d'activité des deux espèces semblent se chevaucher sur ces sites, les deux espèces étant présentes plus fréquemment la nuit (Bassi et al. 2018).

Bien que l'on dispose de connaissances approfondies sur la biologie et l'écologie des renards et des loups, on en sait peu sur leurs interactions sur les sites d'alimentation, en particulier en Italie. C'est pourquoi, dans cette étude, nous avons examiné (**i**) si les renards utilisent les carcasses de cerfs élaphes (*Cervus elaphus*) tués par les loups comme source de nourriture et (**ii**) si les renards adoptent un comportement antiprédateur temporel pour éviter les loups, tout en tenant compte des caractéristiques des carcasses et des variables environnementales. Sur la base de la littérature existante, nous avons émis **l'hypothèse** que (**i**) les renards

exploitent largement les carcasses de cerfs laissées par les loups et (**ii**) les renards évitent activement les loups.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude englobe la partie sud du parc national du Stelvio (Figure 1). Sa superficie totale est d'environ 200 km², avec des altitudes comprises entre 700 et 3 500 m au-dessus du niveau de la mer (a.s.l.). Le paysage se compose d'une mosaïque de forêts montagnardes et subalpines, de prairies alpines, de pentes rocheuses, de terrains glaciaires et de prairies fauchées au fond des vallées. La végétation varie considérablement avec l'altitude : aux altitudes plus basses, les prairies fauchées prédominent, tandis que les forêts sont principalement composées de hêtres (*Fagus sylvatica*), d'épicéas communs (*Picea abies*), de sapins blancs (*Abies alba*) et de mélèzes (*Larix decidua*), qui caractérisent le paysage jusqu'à environ 2 000 m d'altitude. Au-dessus de la limite forestière, les forêts cèdent la place à des zones arbustives dominées par le rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*) et la myrtille (*Vaccinium myrtillus*), ainsi qu'à des prairies alpines caractérisées par des espèces telles que *Carex* spp., *Festuca halleri* et *Sesleria caerulea*, avec des éboulis et des pentes rocheuses aux altitudes les plus élevées. La zone d'étude abrite de nombreuses espèces d'ongulés sauvages, notamment le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chamois des Alpes (*Rupicapra r. rupicapra*) et le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*). En ce qui concerne les carnivores, la présence stable du loup est confirmée, tandis que celle des grands carnivores tels que l'ours brun (*Ursus arctos*) et le lynx Eurasien (*Lynx lynx*) est sporadique ou rare. Parmi les autres méso-carnivores présents, on trouve le renard roux, le blaireau Européen (*Meles meles*), l'hermine (*Mustela erminea*), la martre des pins (*Martes martes*) et la fouine (*Martes foina*).

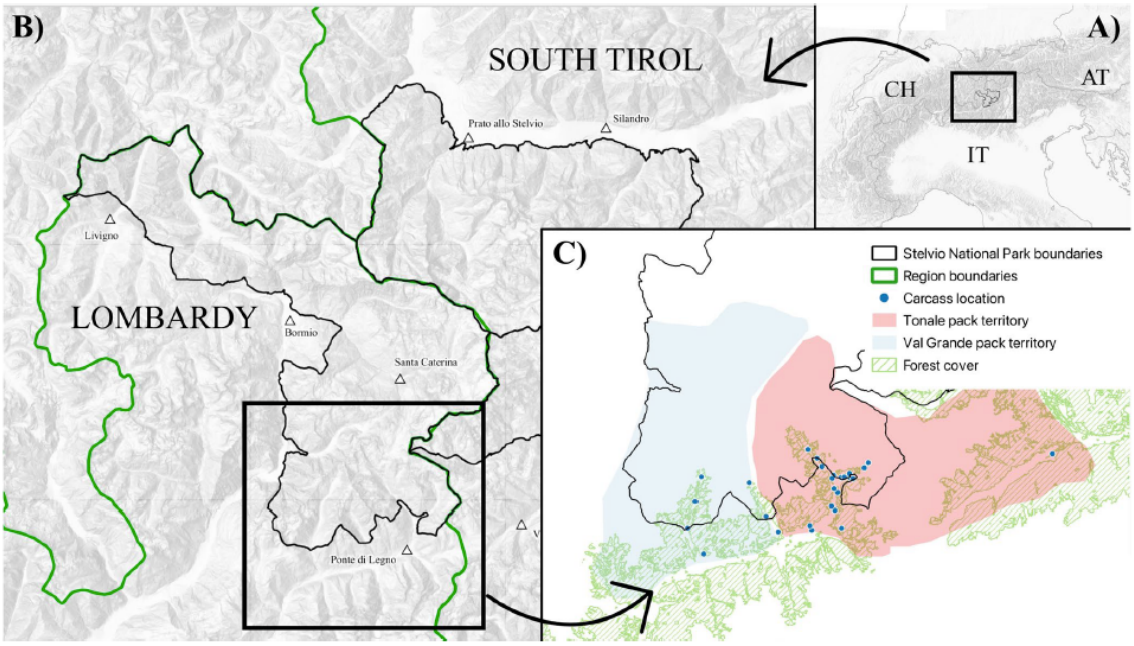


FIGURE 1. Le parc national du Stelvio est situé dans les Alpes italiennes centrales (panneau A) et est divisé en trois secteurs administratifs : la Lombardie à l'ouest, le Tyrol du Sud au nord et le Trentin au sud-est (panneau B). Le panneau C montre les territoires des deux meutes de loups suivies, celle du Tonale en rouge et celle du Val Grande en bleu clair. Les points bleu foncé indiquent les emplacements des carcasses de cerfs élaphes et des pièges photographiques associés

2.2. Populations de renards, de loups et de cerfs élaphes

Le renard roux est l'une des espèces de mammifères les plus répandues au monde (Larivière et Pasitschniak-Arts 1996). Son aire de répartition naturelle s'étend à travers l'Amérique du Nord, l'Eurasie et certaines parties de l'Afrique du Nord (voir Prugh et al. 2009 pour l'Amérique du Nord). En Italie, l'espèce occupe la quasi-totalité du territoire national (Ferretti et al. 2021 ; Lazzeri et al. 2024), et sa présence dans le parc national du Stelvio est bien documentée, en grande partie grâce à de vastes programmes de surveillance par pièges photographiques.

Cette étude a été menée sur les territoires de deux meutes de loups voisines, établies respectivement en 2019 (la meute de Tonale) et en 2021 (la meute de Val Grande) (Figure 1). L'implantation et la reproduction des meutes ont été confirmées grâce à la surveillance par caméras pièges, à des analyses génétiques et à des relevés des hurlements de loups. Le territoire de la première meute s'étend sur environ 190 km², selon une estimation basée sur les positions GPS d'une femelle adulte équipée d'un collier émetteur et suivie d'avril à septembre 2025 (noyau à 95%) ; le territoire de la deuxième meute s'étend sur environ 170 km², d'après la distribution spatiale des détections par caméras pièges et des échantillons génétiques. Cette dernière estimation ne reposant pas sur la télémétrie, elle doit être considérée comme une approximation grossière et probablement prudente de la taille réelle du territoire, compatible avec la fourchette de 35 à 185 km² récemment rapportée pour les loups membres de meutes dans les zones d'étude Italiennes (Cavazza et al. 2026) et avec les valeurs issues d'autres zones de recolonisation en Europe centrale (Vorel et al. 2024). Au cours des périodes d'échantillonnage de cette étude, chaque meute comptait en moyenne trois à cinq individus, ce qui correspond à une densité locale approximative de 2 à 3 loups/100 km².

La population de cerfs élaphes au sein du parc et dans le district de chasse voisin fait l'objet d'un suivi systématique chaque année grâce à des recensements printaniers à la lampe-projectrice (Corlatti et al. 2016). Ces recensements sont menés tard dans la nuit entre avril et mai, à l'aide de lampes-projectrices pour détecter les animaux. Des équipes composées de membres du personnel du parc suivent des itinéraires prédéterminés, effectuant au moins trois relevés par itinéraire à des intervalles d'une semaine. La population de cerfs élaphes habitant la zone d'étude a été estimée à environ 2 000 individus pendant la période couverte par cette étude, ce qui correspond à une densité annuelle d'environ 10 individus/km². Des chevreuils, des chamois des Alpes et des bouquetins des Alpes sont également présents dans la région. Compte tenu d'un prélèvement estimé entre 110 et 120 cerfs élaphes par meute et par an (données propres non publiées), les deux meutes éliminent chaque année environ 10% de la population de cerfs élaphes présente, et moins encore si l'on tient compte des parties de leurs territoires situées en dehors de la zone d'étude.

2.3. Collecte des données

Afin d'étudier la relation entre les renards et les loups sur les lieux de prédation, une campagne d'enquête a été menée de novembre 2022 à décembre 2024 pour rechercher des cerfs tués par des loups. Pour déterminer si la carcasse avait été dévorée par des loups, la présence de marques de morsures canines laissées par le prédateur a été vérifiée (Sand et al. 2005 ; Smietana 2005). Au cours de la période d'échantillonnage, des carcasses ont été trouvées à différents stades de consommation, avec des quantités variables de chair restante.

La quantité de chair restante sur une carcasse peut être influencée par plusieurs facteurs, notamment les perturbations externes (par exemple, la proximité des habitations humaines), le temps écoulé depuis la prédation, le nombre d'individus se nourrissant de la carcasse et la distance par rapport aux routes, ce qui peut inciter les loups à abandonner une carcasse avant qu'elle ne soit entièrement consommée. Afin de déterminer si l'état initial de consommation de la carcasse (au moment de sa découverte) influençait la présence de renards sur les sites d'alimentation, une note numérique comprise entre 1 (consommation complète) et 5 (aucune consommation) a été attribuée à chaque carcasse (Wilmers, Crabtree, et al. 2003 ; Wilmers, Stahler, et al. 2003).

Pour la présente étude, un total de 26 carcasses a été utilisé pour les analyses. Les carcasses ne comportant que des squelettes sans chair ou ne comportant que de la peau n'ont pas été prises en compte dans l'analyse. Si la carcasse était trouvée sur une route, un sentier ou à proximité immédiate d'habitations, elle était déplacée dans la forêt la plus proche afin d'éviter tout conflit avec les humains. Par la suite, la carcasse était fixée à un arbre à l'aide d'un fil métallique afin d'empêcher tout déplacement pendant la période d'échantillonnage par piège photographique (Spencer et al. 2024) ; cette précaution était nécessaire car, lors d'essais préliminaires, des loups avaient été observés en train de déplacer des carcasses hors de la portée de détection du piège photographique pendant qu'ils se nourrissaient (voir paragraphe ci-dessous). Toutes les carcasses ont été manipulées avec des gants jetables, et le temps passé sur chaque site a été limité au strict minimum nécessaire pour fixer la carcasse et installer le piège photographique, afin de limiter l'odeur humaine et les perturbations laissées sur place. Sur chaque site de carcasse, un piège photographique (Browning BTC-6HDPX ou Comitel Guard New) a été déployé. Les appareils photo ont été configurés pour prendre uniquement des photos et ont fonctionné en continu (24 h/jour) avec une résolution d'image moyenne (5 mégapixels), un temps de déclenchement court (0,5 à 1 s, selon le modèle) et un délai minimal entre les images consécutives (environ 1 s). Les pièges photographiques ont été fixés sur des arbres à une distance de 3 à 5 m de la carcasse et sont restés en place pendant 25 jours au maximum. La distance entre la caméra et la carcasse a été ajustée afin d'optimiser l'identification des animaux près de la carcasse tout en minimisant la perturbation de leur comportement alimentaire. Lors d'essais préliminaires, il a été observé que, malgré les précautions prises (par exemple, l'utilisation de gants en latex lors de la mise en place des caméras et de la manipulation des carcasses), les loups restaient très sensibles à l'odeur humaine. La durée de l'échantillonnage représentait un compromis entre la capture des variations temporelles dans la consommation de la carcasse et le nombre d'individus se nourrissant : 25 jours ont été fixés a priori comme durée maximale, car les données des essais indiquaient que les carcasses étaient presque entièrement consommées après environ cette période. **Cependant**, toutes les périodes d'échantillonnage n'ont pas duré 25 jours, principalement en raison de dysfonctionnements des pièges photographiques ou d'une décharge prématurée des piles. En moyenne, les pièges photographiques ont fonctionné pendant 21,6 ± 2,9 SD jours.

Les métadonnées, notamment la date et l'heure, ont été extraites de chaque image à l'aide du logiciel Timelapse2 (Greenberg 2019). Pour chaque image, l'espèce et le nombre d'individus détectés ont été enregistrés manuellement, et une variable binaire indiquant si la photo avait été prise de jour ou de nuit a également été attribuée. **De plus**, l'état initial de consommation de la carcasse et le nombre de jours écoulés depuis sa mise en place ont été consignés. Ce

dernier a été utilisé comme indicateur de la diminution de la carcasse, en partant du principe que la biomasse de la carcasse diminue à mesure que le nombre de jours écoulés depuis sa mise en place augmente. L'ensemble de données global a ensuite été converti dans un format dans lequel, pour chaque carcasse, jour d'échantillonnage et heure de la journée, la présence ou l'absence de renards (« Présence de renards (h) ») a été enregistrée. Par exemple, si un piège photographique a fonctionné pendant 25 jours, l'ensemble de données résultant pour cette carcasse contenait 25 (jours) × 24 (heures) = 600 lignes.

Afin d'étudier comment la présence des loups pouvait influencer l'alimentation des renards sur les sites de proies, plusieurs variables ont été dérivées des données des pièges photographiques (Tableau 1). **Premièrement**, l'utilisation simultanée des carcasses par les deux espèces a été évaluée en enregistrant la présence ou l'absence de loups (« Présence de loups (h) ») pour chaque carcasse, chaque jour d'échantillonnage et chaque heure de la journée, ce qui a permis d'identifier les chevauchements temporels entre les deux espèces sur le site de la proie. **Deuxièmement**, afin de vérifier l'existence d'un comportement d'évitement à court terme, la présence ou l'absence de loups a été évaluée au cours de l'heure précédant immédiatement chaque détection de renard (« Présence de loups (h-1) »). **Troisièmement**, le nombre d'heures écoulées depuis la dernière détection de loup (« h depuis la dernière visite de loup ») a été calculé afin d'évaluer si le temps écoulé depuis le passage le plus récent d'un loup avait des effets à moyen ou long terme sur la présence des renards près des carcasses. **Enfin**, pour chaque heure, la durée totale passée par les loups près de la carcasse (« durée de la visite des loups ») a été quantifiée, fournissant ainsi des informations plus précises sur l'intensité d'utilisation de la carcasse (Klauder et al. 2021).

2.4. Variables environnementales

Afin de déterminer si la variabilité de la présence des renards s'expliquait non seulement par la présence de loups et la consommation des carcasses, mais aussi par les caractéristiques environnementales entourant chaque site de carcasse, des covariables supplémentaires ont été recueillies (Tableau 1). Plus précisément, le couvert forestier, la présence humaine, l'exposition topographique, la pente et l'altitude ont été pris en compte. Une zone tampon circulaire d'un rayon de 250 m a été créée autour de chaque site de carcasse (Donini et al. 2025), et les variables environnementales ont été extraites à l'aide des packages R « raster » version 3.6-26 (Hijmans 2010) et « exactextractr » version 0.10.0 (Baston 2023).

Le couvert forestier a été calculé en pourcentage de la superficie de la zone tampon recouverte de forêt, à partir des cartes issues de la base de données DUSAF (Destinazione d'Uso dei Suoli Agricoli e Forestali, ou « Destination d'utilisation des terres agricoles et forestières », version 7.0) (Région de Lombardie, 2023), à l'échelle 1:10 000.

Pour évaluer les perturbations anthropiques, un indice de présence humaine dérivé d'une carte raster (résolution de 25 × 25 m) basée sur les données Strava a été utilisé (Corradini et al. 2021). Les variables topographiques (altitude, pente et exposition) ont été extraites d'un modèle numérique de terrain (MNT ; résolution de 10 × 10 m). L'exposition a été convertie en « nordicité », une variable continue comprise entre −1 et 1, indiquant le degré d'exposition vers le nord. Au sein de chaque zone tampon, les valeurs médianes ont été calculées pour la présence humaine, la nordicité, la pente et l'altitude.

2.5. Analyse statistique

…

TABLEAU 1. Description des variables prédictives utilisées dans les modèles linéaires généralisés à effets mixtes portant sur la présence horaire des renards sur les sites de charognes au sein du Parc national du Stelvio entre 2022 et 2024

Predictor	Units	Type	Definition
Fox presence (h)	/	Categorical	Fox presence or absence
Wolf presence (h)	/	Categorical	Wolf presence or absence
Wolf presence (h-1)	/	Categorical	Wolf presence or absence in the hour immediately preceding each fox detection
h since last wolf visit	Hours	Numerical	Number of hours since the last wolf detection at the time of fox presence
Wolf visit duration	Minutes	Numerical	Total amount of time (express in minutes) that wolves spent at the carcass within each hour
Day of monitoring	Days	Numerical	The number of days since carcass placement, which was used as a proxy for carcass depletion, under the assumption that carcass biomass progressively decreases as time since placement increases
Carcass consumption	Index	Numerical	Initial presence of meat on carcasses (1–5)
Daynight	/	Categorical	Variable indicating whether observations occurred during daytime or nighttime
Human activity	Index	Numerical	Index of human presence derived from a raster map (25 × 25 m resolution) based on Strava data (Corradini et al. 2021)
Conifer cover	%	Numerical	Proportion (%) of the buffer area (250-m radius) covered by coniferous forest
Elevation	Meters	Numerical	Altitude of the site, expressed in meters above sea level (m a.s.l.)
Slope	%	Numerical	Terrain steepness, expressed as a percentage (%)
Northness	Index	Numerical	Variable representing north exposure (–1 to 1)

Remarque : les variables prédictives comprenaient des indicateurs d'activité des loups à différentes échelles temporelles (présence au cours de la même heure, présence au cours de l'heure précédente, temps écoulé depuis la dernière visite et durée de la visite), des indicateurs de rentabilité des carcasses (jour de surveillance et consommation initiale de la carcasse), des facteurs temporels (jour/nuit), des perturbations anthropiques (indice d'activité humaine dérivé des données Strava) et des caractéristiques de l'habitat (couverture en conifères, altitude, pente et orientation nord). Les variables comprenaient à la fois des mesures catégorielles (présence/absence, période diurne) et des mesures continues décrivant l'activité des prédateurs, l'épuisement des ressources, l'influence humaine et la topographie locale

3. RESULTATS

Au cours de la période d'échantillonnage, 26 carcasses ont été jugées aptes à la surveillance. Parmi celles-ci, 19 étaient des femelles adultes (âgées d'au moins 1 an), 1 un mâle adulte (âgé d'au moins 1 an) et 6 de jeunes mâles (âgés de 0 à 1 an). Sur l'ensemble des saisons, 10 carcasses ont été trouvées au printemps, 9 en hiver, 4 en automne et 3 en été. Au total, sur les 26 carcasses surveillées, les pièges photographiques ont enregistré 99 854 images de renards et 7 135 de loups. Des renards ont été détectés près de toutes les carcasses, tandis que des loups ont été enregistrés sur 20 des 26 sites. En utilisant un seuil de 5 minutes pour définir les événements indépendants (Sparkes et al. 2020), cela correspondait à 8 713 événements impliquant des renards et à 414 événements impliquant des loups. La plupart des événements indépendants se sont produits de nuit, avec 7 663 pour les renards et 358 pour les loups, contre respectivement 1 050 et 56 pendant la journée.

La sélection des modèles basée sur l'AIC a révélé une incertitude importante, tous les modèles bénéficiant d'un soutien comparable (ΔAIC < 1,0 ; Tableau 2). Le modèle le mieux étayé (M2, incluant la présence de loups à la même heure) présentait un AIC de 4 690,38, mais ne différait que de manière négligeable du modèle nul sans prédicteurs relatifs aux loups

(M5, ΔAIC = 0,29 ; Tableau 2). Les poids d'Akaike étaient répartis de manière presque uniforme entre les modèles (fourchette : 0,14-0,24), ce qui indique qu'aucun modèle n'était fortement soutenu (Tableau 2).

TABLEAU 2. Comparaison des modèles linéaires généralisés mixtes candidats concernant la présence de renards sur les sites de carcasses, classés selon l'AIC

Model	Wolf predictor	df	AIC	ΔAIC	Weight
M2	Wolf presence (h)	13	4690.38	0.00	0.24
M3	h since last wolf visit	13	4690.52	0.13	0.22
M5	Null model	12	4690.68	0.29	0.21
M1	Wolf presence (h-1)	13	4691.29	0.91	0.15
M4	Wolf visit duration	13	4691.38	1.00	0.14

Remarque : les modèles ne diffèrent que par le prédicteur lié au loup qu'ils incluent ; tous les modèles partagent les mêmes variables de contrôle (jour de surveillance, consommation initiale de la carcasse, jour/nuit, activité humaine, couverture de conifères, altitude, pente et orientation nord), le même terme décalé tenant compte de la dépendance temporelle (présence de renards au cours de l'heure précédente) et le même effet aléatoire (identifiant de la carcasse). Les modèles sont classés par AIC, avec ΔAIC et les poids d'Akaike.
Abréviations : df, nombre de paramètres estimés ; w, poids d'Akaike

Les quatre variables prédictives liées aux loups ont montré des effets directionnels cohérents : les indicateurs basés sur la présence (heure précédente, heure en cours et durée de la visite du loup au cours de chaque heure) présentaient des coefficients positifs, tandis que le nombre d'heures écoulées depuis la visite du loup présentait un coefficient négatif (Tableau 3). **Cependant**, les intervalles de confiance à 95% de tous les coefficients relatifs aux loups incluaient zéro, ce qui indique qu'aucun de ces effets n'était statistiquement significatif.

TABLEAU 3. Estimations des paramètres (β) et intervalles de confiance (IC) à 95% issus de modèles linéaires généralisés à effets mixtes évaluant les effets de l'activité des loups, des caractéristiques des carcasses, des facteurs temporels, des perturbations humaines et des variables liées à l'habitat sur la présence horaire des renards sur les sites de carcasses dans le parc national du Stelvio entre 2022 et 2024

Predictor	Model 1: β [CI]	Model 2: β [CI]	Model 3: β [CI]	Model 4: β [CI]	Model 5: β [CI]
Intercept	**−3.637 [−3.87, −3.40]**	**−3.638 [−3.87, −3.41]**	**−3.636 [−3.87, −3.41]**	**−3.637 [−3.87, −3.40]**	**−3.637 [−3.87, −3.40]**
Fox presence (h-1)	**1.456 [1.29, 1.63]**	**1.456 [1.28, 1.63]**	**1.458 [1.29, 1.63]**	**1.458 [1.29, 1.63]**	**1.458 [1.29, 1.63]**
Wolf presence (h-1)	0.393 [−0.26, 1.04]				
Wolf presence (h)		0.494 [−0.13, 1.12]			
h since last wolf visit			−0.094 [−0.23, 0.04]		
Wolf visit duration				0.035 [−0.02, 0.09]	
Day of monitoring	**−0.142 [−0.22, −0.06]**	**−0.141 [−0.22, −0.06]**	**−0.097 [−0.20, 0.01]**	**−0.142 [−0.22, −0.06]**	**−0.144 [−0.22, −0.07]**
Carcass consumption	**−0.433 [−0.62, −0.25]**	**−0.433 [−0.62, −0.25]**	**−0.415 [−0.59, −0.24]**	**−0.432 [−0.62, −0.25]**	**−0.432 [−0.62, −0.25]**
Daynight (night vs. day)	**1.703 [1.50, 1.91]**	**1.702 [1.50, 1.90]**	**1.707 [1.50, 1.91]**	**1.707 [1.51, 1.91]**	**1.709 [1.51, 1.91]**
Human activity	**0.222 [0.02, 0.42]**	**0.222 [0.02, 0.42]**	**0.223 [0.03, 0.42]**	**0.222 [0.02, 0.42]**	**0.222 [0.02, 0.42]**
Conifer cover	0.193 [−0.03, 0.42]	0.193 [−0.03, 0.42]	0.196 [−0.02, 0.41]	0.193 [−0.03, 0.42]	0.191 [−0.03, 0.42]
Elevation	0.152 [−0.03, 0.33]	0.153 [−0.03, 0.33]	0.151 [−0.02, 0.33]	0.149 [−0.03, 0.33]	0.15 [−0.03, 0.33]
Slope	0.172 [−0.07, 0.42]	0.174 [−0.07, 0.42]	0.203 [−0.04, 0.44]	0.171 [−0.07, 0.41]	0.17 [−0.07, 0.41]
Northness	0.206 [−0.01, 0.42]	0.208 [−0.01, 0.42]	**0.219 [0.01, 0.43]**	0.206 [−0.01, 0.42]	0.204 [−0.01, 0.42]

Remarque : les modèles ne différaient que par les prédicteurs liés au loup : M1 = présence du loup au cours de l'heure précédente ; M2 = présence du loup au cours de la même heure ; M3 = temps écoulé depuis la dernière visite du loup ; M4 = durée de la visite du loup en minutes. Tous les modèles incluaient

une interception aléatoire pour l'identité de la carcasse (*n* = 26 carcasses). Les valeurs en gras indiquent les estimations des paramètres dont les intervalles de confiance à 95 % n'incluent pas zéro

Les estimations des coefficients pour les autres variables prédictives étaient cohérentes d'un modèle à l'autre (Tableau 3). La présence de renards au cours de l'heure précédente était la variable prédictive la plus forte dans tous les modèles (Tableau 3). Les renards étaient plus susceptibles d'être détectés la nuit que pendant la journée, et leur présence diminuait à mesure que la consommation initiale de la carcasse augmentait (Figure 2, Tableau 3). Parmi les variables liées à l'habitat, l'activité humaine présentait une association positive avec la présence de renards, tandis que le jour de l'observation affichait une légère tendance négative (Figure 2, Tableau 3). Les variables topographiques (altitude, pente, orientation nord) et le couvert de conifères présentaient de faibles associations positives dans l'ensemble des modèles (Tableau 3).

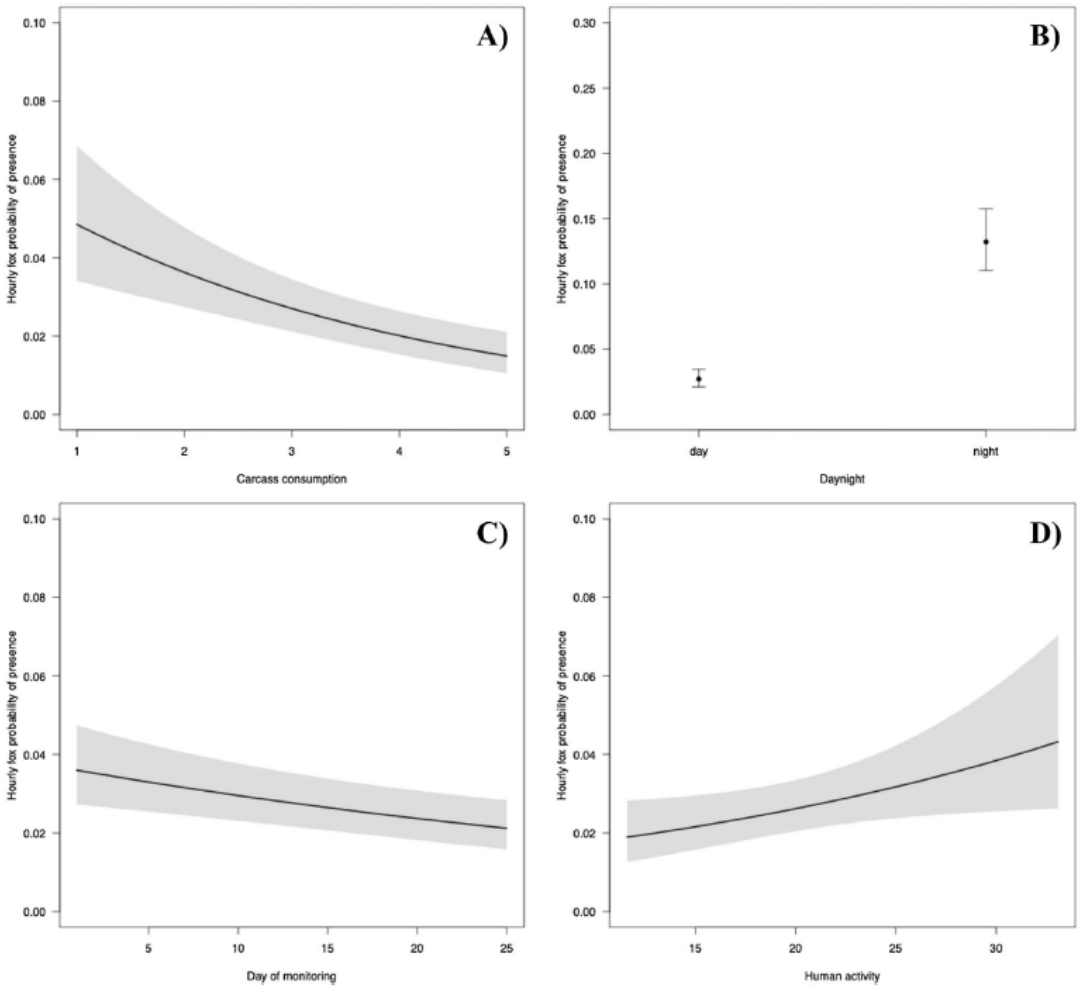


FIGURE 2. Probabilité horaire prévue de présence de renards sur les sites de carcasses en fonction de certaines covariables incluses dans le modèle (le modèle 2 a été utilisé comme référence) : consommation initiale de la carcasse (**A**), heure de la journée (**B**), jour de surveillance (**C**) et activité humaine (**D**). Les lignes pleines représentent les valeurs prédites par le modèle et les zones ombrées (**A, C, D**) ou les barres verticales (**B**) indiquent les intervalles de confiance à 95%. Les données ont été collectées dans le parc national du Stelvio entre 2022 et 2024

4. DISCUSSION

Nos analyses n'ont fourni que peu d'éléments indiquant que l'activité des loups à petite échelle influençait la présence des renards sur les sites de charognes. Les modèles incluant des variables prédictives liées aux loups étaient statistiquement indiscernables d'un modèle qui n'en comportait pas, et les coefficients relatifs aux loups, bien que cohérents en termes de tendance d'un modèle à l'autre, n'étaient pas statistiquement significatifs. La fréquentation des renards était au contraire principalement régie par les rythmes circadiens (recherche de nourriture nocturne) et la consommation initiale des carcasses, et dans une moindre mesure par l'activité humaine, tandis que les variables d'habitat à l'échelle des carcasses n'avaient qu'une influence minime.

Nos résultats indiquent que les renards exploitent **intensivement** les carcasses de cerfs tués par les loups, ce qui corrobore des études antérieures identifiant les renards comme des charognards très efficaces et fréquents dans les écosystèmes dominés par les loups (Wilmers, Crabtree et al. 2003 ; Stählberg et Apollonio 2023 ; Cabrera-García et al. 2025). Les carcasses constituent une ressource alimentaire très énergétique, permettant aux renards de réduire leur effort de chasse et les coûts énergétiques associés (Allen et al. 2015 ; Prugh et Sivy 2020). La présence systématique de renards près de toutes les carcasses surveillées suggère que les proies tuées par les loups constituent une composante prévisible et fiable du régime alimentaire des renards dans les environnements Alpins, en particulier dans les zones à forte densité d'ongulés et à taux de prédation élevés. Des schémas similaires ont été observés dans d'autres écosystèmes Européens, où les mésocarnivores localisent et exploitent rapidement les proies tuées par les loups (Selva et al. 2005 ; Pereira et al. 2014).

Malgré le risque potentiel de prédation intraguilde, nous n'avons trouvé aucune preuve d'évitement temporel entre les renards et les loups sur les sites de carcasses. La comparaison des modèles a indiqué que les indicateurs de présence des loups n'offraient qu'un pouvoir explicatif minime ; nous ne pouvons donc ni confirmer ni exclure une réponse comportementale à petite échelle des renards face à l'activité des loups ; ce que nos données montrent, c'est que tout effet de ce type, s'il existe, est faible par rapport à l'influence de la rentabilité des carcasses et des rythmes diurnes. Cela **contraste** avec les prédictions du modèle de prédation intraguilde, qui prévoit un évitement temporel (Palomares et Caro, 1999), et du modèle de facilitation trophique, qui prédit une attraction vers les ressources fournies par les loups (Wilmers, Crabtree et al., 2003 ; Pereira et al., 2014).

L'absence de comportement d'évitement détectable pourrait refléter un risque relativement faible de rencontres mortelles sur les sites de carcasses, ou un compromis coûts-bénéfices dans lequel les gains énergétiques tirés de la récupération des restes l'emportent sur les coûts potentiels liés à la proximité d'un prédateur apical (Prugh et Sivy 2020). L'ampleur de cette asymétrie est notable : des renards ont été observés sur l'ensemble des 26 carcasses et ont généré 8 713 événements indépendants, contre 414 événements et 20 carcasses pour les loups.

Une présence aussi disproportionnée suggère une forte incitation pour les renards à exploiter ces ressources malgré la possibilité d'un retour du loup, ce qui reflète la valeur énergétique exceptionnelle d'une grande carcasse d'ongulé pour un méso-carnivore. Plusieurs

mécanismes, qui ne s'excluent pas mutuellement, peuvent expliquer ce schéma. **Premièrement**, une tolérance ou une accoutumance aux loups sur les sites d'alimentation, lorsque les bénéfices énergétiques l'emportent sur le risque de prédation, serait compatible avec l'absence d'un signal d'évitement détectable (Finnerty et al. 2025 ; Orazi et al. 2025). **Deuxièmement**, les échelles spatiales et temporelles de nos observations (présence/absence toutes les heures au niveau de chaque carcasse) ne permettent peut-être pas de saisir les comportements d'évitement à plus grande échelle qui s'exercent à l'échelle du paysage ou sur une base quotidienne (Torretta et al. 2021). **Troisièmement**, la faiblesse du signal pourrait refléter l'absence d'une réponse comportementale détectable : les renards et les loups pourraient réagir à des signaux environnementaux similaires (chair sur la carcasse, caractéristiques de l'habitat) sans interactions comportementales directes, ce qui correspondrait à un chevauchement passif des niches écologiques plutôt qu'à une facilitation ou à un évitement actifs. La résolution temporelle de notre analyse limite l'interprétation des prédicteurs relatifs aux loups dans le sens inverse. Les détections ayant été agrégées par intervalles horaires, la « présence au cours de la même heure » désigne une cooccurrence au cours de la même heure plutôt qu'une présence simultanée ; elle doit donc être interprétée comme un indice de cooccurrence à petite échelle et de signaux récents liés aux loups au niveau de la carcasse, plutôt que comme une preuve de rencontres directes. Nous avons adopté cette résolution à titre de compromis, car des intervalles plus fins auraient donné lieu à une réponse extrêmement clairsemée, en particulier pour les loups ; le soutien limité que nous avons trouvé n'exclut pas l'existence de réponses comportementales à des échelles plus fines. **Enfin**, le déplacement et l'ancrage des carcasses, bien que nécessaires pour évaluer de manière fiable la consommation des carcasses, ont pu réduire la fréquentation des loups compte tenu de la néophobie marquée de cette espèce (Stählberg et Apollonio 2023). Toutes les carcasses ont toutefois bénéficié du même traitement, et un tel effet serait de toute façon sous-estimé, car le chevauchement entre loups et renards sur les proies non perturbées serait alors plus important que ce qui a été observé.

L'activité des renards sur les sites d'alimentation était fortement concentrée pendant la nuit, ce qui concorde avec des études antérieures documentant un comportement de recherche de nourriture principalement nocturne chez cette espèce, en particulier dans les paysages dominés par les prédateurs ou modifiés par l'homme (par exemple, Monterroso et al. 2014 ; Diaz-Ruiz et al. 2016). La **ségrégation temporelle** est une stratégie bien connue visant à réduire la probabilité de rencontres agressives avec des prédateurs dominants (Ferretti et al. 2021) ; **cependant**, malgré cette tendance générale, le chevauchement temporel important observé entre les renards et les loups suggère que les renards n'évitent pas activement les loups sur les sites de charognes. Ces résultats peuvent également être influencés par la résolution temporelle à laquelle les interactions ont été évaluées. La décision d'extraire des informations sur une base horaire représentait un compromis entre la disponibilité des données et la capacité à saisir des schémas comportementaux à petite échelle. Des effets négatifs ou des réactions d'évitement pourraient apparaître si l'on examinait les interactions entre loups et renards à une échelle temporelle encore plus fine, telle que les minutes ou les secondes, en particulier lors de rencontres directes sur les sites de charognes.

La présence de renards était négativement associée à la consommation initiale de la charogne, ce qui indique une probabilité plus élevée d'apparition sur des charognes **moins entamées**. Les carcasses présentant une biomasse résiduelle plus importante offrent des gains

énergétiques plus élevés et peuvent permettre aux renards de maximiser leur apport énergétique net tout en minimisant le temps consacré à la recherche de nourriture et l'exposition à des risques potentiels. Du point de vue du rapport risque-bénéfice, les carcasses fraîches ou peu consommées constituent des ressources de grande valeur qui peuvent compenser les coûts liés à la récupération des charognes, même à proximité de prédateurs apicaux (Wikenros et al. 2014 ; Prugh et Sivy 2020). **En conséquence**, les renards ont été détectés plus fréquemment au cours des premiers jours suivant la mise en place des pièges photographiques. Cette tendance concorde avec des études antérieures montrant que l'utilisation des charognes par les charognards diminue à mesure que la rentabilité énergétique baisse et que le temps de manipulation augmente (Wilmers, Crabtree, et al. 2003 ; Selva et al. 2005). Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que les renards adaptent leur comportement de charognage en fonction de la rentabilité des carcasses, en exploitant de préférence les premiers stades de décomposition, lorsque la disponibilité et l'accessibilité de la nourriture sont maximales. Ces dynamiques doivent être replacées dans le contexte des conditions trophiques de notre zone d'étude, où les ongulés sauvages sont abondants (environ 10 cerfs élaphes/km²) par rapport à une faible densité de loups. Dans de telles conditions, les loups ne sont pas contraints d'épuiser entièrement chaque proie avant de passer à autre chose, ce qui concorde avec la quantité importante de chair restant sur plusieurs des carcasses que nous avons surveillées et avec la grande biomasse de charognes à la disposition des renards. Cela ne signifie pas pour autant que les carcasses perdent tout intérêt pour les loups : la chasse est coûteuse en énergie et comporte un risque de blessure (Mech et Peterson 2003 ; Wikenros et al. 2013), et les loups sont d'ailleurs revenus sur 20 des 26 carcasses surveillées.

Au contraire, l'abondance des proies atténue vraisemblablement la concurrence par interférence sur les sites de chasse, et on pourrait s'attendre à une concurrence plus forte entre loups et renards dans les écosystèmes où les proies sont plus rares par rapport à la densité des prédateurs. Contrairement aux hypothèses selon lesquelles les renards éviteraient les perturbations anthropiques (Stählberg et Apollonio 2023), nous avons constaté une association positive entre la présence de renards et les indices d'activité humaine sur les sites de carcasses. Plusieurs explications, qui ne s'excluent pas mutuellement, peuvent rendre compte de cette tendance, et notre protocole de recherche ne nous permet pas de les distinguer. Les renards pourraient exploiter des zones où le risque perçu de prédation par les loups est plus faible, conformément à l'hypothèse du « bouclier humain » ; **par ailleurs**, cette association pourrait refléter une covariation des habitats, puisque notre indice est un indicateur des activités de loisirs de plein air et qu'il est spatialement corrélé aux zones de fond de vallée, aux basses altitudes et à la proximité des sentiers, qui diffèrent des sites moins accessibles par leur structure végétale et leur accessibilité. Des différences dans la disponibilité des proies ou dans les apports alimentaires d'origine anthropique – qui sont généralement plus élevés à proximité des zones fréquentées par l'homme et auxquels les renards roux sont connus pour être très sensibles – pourraient produire la même tendance sans aucune implication des loups. **Enfin**, la détectabilité des carcasses, tant pour les renards que pour nos caméras, peut elle-même varier le long de ce gradient. Nous présentons donc ces explications comme des hypothèses à tester plutôt que comme des mécanismes avérés. **De plus**, nous n'avons détecté que de faibles associations avec les caractéristiques de l'habitat à l'échelle locale, telles que la topographie, la structure de la végétation et l'altitude. Cette **absence** de réponse pourrait refléter le degré élevé d'hétérogénéité du paysage, caractéristique des environnements Alpins, où les caractéristiques de l'habitat à petite échelle

varient considérablement sur de courtes distances, ce qui pourrait réduire la capacité à détecter des tendances cohérentes liées à l'habitat. Il se peut également que le nombre limité de carcasses surveillées ait restreint la puissance statistique nécessaire pour identifier les effets subtils de la structure de l'habitat ou de la présence humaine. **Plus généralement**, ces résultats suggèrent que les sites de carcasses pourraient fonctionner comme des « points chauds » écologiques où la disponibilité des ressources l'emporte sur les processus de sélection de l'habitat. Lorsque des ressources de grande valeur, telles que des carcasses d'ongulés, sont présentes, les méso-carnivores peuvent privilégier l'accès à la nourriture par rapport à des contraintes plus larges liées au paysage ou aux perturbations, un schéma précédemment décrit pour les assemblages de charognards dans les systèmes dominés par les prédateurs (Wilmers, Crabtree, et al. 2003 ; Selva et al. 2005 ; Pereira et al. 2014).

La recolonisation en cours des loups dans les écosystèmes Alpins est susceptible de générer des effets en cascade sur les communautés de méso-carnivores par le biais de l'approvisionnement en proies tuées et de la facilitation trophique. **Cependant**, nos résultats suggèrent qu'à des échelles temporelles fines, le comportement de charognage des renards sur les carcasses est largement indépendant de la présence des loups. Plutôt que de réagir de manière détectable à l'activité des loups, les renards semblaient réagir principalement aux caractéristiques des ressources — en particulier la consommation initiale des carcasses — et à des dynamiques temporelles telles que les schémas d'activité diurne et nocturne. L'association positive avec l'activité humaine suggère en outre que les décisions de recherche de nourriture des renards pourraient être davantage influencées par l'accessibilité des ressources que par la présence en temps réel de prédateurs. Nos résultats décrivent toutefois une phase spécifique et précoce de ce processus.

Les populations de loups à travers les Alpes continuent de croître et n'ont pas encore atteint un équilibre démographique (Di Bernardi et al. 2025), et le niveau de concurrence que nous avons documenté reflète un système dans lequel la densité des loups reste faible par rapport à la disponibilité des proies. À mesure que le nombre de loups augmente, la concurrence tant intra-espèce qu'inter-espèces sur les sites de chasse risque de s'intensifier, et la tolérance apparente que nous avons observée entre les renards et les loups pourrait céder la place à une interférence plus forte ou à une ségrégation temporelle. Un suivi à long terme, couvrant les différentes étapes successives de la recolonisation, sera donc nécessaire pour déterminer si les schémas décrits ici persistent. Ces résultats soulignent la complexité des interactions interspécifiques au sein des communautés de carnivores et mettent en évidence les conséquences écologiques plus larges de la recolonisation par les grands carnivores.

References

Allen, M. L., L. M. Elbroch, C. C. Wilmers, and H. U. Wittmer. 2015. "The Comparative Effects of Large Carnivores on the Acquisition of Carrion by Scavengers." *American Naturalist* 185: 822–833.

Bassi, E., D. Battocchio, A. Marcon, S. Stahlberg, and M. Apollonio. 2018. "Scavenging on Ungulate Carcasses in a Mountain Forest Area in Northern Italy." *Mammal Study* 43: 1–11.

Baston, D. 2023. "exactextractr: Fast Extraction From Raster Datasets Using Polygons."

Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, et al. 2009. "Generalized Linear Mixed Models: A Practical Guide for Ecology and Evolution." *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127–135.

Brooks, M., B. Bolker, K. Kristensen, et al. 2017. "glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models Using Template Model Builder."

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag.

Cabrera-García, M. E., P. Mateo-Tomás, J. H. Sarasola, J. I. Z. Martínez, B. Martínez-Miranzo, and P. P. Olea. 2025. "Unravelling the Multi-Scale Structure of Vertebrate Scavenger Communities: The Role of Beta-Diversity in Livestock Carcass Consumption." *Basic and Applied Ecology* 83: 64–72.

Cavazza, S., R. Brogi, M. Zanni, et al. 2026. "Extreme Spatial Plasticity in Italian Wolves: Ecological Determinants of Range Size and Movement Patterns Across Heterogeneous Landscapes." *European Journal of Wildlife Research* 72: 94.

Chapron, G., P. Kaczensky, J. D. C. Linnell, et al. 2014. "Recovery of Large Carnivores in Europe's Modern Human-Dominated Landscapes." *Science* 346: 1517–1519.

Corlatti, L. 2026. "easyViz: Easy Visualization of Conditional Effects From Regression Models."

Corlatti, L., A. Gugiatti, and L. Pedrotti. 2016. "Spring Spotlight Counts Provide Reliable Indices to Track Changes in Population Size of Mountain-Dwelling Red Deer *Cervus elaphus*." *Wildlife Biology* 22: 268–276.

Corradini, A., M. Randles, L. Pedrotti, et al. 2021. "Effects of Cumulated Outdoor Activity on Wildlife Habitat Use." *Biological Conservation* 253: 108818.

Crabtree, R. L., and J. W. Sheldon. 1999. "The Ecological Role of Coyotes on Yellowstone's Northern Range." *Yellowstone Science* 7: 15–23.

De Boer, W. F., and H. H. T. Prins. 1990. "Large Herbivores That Strive Mightily but Eat and Drink as Friends." *Oecologia* 82: 264–274.

Di Bernardi, C., G. Chapron, P. Kaczensky, et al. 2025. "Continuing Recovery of Wolves in Europe." *PLOS Sustainability and Transformation* 4: e0000158.

Díaz-Ruiz, F., J. Caro, M. Delibes-Mateos, B. Arroyo, and P. Ferreras. 2016. "Drivers of Red Fox (*Vulpes vulpes*) Daily Activity: Prey Availability, Human Disturbance or Habitat Structure?" *Journal of Zoology* 298: 128–138.

Donadio, E., and S. W. Buskirk. 2006. "Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora." *American Naturalist* 167: 524–536.

Donini, V., L. Pedrotti, F. Ferretti, et al. 2025. "Can Camera Traps Predict Habitat-Species Associations? A Comparison With GPS-Based Habitat Selection in Red Deer." *Landscape Ecology* 40: 38.

Durant, S. M. 1998. "Competition Refuges and Coexistence: An Example From Serengeti Carnivores." *Journal of Animal Ecology* 67: 370–386.

Ferretti, F., G. Pacini, I. Belardi, et al. 2021. "Recolonizing Wolves and Opportunistic Foxes: Interference or Facilitation?" *Biological Journal of the Linnean Society* 132: 196–210.

Finnerty, P. B., N. Y. Meisuria, L. J. Baker, et al. 2025. "Carrion Increases Landscape-Scale Scavenger Activity and Interactions." *Ecology and Evolution* 15: e72059.

Greenberg, S. 2019. "Timelapse Quick Start Guide."

Hartig, F. 2016. "DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models."

Hijmans, R. J. 2010. "raster: Geographic Data Analysis and Modeling."

Holt, R. D., and G. A. Polis. 1997. "A Theoretical Framework for Intraguild Predation." *American Naturalist* 149: 745–764.

Jones, M. E. 1998. "The Function of Vigilance in Sympatric Marsupial Carnivores: The Eastern Quoll and the Tasmanian Devil." *Animal Behaviour* 56: 1279–1284.

Kimbrell, T., R. D. Holt, and P. Lundberg. 2007. "The Influence of Vigilance on Intraguild Predation." *Journal of Theoretical Biology* 249: 218–234.

Klauder, K. J., B. L. Borg, K. J. Sivy, and L. R. Prugh. 2021. "Gifts of an Enemy: Scavenging Dynamics in the Presence of Wolves (*Canis lupus*)." *Journal of Mammalogy* 102: 558–573.

Krebs, C. J. 1985. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper international edition. Harper & Row.

Larivière, S., and M. Pasitschniak-Arts. 1996. "*Vulpes vulpes*." *Mammalian Species* 537: 1–11.

Lazzeri, L., F. Ferretti, M. Churski, et al. 2024. "Spatio-Temporal Interactions Between the Red Fox and the Wolf in Two Contrasting European Landscapes." *Scientific Reports* 14: 221.

Lüdecke, D., M. Ben-Shachar, I. Patil, P. Waggoner, and D. Makowski. 2021. "Performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models." *Journal of Open Source Software* 6: 3139.

Mech, L. D., and R. O. Peterson. 2003. "Wolf–Prey Relations." In *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, edited by L. D. Mech and L. Boitani, 131–160. University of Chicago Press.

Merkle, J. A., D. R. Stahler, and D. W. Smith. 2009. "Interference Competition Between Gray Wolves and Coyotes in Yellowstone National Park." *Canadian Journal of Zoology* 87: 56–63.

Monterroso, P., P. C. Alves, and P. Ferreras. 2014. "Plasticity in Circadian Activity Patterns of Mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for Species Coexistence." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 1403–1417.

O'Malley, C., L. M. Elbroch, P. E. Lendrum, and H. Quigley. 2018. "Motion-Triggered Video Cameras Reveal Spatial and Temporal Patterns of Red Fox Foraging on Carrion Provided by Mountain Lions." *PeerJ* 6: e5324.

Orazi, V., L. Gallotta, B. Bassano, and F. Ferretti. 2025. "Avoidance or Attraction? Behavioural Responses of a Small Carnivore to an Apex Predator in an Alpine Ecosystem." *Animal Behaviour* 225: 123235.

Palomares, F., and T. M. Caro. 1999. "Interspecific Killing Among Mammalian Carnivores." *American Naturalist* 153: 492–508.

Pereira, L. M., N. Owen-Smith, and M. Moleón. 2014. "Facultative Predation and Scavenging by Mammalian Carnivores: Seasonal, Regional and Intra-Guild Comparisons." *Mammal Review* 44: 44–55.

Pianka, E. R. 1973. "The Structure of Lizard Communities." *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53–74.

Posit Team. 2024. "RStudio: Integrated Development Environment for R."

Prugh, L. R., and K. J. Sivy. 2020. "Enemies With Benefits: Integrating Positive and Negative Interactions Among Terrestrial Carnivores." *Ecology Letters* 23: 902–918.

Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, et al. 2009. "The Rise of the Mesopredator." *Bioscience* 59: 779–791.

R Core Team. 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.

Ritchie, E. G., and C. N. Johnson. 2009. "Predator Interactions, Mesopredator Release and Biodiversity Conservation." *Ecology Letters* 12: 982–998.

Sand, H., B. Zimmermann, P. Wabakken, H. Andrèn, and H. C. Pedersen. 2005. "Using GPS Technology and GIS Cluster Analyses to Estimate Kill Rates in Wolf-Ungulate Ecosystems." *Wildlife Society Bulletin* 33: 914–925.

Schoener, T. W. 1973. "Population Growth Regulated by Intraspecific Competition for Energy or Time: Some Simple Representations." *Theoretical Population Biology* 4: 56–84.

Schoener, T. W. 1983. "Field Experiments on Interspecific Competition." *American Naturalist* 122: 240–285.

Selva, N., B. Jędrzejewska, W. Jędrzejewski, and A. Wajrak. 2005. "Factors Affecting Carcass Use by a Guild of Scavengers in European Temperate Woodland." *Canadian Journal of Zoology* 83: 1590–1601.

Sivy, K. J., C. B. Pozzanghera, K. E. Colson, M. A. Mumma, and L. R. Prugh. 2018. "Apex Predators and the Facilitation of Resource Partitioning Among Mesopredators." *Oikos* 127: 607–621.

Śmietana, W. 2005. "Selectivity of Wolf Predation on Red Deer in the Bieszczady Mountains, Poland." *Acta Theriologica* 50: 277–288.

Sparkes, J., P. J. S. Fleming, A. McSorley, and B. Mitchell. 2020. "What Are We Missing? How the Delay-Period Setting on Camera Traps Affects Mesopredator Detection." *Australian Mammalogy* 43: 243–247.

Spencer, E. E., C. R. Dickman, A. Greenville, P. Barton, E. G. Ritchie, and T. M. Newsome. 2024. "Vertebrate Scavenging in Australia Is Shaped by a Complex Interplay of Bioregional, Seasonal and Habitat Factors." *Journal of Zoology* 324: 128–140.

Ståhlberg, S., and M. Apollonio. 2023. "Scavenger Activity and Anti-Predator Behaviour in an Apennine Wolf Area." *Sustainability* 15: 11056.

Torretta, E., L. Riboldi, E. Costa, C. Delfoco, E. Frignani, and A. Meriggi. 2021. "Niche Partitioning Between Sympatric Wild Canids: The Case of the Golden Jackal (*Canis aureus*) and the Red Fox (*Vulpes vulpes*) in North-Eastern Italy." *BMC Ecology and Evolution* 21: 129.

Vanak, A. T., D. Fortin, M. Thaker, et al. 2013. "Moving to Stay in Place: Behavioral Mechanisms for Coexistence of African Large Carnivores." *Ecology* 94: 2619–2631.

Vorel, A., I. Kadlec, T. Toulec, et al. 2024. "Home Range and Habitat Selection of Wolves Recolonising Central European Human-Dominated Landscapes." *Wildlife Biology* 2024: e01245.

Wearn, O. R., and P. Glover-Kapfer. 2019. "Snap Happy: Camera Traps Are an Effective Sampling Tool When Compared With Alternative Methods." *Royal Society Open Science* 6: 181748.

Wikenros, C., H. Sand, P. Ahlqvist, and O. Liberg. 2013. "Biomass Flow and Scavengers Use of Carcasses After Re-Colonization of an Apex Predator." *PLoS One* 8: e77373.

Wikenros, C., S. Ståhlberg, and H. Sand. 2014. "Feeding Under High Risk of Intraguild Predation: Vigilance Patterns of Two Medium-Sized Generalist Predators." *Journal of Mammalogy* 95: 862–870.

Wilmers, C. C., R. L. Crabtree, D. W. Smith, K. M. Murphy, and W. M. Getz. 2003. "Trophic Facilitation by Introduced Top Predators: Grey Wolf Subsidies to Scavengers in Yellowstone National Park." *Journal of Animal Ecology* 72: 909–916.

Wilmers, C. C., D. R. Stahler, R. L. Crabtree, D. W. Smith, and W. M. Getz. 2003. "Resource Dispersion and Consumer Dominance: Scavenging at Wolf- and Hunter-Killed Carcasses in Greater Yellowstone, USA." *Ecology Letters* 6: 996–1003.