

Un jeu de risque : les activités humaines façonnent le comportement spatial du chevreuil en présence de loups dans les Alpes du Sud-Ouest



Article

A Game of Risk: Human Activities Shape Roe Deer Spatial Behavior in Presence of Wolves in the Southwestern Alps

Valentina Ruco * and Francesca Marucco 

Department of Life Sciences and Systems Biology, University of Turin, Via Accademia Albertina 13, 10123 Turin, Italy; francesca.marucco@unito.it

* Correspondence: valentina.ruco@unito.it

Citation: Ruco, V.; Marucco, F. A Game of Risk: Human Activities Shape Roe Deer Spatial Behavior in Presence of Wolves in the Southwestern Alps. *Diversity* 2025, 17, 115. <https://doi.org/10.3390/>

Résumé

Dans les paysages dominés par l'homme, les activités humaines façonnent le **comportement spatial** des proies, créant des paysages complexes de risques. Nous avons étudié la sélection de l'habitat du chevreuil en utilisant des fonctions de sélection des ressources dans un système montagneux dominé par l'homme et situé dans le sud-ouest des Alpes, caractérisé par une forte présence de loups et de perturbations humaines. Notre étude visait à évaluer comment l'interaction entre la chasse, la présence d'infrastructures et les activités récréatives en présence de loups influençait les **réponses spatiales des chevreuils à l'intérieur et à l'extérieur d'une zone protégée**. Nous avons constaté que pendant la période de chasse, les chevreuils sélectionnaient davantage les zones à forte densité de loups, l'effet le plus important étant observé pendant les battues au sanglier, ce qui confirme l'hypothèse de l'augmentation du risque, selon laquelle le fait d'éviter un prédateur augmente l'exposition à un autre, et souligne l'impact temporaire mais significatif de la chasse sur la dynamique prédateur-proie. Pendant la période de la chasse en battue au sanglier, les chevreuils ont également montré une plus forte sélection pour la proximité des bâtiments, ce qui confirme **l'hypothèse du bouclier humain**. Les zones protégées ont eu un effet accru sur l'évitement par les chevreuils des sentiers, où les randonnées et les activités récréatives sont plus concentrées. Nos résultats ont révélé les **compromis complexes** auxquels les chevreuils sont confrontés lorsqu'ils doivent faire face à des **risques multiples** dans des paysages modifiés par l'homme, ce qui est important pour l'élaboration de stratégies efficaces de conservation et de durabilité humaine.

Mots clés : perturbations humaines ; paysage de la peur ; bouclier humain ; renforcement des risques ; interactions homme-faune sauvage

1. INTRODUCTION

L'utilisation anthropique du paysage a considérablement restructuré les écosystèmes naturels, provoquant non seulement la perte et la fragmentation des habitats [1], mais aussi le déclin des espèces ainsi que des changements dans les interactions entre les espèces [2,3]. L'homme et ses activités ont joué un rôle important dans le façonnement des communautés écologiques [4,5], introduisant une complexité supplémentaire dans les relations entre prédateurs et proies [6]. La faune sauvage est de plus en plus confrontée au défi de se déplacer dans des environnements modifiés par l'homme [1], les animaux s'adaptant de diverses manières à la présence d'activités humaines [7,8]. Au-delà de la mortalité directe des animaux sauvages, les activités humaines telles que la chasse, la modification des terres, le développement d'infrastructures et l'utilisation à des fins récréatives remodelent les **paysages de peur** d'une manière qui peut affecter la sélection de l'habitat et les schémas d'activité des proies et des prédateurs, ainsi que les comportements anti-prédateurs [9,10].

Les ongulés doivent faire face aux risques spatio-temporels liés à l'homme et aux prédateurs naturels dans des habitats hétérogènes [11]. Dans le cas d'environnements fortement anthropisés, la complexité des interactions entre l'homme, la proie et le prédateur est exacerbée. Les proies qui évitent un risque peuvent accroître leur vulnérabilité à un autre risque, un phénomène connu sous le nom de renforcement du risque [12,13], ou les proies peuvent choisir la proximité des caractéristiques humaines comme bouclier pour minimiser le risque [14]. Les espèces sauvages réagissent aux activités humaines selon des modalités spatiales complexes, influencées par le type, l'intensité et la fréquence des perturbations [15,16], comme dans le cas des activités récréatives ou de la chasse.

Les chasseurs emploient des stratégies spécifiques pour optimiser l'efficacité de la chasse, qui interagissent avec les différentes caractéristiques de l'habitat et les éléments anthropogéniques du paysage et affectent le comportement spatial des proies [17,18]. Les chasseurs utilisent généralement différentes approches en fonction de l'espèce de gibier ciblée, mais sont généralement limités aux heures de clarté et à des périodes spécifiques au cours de l'année. Les caractéristiques linéaires humaines, telles que les routes et les sentiers, créent des risques supplémentaires pour la faune en intensifiant l'accès humain à des zones éloignées, ce qui peut indirectement modifier les interactions entre les espèces [19]. Ces éléments sont également utilisés pour divers types de loisirs, allant d'activités telles que la randonnée et le vélo à des activités motorisées [20]. Les loisirs de plein air sans consommation peuvent avoir des effets comportementaux significatifs sur la faune sauvage, y compris les ongulés, par l'évitement spatial [21], l'augmentation de la vitesse de déplacement [22] ou la modification des schémas d'activité diurne [23]. Par exemple, dans une étude sur l'interaction entre le cerf élaphe et le mouton, les deux espèces étaient plus susceptibles d'être détectées plus loin du chemin pendant la journée, ce qui suggère que la pression de la randonnée a influencé les interactions spatio-temporelles [24]. Les activités de plein air telles que la randonnée et le vélo ont également induit des réactions d'évitement chez le cerf [25,26] et le chamois, avec une intensité plus élevée dans les zones de loisirs populaires, telles que les zones naturelles protégées [27]. Dans d'autres cas, les infrastructures humaines ont été utilisées par les proies comme des **boucliers** contre les risques de prédation [14,28]. Par conséquent, dans les paysages dominés par l'homme, il est nécessaire de comprendre la complexité des interactions spatiales entre les proies, les prédateurs naturels et les activités

humaines afin de pouvoir prendre des décisions de gestion qui optimisent la durabilité à long terme.

Notre étude porte sur l'interaction spatiale des effets des perturbations humaines et de la présence de prédateurs sur le comportement spatial du chevreuil, à l'intérieur et à l'extérieur d'une zone naturelle protégée. Le chevreuil constitue une excellente espèce modèle pour l'étude de cette dynamique, étant donné qu'il est largement répandu et abondant en Europe [29-31] et dans la zone étudiée [32], où il est la principale espèce chassée par les chasseurs et les loups [33], et qu'il fait preuve d'une grande tolérance et d'une grande plasticité aux perturbations anthropiques [34]. En quantifiant les effets spatiaux et temporels de la combinaison des activités humaines et des risques spatiaux liés à la présence du loup, nous cherchons à étudier comment la variation spatiale des perturbations humaines, résultant à la fois des activités récréatives et de la chasse, affecte la sélection de l'habitat du chevreuil à l'intérieur et à l'extérieur d'une zone protégée, fournissant ainsi des informations clés pour la conservation et la gestion de la faune dans les paysages fortement impactés par l'homme.

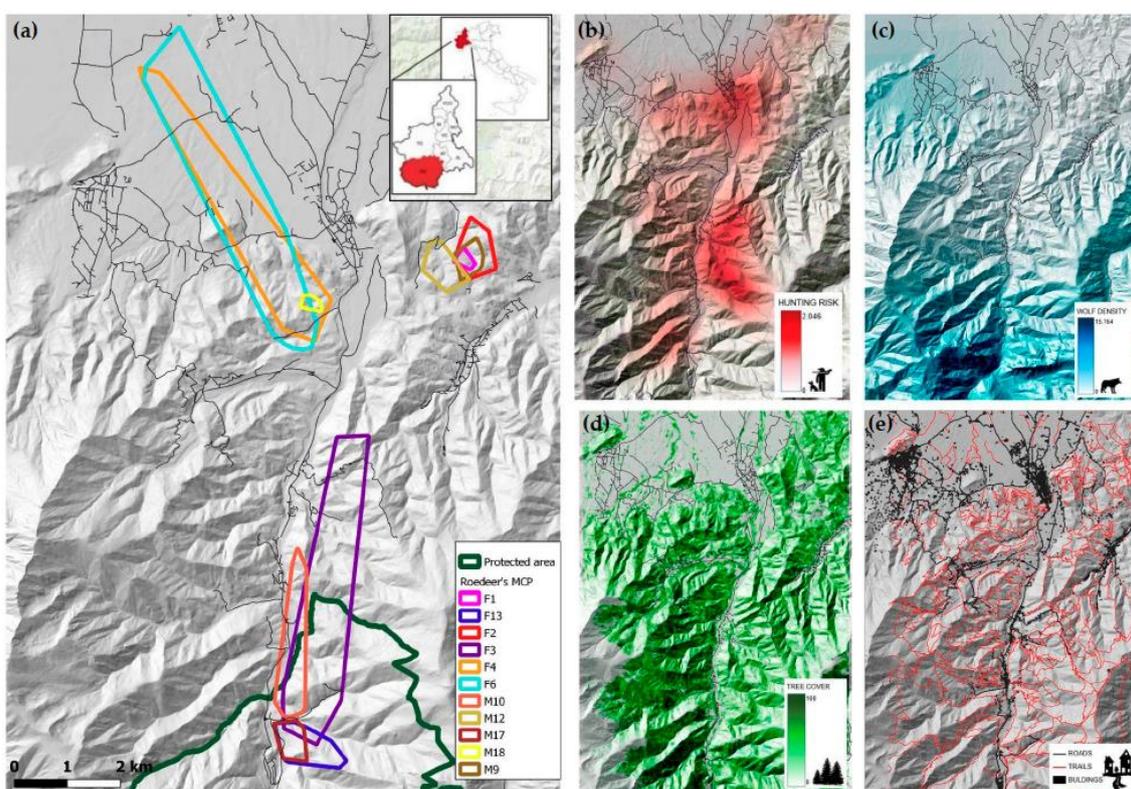


Figure 1. Description de la zone d'étude : localisation du site et répartition spatiale des territoires des chevreuils (polygones convexes minimaux, MC) dans la zone d'étude (a). À droite, des cartes en médaillon indiquent (b) la densité du risque de chasse (plage : 0-2,046), (c) la densité des loups (plage : 0-15,764) ; [36], (d) la densité du couvert arboré (plage : 0-100), et (e) la répartition des routes, des sentiers et des bâtiments dans la zone d'étude.

2. MATERIEL ET METHODE

2.1. Zones d'étude et collecte des données

La zone d'étude est située dans une région montagneuse du sud-ouest des Alpes, en Italie (44°21' N, 7°66' W dans EPSG : 4326, WGS84) (Figure 1), dont l'altitude varie de 270 à 2160 m. Le paysage est principalement forestier (59%, principalement à feuilles caduques), avec des habitats ouverts (12%) et des zones urbanisées (29%). Une partie de la zone d'étude se trouve dans le parc naturel du Marguareis (PNM, 80,4 km²), où l'écotourisme est très développé et activement promu. La chasse est interdite à l'intérieur de la zone protégée,

tandis qu'à l'extérieur, elle est réglementée par la loi nationale au sein d'un district de chasse, conformément aux documents d'orientation de l'administration régionale du Piémont (Figure 1a). Entre septembre et janvier, deux principales espèces de gibier sont chassées : le sanglier, principalement dans le cadre de battues collectives, et le chevreuil, avec des chasseurs individuels utilisant une stratégie d'attente et d'assise. Le chevreuil, réintroduit dans la zone d'étude à la fin des années 1980 à des fins de chasse et de conservation, est aujourd'hui largement répandu dans la région. Les sangliers ont commencé à recoloniser la zone dans les années 1990. Les chevreuils ont été documentés comme étant l'espèce d'ongulés la plus fréquemment enregistrée lors d'une étude simultanée par pièges photographiques menée dans la même zone [32], avec une occupation estimée à 0,91 (SE = 0,03) sur 56 sites [35], ce qui indique leur large distribution.

La zone d'étude est caractérisée par un niveau moyen à élevé d'urbanisation rurale typique des paysages de basse altitude, avec de petits villages, des routes et un réseau dense de sentiers. La région abrite également la plus forte densité de loups documentée dans les Alpes Italiennes [36], qui sont présents depuis 1996 [37] grâce à des dispersions naturelles [38].

Nous avons utilisé les données de chevreuils munis de colliers GPS pour étudier la sélection de l'habitat. Les chevreuils ont été capturés dans toute la zone d'étude au cours des hivers 2022-2024 à l'aide de pièges-boîtes individuels avec des systèmes d'alarme de piège, spécifiquement construits pour cette étude en fonction des tailles locales des chevreuils et des besoins logistiques pour garantir la méthode de capture la plus sûre, couramment utilisée pour les chevreuils dans d'autres régions avec des hivers rigoureux [39] et efficace en termes de timing dans la réactivité de l'intervention de l'équipe (20-30 min) [32]. Les pièges ont été répartis dans la zone d'étude afin de capturer des chevreuils à l'intérieur et à l'extérieur des zones de chasse, et dans des zones présentant différents gradients de perturbations anthropiques, variables qu'il est particulièrement important de représenter dans l'étude. **Aucune immobilisation chimique n'a été nécessaire** [32]. Les chevreuils ont été équipés de colliers GPS (modèle Lotek Litetrack Iridium 360, Lotek Wireless, Newmarket, ON, Canada). Les colliers ont été programmés pour tenter d'obtenir une position au moins toutes les 7 heures. Les positions GPS ont été vérifiées pour détecter les erreurs ou les dysfonctionnements du GPS, et seules les positions avec un niveau de précision PDOP < 5 ont été prises en compte. Un test systématique des performances du collier GPS Lotek a été réalisé dans les différentes parties de la zone d'étude afin de garantir l'homogénéité de la précision de la dilution positionnelle de la précision (PDOP) : informations acquises dans les différentes zones [32]. Nous avons étudié la sélection de l'habitat du chevreuil sur une période de 7 mois pour tester l'effet de la chasse, englobant 3 périodes typiques distinctes : (a) avant la saison de chasse (1^{er} août-15 septembre), (b) pendant la saison de chasse (la saison de chasse a commencé le 16 septembre et s'est terminée le 31 décembre), et (c) après la saison de chasse (1^{er} janvier-28 février). La saison de chasse a été caractérisée par deux périodes distinctes : (1) « Chasse au chevreuil » en septembre-octobre, où la chasse visait principalement le chevreuil par une stratégie de chasse assise et attendue, et (2) « Chasse au sanglier » en novembre-décembre, où l'activité de chasse était principalement axée sur le sanglier par des chasses en battue.

Au total, notre ensemble de données comprenait des données de télémétrie GPS de 11 individus, contenant 7433 emplacements.

2.2. Covariables anthropiques et environnementales

Nous avons étudié l'influence de covariables environnementales et anthropogéniques distinctes sur l'utilisation de l'habitat du chevreuil, en émettant l'hypothèse que ces variables sont corrélées avec les schémas spatiaux de risque perçu ou de dérangement par les humains et les loups (détails de chaque covariable dans le Tableau S1 (Tableau supplémentaire S1)). Les covariables environnementales comprenaient la densité du couvert végétal (*couvert végétal*), représentant le pourcentage du couvert végétal à chaque point GPS, dérivé de la couche de densité du couvert végétal à l'aide de QGIS 3.34.6. Cette covariable a une résolution élevée de 10 m et provient du Copernicus Land Monitoring Service (EAA Copernicus, <https://land.copernicus.eu/en>) (consulté le 1^{er} mars 2023). Nous avons évalué cette variable pour tester l'hypothèse selon laquelle la forêt pourrait offrir aux chevreuils un refuge ou des possibilités accrues d'échapper aux prédateurs, aux chasseurs et à toute perturbation humaine telle que les randonneurs ou les cyclistes.

Les caractéristiques anthropiques comprenaient les routes (toutes les routes pavées), les sentiers (tous les chemins non pavés) et les bâtiments (tous les types d'habitations humaines) et ont été obtenues par BBBIKE (<https://extract.bbbike.org/>) (consulté le 15 mars 2023) à partir d'OpenStreetMap (OSM). Pour chacune de ces **covariables**, nous avons calculé la distance euclidienne minimale entre chaque point GPS et l'élément correspondant, ce qui a donné les variables *dist.road*, *dist.trail* et *dist.build*. Nous avons évalué ces variables pour tester l'hypothèse d'une perturbation humaine, en considérant en particulier que les routes sont régulièrement utilisées par des personnes avec des véhicules motorisés, tandis que les sentiers sont utilisés par des randonneurs et des cyclistes, et en général par le tourisme de loisirs dans la zone d'étude [40,41].

Pour vérifier si les chasseurs courent un risque, nous avons pris en compte les données de récolte géoréférencées fournies par les districts de chasseurs de 2016 à 2024 ($n = 1281$), et nous avons appliqué une estimation de la densité du noyau à 95% pour quantifier la densité spatiale des animaux chassés, en utilisant la version 4.3.1 de R, le paquet *amt* [42] pour générer une carte de risque de chasse avec une résolution spatiale de 10 m, qui a ensuite été mise à l'échelle de 0 à 1 (*hunrisk*). Nous tenons compte de la densité locale de présence des loups (*wolfden*), en utilisant la carte de densité des loups estimée par Marucco et al. 2023 [36] pour l'ensemble des Alpes Italiennes sur la base d'un modèle spatial de capture-recapture ajusté aux données génétiques non invasives collectées au cours de l'hiver 2020-2021.

Pour tester la manière dont les activités humaines affectent la sélection des ressources des chevreuils en fonction des périodes de chasse, nous avons créé deux variables temporelles catégorielles appelées « *Hseason1* » et « *Hseason2* ». Dans *Hseason1*, nous avons classé l'étude en 3 périodes décrites précédemment : *Avant* (pas d'activité de chasse), *Pendant* la chasse (période de chasse active) et *Après* (période post-chasse). Lors de la saison 2, nous avons distingué la période de chasse en deux phases distinctes basées sur le type d'activité de chasse, nommées « *Pendant la chasse aux chevreuils* » et « *Pendant la chasse aux sangliers* », comme décrit précédemment. Cette catégorisation variable est utile pour tester l'hypothèse des réponses spatiales aux différentes méthodes de chasse : la chasse au chevreuil repose sur un mode de chasse assis et en attente, impliquant un seul chasseur qui recherche activement les animaux ou qui attend passivement dans un endroit spécifique, tandis que la chasse au sanglier repose

sur un mode de chasse en battue avec une équipe de chasseurs travaillant ensemble avec des chiens pour localiser et traquer les animaux. Le mode de chasse en battue est généralement considéré comme plus perturbant en raison de l'implication de plusieurs chasseurs et chiens, qui augmentent le bruit et les mouvements dans le paysage [43,44]. Pour tester l'évolution des **réponses spatiales** en fonction des périodes de chasse, nous avons inclus des interactions entre *Hsaison1* et *Hsaison2* et les variables prédictives les plus significatives (Tableau 1). Ainsi, les deux variables *Hsaison1* et *Hsaison2* nous ont permis d'étudier les effets généraux du risque de chasse et les impacts spécifiques des différentes stratégies de chasse, respectivement.

La variable catégorielle spatiale, nommée *Inside A*, nous a permis de tester l'hypothèse d'un effet plus important des activités récréatives à l'intérieur de la zone protégée, où le tourisme est plus développé, en particulier le long des sentiers. Pour tester cette hypothèse, nous avons testé l'effet d'interaction entre *piste* et *InsidePA* (Tableau 1).

Tableau 1. Hypothèses testées, variables correspondantes et prédictions de la réponse spatiale des chevreuils dans un paysage anthropique (les termes d'interaction sont exprimés par un « × » entre les variables)

Hypothesis	Variables	Predicted Effect	Predictions
H1: Forest cover is an important refuge habitat in an anthropogenic landscape	<i>tree cover</i>	(+)	Roe deer is a woodland species with preference for ecotonal zone [45] P1: In an anthropogenic landscape, we predict that tree cover density may be important as a refuge area
H2: Spatial effect of recreational activity	<i>Dist.trail</i>	(+)	P2a: Roe deer may avoid trails used by hikers and bikers as recreational activities to minimize perceived risk from human disturbance
	<i>Dist.trail × InsidePA</i>	—	P2b: We predict roe deer avoidance of trails should be greater within the Protected Area where tourism is more concentrated
H3: Effects of pre–during–post hunting periods, and human shield strategy	<i>Huntrisk</i>		P3a: Roe deer habitat selection may be affected by the spatial presence of hunting activity
	<i>Dist.build × Hsaison1</i>		P3b: stronger use of a human shield strategy during the hunting period than before (or after)
H4: Effects of different hunting modes	<i>Hsaison2 vs. Hsaison1 as temporal interaction terms</i>		Roe deer may exhibit varying responses depending on the distinct hunting practices. P4: Specifically, we predicted that wild boar hunting may have a greater impact due to the higher levels of disturbance associated with this activity. During the wild boar hunting period, we anticipate a stronger use of the human shield strategy
H5: Risk enhancement	<i>huntrisk × wolfden</i>	(+)	P5a: Roe deer may select areas where both risks are high simultaneously (cumulative exposure)
	<i>huntrisk × wolfden</i>	(–)	P5b: Roe deer, avoiding one predator, may select areas where the other predator is more common

2.3. Fonction de sélection des ressources et cadre analytique...

3. RESULTATS

Les meilleurs modèles comprennent des interactions avec la covariable temporelle qui prend en compte les périodes et les modes de chasse (*Hseason2*) et avec la covariable spatiale *InsideA* (à l'intérieur/à l'extérieur de la zone protégée), ce qui confirme que la sélection de l'habitat du chevreuil est principalement expliquée par l'interaction complexe de multiples facteurs anthropogéniques. En particulier, le modèle RSF le plus parcimonieux (M1, ΔAIC le plus bas, [Tableau 2](#)) explique la majorité de la variance des données (poids de 0,92) et inclut des **prédicteurs** clés à la fois sous la forme d'un effet de covariable unique et de leurs interactions ([Tableau 2](#) et [Figure 2](#)).

Tableau 2. Résumé des meilleurs modèles RSF candidats étudiant la sélection de l'habitat de 11 chevreuils avant, pendant et après la saison de chasse dans la vallée du Pesio, Alpes Maritimes

Mod	Formula	ΔAIC	W
M1	~treecover + dist.trail + dist.build + wolfden + huntrisk + wolfden:Hseason2 + dist.build:Hseason2 + huntrisk:wolfden + dist.trail:InsidePA	0	0.92
M2	~treecover + dist.trail + dist.build + wolfden + huntrisk + wolfden:Hseason1 + dist.build:Hseason1 + huntrisk:wolfden + dist.trail:InsidePA	4.9	0.08
M3	~treecover + dist.trail + dist.build + wolfden + huntrisk + wolfden:Hseason2 + dist.build:Hseason2 + huntrisk:wolfden	46.8	0.00
M4	~treecover + dist.build + wolfden + huntrisk + wolfden:Hseason2 + dist.build:Hseason2 + huntrisk:wolfden	73.2	0.00
M5	~treecover + dist.trail + dist.build + wolfden:Hseason2 + dist.build:Hseason2 + dist.trail:InsidePA	166.6	0.00
M6	~treecover + dist.trail + huntrisk + wolfden + huntrisk:wolfden + dist.trail:InsidePA + dist.road	305.7	0.00
M7	~treecover + dist.trail + wolfden + huntrisk + wolfden:Hseason2 + dist.trail:InsidePA + huntrisk:wolfden	311.8	0.00
M8	~treecover + dist.trail + huntrisk + dist.trail:InsidePA + huntrisk:wolfden	348.9	0.00
M9	~dist.trail + dist.build + wolfden + huntrisk + wolfden:Hseason2 + dist.trail:InsidePA + huntrisk:wolfden + dist.build:Hseason2	472.1	0.00
M10	~treecover + dist.trail + dist.build + wolfden + huntrisk	90,176.2	0.00
M11	~treecover + dist.trail + dist.build + wolfden	90,206.6	0.00
M12	~treecover + dist.trail + dist.build	90,287.9	0.00
M13	~dist.trail + dist.build	90,357.8	0.00

La densité du couvert végétal est apparue comme l'un des prédicteurs les plus significatifs : l'élimination de cette variable du modèle a entraîné une baisse notable de la performance du modèle, le meilleur modèle passant de la première (M1) à la neuvième (M9) ([Tableau 2](#)). Les chevreuils ont choisi une densité de couverture élevée, comme l'indique l'effet positif de la covariable de la couverture arborée ($\beta = 0,37$, $SE = 0,019$, $p < 0,001$), ce qui confirme la validité de **H1**. Les sentiers n'ont pas eu d'effet significatif sur la sélection de l'habitat du chevreuil ($\beta = 0,01$, $SE = 0,02023$, $p = 0,541$). **Cependant**, les chevreuils **évitent** significativement les sentiers à l'intérieur de la zone protégée, comme l'indique le coefficient positif du terme d'interaction *dist.trail:InsidePA* lorsque *InsidePA* = 1 ([Figure 3](#) ligne verte, $\beta = 0,23$, $SE = 0,03252$, $p < 0,001$), ce qui permet de tester **H2**.

Nous avons observé un évitement général des zones à haut risque associées à la chasse, comme indiqué par l'effet principal négatif du risque de chasse ($\beta = -0,28$, $SE = 0,02725$, $p < 0,001$), et un effet temporel clair de la chasse sur les réponses spatiales des chevreuils, testant **H3** et **H4**. Cet effet temporel est mieux expliqué en considérant les différentes périodes et modes de chasse (*Hseason2* dans le meilleur modèle M1) plutôt que la seule présence ou absence de chasse (*Hseason1* dans M2, $\Delta AIC = 4,9$), testant **H4**. Pendant la saison de chasse, les réponses des chevreuils à la densité de loups et à la proximité des bâtiments ont été influencées par les différentes périodes temporelles des activités de chasse ([Figure 4](#)). La sélection des chevreuils pour la proximité des bâtiments (*dist.build*) était constamment négative ($\beta = -0,18$, $SE = 0,04162$, $p < 0,001$), mais augmentait au cours des périodes de chasse avec le terme d'interaction (*dist.build:Hseason2*), en particulier pendant la

chasse au sanglier, où le coefficient était plus élevé par rapport aux autres périodes ($\beta = -0,27$, $SE = 0,05742$, $p < 0,001$). Cet effet a persisté après la fin de la saison de chasse ($\beta = -0,21$, $SE = 0,05288$, $p < 0,001$), bien qu'il ait été moins prononcé, en testant pour H3b (Figure 4b).

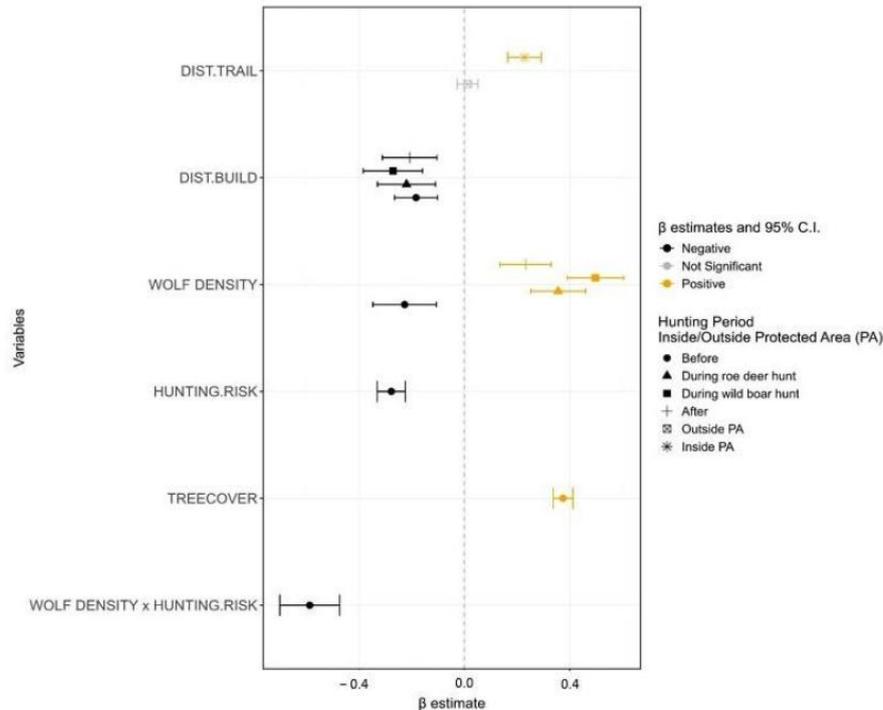


Figure 2. Graphique du coefficient β des termes fixes (exprimés en rapport de cotes logarithmiques) inclus dans le modèle le plus parcimonieux. La ligne pointillée représente un niveau d'utilisation proportionnel à la disponibilité, et les barres d'erreur représentent des intervalles de confiance à 95 %. L'effet temporel pour chaque variable est indiqué par différents symboles : points (avant), triangles (pendant la chasse au chevreuil), carrés (pendant la chasse au sanglier) et croix (après la période de chasse). L'effet spatial de *dist.trail* est représenté par des carrés rayés et des astérisques, qui représentent les coefficients pour les emplacements à l'extérieur et à l'intérieur du parc, respectivement. Les coefficients β sont affichés en noir s'ils sont négatifs, en orange s'ils sont positifs et en gris s'ils ne sont pas significatifs.

L'effet principal **négatif** de la densité de loups (*wolfdens*), qui reflète l'effet en l'absence de chasse, indique que les chevreuils ont tendance à éviter les zones avec une forte présence de loups ($\beta = -0,23$, $SE = 0,06147$, $p < 0,001$) ; en outre, il y a un effet négatif significatif du terme d'interaction loup-risque de chasse ($\beta = -0,59$, $SE = 0,05798$, $p < 0,001$), ce qui indique que les chevreuils, en évitant les zones à risque d'un prédateur, ont choisi des zones à risque élevé pour l'autre prédateur (Figure 4a). En particulier, les **réponses** des chevreuils à la présence du loup ont changé au cours des différentes périodes de chasse : les chevreuils ont modifié leur réponse, passant de l'évitement des zones de présence du loup avant la période de chasse à une sélection de ces zones pendant la chasse, testant ainsi **H5** (Figure 4a). La sélection était particulièrement forte pendant la chasse au sanglier ($\beta = 0,50$, $SE = 0,05485$, $p < 0,001$) et moins prononcée pendant la chasse au chevreuil ($\beta = 0,36$, $SE = 0,05315$, $p < 0,001$). Après la saison de chasse, l'effet a diminué mais est resté positif ($\beta = 0,23$, $SE = 0,04958$, $p < 0,001$) (Figure 4a).

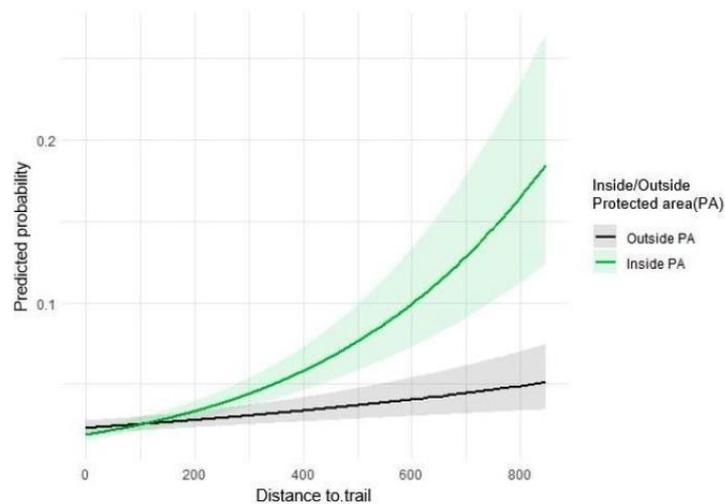


Figure 3. Probabilité prédite d'utilisation des sentiers par les chevreuils à l'intérieur (ligne verte) et à l'extérieur (ligne noire) de la zone protégée

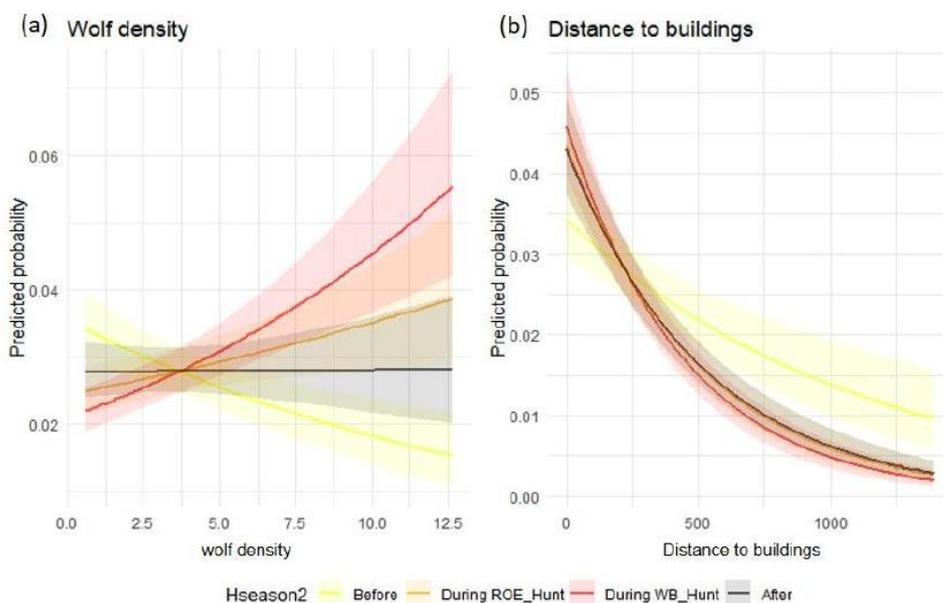


Figure 4. Probabilité prédite d'utilisation de l'habitat par les chevreuils en fonction de la densité de loups (a) et de la distance par rapport aux bâtiments (b) sur différentes périodes : Avant, avant la saison de chasse ; Pendant_ROE_Hunt, la première période de chasse caractérisée par la chasse au chevreuil ; Pendant_WB_Hunt, la deuxième période de chasse caractérisée par la chasse au sanglier ; et Après, après la fermeture de la saison de chasse

DISCUSSION

L'activité humaine a considérablement transformé les écosystèmes naturels, façonnant la composition et la structure des communautés écologiques et entraînant des modifications dans les interactions entre les espèces [1,2]. Cette influence introduit des couches supplémentaires de complexité dans les relations prédateur-proie, remettant souvent en question la dynamique naturelle de ces interactions. Par conséquent, les adaptations comportementales dans l'Anthropocène, telles que les changements dans la sélection de l'habitat ou l'activité temporelle, sont importantes pour la résilience de certaines espèces [7,52-54]. **Cependant**, toutes les espèces ne peuvent pas s'adapter avec succès, ce qui entraîne des impacts inégaux des perturbations dans les systèmes écologiques. Peu d'études ont exploré les réponses des ongulés aux perturbations cumulées du paysage impliquant des risques multiples [55]. **Dans cet article, nous avons étudié l'influence des activités humaines sur la sélection de l'habitat du chevreuil en relation avec la chasse, les infrastructures**

humaines et les activités récréatives en présence de son prédateur naturel le plus important, le loup. Nous avons inclus des **intercepts aléatoires** pour l'identification individuelle dans tous nos modèles, comme le recommandent Gillies et al. (2006) et Merrill et Hebblewhite (2009) [48,49], afin de tenir compte des différences de taille d'échantillon par individu et de contrôler les effets spécifiques à l'individu dans la sélection de l'habitat. Nos résultats ont montré que les activités humaines jouent un rôle crucial dans l'élaboration des stratégies de sélection de l'habitat du chevreuil, en particulier le calendrier et le type de chasse, ainsi que la répartition des sentiers et des bâtiments, ce qui donne un aperçu important de ces **dynamiques spatiales et temporelles** complexes. Les altérations et les perturbations causées par l'homme transforment ce que les écologistes appellent les « **paysages de la peur** » [56]. Ces paysages influencent la façon dont les animaux perçoivent les menaces dans leur environnement et y réagissent, ce qui les pousse à adopter des comportements critiques [15]. Les activités humaines peuvent remodeler les **paysages de la peur**, influençant la sélection de l'habitat, les modèles d'activité et l'efficacité des stratégies anti-prédateurs [10,52], telles que l'introduction de « **stratégies de bouclier humain** » [14]. Dans notre étude, nous avons eu l'occasion unique d'examiner en détail comment les chevreuils se déplacent dans un « **paysage de la peur** » très hétérogène induit à la fois par les perturbations humaines et la présence d'un prédateur naturel, où les risques varient à la fois dans le temps et dans l'espace. En particulier, pendant la saison de chasse, il a été démontré que les chevreuils étaient confrontés à des **compromis** plus importants, l'activité de chasse humaine se superposant dans l'espace et dans le temps à la présence du prédateur et à toutes les autres pressions exercées par l'homme. Parallèlement, une partie de notre zone d'étude se trouve dans une zone protégée, qui connaît une forte activité touristique tout au long de l'année, en particulier le long des sentiers. Nos résultats ont révélé que la pression combinée des infrastructures anthropogéniques et des diverses activités humaines, ainsi que la présence de loups, ont incité les chevreuils à adopter des stratégies différenciées pour équilibrer leur exposition aux menaces. Cette **réponse adaptative** est soutenue par le fait que le comportement des chevreuils s'aligne sur plusieurs hypothèses que nous avons prédites (de H1 à H5) plutôt que d'être expliqué par une seule d'entre elles. Cela suggère une interaction complexe de divers facteurs et stratégies employés par cette espèce proie dans un contexte hautement anthropogénique.

Notre **première hypothèse**, selon laquelle la densité du couvert arboré est l'un des principaux facteurs de sélection de l'habitat (**H1**), a été fortement étayée. En tant qu'espèce sylvestre et écotone, le chevreuil dépend des zones boisées pour s'assurer des voies de fuite immédiates [51,57]. Benhaiem et al. (2008) [58] ont montré que les niveaux de vigilance des chevreuils diminuaient proportionnellement à l'étendue des zones boisées, ce qui souligne le rôle du couvert forestier dans la réduction du risque perçu. Cela indique une adaptation générale des chevreuils aux paysages hautement anthropogéniques de notre zone d'étude, où les pressions humaines, combinées à la présence de prédateurs naturels, créent un paysage complexe de risques, obligeant les proies à **optimiser** leurs stratégies spatiales en utilisant plus largement les zones de refuge. Ce résultat souligne également la nécessité de reconsidérer les méthodologies d'estimation des populations d'ongulés dans des contextes anthropisés qui reposent uniquement sur des observations directes [59,60], qui peuvent être fortement affectées par des taux de détection faibles et imprévisibles [61]. D'après nos résultats, les pressions anthropiques pourraient pousser les chevreuils à choisir de plus en plus des zones de refuge forestières, où les taux de détection sont probablement trop faibles pour que les

observations directes puissent servir de méthodes pour des estimations fiables de la population.

Parmi les éléments linéaires d'origine humaine, ce sont les **sentiers** qui ont eu l'effet le plus important sur la sélection de l'habitat du chevreuil. Nous avons émis l'hypothèse que les chevreuils percevaient ces éléments comme risqués, en raison de leur utilisation fréquente par les randonneurs, les cyclistes et les humains en général, en particulier là où le tourisme est le plus concentré (**H2**). En fait, nous avons trouvé un soutien à notre hypothèse (P2b) où les chevreuils ont montré un plus grand évitement des sentiers à l'intérieur des zones protégées qu'à l'extérieur de celles-ci. Cet évitement accru à l'intérieur de la zone protégée est probablement influencé par la plus grande fréquence de touristes et d'activités récréatives à l'intérieur du parc. L'expansion rapide et la diversification des activités récréatives de plein air peuvent avoir un impact sur la faune de différentes manières, ce qui conduit souvent à l'évitement des habitats perturbés [62,63]. Mathisen et al. (2018) [64] ont également montré que les activités de randonnée et de cyclisme sur les sentiers réduisaient l'utilisation de l'espace par les cerfs et l'abroustissement des jeunes arbres dans leur voisinage direct (<100 m).

Nos résultats se sont alignés sur les hypothèses **H3** et **H4**, démontrant que les périodes de chasse modifient les stratégies de sélection de l'habitat du chevreuil. Les chevreuils modifient leur comportement spatial pendant la saison de chasse par rapport à une période antérieure caractérisée par l'absence de chasse, en sélectionnant davantage **la proximité des bâtiments**, en particulier pendant la période de chasse en battue aux sangliers. Par ailleurs, d'autres études ont montré que la chasse en battue est particulièrement perturbante pour la faune sauvage [43]. Cela confirme l'hypothèse selon laquelle les chevreuils utilisent les bâtiments humains comme **refuges** contre les activités de chasse, ce qui indique une **stratégie de bouclier humain** bien développée [28]. L'effet des activités de chasse sur l'utilisation relative des zones à forte densité de loups est également particulièrement intéressant. Les coefficients β de la densité de loups sont passés de négatifs avant la saison de chasse à de plus en plus positifs pendant la saison de chasse, atteignant leur maximum pendant la période de chasse au sanglier, puis revenant à la neutralité immédiatement après. Ce schéma temporel clair (**Figure 4a**) souligne comment l'activité de chasse peut jouer un rôle important dans les interactions entre proies et prédateurs, **poussant probablement les deux espèces à converger vers les mêmes zones éloignées**, indiquant que les chevreuils pourraient ne pas sélectionner activement les zones à forte densité de loups en soi, mais plutôt choisir des endroits caractérisés par des zones de refuge, qui sont également typiquement sélectionnées par les loups [65,66].

De plus, comme prévu dans notre hypothèse de renforcement du risque (**H5**), nous avons trouvé une interaction négative entre les zones à risque de chasse et les zones à forte densité de loups, ce qui suggère que les chevreuils évitent activement les zones où les risques liés aux chasseurs et aux loups se chevauchent. Plusieurs études ont examiné les effets du risque dans un contexte de prédateurs multiples, révélant que des prédateurs multiples peuvent créer des zones de risque contrasté ou des zones à double risque au sein d'un même paysage [13,67]. Par exemple, Lone et al. (2017) [13] ont constaté que les chevreuils exposés aux chasseurs et aux lynx étaient confrontés à des paysages de peur qui se chevauchaient tout en étant contrastés, ce qui montre que la présence d'un prédateur peut influencer l'exposition des

proies à un autre prédateur. Cela correspond à nos conclusions selon lesquelles le risque de chasse interagit avec les zones de forte densité de loups, ce qui conduit les chevreuils à ajuster dynamiquement leur sélection d'habitat. La chasse en battue au sanglier induit des perturbations humaines de haute intensité, avec de nombreux chasseurs et chiens, ce qui amplifie probablement la perception du risque et pousse les chevreuils à modifier plus fortement leur sélection d'habitat pendant cette période. Ces résultats sont conformes à ceux de Norm et al. (2015) [67], qui ont démontré que les réactions des chevreuils aux stratégies de chasse humaine variaient considérablement, avec des différences notables entre la chasse en battue et la chasse assise et en attente. Lorsque la saison de chasse se termine, les chevreuils ne sélectionnent plus les zones à forte densité de loups, ce qui souligne fortement que cet effet est induit par l'activité humaine, indiquant comment la chasse peut profondément façonner les relations prédateur-proie, comme cela a été démontré dans d'autres études [68].

En **conclusion**, nos résultats soulignent l'importance de prendre en compte les risques de prédation naturels et induits par l'homme pour modéliser le comportement spatial des proies, en particulier dans les paysages à usages multiples où les zones protégées sont entrecoupées de zones de chasse active par l'homme. Ces résultats soulignent l'importance de prendre en compte les influences anthropogéniques lors de l'analyse de la dynamique spatiale prédateur-proie, afin de trouver des solutions pour améliorer la coexistence entre l'homme et la faune sauvage tout en impliquant les différentes parties prenantes dans le processus [69]. Étant donné l'hétérogénéité temporelle et spatiale des **réponses** des chevreuils, une approche unique de la réglementation de la chasse et de la gestion du tourisme peut s'avérer inefficace. Des stratégies de gestion spatialement explicites, telles que le zonage des activités de chasse pour séparer les zones de perturbation humaine des principaux habitats de la faune, pourraient aider à équilibrer les objectifs d'utilisation humaine et de conservation [70].

Si les zones protégées jouent un rôle essentiel dans la réduction des impacts humains directs, des efforts plus importants sont nécessaires pour gérer les activités humaines au sein de ces zones, en particulier pour atténuer les risques perçus associés aux activités récréatives. Assurer une **connectivité** suffisante de l'habitat des options de refuge peut aider les ongulés à naviguer dans les paysages complexes de la peur. À l'ère de l'Anthropocène, les perturbations humaines peuvent même dépasser les effets spatiaux du risque induit par les prédateurs du sommet de la chaîne [68,71]. Dans des habitats de plus en plus dominés par l'homme, la compréhension de l'impact des activités humaines sur le comportement de la faune sauvage deviendra de plus en plus importante pour des stratégies de conservation et de gestion efficaces visant à développer la coexistence entre l'homme et la faune sauvage.

References

1. Prugh, L.R. Species interactions in the Anthropocene. *J. Anim. Ecol.* 2023, *92*, 1110–1112. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
2. Barker, K.J.; Cole, E.; Courtemanch, A.; Dewey, S.; Gustine, D.; Mills, K.; Stephenson, J.; Wise, B.; Middleton, A.D. Large carnivores avoid humans while prioritizing prey acquisition in anthropogenic areas. *J. Anim. Ecol.* 2023, *92*, 889–900. [[CrossRef](#)]
3. Guiden, P.W.; Bartel, S.L.; Byer, N.W.; Shipley, A.A.; Orrock, J.L. Predator-prey interactions in the Anthropocene: Reconciling multiple aspects of novelty. *Trends Ecol. Evol.* 2019, *34*, 616–627. [[CrossRef](#)]
4. Sih, A.; Ferrari, M.C.; Harris, D.J. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evol. Appl.* 2011, *4*, 367–387. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
5. Prugh, L.R.; Cunningham, C.X.; Windell, R.M.; Kertson, B.N.; Ganz, T.R.; Walker, S.L.; Wirsing, A.J. Fear of large carnivores amplifies human-caused mortality for mesopredators. *Science* 2023, *380*, 754–758. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
6. Palmer, M.S.; Gaynor, K.M.; Abraham, J.O.; Pringle, R.M. The role of humans in dynamic landscapes of fear. *Trends Ecol. Evol.* 2023, *38*, 217–218. [[CrossRef](#)]
7. Darimont, C.T.; Fox, C.H.; Bryan, H.M.; Reimchen, T.E. Human Impacts. The unique ecology of human predators. *Science* 2015, *349*, 858–860. [[CrossRef](#)]
8. Gaynor, K.M.; McInturff, A.; Brashares, J.S. Contrasting patterns of risk from human and non-human predators shape temporal activity of prey. *J. Anim. Ecol.* 2022, *91*, 46–60. [[CrossRef](#)]
9. Murphy, A.; Diefenbach, D.R.; Tement, M.; Lovallo, M.; Miller, D. Threading the needle: How humans influence predator-prey spatiotemporal interactions in a multiple-predator system. *J. Anim. Ecol.* 2021, *90*, 2377–2390. [[CrossRef](#)]
10. Suraci, J.P.; Gaynor, K.M.; Allen, M.L.; Alexander, P.; Brashares, J.S.; Cendejas-Zarelli, S.; Crooks, K.; Elbroch, L.M.; Forrester, T.; Green, A.M.; et al. Disturbance type and species life history predict mammal responses to humans. *Glob. Change Biol.* 2021, *27*, 3718–3731. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
11. Palmer, M.S.; Gaynor, K.M.; Becker, J.A.; Abraham, J.O.; Mumma, M.A.; Pringle, R.M. Dynamic landscapes of fear: Understanding spatiotemporal risk. *Trends Ecol. Evol.* 2022, *37*, 911–925. [[CrossRef](#)]
12. Atwood, T.C.; Gese, E.M.; Kunkel, K.E. Spatial partitioning of predation risk in a multiple predator–multiple prey system. *J. Wildl. Manag.* 2009, *73*, 876–884. [[CrossRef](#)]
13. Lone, K.; Mysterud, A.; Gobakken, T.; Odden, J.; Linnell, J.; Loe, L.E. Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. *Oikos* 2017, *126*, 624–632. [[CrossRef](#)]
14. Muhly, T.B.; Semeniuk, C.; Massolo, A.; Hickman, L.; Musiani, M. Human activity helps prey win the predator-prey space race. *PLoS ONE* 2011, *6*, e17050. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
15. Gaynor, K.M.; Brown, J.S.; Middleton, A.D.; Power, M.E.; Brashares, J.S. Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol. Evol.* 2019, *34*, 355–368. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
16. Tucker, M.A.; Böhring-Gaese, K.; Fagan, W.F.; Fryxell, J.M.; Van Moorter, B.; Alberts, S.C.; Ali, A.H.; Allen, A.M.; Attias, N.; Avgar, T.; et al. Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science* 2018, *359*, 466–469. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
17. Atwood, T.C.; Gese, E.M.; Kunkel, K.E. Comparative patterns of predation by cougars and recolonizing wolves in Montana’s Madison Range. *J. Wildl. Manag.* 2007, *71*, 1098–1106. [[CrossRef](#)]
18. Preisser, E.L.; Orrock, J.L.; Schmitz, O.J. Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology* 2007, *88*, 2744–2751. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
19. Mumma, M.A.; Parker, K.L.; Gillingham, M.P.; Johnson, C.J. Functional responses to anthropogenic linear features in a complex predator-multi-prey system. *Landsc. Ecol.* 2019, *34*, 2575–2597. [[CrossRef](#)]
20. Naidoo, R.; Burton, A.C. Relative effects of recreational activities on a temperate terrestrial wildlife assemblage. *Conserv. Sci. Pract.* 2020, *2*, e271. [[CrossRef](#)]
21. Larson, C.L.; Reed, S.E.; Merenlender, A.M.; Crooks, K.R. Effects of recreation on animals revealed as widespread through a global systematic review. *PLoS ONE* 2016, *11*, e0167259. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
22. Northrup, J.M.; Pitt, J.; Muhly, T.B.; Stenhouse, G.B.; Musiani, M.; Boyce, M.S. Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. *J. Appl. Ecol.* 2012, *49*, 1159–1167. [[CrossRef](#)]
23. Olson, L.E.; Squires, J.R.; Roberts, E.K.; Ivan, J.S.; Hebblewhite, M. Sharing the same slope: Behavioral responses of a threatened mesocarnivore to motorized and non motorized winter recreation. *Ecol. Evol.* 2018, *8*, 8555–8572. [[CrossRef](#)]
24. Marion, S.; Demšar, U.; Davies, A.L.; Stephens, P.A.; Irvine, R.J.; Long, J.A. Spatial and temporal variations in interspecific interaction: Impact of a recreational landscape. *Eur. J. Wildl. Res.* 2022, *68*, 36. [[CrossRef](#)]
25. Granados, A.; Sun, C.; Fisher, J.T.; Ladle, A.; Dawe, K.; Beirne, C.; Boyce, M.S.; Chow, E.; Heim, N.; Fennell, M.; et al. Mammalian predator and prey responses to recreation and land use across multiple scales provide limited support for the human shield hypothesis. *Ecol. Evol.* 2023, *13*, e10464. [[CrossRef](#)]
26. Procko, M.; Winder, S.G.; Wood, S.A.; Seigniny, M.; Collins, D.G.; Alves, M.; Prugh, L.R. Quantifying impacts of recreation on elk (*Cervus canadensis*) using novel modeling approaches. *Ecosphere* 2024, *15*, e4873. [[CrossRef](#)]
27. Marchand, P.; Garel, M.; Bourgoïn, G.; Dubray, D.; Maillard, D.; Loison, A. Impacts of tourism and hunting on a large herbivore’s spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biol. Conserv.* 2014, *177*, 1–11. [[CrossRef](#)]
28. Berger, J. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biol. Lett.* 2007, *3*, 620–623. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

29. Linnell, J.D.C.; Cretois, B.; Nilsen, E.B.; Rolandsen, C.M.; Solberg, E.J.; Veiberg, V.; Kaczensky, P.; Van Moorter, B.; Panzacchi, M.; Rauset, G.R.; et al. The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biol. Conserv.* 2020, *244*, 108500. [CrossRef]
30. Apollonio, M.; Andersen, R.; Putman, R. *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2010; Available online: <https://books.google.it/books?id=-ycg5PtQPugC> (accessed on 1 September 2024).
31. Lorenzini, R.; Hewison, M.; Gaillard, J.-M.; Garofalo, L.; Rossi, L.; Morellet, N.; Verheyden, H.; Lovari, S.; Lister, A.M.; Mattioli, S. European Roe Deer *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). In *Terrestrial Cetartiodactyla*; Imprint Springer; Corlatti, L., Zachos, F.E., Eds.; Springer International Publishing: Cham, Switzerland, 2022.
32. Ruco, V.; Sigaudou, D.; Airaudou, D.; Belghazi, F.; Bertolino, M.; Bolfo, A.; Boiani, M.V.; Cappatti, A.; Carlotti, V.; Fardone, L.; et al. Coordinated Actions to Improve Wolf-Human Coexistence at the Alpine Population Level: Study on the Relationships Between Predators, Prey and Human Activities in the Maritime Alps, Italy. 2024. Available online: https://www.lifewolfalps.eu/wp-content/uploads/2024/03/MARITIME-ALPS_Predator_Prey_HumanActivity_Study_ACTION_C3_03_2024_FINAL.pdf (accessed on 1 September 2024).
33. Marucco, F.; Pletscher, D.H.; Boitani, L. Accuracy of Scat Sampling for Carnivore Diet Analysis: Wolves in the Alps as a Case Study. *J. Mammal.* 2008, *89*, 665–673. [CrossRef]
34. Dupke, C.; Bonenfant, C.; Reineking, B.; Hable, R.; Zeppenfeld, T.; Ewald, M.; Heurich, M. Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography* 2017, *40*, 1014–1027. [CrossRef]
35. Rolle, F.; Boiani, M.V.; Fardone, L.; Gaydou, F.; Macario, M.; Parentela, F.; Ruco, V.; Sigaudou, D.; Marucco, F. Integrating human and wildlife dynamics in co-occurrence modelling. *Ecol. Evol.* 2025; *in press*. [CrossRef]
36. Marucco, F.; Boiani, M.V.; Dupont, P.; Milleret, C.; Avanzinelli, E.; Pilgrim, K.; Schwartz, M.K.; von Hardenberg, A.; Perrone, D.S.; Friard, O.P.; et al. A multidisciplinary approach to estimating wolf population size for long-term conservation. *Conserv. Biol.* 2023, *37*, e14132. [CrossRef] [PubMed]
37. Marucco, F.; Reinhardt, L.; Avanzinelli, E.; Zimmermann, F.; Manz, R.; Potočník, H.; Černe, R.; Rauer, G.; Walter, T.; Knauer, F.; et al. Transboundary monitoring of the wolf Alpine population over 21 years and seven countries. *Animals* 2023, *13*, 3551. [CrossRef] [PubMed]
38. Marucco, F.; Pilgrim, K.L.; Avanzinelli, E.; Schwartz, M.K.; Rossi, L. Wolf dispersal patterns in the Italian Alps and implications for wildlife diseases spreading. *Animals* 2022, *12*, 1260. [CrossRef]
39. Bergvall, U.A.; Kjellander, P.; Rauset, G.R.; Borowik, T.; Brieger, F.; Gehr, B.; Hewison, A.J.M.; Kröschel, M.; Pellerin, M.; Senn, S.; et al. Settle Down! Ranging Behaviour Responses of Roe Deer to Different Capture and Release Methods. *Animals* 2021, *11*, 3299. [CrossRef] [PubMed]
40. Bonnot, N.; Morellet, N.; Verheyden, H.; Cargnelutti, B.; Lourtet, B.; Klein, F.; Hewison, A.J.M. Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *Eur. J. Wildl. Res.* 2012, *58*, 693–703. [CrossRef]
41. Kays, R.; Parsons, A.W.; Baker, M.C.; Kalies, E.L.; Forrester, T.; Costello, R.; Rota, C.T.; Millsbaugh, J.J.; McShea, W.J. Does hunting or hiking affect wildlife communities in protected areas? *J. Appl. Ecol.* 2017, *54*, 242–252. [CrossRef]
42. Signer, J.; Fieberg, J.; Avgar, T. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecol. Evol.* 2019, *9*, 880–890. [CrossRef]
43. Scillitani, L.; Monaco, A.; Toso, S. Do intensive drive hunts affect wild boar (*Sus scrofa*) spatial behaviour in Italy? Some evidence and management implications. *Eur. J. Wildl. Res.* 2014, *60*, 707–716. [CrossRef]
44. Montgomery, R.A.; Raupp, J.; Miller, S.A.; Wijers, M.; Lisowsky, R.; Comar, A.; Bugir, C.K.; Hayward, M.W. The hunting modes of human predation and potential nonconsumptive effects on animal populations. *Biol. Conserv.* 2022, *265*, 109398. [CrossRef]
45. Morellet, N.; Bram, N.; Van Moorter, B.; Cargnelutti, B.; Angibault, J.M.; Lourtet, B.; Merlet, J.; Ladet, S.; Hewison, A.J.M. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landsc. Ecol.* 2011, *26*, 999–1010. [CrossRef]
46. Fieberg, J.; Signer, J.; Smith, B.; Avgar, T. A “How-to” Guide for Interpreting Parameters in Habitat-Selection Analyses. *bioRxiv* 2020. [CrossRef] [PubMed]
47. Brooks, M.; Bolker, B.; Kristensen, K. Generalized Linear Mixed Models Using Template Model Builder. GitHub Repository 2024. Available online: <https://github.com/glmmTMB/glmmTMB> (accessed on 1 September 2024).
48. Gillies, C.S.; Hebblewhite, M.; Nielsen, S.E.; Krawchuk, M.A.; Aldridge, C.L.; Frair, J.L.; Saher, D.J.; Stevens, C.E.; Jerde, C.L. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *J. Anim. Ecol.* 2006, *75*, 887–898. [CrossRef] [PubMed]
49. Hebblewhite, M.; Merrill, E. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J. Appl. Ecol.* 2008, *45*, 834–844. [CrossRef]
50. Burnham, K.P.; Anderson, D.R.; Huyvaert, K.P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2011, *65*, 23–35. [CrossRef]
51. James, G.; Witten, D.; Hastie, T.; Tibshirani, R. *An Introduction to Statistical Learning with Applications in R*; Springer: New York, NY, USA, 2013; p. 426.

52. Smith, J.A.; Gaynor, K.M.; Suraci, J.P. Mismatch between risk and response may amplify lethal and non-lethal effects of humans on wild animal populations. *Front. Ecol. Evol.* 2021, 9, 604973. [CrossRef]
53. Padié, S.; Morellet, N.; Cargnelutti, B.; Hewison, A.J.M.; Martin, J.-L.; Chamailé-Jammes, S. Time to leave? Immediate response of roe deer to experimental disturbances using playbacks. *Eur. J. Wildl. Res.* 2015, 61, 871–879. [CrossRef]
54. Sonnichsen, L.; Bokje, M.; Marchal, J.; Hofer, H.; Je, B.; Kramer-schadt, S.; Ortmann, S. Behavioural responses of European Roe Deer to temporal variation in predation risk. *Ethology* 2013, 119, 233–243. [CrossRef]
55. Darlington, S.; Ladle, A.; Burton, A.C.; Volpe, J.P.; Fisher, J.T. Cumulative effects of human footprint, natural features and predation risk best predict seasonal resource selection by white-tailed deer. *Sci. Rep.* 2022, 12, 1918. [CrossRef] [PubMed]
56. Laundré, J.W.; Hernández, L.; Ripple, W.J. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *Open Ecol. J.* 2010, 3, 1–7. [CrossRef]
57. Bonnot, N.C.; Couriot, O.; Berger, A.; Cagnacci, F.; Ciuti, S.; De Groeve, J.E.; Gehr, B.; Heurich, M.; Kjellander, P.; Kröschel, M.; et al. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. *J. Anim. Ecol.* 2020, 89, 132–145. [CrossRef]
58. Benhaïem, S.; Delon, M.; Lourtet, B.; Cargnelutti, B.; Aulagnier, S.; Hewison, A.J.M.; Morellet, N.; Verheyden, H. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim. Behav.* 2008, 76, 611–618. [CrossRef]
59. Meriggi, A.; Sotti, F.; Lamberti, P.; Gilio, N. A review of the methods for monitoring roe deer European populations with particular reference to Italy. *Hystrix* 2008, 19, 103–120. [CrossRef]
60. Peña-Carmona, G.; Escobar-González, M.; Dobbins, M.T.; Conejero, C.; Valldeperes, M.; Lavín, S.; Pérez, J.M.; López-Olvera, J.R.; Martín, J.M.L.; Serrano, E. Direct counts could underestimate the size of mountain ungulate populations. *Eur. J. Wildl. Res.* 2025, 71, 1883. [CrossRef]
61. Terletzky, P.A.; Koons, D.N. Estimating ungulate abundance while accounting for multiple sources of observation error. *Wildl. Soc. Bull.* 2016, 40, 525–536. [CrossRef]
62. Mols, B.; Churchill, J.E.; Cromsigt, J.P.G.M.; Kuijper, D.P.J.; Smit, C. Recreation reduces tick density through fine-scale risk effects on deer space-use. *Sci. Total Environ.* 2022, 839, 156222. [CrossRef] [PubMed]
63. Wyttenbach, M.; Graf, R.F.; Sigrist, B.; Karlen, B.; Rupf, R. Mountain biking and wildlife–disturbance experiments with roe deer (*Capreolus capreolus*) in Switzerland. In *Monitoring and Management of Visitors in Recreational and Protected Areas: Abstract Book*; Vasiljević, Đ., Vujičić, M., Lazić, L., Stojanović, V., Eds.; University of Novi Sad: Novi Sad, Serbia, 2016; pp. 444–447.
64. Mathisen, K.M.; Wójcicki, B.; Borowski, Z. Effects of forest roads on oak trees via cervid habitat use and browsing. *For. Ecol. Manag.* 2018, 424, 378–386. [CrossRef]
65. Van den Bosch, M.; Beyer, D.E.; Erb, J.D.; Gantchoff, M.G.; Kellner, K.F.; MacFarland, D.M.; Norton, D.C.; Patterson, B.R.; Price Tack, J.L.; Roell, B.J.; et al. Identifying potential gray wolf habitat and connectivity in the eastern USA. *Biol. Conserv.* 2022, 273, 109708. [CrossRef]
66. Planillo, A.; Wenzler-Meya, M.; Reinhardt, I.; Kluth, G.; Michler, F.-U.; Stier, N.; Louvrier, J.; Steyer, K.; Gillich, B.; Rieger, S.; et al. Understanding habitat selection of range-expanding populations of large carnivores: 20 years of grey wolves (*Canis lupus*) recolonizing Germany. *Divers. Distrib.* 2023, 30, 71–86. [CrossRef]
67. Norum, J.K.; Lone, K.; Linnell, J.D.C.; Odden, J.; Loe, L.E.; Mysterud, A. Landscape of risk to roe deer imposed by lynx and different human hunting tactics. *Eur. J. Wildl. Res.* 2015, 61, 831–840. [CrossRef]
68. Visscher, D.R.; Walker, P.D.; Flowers, M.; Kemna, C.; Pattison, J.; Kushnerick, B. Human impact on deer use is greater than predators and competitors in a multi use recreation area. *Anim. Behav.* 2023, 197, 61–69. [CrossRef]
69. Capitani, C.; Kariuki, R.W.; Marucco, F. Editorial: Impacts of people’s engagement in nature conservation. *Front. Conserv. Sci.* 2024, 5, 1521270. [CrossRef]
70. Müller, A.; Dahm, M.; Bøcher, P.K.; Root-Bernstein, M.; Svenning, J.-C. Large herbivores in novel ecosystems—Habitat selection by red deer (*Cervus elaphus*) in a former brown-coal mining area. *PLoS ONE* 2017, 12, e0177431. [CrossRef] [PubMed]
71. Ciuti, S.; Muhly, T.B.; Paton, D.G.; McDevitt, A.D.; Musiani, M.; Boyce, M.S. Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proc. R. Soc. B* 2012, 279, 4407–4416. [CrossRef] [PubMed]
72. Ruco, V. Roedeer_data_A game of risk: Human activities shape roe deer spatial behavior in presence of wolves in the southwestern Alps. *Mendeley Data* 2025. [CrossRef]