

Les comportements moteurs proactifs et réactifs façonnent la séquence anti-prédateur chez un grand herbivore

Vanderlocht et al. *Movement Ecology* (2025) 13:57
<https://doi.org/10.1186/s40462-025-00584-z>

Movement Ecology

RESEARCH

Open Access

Proactive and reactive movement behaviours shape the antipredator sequence in a large herbivore



Charlotte Vanderlocht^{1,2,3,7*}, Benjamin Robira^{1,4}, Andrea Corradini^{1,5}, Simone Dal Farra¹, Federico Ossi^{1,5}, Davide Righetti⁶, Heidi C. Hauße^{2,5}, Luca Pedrotti^{7,8} and Francesca Cagnacci^{1,5}

Résumé

Contexte

Les espèces proies peuvent adopter des comportements de **déplacement anti-prédateurs** afin de réduire le risque de prédation, notamment des **réponses proactives** à un risque chronique ou **prévisible**, et des **réponses réactives** à un risque aigu ou **imprévisible**. Ainsi, à tout moment, le choix de déplacement des proies peut refléter un compromis entre proactivité et réactivité. Dans les études précédentes, la proactivité et la réactivité ont généralement été considérées séparément, ce qui néglige leur influence potentiellement simultanée sur les décisions de déplacement des animaux et leur utilisation globale de l'espace.

Méthodes

Dans cette étude, nous avons analysé comment la proactivité et la réaction interagissent pour façonner les mouvements des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) équipés d'un collier GPS en réponse à la chasse par les humains. À l'aide d'un inventaire exhaustif des événements de chasse au cerf élaphe et d'une densité de couverture forestière à très haute résolution (LIDAR), nous avons combiné des modèles de mesure des mouvements (déplacement et longueur du trajet) et intégré des fonctions de sélection des étapes afin d'étudier les réponses des mouvements anti-prédateurs aux risques mortels à différentes échelles spatio-temporelles, en tenant compte d'un paysage dynamique de risques.

Résultats

Nos résultats montrent que les cerfs élaphe évitaient de manière proactive les zones à risque chronique ou sélectionnaient une couverture forestière là où et quand le risque était prévisiblement élevé. **Cependant**, lorsque le risque était inévitable, la couverture forestière n'était plus sélectionnée, mais modulait uniquement une réponse réactive selon un continuum « rester ou partir ». Cette réaction était encore plus évidente lorsque l'environnement était inconnu, soulignant l'importance de la **mémoire** dans ces schémas de réaction.

Conclusions

Nous décrivons comment la proactivité et la réaction fusionnent dans une séquence anti-prédateur de décisions de mouvement interconnectées chez un grand herbivore, et discutons

de la manière dont ce résultat peut aider à démêler les conséquences écologiques des réponses comportementales à la prédation. **Enfin**, nous jetons les bases d'études plus approfondies sur les origines des similitudes et des différences entre les réponses de mouvement proactives et réactives.

Mots-clés : Dynamique prédateur-proie, Paysage de la peur, Calendrier de la peur, Bio-logging, Déplacement, Longueur du trajet, iSSA, Approche intégrative, Chasse, *Cervus elaphus*

CONTEXTE

Éviter la prédation tout en s'assurant d'acquérir suffisamment de ressources est un défi constant pour les espèces proies sauvages. Lorsque les proies recherchent des occasions de se nourrir, elles s'exposent souvent à un risque de prédation plus élevé [1], car les prédateurs, à leur tour, cherchent également à maximiser leurs gains de condition physique en chassant lorsque et là où les probabilités de rencontre et de capture sont élevées [2, 3]. Les **comportements anti-prédateurs** peuvent réduire le risque de prédation, mais ils sont compensés par d'autres coûts liés à la condition physique [4], tels qu'une reproduction réduite [5, 6], une croissance plus lente [7] et/ou une survie diminuée [8]. **En fin de compte**, les proies doivent continuellement évaluer les coûts et les avantages [9, 10], en trouvant un **compromis** entre la prévention de la prédation et l'acquisition de ressources, ce qui influe également sur l'utilisation de l'espace, entre autres comportements. Comme le risque de prédation et la distribution des ressources varient dans l'espace et dans le temps, les décisions des proies en matière de déplacement et d'utilisation de l'espace reflètent également leur connaissance de ces variations et des écarts par rapport à la prévisibilité spatiale et temporelle. Paradoxalement, **cependant**, la plupart des approches actuelles visant à quantifier le compromis entre nourriture et risque [11] et ses conséquences sur le comportement des proies [12] supposent généralement une fixité dans l'une ou l'autre de ces dimensions [13], en se concentrant soit sur la répartition du temps comportemental (par exemple, la vigilance [14], « abandon des densités » de ressources [15]) ou la sélection de l'habitat en fonction des schémas spatiaux de risque à long terme, appelés « paysage de la peur » ([16] ; voir [17] pour une revue).

À l'inverse, l'hypothèse de la répartition des risques [18, 19] propose que les proies ajustent l'intensité de leurs réponses anti-prédateurs non seulement en fonction du niveau de risque immédiat (ou risque aigu), mais aussi en fonction de la répartition du risque dans le temps, en tenant compte de sa fréquence et de son intensité par rapport aux niveaux de fond (ou risque chronique). Nous contribuons ici à ce cadre en examinant comment les **réponses proactives** aux risques chroniques ou prévisibles et les **réponses réactives** aux risques aigus ou imprévisibles [20] émergent simultanément tout au long de la « séquence de prédation » [21, 22].

Comme la prédation peut être segmentée en différentes étapes à différentes échelles spatio-temporelles (la « séquence de prédation » [21] : rencontre-détection-identification-attaque-soumission-consommation), les comportements de mouvement anti-prédateurs peuvent cibler différentes étapes de cette séquence [21, 23] : les comportements anti-prédateurs **proactifs** visent généralement à réduire les probabilités de rencontre et/ou de détection sur la base de l'**expérience cumulative antérieure** du risque, qui peut être perçu comme chronique dans le paysage [24], variable de manière prévisible dans le temps [18, 25] et/ou associé de manière prévisible à des contextes environnementaux (par exemple, type d'habitat

[26] ; caractéristiques de l'habitat [27]). **D'autre part**, les comportements anti-prédateurs réactifs visent généralement à réduire les probabilités d'attaque et/ou de mise à mort sur la base d'indices directs et soudains de risque qui sont aigus ou imprévisibles pour la proie [20, 27] (par exemple [28, 29]). L'expression de ces comportements anti-prédateurs chez les espèces proies nécessite des capacités sensorielles et cognitives [30].

En effet, le comportement réactif implique la perception de signaux de risque, tandis que le comportement proactif nécessite en outre des associations entre le risque et le contexte (par exemple, moment risqué de la journée, caractéristique risquée de l'habitat), et peut être « inné » [31, 32] et/ou déclenché par la connaissance d'expériences passées [33] et la mémoire de celles-ci [34]. **En conséquence**, la familiarité avec l'environnement [35, 36] peut moduler le choix de l'habitat [37] et le choix du comportement [29].

Le succès des comportements anti-prédateurs proactifs et réactifs adoptés par les proies dépend de la stratégie de chasse du prédateur, qui peut avoir des conséquences spatiales et temporelles sur la perception du risque [38]. Par exemple, les prédateurs qui chassent à courre ont tendance à augmenter la perception du risque de leurs proies dans les zones ouvertes, tandis que les prédateurs qui tendent des embuscades ont cet effet dans les habitats couverts [39]. Les chasseurs humains, bien qu'ils présentent une grande diversité de modes de chasse, ont tendance à choisir des zones offrant une bonne visibilité afin d'améliorer leur succès de chasse [40]. Les perturbations humaines constituent également une forme de risque [41, 42], et les ongulés vivant dans des paysages anthropiques sont connus pour alterner entre les zones boisées pendant la journée et les zones ouvertes pendant la nuit en conséquence [43]. **Par conséquent**, chez les ongulés brouteurs ou à l'alimentation mixte qui ont coévolué avec des prédateurs courants tels que les loups (*Canis lupus*) et/ou avec les chasseurs humains et les perturbations, le compromis entre nourriture et risque se traduit souvent par un compromis entre le broutage dans les zones ouvertes, où la biomasse herbacée [44, 45] et l'appétibilité [46] peuvent être plus élevées, et le choix d'une couverture végétale pour échapper aux prédateurs, y compris les humains [47].

La **couverture végétale** peut être choisie de manière proactive, en réponse à un risque prévisible ou chronique, mais son rôle dans la protection contre les prédateurs va au-delà du simple choix ou de l'évitement ; par exemple, la perception du risque dans un habitat ouvert peut être exacerbée par la distance à parcourir pour atteindre un refuge [48], par les positions relatives entre le prédateur, la proie et le refuge [49], ou même par la phénologie des cultures [50]. Lorsqu'ils sont exposés à un risque mortel direct et aigu, le dilemme classique entre se cacher ou fuir auquel sont confrontés les ongulés [48, 51, 52] (ou le dilemme entre rester ou partir, à une échelle temporelle plus large que la simple réaction instantanée [53]) peut également être modulé par la couverture [54]. **Par conséquent**, les ongulés peuvent utiliser la couverture végétale dans le cadre de comportements anti-prédateurs à la fois proactifs et réactifs.

La proactivité et la réaction coexistent dans le spectre des comportements disponibles pour les espèces proies, mais on sait peu de choses sur la manière dont cette coexistence façonne l'utilisation de l'espace par les proies au fil du temps. Dans cette étude, nous avons donc exploité des données de chasse à haute résolution combinées à des données de déplacement horaires de cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) équipés de colliers GPS provenant de la même région

afin d'étudier le rôle de la proaction et de la réaction dans les stratégies de déplacement et de sélection d'habitat anti-prédateurs tout au long de la séquence de prédation, à plusieurs échelles spatio-temporelles (Fig. 1). Nous avons examiné trois questions de recherche principales.

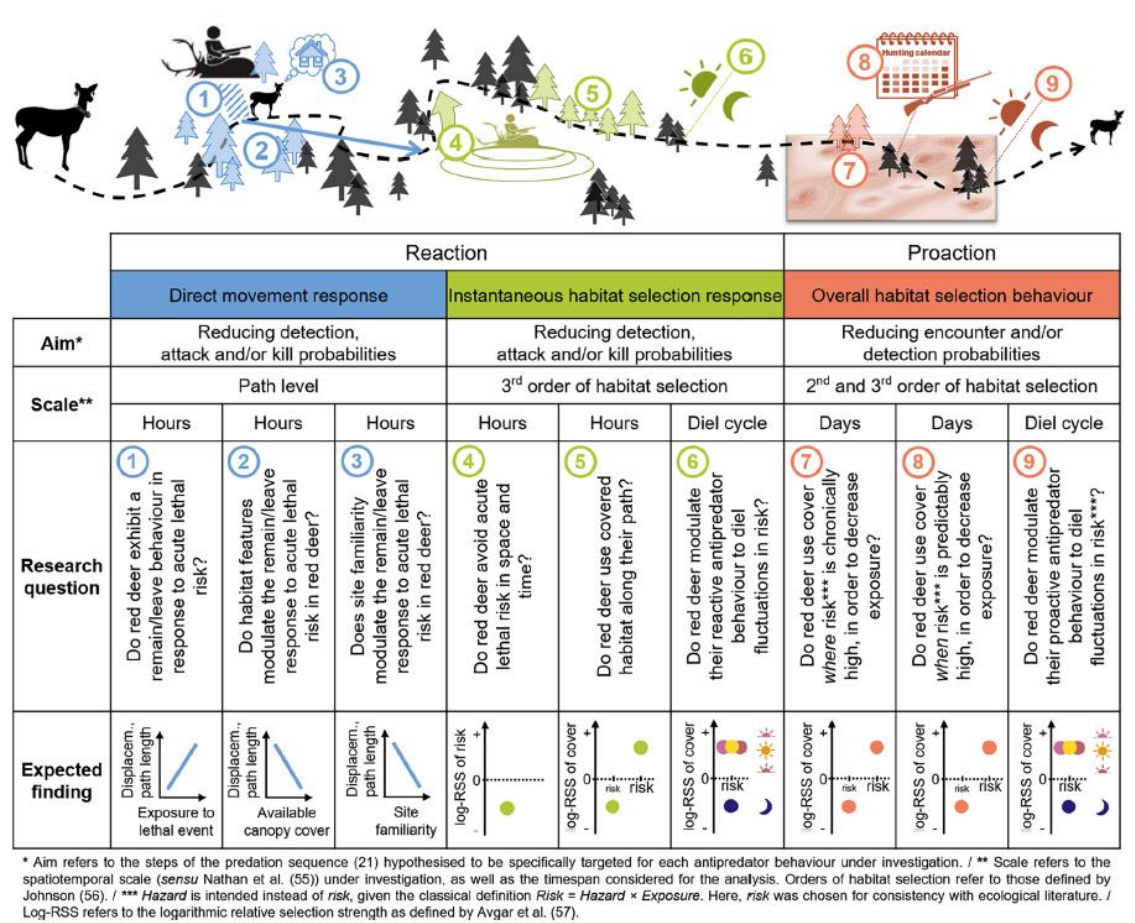


Fig. 1. Représentation schématique des associations prévues entre le risque de prédation et l'utilisation de l'espace par les proies tout au long de la séquence de prédation, y compris nos questions de recherche et nos attentes

Comment les cerfs élaphe réagissent-ils à un risque mortel aigu par leurs déplacements, compte tenu de leur exposition au risque, des caractéristiques de l'habitat environnant et de leur familiarité avec le site ? Chassagneux et al. [29] ont montré que le comportement de « rester sur place » chez le cerf élaphe était toujours suivi d'une fuite différée. Nous nous attendions donc à ce que le cerf élaphe adopte une réponse réactive de « départ » dans les 24 heures suivant l'exposition à un risque mortel direct, avec une diminution de l'ampleur de la réponse en fonction de la distance par rapport au lieu de chasse (Q.1), de la couverture forestière disponible (Q.2) et de la familiarité avec le site (Q.3).

Quelle est la réponse instantanée du cerf élaphe en matière de sélection de l'habitat face à un risque mortel aigu, compte tenu de la période diurne ?

Nous nous attendions à ce que les cerfs élaphe évitent le risque mortel aigu (Q.4) et choisissent un habitat boisé (Q.5) lorsqu'ils sont exposés à un risque aigu élevé. Conformément à l'hypothèse de répartition des risques, nous nous attendions à ce que ces comportements réactifs anti-prédateurs soient les plus forts pendant les heures de la journée où la chasse est autorisée (c'est-à-dire à l'aube, pendant la journée et au crépuscule) (Q.6).

Quel est le comportement global de sélection de l'habitat du cerf élaphe dans un paysage où le risque spatial et temporel est prévisible ?

Nous nous attendions à ce que les cerfs élaphe utilisent des abris lorsque le risque spatial chronique était élevé (Q.7) et qu'ils augmentent leur sélection d'abris à mesure que la pression de chasse augmentait tout au long de l'année (Q.8). Nous nous attendions également à ce que le comportement proactif anti-prédateur des cerfs élaphe soit le plus fort à l'aube, pendant la journée et au crépuscule, lorsque la chasse est autorisée et que les perturbations humaines sont fréquentes (Q.9), conformément à l'hypothèse de répartition des risques.

METHODES

Zone d'étude et régime de chasse au cerf élaphe

L'étude a été menée dans les réserves de chasse de Lauregno et Proves, dans la vallée de Non (Alpes centro-orientales, province autonome de Bolzano, Italie), qui couvrent une superficie totale de 32,7 km² (Fig. S1), caractérisées par un relief accidenté (857-2613 m d'altitude) et une grande hétérogénéité des habitats, notamment en ce qui concerne la répartition des zones ouvertes et boisées (Données S1). Les altitudes les plus basses sont dominées par des forêts de conifères (*Abies* spp. et *Picea* spp.), ainsi que par des prairies de fauche irriguées, tandis que les altitudes plus élevées sont couvertes successivement par des zones arbustives et des prairies alpines.

L'espèce cible de cette étude, le cerf élaphe, est le plus grand ongulé des Alpes. Cette espèce grégaire a tendance à former des groupes spécifiques à chaque sexe, composés généralement de 3 à 6 individus en été et de 6 à 9 individus en hiver [58]. En mai-juin, les femelles gestantes s'isolent pour mettre bas, tandis qu'elles restent regroupées en harems pendant la saison des amours, en septembre-octobre.

La population de cerfs élaphe dans la zone étudiée a été estimée à environ 278 individus (source : Province autonome de Bolzano). Elle fait l'objet d'une chasse sélective conformément à la législation Italienne et à la réglementation de la province de Bolzano (<https://provincia.bz.it/agricoltura-foreste/fauna-caccia-pesca/default.asp>) : la période de chasse est ouverte du 1^{er} mai au 15 décembre, avec des objectifs démographiques variant tout au long de l'année. La chasse est interdite la nuit (une heure après le coucher du soleil jusqu'à une heure avant le lever du soleil, données S2). Les chasseurs d'ongulés dans cette zone utilisent des armes à feu et adoptent une approche d'attente, soit au niveau du sol, soit dans un affût surélevé, la plupart des chasses ayant lieu dans des habitats ouverts (données S2). Le loup gris (*Canis lupus*) a recolonisé la zone depuis 2017 [59]. Bien que les données sur la prédation par les loups et la télémétrie n'aient pas été disponibles pendant la période d'étude 2021-2023, des recherches antérieures menées entre 2018 et 2020 [60] sur la meute de loups locale - dont le territoire englobait notre zone d'étude - ont indiqué que la prédation par les loups avait un impact considérablement moindre sur la mortalité des cerfs élaphe que la chasse humaine. D'après la surveillance des sites de mise à mort à l'aide de données télémétriques à l'époque, on estimait que les loups tuaient environ 17 cerfs élaphe par an dans la zone d'étude, contre environ 59 capturés par les chasseurs au cours de la même période [60].

Captures de cerfs élaphe

Nous avons capturé 15 cerfs élaphe femelles adultes au cours des hivers 2021-2023, chacune d'entre elles ayant été marquée à l'oreille et équipée d'un collier avec traceur GPS (Vectronics Aerospace GmbH®, Vertex Plus), réglé pour enregistrer une position par heure, pendant environ 1,5 an, après quoi les colliers étaient programmés pour se détacher, atteignant un total de 23 animaux-années entre le 11/01/2021 et le 20/11/2023. Lors des captures, les cerfs ont été immobilisés par téléanesthésie (« mélange de Vienne », c'est-à-dire xylazine, Zoletil et Antisedan).

Prétraitement des données

Nous avons effectué le traitement et l'analyse des données à l'aide du logiciel R [61] (v.4.2.2).

Données de trajectoire

Nous avons traité les données GPS en supprimant les emplacements peu précis (dilution de précision > 10) et nous avons ajouté un petit intervalle de temps (10s) aux doublons temporels et un léger décalage spatial (0,00001 degré à la latitude et à la longitude) aux doublons d'emplacements consécutifs (comme conseillé dans le guide du package R *craml* [62]). Afin d'exclure tout effet de capture de l'analyse, nous avons également supprimé tous les emplacements dans les 10 jours suivant la capture [63]. Dans les traces animales obtenues, 83% de toutes les positions étaient séparées de la position précédente et suivante par 1 heure (± 10 minutes). Nous n'avons pas interpolé les emplacements manquants, afin de nous concentrer uniquement sur les emplacements « réels ». Après le prétraitement des données, un total de 137 368 emplacements GPS ont été utilisés pour les analyses ultérieures (Fig. S1).

Données sur la chasse

Les informations relatives aux prises de chasse ont été enregistrées dans la base de données du Südtiroler Jagdverband/Associazione Cacciatori Alto Adige (www.stat.jagdverband.it), avec les espèces chassées, le lieu de la prise (précision estimée à environ 15 m) et l'heure de la prise (précision estimée à environ 20 min). Afin d'inclure tous les événements de chasse, survenus pendant la période d'étude et d'estimer l'expérience antérieure du risque, nous avons extrait les registres de chasse pour tous les cerfs élaphe capturés sur le territoire depuis 2016, c'est-à-dire la date la plus ancienne disponible ; extraction le 05/02/2024 avec le package R *gdapRegex* [64]), obtenant un total de 470 prises signalées (moyenne annuelle de $58,8 \pm 3,2$ événements). Nous avons exclu les registres incomplets (par exemple, heure ou lieu de la prise manquants), pour un total final de 407 prises de cerfs élaphe (Fig.S1).

Variables du modèle

Variables environnementales

Variables de risque léthal

Périodes diurnes

Analyses des mouvements

Réaction au risque léthal : réponse directe en termes de mouvement sur 24 heures

Sélection réactive et proactive de l'habitat

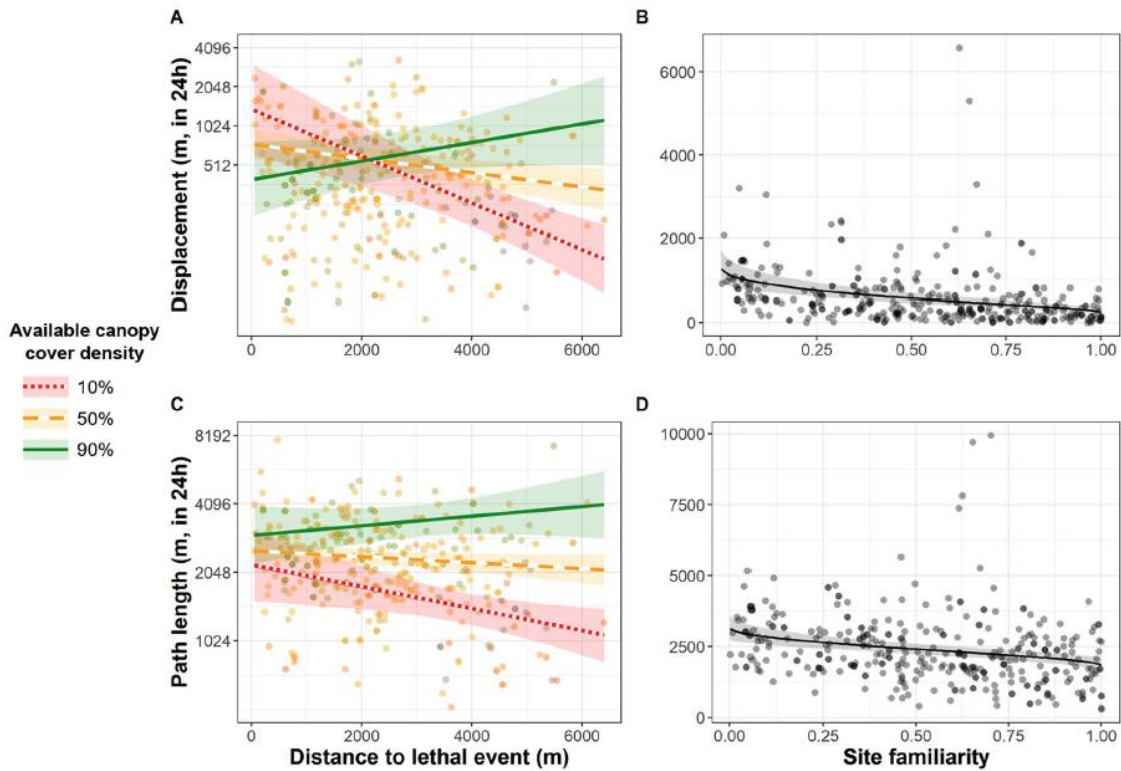


Fig. 2. Prévisions des paramètres de déplacement des cerfs élaphe dans les 24 heures suivant un événement de chasse (A-B ; déplacement, C-D ; longueur du trajet). Les panneaux montrent les effets de l'interaction entre la distance par rapport à l'événement mortel et la densité de la couverture forestière disponible pour les cerfs élaphe au moment de l'événement mortel (A-C), et de la familiarité avec le site à l'emplacement des cerfs élaphe au moment de l'événement mortel (B-D). Les lignes avec des zones ombrées représentent les prévisions du modèle (effet moyen avec un IC à 95%), et les points représentent les données observées. Pour A-C : les données sont transformées en logarithmes à des fins visuelles ; les couleurs/motifs en pointillés font référence à trois densités de couvert forestier de référence

RESULTATS

Réaction au risque mortel : réponse directe en termes de déplacement

Nos modèles pour le déplacement (displ) et la longueur du trajet (pathl) expliquaient respectivement 25% et 27% de la variabilité observée dans nos données. La distance par rapport à l'événement mortel, en interaction avec la densité de la couverture forestière environnante, a fortement et significativement modulé le déplacement des cerfs élaphe ($\chi^2_1 = 11,093$, $P_{\text{Rt}} = 0,001$) et la longueur du trajet ($\chi^2_1 = 4,053$, $P_{\text{RT}} = 0,044$) dans les 24 heures suivant une mise à mort. Plus précisément, lorsque les cerfs élaphe étaient majoritairement entourés de zones ouvertes, le déplacement diminuait à mesure que la distance par rapport à l'événement mortel augmentait (Fig. 2A - ligne rouge en pointillés). En revanche, lorsque les cerfs élaphe étaient majoritairement entourés d'une couverture forestière, le déplacement augmentait à mesure que la distance par rapport à l'événement mortel augmentait (Fig. 2A - ligne verte continue). Ces réactions opposées se sont croisées à environ 2 km de l'événement mortel, et à cette distance, les cerfs élaphe ont montré des déplacements similaires, quelle que soit la couverture forestière. Des tendances similaires ont été observées pour la longueur des trajets, mais la convergence de l'intensité de la réponse, indépendamment de la couverture environnante, ne s'est produite que lorsque les cerfs élaphe étaient très proches de l'événement mortel (<100 m) (Fig. 2C). Il est intéressant de noter que le déplacement et la longueur du trajet étaient nettement inférieurs lorsque les cerfs élaphe connaissaient bien leur environnement (Fig. 2B, D ; $\beta_{\text{displ}} = -0,370$, $\text{SE}_{\text{displ}} = 0,052$, $Z_{\text{displ}} = -7,09$, $P_{\text{displ}} < 0,001$; $\beta_{\text{pathl}} = -0,122$, $\text{SE}_{\text{pathl}} = 0,025$, $Z_{\text{pathl}} = -4,95$, $P_{\text{pathl}} < 0,001$). La

rugosité locale du terrain n'a pas affecté la réponse de déplacement direct des cerfs ($\chi^2_{1,displ} = 0,249$, $P_{LRT,displ} = 0,618$; $\chi^2_{1,pathl} = 0,340$, $P_{LRT,pathl} = 0,560$).

Réaction au risque mortel : réponse instantanée en matière de sélection de l'habitat

Le modèle tenant compte des interactions bidirectionnelles entre le risque spatio-temporel aigu, la densité de la couverture forestière et la période diurne (c'est-à-dire le modèle alternatif 1 ; tableau S9) a été retenu comme le plus parcimonieux. Les cerfs élaphe ont évité le risque spatio-temporel aigu pendant la journée (Fig. 3A, log-RSS [IC à 95 %] = $-2,772$ [$-4,590$; $-0,955$]) et au crépuscule (Fig. 3A, log-RSS [IC à 95%] = $-2,256$ [$-3,679$; $-0,834$]), tandis qu'ils choisissaient ces zones la nuit (Fig. 3A, log-RSS [IC à 95%] = $0,926$ [$0,099$; $1,752$]). À l'aube, les choix de déplacement étaient indépendants du risque spatio-temporel aigu (Fig. 3A, log-RSS [IC à 95%] = $-0,664$ [$-2,789$; $1,460$]).

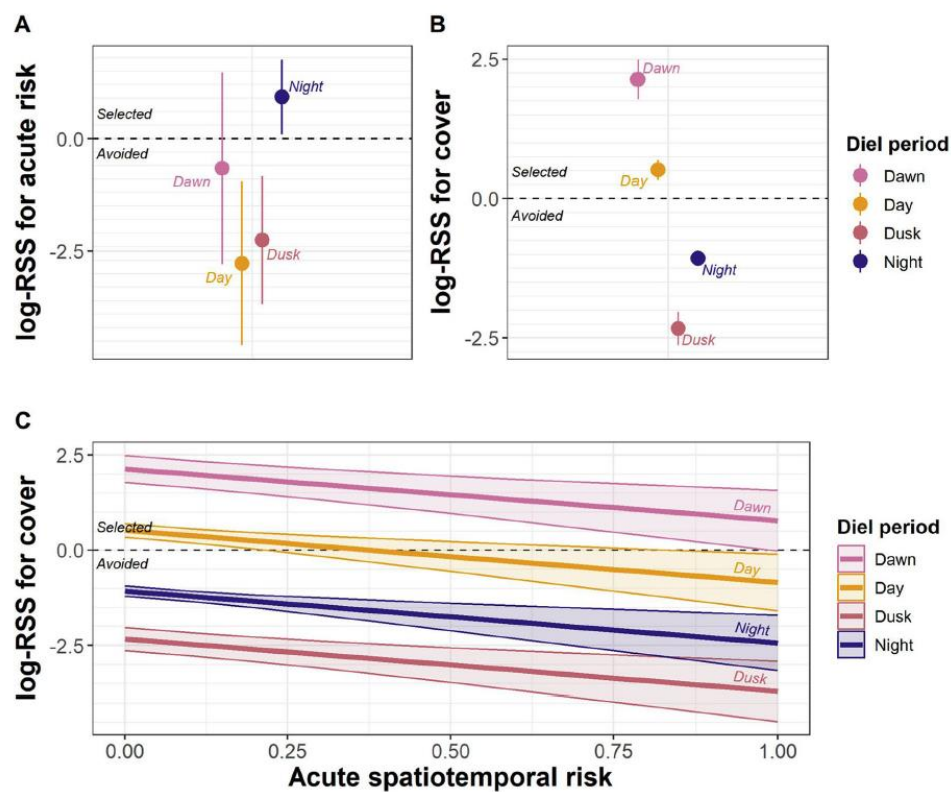


Fig. 3. Force de sélection relative (log-RSS, [57]) avec intervalles de confiance à 95% pour (A) le risque spatio-temporel aigu et pour (B-C) la couverture du couvert forestier par le cerf élaphe, à différentes périodes diurnes (voir légende). Pour B, noter que la valeur du risque aigu a été fixée à 0 dans le calcul du log-RSS afin de refléter le comportement du cerf élaphe en l'absence de risque. Pour C, noter que la période diurne affecte le niveau absolu de sélection de la couverture du couvert forestier (voir B), mais pas sa relation avec le risque spatio-temporel aigu ; toutefois, ceux-ci ont été représentés graphiquement pour plus de clarté

En l'absence de risque, les cerfs élaphe ont choisi de se mettre à l'abri pendant la journée (Fig. 3B, log-RSS [IC à 95%] = $0,517$ [$0,339$; $0,694$]) et à l'aube (Fig. 3B, log-RSS [IC à 95%] = $2,137$ [$1,782$; $2,492$]), et ils évitaient de se mettre à l'abri la nuit (Fig. 3B, log-RSS [IC à 95%] = $-1,072$ [$-1,204$; $-0,940$]) et au crépuscule (Fig. 3B, log-RSS [IC à 95%] = $-2,331$ [$-2,630$; $-2,032$]). **Cependant**, la sélection d'un abri diminuait à mesure que le risque spatio-temporel aigu augmentait (Fig. 3C, pente log-Rss = $-1,363$). Compte tenu de l'absence d'interaction à trois voies dans ce modèle, cette pente de sélection de la couverture en fonction du risque spatio-temporel aigu était invariable tout au long des périodes diurnes.

Proaction face au risque mortel : comportement global de sélection de l'habitat Le modèle tenant compte de l'interaction à trois voies entre le risque spatial chronique, la densité de la couverture forestière et la période diurne, et de l'interaction à deux voies entre le risque temporel prévisible et la couverture forestière (c'est-à-dire le modèle alternatif 8 ; Tableau S10) a été retenu comme le plus parcimonieux. En considérant simultanément la sélection en fonction du risque spatial chronique et la sélection en fonction de la couverture du couvert forestier, nous avons constaté qu'au crépuscule, les cerfs élaphe affichaient un comportement neutre à évitant envers le risque spatial (Fig. 4B, Tableau 2), mais qu'ils évitaient la couverture à mesure que le risque augmentait (Fig. 4A, Tableau 1).

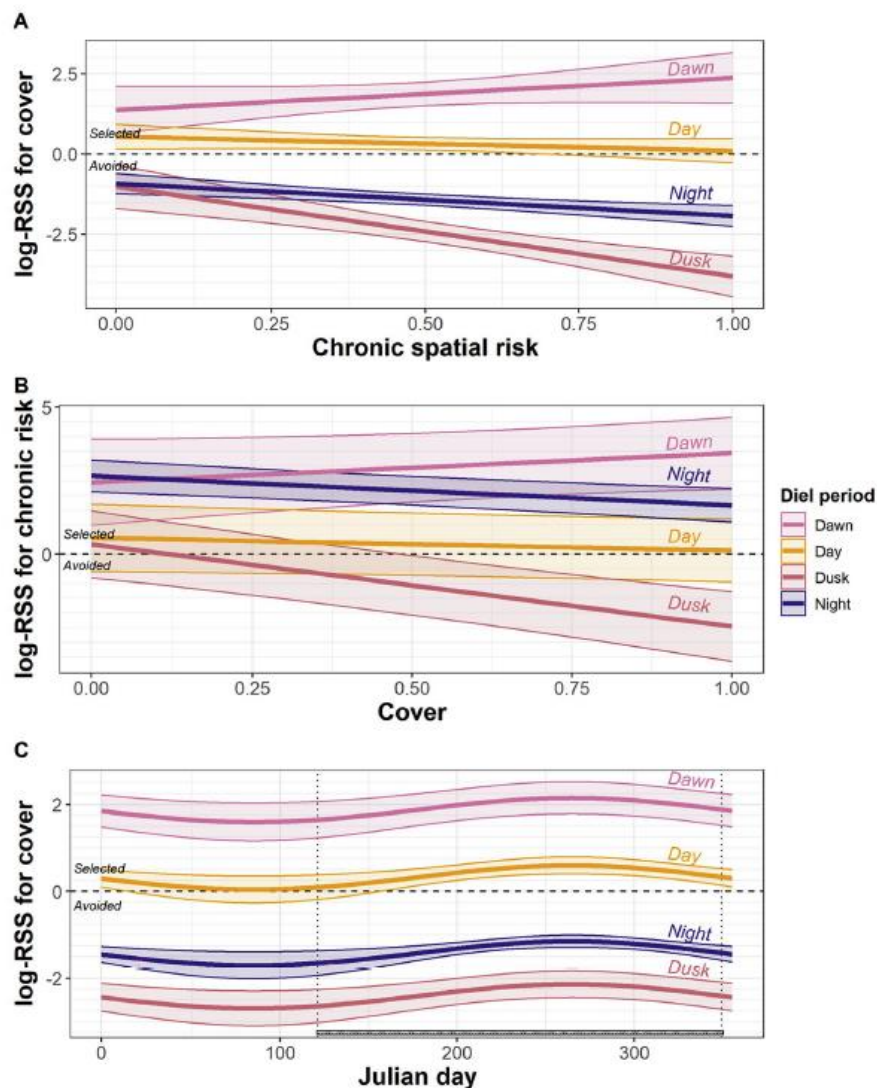


Fig. 4. Force de sélection relative (log-RSS, [57]) avec intervalles de confiance à 95% (A) pour la couverture du couvert forestier en réponse au risque spatial chronique et (B) pour le risque spatial chronique en réponse à la couverture du couvert forestier, et (C) pour la couverture du couvert forestier en réponse au risque annuel prévisible, par le cerf élaphe à différentes périodes diurnes. Pour C, notez que la période diurne affecte le niveau absolu de sélection de la couverture forestière (voir Fig. 3B), mais pas sa relation avec le risque annuel prévisible. La période de chasse est indiquée par la ligne texturée au-dessus de l'axe des x

Pendant la journée, ils étaient neutres envers le risque spatial (Fig. 4B, Tableau 2) et ils sélectionnaient moins la couverture à mesure que le niveau de risque spatial chronique augmentait, mais seulement jusqu'à un certain niveau de risque (environ 0,75 sur une échelle de 0 à 1), au-delà duquel la couverture était utilisée en fonction de sa disponibilité (Fig. 4A, Tableau 1). Les cerfs élaphe ont choisi des zones à plus haut risque à l'aube et la nuit (Fig.

4B, Tableau 2), mais ils ont de plus en plus choisi ou évité les abris à mesure que le risque augmentait, respectivement (Fig. 4A, Tableau 1). Parallèlement à la fluctuation annuelle de la pression de chasse, les cerfs élaphe ont augmenté leur choix d'abris à mesure que le risque temporel prévisible augmentait (Fig. 4C, $\Delta \log\text{-RSS}_{\text{max-min}} = 0,555$). Compte tenu de l'absence d'interaction à trois voies dans le modèle le plus parcimonieux, cette fluctuation tout au long de l'année était invariable sur l'ensemble des périodes diurnes. Il est intéressant de noter que la sélection des abris a atteint son maximum à la mi-septembre, lorsque la pression de chasse était la plus forte (Fig. 4C).

Tableau 1. Forces de sélection relatives (log-RSS, [57]) avec intervalles de confiance à 95% pour la couverture du couvert forestier par le cerf élaphe en réponse à un risque spatial chronique faible et élevé, pour chaque période diurne (aube, jour, crépuscule, nuit)

Diel period	Low chronic spatial risk (set to 0)		High chronic spatial risk (set to 1)	
	log-RSS	95% CI	log-RSS	95% CI
Dawn	1.378	[0.641; 2.115]	2.370	[1.579; 3.162]
Day	0.540	[0.154; 0.927]	0.101	[-0.280; 0.481]
Dusk	-1.017	[-1.695; -0.339]	-3.812	[-4.442; -3.182]
Night	-0.922	[-1.239; -0.606]	-1.927	[-2.248; -1.605]

Tableau 2. Forces de sélection relatives (log-RSS, [57]) avec intervalles de confiance à 95% pour le risque spatial chronique lié au cerf élaphe dans les zones à faible et forte couverture forestière, pour chaque période diurne (aube, jour, crépuscule, nuit)

Diel period	Low canopy cover (set to 0)		High canopy cover (set to 1)	
	log-RSS	95% CI	log-RSS	95% CI
Dawn	2.447	[0.985; 3.909]	3.440	[2.217; 4.662]
Day	0.562	[-0.584; 1.707]	0.122	[-0.953; 1.196]
Dusk	0.337	[-0.802; 1.477]	-2.457	[-3.642; -1.272]
Night	2.665	[2.121; 3.209]	1.660	[1.091; 2.230]

DISCUSSION

Compte tenu du rôle central des ongulés dans les écosystèmes [78, 79], les effets à l'échelle du paysage de la prédation sur ce taxon sont fondamentaux pour comprendre la dynamique des écosystèmes, en particulier ceux **d'origine anthropique** [80-82]. En tirant parti de l'évolutivité spatio-temporelle des **trajectoires de déplacement** [55] et d'un ensemble unique et complet de données sur les prises de chasse, nous avons étudié comment la proactivité et la réactivité interagissent pour façonner les comportements de déplacement d'une espèce proie à différentes échelles spatio-temporelles dans son environnement naturel.

Nous avons montré comment la couverture forestière et la familiarité avec le paysage modulent les réponses anti-prédatrices aux risques mortels chroniques et aigus afin de répondre aux questions soulevées dans la Figure 1. **Plus précisément**, le rôle différentiel de la couverture forestière dans le comportement anti-prédateur proactif et réactif a révélé une **séquence décisionnelle** : pendant la période diurne la plus dangereuse (c'est-à-dire le crépuscule), les cerfs avaient tendance à éviter de manière proactive les zones présentant un **risque chronique élevé** (Figure 4B), tandis que pendant une période moins dangereuse (c'est-à-dire l'aube), ils choisissaient de manière proactive de se mettre à couvert dans les zones **présentant un risque chronique élevé** (Figure 4A ; Q.7). La couverture était également choisie de manière proactive lorsque le risque était **prévisiblement** élevé à une échelle temporelle

plus large, à savoir annuellement (Fig. 4C ; Q.8). Lorsque les cerfs élaphe s'exposaient occasionnellement à un risque mortel aigu malgré leurs efforts proactifs, ils réagissaient dans les 24 heures suivantes en ajustant leurs déplacements selon un **continuum** « rester-partir », modulé par le niveau de risque (distance par rapport à l'événement mortel), la couverture végétale environnante et la familiarité du site (Fig. 2 ; Q.1-3). En particulier, les cerfs avaient tendance à réduire leurs déplacements s'ils se trouvaient dans des zones couvertes leur offrant une discrétion (c'est-à-dire qu'ils avaient tendance à adopter une tactique de dissimulation) et à s'échapper/partir s'ils se trouvaient dans des habitats ouverts, mais moins lorsque l'environnement leur était familier, ce qui confirme l'importance de la mémoire et de la cognition dans la prise de décision. **Comme prévu**, l'évitement du risque aigu lui-même était le plus fort pendant la journée et au crépuscule (Fig. 3A ; Q.4, 6), lorsque la chasse était la plus probable (89% des événements de chasse ; Fig.S2). **Cependant**, nous n'avons trouvé aucune preuve de sélection d'un abri le long du chemin de réponse choisi dans ces contextes de risque spatio-temporel aigu (Fig. 3C, Q.5), indiquant que l'abri au moment de la rencontre avec un événement mortel aigu ne conditionnait que le choix de rester ou de partir (Fig. 2A, C).

La couverture du couvert forestier et la familiarité avec le site modulent la réponse au risque aigu sur un continuum rester-partir

En réaction à un risque aigu direct, les espèces proies choisissent généralement entre rester ou partir [51, 53]. **Cependant**, dans les 24 heures suivant la rencontre avec un risque aigu, nous avons constaté que les cerfs élaphe affichaient un continuum de comportements, allant de la réduction des mouvements à leur augmentation, de sorte que les déplacements et la longueur des trajets variaient en fonction de la distance par rapport au risque, de la disponibilité de la couverture du couvert forestier et de la familiarité avec le site (Fig. 2).

À courte distance du risque, la longueur cumulée du trajet restait constante, quelle que soit la couverture (Fig. 2C), confirmant un niveau d'alerte accru après un événement de chasse, comme l'ont noté Chassagneux et al. [52]. Dans des conditions similaires, mais en utilisant souvent des évaluations comportementales à des échelles temporelles plus fines, telles que des observations directes, d'autres auteurs ont étudié une réactivité élevée à des signaux supplémentaires [83, 84] ; la recherche active d'informations pour réévaluer le risque [85, 86] ; ou une exploration active à la recherche de zones plus sûres [87]. **Par conséquent**, la réaction des cerfs élaphe dans un habitat densément couvert semblait ressembler à une réaction de mouvement restreint, plutôt qu'à une réaction stricte consistant à rester immobile et à se cacher.

Au contraire, l'exposition à des événements mortels dans des habitats plus ouverts a induit des mouvements plus directionnels chez les cerfs (Fig. 2A vs 2C, lignes pointillées rouges : interceptions similaires, mais la pente associée au déplacement dépasse de loin celle associée à la longueur du trajet), probablement en raison d'une perception accrue de l'exposition au risque dans ce type d'environnement [54], ou peut-être simplement parce qu'ils peuvent être traversés plus rapidement. **Au contraire**, l'exposition à des événements de chasse dans des habitats à forte densité de couverture a induit des mouvements systématiquement moins directionnels, que le cerf soit proche ou non de l'événement de chasse (Fig. 2A vs 2C, lignes vertes continues : interception plus élevée pour la longueur du trajet que pour le déplacement, mais pentes similaires). Ce schéma pourrait refléter une perception réduite de l'exposition au

risque, un besoin de réévaluer le risque, ou un comportement en zigzag afin d'entraver les poursuites rapprochées [88] ou de semer la confusion chez le prédateur [89] dans les habitats où la visibilité est moindre et les obstacles plus nombreux. **Cependant**, compte tenu de la résolution horaire de nos données de mouvement, ces mécanismes comportementaux à petite échelle restent spéculatifs dans ce contexte.

En outre, nous avons constaté un changement de comportement dans les déplacements des cerfs élaphe à environ 2 km des événements mortels (Fig. 2A), ce qui suggère une distance au-delà de laquelle les cerfs élaphe perçoivent de moins en moins les signaux de danger ou réagissent moins à mesure que l'exposition diminue [90]. Des recherches supplémentaires et des dispositifs expérimentaux sont nécessaires pour distinguer la perception de la réponse [91] ; **néanmoins**, l'échelle spatiale de cette distance de changement était cohérente avec les études publiées précédemment. **Par exemple**, il a été démontré que les wapitis (*Cervus canadensis*) se déplaçaient des prairies vers les zones boisées lorsque des loups étaient détectés à moins d'un kilomètre [28] et que leur vitesse de déplacement diminuait à mesure que la distance par rapport aux loups augmentait jusqu'à 5 km, au-delà de laquelle leur vitesse de déplacement restait constante [68]. **Enfin**, le déplacement et la longueur du trajet s'allongeaient dans les habitats plus densément couverts à mesure que la distance par rapport aux événements mortels augmentait (Fig. 2A, C), ce qui indique qu'en l'absence de risque perçu, les zones boisées sont généralement utilisées de manière directionnelle et les zones ouvertes de manière exploitante (Fig. S4).

En outre, on a souvent observé que les espèces proies échappaient plus souvent au danger et se déplaçaient sur de plus grandes distances lorsque la couverture était rare, lorsque la végétation du sous-bois était rare ou lorsqu'elles étaient loin d'un refuge (fuite [92]). Notre mesure de la couverture forestière disponible au moment de l'exposition à des événements mortels a fourni une variable unique intégrant tous ces différents éléments potentiels utilisés simultanément dans la prise de décision des cerfs élaphe : la position actuelle dans l'habitat refuge, la distance la plus proche de l'habitat refuge et la disponibilité de l'habitat refuge.

Contrairement à la fuite, un comportement de déplacement restreint peut constituer une réponse plus adéquate pour éviter d'être détecté par les prédateurs [21, 93], en particulier en réponse à des prédateurs visuels tels que les humains [40] dans des zones où la couverture forestière dense offre un abri [94]. **Contrairement** aux mouvements restreints, le fait de rester sur place est plus susceptible d'être observé chez les proies qui sont physiquement incapables de distancer leur prédateur (par exemple, les faons d'ongulés [95]) ou chez les proies qui peuvent se cacher efficacement dans leur environnement (par exemple, les espèces petites, solitaires, camouflées et/ou forestières [94, 96]). **Cependant, contrairement aux conclusions de Chassagneux et al. [29] et Bojarska et al. [97] sur les réactions des cerfs élaphe face aux chasses en battue, les réactions de restriction des mouvements que nous avons observées n'ont pas été suivies d'une fuite différée dans les 24 heures, et étaient nettement plus fréquentes lorsque les cerfs connaissaient bien leur environnement** (Fig. 2B, D). Les réactions de restriction des mouvements peuvent en effet offrir une plus grande sécurité lors de la chasse à l'affût, par rapport aux battues spatialement étendues [98]. Le rôle souvent supposé de la familiarité dans le comportement anti-prédateur [35, 36, 99] peut devenir plus évident lors d'une exposition directe à des événements de chasse à l'affût, où le risque est aigu et précisément localisé. Il est intéressant de noter qu'une grande familiarité avec le site a

réduit le déplacement (Fig. 2B) et la longueur du trajet (Fig. 2D), peut-être en raison d'un besoin réduit de recherche active d'informations [100] et d'une fuite plus efficace [35], facilitée par de meilleures capacités de navigation dans des environnements familiers [101].

Ici, nous avons examiné les comportements réactifs au risque sur 24 heures, fournissant ainsi la preuve d'un continuum de comportements chez le cerf élaphe, allant du « rester » au « partir ». Il convient toutefois de noter que la résolution horaire de nos données limite notre capacité à saisir les réponses immédiates et à court terme (par exemple, se figer ou se cacher par opposition à fuir) dans les secondes ou les minutes qui suivent l'exposition à un risque aigu [48].

Des échelles temporelles plus fines et/ou des stratégies de collecte de données plus ciblées (voir [54] pour un exemple) seraient nécessaires pour tirer de telles conclusions. La prise en compte de ces réponses supplémentaires à petite échelle ne modifierait pas le cadre global des réponses de mouvement tout au long de la séquence de prédation (Figure 1) ; elle serait plutôt intégrée dans un niveau supplémentaire de réponses de mouvement réactives à une échelle spatio-temporelle plus fine.

Les cerfs élaphe alternent entre l'évitement du risque et l'atténuation de l'exposition en réponse à la variation temporelle des taux d'attaque. Dans notre étude, le crépuscule est apparu comme la période diurne la plus dangereuse, avec 74,7% de tous les événements de chasse au cerf élaphe se produisant pendant cette période (Fig. S2). **Plus frappant encore**, si l'on considère les taux d'attaque horaires (sensu [18]), les heures du crépuscule étaient 7,4 fois plus dangereuses que celles de l'aube, et 17,4 à 36,2 fois plus dangereuses que celles de la journée (la fourchette reflétant la variabilité de la durée du jour). Conformément à l'hypothèse de répartition des risques, nous avons prédit que la couverture du couvert forestier serait la plus sélectionnée au crépuscule. **Cependant**, les cerfs élaphe ont montré une forte tendance à éviter la couverture au crépuscule (Fig. 3B), et cette tendance s'est intensifiée avec l'augmentation du risque spatial chronique (Fig. 4A). Au lieu de choisir une couverture pour atténuer le risque, les analyses de sélection des pas ont révélé qu'au crépuscule, les cerfs élaphe évitaient complètement les zones à risque, tant le risque spatio-temporel aigu (Fig. 3A) que le risque spatial chronique (Fig. 4B). Cela contraste avec le comportement à l'aube, lorsque le risque était encore élevé mais inférieur à celui du crépuscule : les cerfs élaphe n'évitaient pas le risque en soi (Fig. 4B), mais ils choisissaient la couverture (Fig. 3B) pour atténuer leur exposition au risque, et ce de manière croissante à mesure que le risque spatial chronique augmentait (Fig. 4A). **Pendant la journée**, les cerfs ont globalement montré des réactions de sélection faibles, probablement en raison d'une réduction de leurs mouvements et de leur activité (Fig. S11), mais ils ont tout de même choisi de se mettre à l'abri (Fig. 3B) et ont fortement évité le risque spatio-temporel aigu (Fig. 3A), tout en réagissant de manière neutre au risque chronique (Fig. 4B) et à son interaction avec la couverture (Fig. 4A). Cela suggère un **évitement proactif limité** pendant la journée (lorsque le risque existait mais était relativement faible), mais des réponses réactives claires lorsque le risque était rencontré.

La nuit, lorsque la chasse n'était pas autorisée et que le risque réel était minime, les cerfs semblaient prendre des risques dans tous les domaines : ils évitaient la couverture (Fig. 3B), sélectionnaient à la fois le risque aigu (Fig. 3A) et le risque chronique (Fig. 4B), et évitaient de plus en plus la couverture à mesure que le risque spatial chronique augmentait (Fig. 4A),

probablement parce que ces zones offraient une plus grande quantité de fourrage sans coût réel. **Enfin**, la variation annuelle des taux d'attaque a également déclenché des réponses anti-prédateurs variables chez les cerfs élaphe, conformément à l'hypothèse de répartition des risques, les cerfs choisissant davantage de se mettre à l'abri pendant la haute saison de chasse (Fig. 4C, quelle que soit la période diurne).

Le crépuscule, un moment critique dans la course spatiale entre prédateurs et proies

Malgré leur évitement **proactif** des zones à haut risque au crépuscule, les cerfs élaphe étaient toujours exposés à des rencontres mortelles, illustrant un cas classique de course spatiale entre proies et prédateurs [102, 103]. Comme indiqué ci-dessus, les cerfs élaphe ont choisi des zones ouvertes au crépuscule tout en évitant les zones présentant un risque chronique et aigu élevé, ce qui suggère que les individus peuvent exploiter des zones ouvertes qui ne sont pas encore (couramment) utilisées par les chasseurs. Le choix de ces zones ouvertes au crépuscule peut être un comportement **compensatoire** pour les opportunités de pâturage perdues après l'aube et la journée passée en grande partie sous le couvert forestier. L'effet de la perte cumulée d'opportunités de se nourrir au cours des heures précédentes peut également expliquer la différence de prise de risque à l'aube et au crépuscule : à l'aube, les cerfs élaphe ont pu se nourrir abondamment tout au long de la nuit, ce qui rend la prise de risque moins nécessaire qu'au crépuscule. Il convient d'étudier plus avant si ce comportement est lié à d'autres contraintes physiologiques ou comportementales (par exemple, le fonctionnement du rumen, l'utilisation d'habitats alternatifs chez un animal à alimentation mixte, la crépuscularité intrinsèque, le niveau de faim).

De plus, les réponses observées peuvent être modulées par des facteurs supplémentaires qui dépassent le cadre de cette étude, notamment les variations de vigilance [39] ou de comportement grégaire [26], le statut reproductif [104], la condition physique individuelle [105] et les conditions environnementales telles que la météo [106, 107] - tous ces facteurs méritant d'être étudiés plus en détail.

La **cyclicité** diurne du risque mortel pourrait être la clé permettant aux cerfs élaphe de faire face au compromis entre nourriture et couverture. La sensibilité à la cyclicité diurne du risque est rarement prise en compte dans les études sur le comportement réactif anti-prédateur (mais voir [26, 108]), mais elle est souvent décrite en association avec le comportement proactif anti-prédateur [25, 109-113]. Dans notre étude, la prévisibilité du risque tout au long du cycle diurne a joué un rôle clé dans la manière dont les individus ont géré le compromis entre couverture et nourriture, de manière proactive et réactive. En mettant en évidence la manière dont les cerfs élaphe perçoivent et réagissent au risque à des échelles diurnes fines, nos résultats soulignent l'importance d'intégrer les « calendriers de la peur » [20] aux « **paysages de la peur** » [17], plus couramment pris en compte. **En effet**, comme le risque de prédation varie à la fois dans le temps et dans l'espace, l'intégration de ces axes de variation plutôt que leur étude séparée peut expliquer en grande partie la variabilité observée dans les réponses au risque et les effets non consumptifs [82, 114, 115].

Choix proactif des conditions de couverture après un comportement réactif

Lorsqu'un risque aigu était perçu, les cerfs élaphe intégraient cette information à la disponibilité locale de la couverture forestière et réagissaient selon un continuum « rester-partir » (Fig. 2A, C). Ces décisions réduisaient l'exposition au risque aigu pendant les 24

heures suivant la mise à mort (Fig. 3A), sans qu'il y ait de preuve d'une sélection de la couverture forestière le long de leur parcours (Fig. 3C). Cela suggère que la sélection de l'habitat n'était plus une réponse viable à cette échelle et que les individus réagissaient plutôt par des mouvements soumis aux contraintes de leur environnement immédiat. Les cerfs avaient tendance à partir lorsqu'ils se trouvaient dans des habitats ouverts et à rester lorsqu'ils se trouvaient dans des habitats fermés (Fig. 2A), ce qui suggère que les coefficients de sélection - intrinsèquement liés au mouvement - reflétaient principalement la « fuite » dans les zones ouvertes, expliquant ainsi le schéma contre-intuitif d'évitement accru de la couverture végétale en cas de risque aigu plus élevé (Fig. 3C).

Dans l'ensemble, les utilisations proactives et réactives de la couverture semblaient différentes et sous-tendaient des choix séquentiels dépendants du contexte, à différentes échelles spatio-temporelles. **En effet**, bien qu'elles soient généralement décrites séparément, la proaction et la réaction coexistent dans le spectre des comportements disponibles pour les espèces proies et elles contribuent potentiellement ensemble à une séquence antiprédatrice en plusieurs étapes [86], à la prise de décision dépendante du contexte (par exemple, si le risque est imprévisible, les proies n'investissent que dans la réaction [20]) et même aux compromis proactifs-réactifs dans un processus décisionnel (voir le compromis vitesse-précision [116], voir les mécanismes basés sur les preuves vs ceux basés sur le temps [117]) ou dans les syndromes comportementaux (voir l'axe de personnalité proactif-réactif [118]). **De plus**, même dans les comportements anti-prédateurs réactifs, il existe encore des éléments de risque prévisible (c'est-à-dire la cyclicité diurne), permettant aux cerfs élaphe de moduler leurs réactions à un risque aigu grâce à des connaissances proactives. Afin de maintenir une distinction claire et écologiquement significative entre proactivité et réactivité, nous recommandons de tenir compte de la prévisibilité et de la chronicité par opposition à l'acuité du risque (voir glossaire dans [20]), afin d'articuler davantage le concept de nature temporelle du risque (long terme par opposition à court terme sensu [26, 119]).

CONCLUSIONS

Au cours de cette étude, il est probable que la chasse humaine ait été le risque le plus important pour les cerfs élaphe (les humains étant considérés comme des « superprédateurs » [120, 121] ; voir la section « Zone d'étude et régime de chasse au cerf élaphe »), bien que la présence croissante des loups et leur mode de chasse différent de celui des humains (chasse à courre vs chasse à l'affût) puissent également contribuer à façonner les schémas d'utilisation de l'espace par les cerfs élaphe. Bien que nous ne disposions pas de données détaillées sur le comportement des loups ou leur prédation dans notre zone d'étude pendant la période analysée, l'intégration de tous les impacts mortels dans les analyses futures [111], ainsi que des perturbations humaines non mortelles [122], pourrait contribuer à mieux comprendre les **réponses comportementales** des ongulés à de multiples signaux de perturbation et les compromis dans les écosystèmes anthropiques. **Notre ensemble de données à petite échelle offre une occasion rare de démêler la manière dont les cerfs élaphe coordonnent leurs réponses proactives et réactives à travers les gradients de risque temporels, offrant un cadre cohérent qui aligne les réponses aux risques aigus et chroniques.** Sur cette base, les recherches futures pourraient tester explicitement comment le risque de fond module la réactivité aiguë, idéalement par le biais d'approches de modélisation intégratives et d'un échantillonnage temporel ou individuel élargi. Notre étude a révélé la capacité des cerfs

élaphe à réagir aux risques spatio-temporels variables de leur environnement en modulant leur comportement de déplacement à grande et petite échelle, spatialement et temporellement, de manière réactive et proactive.

Pour la première fois chez un grand herbivore, nous avons décrit comment la proactivité et la réactivité se fondent dans une séquence anti-prédation de 86 décisions de mouvement interconnectées. **Ces résultats soulèvent plusieurs questions intéressantes** : quelles sont les origines évolutives de ces similitudes et différences entre les comportements anti-prédateurs proactifs et réactifs ? Les comportements proactifs découlent-ils de l'accumulation de comportements réactifs ? Ou ces deux types de comportements font-ils l'objet d'une sélection naturelle indépendante ? Des recherches supplémentaires intégrant les cycles de vie individuels et ceux des espèces pourraient apporter de nouvelles perspectives à ces questions intrigantes.

References

1. Sih A. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science*. 1980;210(4473):1041–3.
2. Mitchell WA, Lima SL. Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos*. 2002;99(2):249–59.
3. Iorio-Merlo V, Graham IM, Hewitt RC, Aarts G, Pirotta E, Hastie GD, et al. 2022 Prey encounters and spatial memory influence use of foraging patches in a marine central place forager. *Proc R Soc B Biol Sci*. 1970;289:20212261.
4. Ajie BC, Pintor LM, Watters J, Kerby JL, Hammond JI, Sih A. A framework for determining the fitness consequences of antipredator behavior. *Behav Ecol*. 2007;18(1):267–70.
5. Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie JA. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*. 2007;315(5814):960.
6. Zanette LY, White AF, Allen MC, Clinchy M. Perceived Predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*. 2011;334(6061):1398–401.

7. Pangle KL, Peacor SD, Johannsson OE. Large nonlethal effects of an invasive invertebrate predator on zooplankton population growth rate. *Ecology*. 2007;88(2):402–12.
8. Griffin KA, Hebblewhite M, Robinson HS, Zager P, Barber-Meyer SM, Christianson D, et al. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. *J Anim Ecol*. 2011;80(6):1246–57.
9. Lima SL, Dill LM. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool*. 1990;68(4):619–40.
10. Brown JS, Laundré JW, Gurung M. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal*. 1999;80(2):385–99.
11. Sih A. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *Am Nat*. 1992;139(5):1052–69.
12. Schmitz OJ, Beckerman AP, O'Brien KM. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*. 1997;78(5):1388–99.
13. Kneitel JM, Chase JM. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol Lett*. 2004;7(1):69–80.
14. Fortin D, Boyce MS, Merrill EH, Fryxell JM. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*. 2004;107(1):172–80.
15. Brown JS. Patch use as an indicator of habitat preference or competition. *Behav Ecol Sociobiol*. 1988;22(1):37–47.
16. Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB. Wolves, elk, and bison: reestablishing the 'landscape of fear' in Yellowstone National Park, USA. *Can J Zool*. 2001;79(8):1401–9.
17. Gaynor KM, Brown JS, Middleton AD, Power ME, Brashares JS. Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol Evol*. 2019;34(4):355–68.
18. Lima SL, Bednekoff PA. Temporal variation in danger drives anti-predator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *Am Nat*. 1999;153(6):649–59.
19. Bednekoff PA, Lima SL. Risk allocation is a general phenomenon: a reply to Beauchamp and Ruxton. *Am Nat*. 2011;177(1):147–51.
20. Palmer MS, Gaynor KM, Becker JA, Abraham JO, Mumma MA, Pringle RM. Dynamic landscapes of fear: understanding spatiotemporal risk. *Trends Ecol Evol*. 2022;37(10):911–25.
21. Endler BE. Interactions between predators and prey. In: *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Third. Oxford: Blackwell Scientific Publications; 1991. p. 169–202.
22. Suraci JP, Smith JA, Chamailé-Jammes S, Gaynor KM, Jones M, Luttberg B, et al. Beyond spatial overlap: harnessing new technologies to resolve the complexities of predator–prey interactions. *Oikos*. 2022;2022(8):e09004.
23. Patin R. Jeu spatial et interactions comportementales dans la relation prédateur-proie [Internet]. [Montpellier]: Université Montpellier; 2018. Available from: <https://theses.hal.science/tel-01954656>
24. Laundré JW, Hernández L, Rippe WJ. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecol J*. 2010;3(3):1–7.
25. Tillmann JE. Fear of the dark: night-time roosting and anti-predation behaviour in the grey partridge (*Perdix perdix* L.). *Behaviour*. 2009;146(7):999–1023.
26. Creel S, Schuette P, Christianson D. Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behav Ecol*. 2014;25(4):773–84.
27. Creel S. The control of risk hypothesis: reactive versus proactive anti-predator responses and stress-mediated versus food-mediated costs of response. *Ecol Lett*. 2018;21(7):947–56.
28. Creel S, Winnie J, Maxwell B, Hamlin K, Creel M. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*. 2005;86(12):3387–97.
29. Chassagneux A, Calenge C, Marchand P, Richard E, Guillaumat E, Baubet E, et al. Should I stay or should I go? Determinants of immediate and delayed movement responses of female red deer (*Cervus elaphus*) to drive hunts. *PLoS ONE*. 2020. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228865>.
30. Dall SRX, Giraldeau LA, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol*. 2005;20(4):187–93.
31. Chamailé-Jammes S, Malcuit H, Le Saout S, Martin JL. Innate threat-sensitive foraging: Black-tailed deer remain more fearful of wolf than of the less dangerous black bear even after 100 years of wolf absence. *Oecologia*. 2014;174(4):1151–8.
32. Hébert M, Versace E, Vallortigara G. Inexperienced preys know when to flee or to freeze in front of a threat. *Proc Natl Acad Sci*. 2019;116(46):22918–20.
33. Fraker ME. The effect of prior experience on a prey's current perceived risk. *Oecologia*. 2009;158(4):765–74.
34. Bracis C, Gurarie E, Rutter JD, Goodwin RA. Remembering the good and the bad : memory-based mediation of the food – safety trade-off in dynamic landscapes. *Theor Ecol*. 2018. <https://doi.org/10.1007/s12080-018-0367-2>.
35. Clarke MF, da Silva KB, Lair H, Pocklington R, Kramer DL, McLaughlin RL. Site familiarity affects escape behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Oikos*. 1993;66(3):533.
36. Forrester TD, Casady DS, Wittmer HU. Home sweet home: fitness consequences of site familiarity in female black-tailed deer. *Behav Ecol Sociobiol*. 2015;69(4):603–12.
37. Wolf M, Frair J, Merrill E, Turchin P. The attraction of the known: the importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti *Cervus elaphus*. *Ecography*. 2009;32(3):401–10.
38. Palmer MS, Packer C. Reactive anti-predator behavioral strategy shaped by predator characteristics. *PLoS ONE*. 2021;16(8):e0256147.
39. Chen A, Reperant L, Fischhoff IR, Rubenstein DL. Increased vigilance of plains zebras (*Equus quagga*) in response to more bush coverage in a Kenyan savanna. *Clim Change Ecol*. 2021;1(1): 100001.
40. Gaynor KM, McInturff A, Abrahms BL, Smith AM, Brashares JS. Hunting mode and habitat selection mediate the success of human hunters. *Mov Ecol*. 2024;12(1):29.
41. Frid A, Dill LM. Human-caused Disturbance Stimuli as a Form of Predation Risk. *Conserv Ecol [Internet]*. 2002;6(1). Available from: <http://www.ecologyandsociety.org/vol6/iss1/art11/>
42. Ciuti S, Northrup JM, Muhly TB, Simi S, Musiani M, Pitt JA, et al. Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PLoS ONE*. 2012 Nov 28;7(11).
43. Salvatori M, De Groeve J, van Loon E, De Baets B, Morellet N, Focardi S, et al. Day versus night use of forest by red and roe deer as determined by Corine Land Cover and Copernicus Tree Cover Density: assessing use of geographic layers in movement ecology. *Landscape Ecol*. 2022;37(5):1453–68.
44. Ratajczak Z, Nippert JB, Collins SL. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology*. 2012;93(4):697–703.
45. Randle M, Stevens N, Midgley G. Comparing the differential effects of canopy shading by *Dichrostachys cinerea* and *Terminalia sericea* on grass biomass. *South Afr J Bot*. 2018;119(1):271–7.
46. Jefferies RL, Klein DR, Shaver GR. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos*. 1994;71:193–206.
47. Mysterud A, Østbye E. Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter. *Can J Zool*. 1995;73:924–32.
48. Stankowich T. Ungulate flight responses to human disturbance: a review and meta-analysis. *Biol Conserv*. 2008;141(9):2159–73.
49. Kramer DL, Bonenfant M, Kramer DL. Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Anim Behav*. 1997;54:289–95.
50. Rigoudy N, Chamailé-Jammes S, Hewison AJM, Bonnet A, Chaval Y, Lourtet B, et al. Crop phenology reshapes the food-safety landscape for roe deer in an agroecosystem. *J Appl Ecol*. 2024;61(3):564–74.
51. Eilam D. Die hard: a blend of freezing and fleeing as a dynamic defense—implications for the control of defensive behavior. *Neurosci Biobehav Rev*. 2005;29(8):1181–91.
52. Chassagneux A, Calenge C, Siat V, Mortz P, Baubet E, Saïd S. Proximity to the risk and landscape features modulate female red deer movement patterns over several days after drive hunts. *Wildl Biol [Internet]*. 2019 Apr 19;2019(1). Available from: <https://bioone.org/journals/wildlife-biology/volume-2019/issue-1/wlb.00545/Proximity-to-the-risk-and-landscape-features-modulate-female-red><https://doi.org/10.2981/wlb.00545.full>
53. Olejarczyk A, Augustsson E, Kjellander P, Ježek M, Podgórski T. Experience shapes wild boar spatial response to drive hunts. *Sci Rep*. 2024 Dec 1;14(1).

54. Bonnot NC, Hewison AJM, Morellet N, Gaillard JM, Debeffe L, Couriot O, et al. Stick or twist: roe deer adjust their flight behaviour to the perceived trade-off between risk and reward. *Anim Behav.* 2017;1(124):35–46.
55. Nathan R, Getz MW, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, et al. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2008;105(49):19052–9.
56. Johnson DH. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology.* 1980;61(1):65–71.
57. Avgar T, Lele SR, Keim JL, Boyce MS. Relative selection strength: quantifying effect size in habitat- and step-selection inference. *Ecol Evol.* 2017;7(14):5322–30.
58. Mustoni A, Zanon E, Pedrotti L, Tosi G. Ungulati delle Alpi: biologia, riconoscimento, gestione. Cles: Nitida imagine; 2005.
59. Groff C, Angeli F, Asson D, Bragalanti N, Pedrotti L, Rizzoli R, et al. Rapporto Grandi Carnivori 2017 - Large Carnivore Report 2017 [Internet]. Trento: Servizio Foreste e fauna della Provincia Autonoma di Trento; 2018 Mar. Available from: <https://grandicarnivori.provincia.tn.it/>
60. Groff C, Angeli F, Asson D, Bragalanti N, Pedrotti L, Zanghellini P. Rapporto Grandi Carnivori 2018 - Large Carnivore Report 2018 [Internet]. Trento: Servizio Foreste e fauna della Provincia Autonoma di Trento; 2019 Mar. Available from: <https://grandicarnivori.provincia.tn.it/>
61. R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.r-project.org. 2022.
62. Johnson DS. Package 'crawl'. 2018.
63. Bergvall UA, Morellet N, Kjellander P, Rauset GR, De Groeve J, Borowik T, et al. Settle down! ranging behaviour responses of roe deer to different capture and release methods. *Animals.* 2021 Nov 1;11(11).
64. Rinker TW. 'qdapRegex': regular expression removal, extraction, and replacement tools. 2017.
65. Tarquini S, Isola I, Favalli M, Battistini A, Dotta G. TINITALY, a digital elevation model of Italy with a 10 meters cell size (Version 1.1) [Internet]. Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia (INGV); 2023 [cited 2024 Nov 13]. p. about 3000 M grid cells, in total about 50 GB of disk memory, DEM: about 17 GB of disk memory, shaded relief map: about 4.2 GB of disk memory, slope map: about 4.3 GB of disk memory, sky view factor (2.5 σ) map: about 4.3 GB of disk memory, view factor (equal area) map: about 4.3 GB of disk memory, openness down map: about 4.3 GB of disk memory, Hue-Saturation-Value composition image: about 12.7 GB of disk memory. Available from: <https://tinitaly.pi.ingv.it/>
66. Autonomous Province of Trento. LiDAR PAT 2014 integrato con voli 2018. Ufficio Sistemi Informativi - Servizio autorizzazioni e valutazioni ambientali [Internet]. Autonomous Province of Trento, Italy; 2020. Available from: <http://www.territorio.provincia.tn.it/portal/server.pt/community/lidar/847/lidar/23954>
67. Evans JS, Murphy MA. spatialEco [Internet]. 2nd23. Available from: <https://github.com/jeffrejevans/spatialEco>
68. Proffitt KM, Grigg JL, Hamlin KL, Garrott RA. Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *J Wildl Manag.* 2009;73(3):345–56.
69. Calenge C. The package 'adehabitat' for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model.* 2006;197:516–9.
70. Agostinelli C, Lund U. R package 'circular': circular statistics. 2023.
71. Thieurmél B, Elmarhraoui A. suncalc: compute sun position, sunlight phases, moon position and lunar phase. 2022.
72. Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, et al. 'glmmTMB' balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J.* 2017;9(2):378–400.
73. Hartig F. DHARMa: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. 2022; R package version 0.4.6, 2022.
74. Lüdecke D, Ben-Shachar M, Patil I, Waggoner P, Makowski D. performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *J Open Source Softw.* 2021;6(60):3139.
75. Avgar T, Potts JR, Lewis MA, Boyce MS. Integrated step selection analysis: bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods Ecol Evol.* 2016;7(5):619–30.
76. 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(2):880–90.
77. Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP. AIC model selection and multi-model inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol.* 2011;65(1):23–35.
78. Pringle RM, Abraham JO, Anderson TM, Coverdale TC, Davies AB, Dutton CL, et al. Impacts of large herbivores on terrestrial ecosystems. *Curr Biol.* 2023;33(11):R584–610.
79. Monk J. Diverse impacts of large herbivores. *Nat Ecol Evol.* 2024;8(4):602–3.
80. Dorresteyn I, Schultner J, Nimmo DG, Fischer J, Hanspach J, Kuemmerle T, et al. 2015 Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator-prey interactions in a human-dominated landscape. *Proc R Soc B Biol Sci.* 1814;282:20151602.
81. Kuijper DPJ, Sahlén E, Elmhagen B, Chamaillé-Jammes S, Sand H, Lone K, et al. 2016 Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proc R Soc B Biol Sci.* 1841;283:20161625.
82. Ausilio G, Sand H, Månsson J, Mathisen KM, Wikenros C. Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: the potential for trophic cascades is context-dependent. *Front Ecol Evol.* 2021;8:8.
83. Vanderlocht C. Antipredator behaviour of red deer (*Cervus elaphus*) in an experimental gradient in predator scent: can we create a landscape of fear? [MSc thesis]. [Wageningen]: Wageningen University & Research; 2021.
84. Adams JL, Camello KW, Orique MJ, Blumstein DT. Does information of predators influence general wariness? *Behav Ecol Sociobiol.* 2006;60(5):742–7.
85. Blanchard DC, Blanchard RI, Rodgers RI. Risk assessment and animal models of anxiety. 1991.
86. Hemmi JM, Pfeil A. A multi-stage anti-predator response increases information on predation risk. *J Exp Biol.* 2010;213(9):1484–9.
87. Grignolio S, Merli E, Bongi P, Ciuti S, Apollonio M. Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biol Conserv.* 2011;144(1):641–9.
88. Caro TM, Graham CM, Stoner CJ, Vargas JK. Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Anim Behav.* 2004;67(2):205–28.
89. Humphries DA, Driver PM. Erratic display as a device against predators. *Science.* 1967;156(3783):1767–8.
90. Ydenberg RC, Dill LM. The Economics of Fleeing from Predators. In 1986. p. 229–49.
91. Prugh LR, Sivy KJ, Mahoney PJ, Ganz TR, Dittmer MA, van de Kerk M, et al. Designing studies of predation risk for improved inference in carnivore-ungulate systems. *Biol Conserv.* 2019;1(232):194–207.
92. Stankowich T, Blumstein DT. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2005;272(1581):2627–34.
93. De Franceschi G, Vivattanasarn T, Saleem AB, Solomon SG. Vision guides selection of freeze or flight defense strategies in mice. *Curr Biol.* 2016;26(16):2150–4.
94. Smith WP. Ontogeny and adaptiveness of tail-flagging behavior in white-tailed deer. *Am Nat.* 1991;138(1):190–200.
95. Fitzgibbon CD. Anti-predator strategies of immature Thomson's gazelles: hiding and the prone response. *Anim Behav.* 1990;40(5):846–55.
96. Koivula K, Rytönen S, Orell M. Hunger-dependency of hiding behaviour after a predator attack in dominant and subordinate willow tits. *Ardea.* 1995;83(2):397–404.
97. Bojarska K, Gerber N, Herzog S, Isselstein J, Meißner M, Riesch F, et al. Red deer responses to drive hunts are related to habitat and landscape characteristics. *J Wildl Manag.* 2024 Jul 1;88(5).
98. Montgomery RA, Raupp J, Miller SA, Wijers M, Lisowsky R, Comar A, et al. The hunting modes of human predation and potential non-consumptive effects on animal populations. *Biol Conserv.* 2022;265:109398.
99. Heathcote RJP, Whiteside MA, Beardsworth CE, Van Horik JO, Laker PR, Toledo S, et al. Spatial memory predicts home range size and predation risk in pheasants. *Nat Ecol Evol.* 2023;7(3):461–71.
100. Snyder RL, Jensen W, Cheney CD. Environmental familiarity and activity: aspects of prey selection for a ferruginous hawk. *Condor.* 1976;78(1):138–9.

101. Jang H, Boesch C, Mundry R, Kandza V, Janmaat KRL. 2019 Sun, age and test location affect spatial orientation in human foragers in rainforests. *Proc R Soc B Biol Sci.* 1907;286:20190934.
102. Sih A. The behavioral response race between predator and prey. *Am Nat.* 1984;123(1):143–50.
103. Hugie DM, Dill LM. Fish and game: a game theoretic approach to habitat selection by predators and prey. *J Fish Biol.* 1994;45(sA):151–69.
104. Childress MJ, Lung MA. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Anim Behav.* 2003;66(2):389–98.
105. Dannewit J, Petersson E. Association between growth, body condition and anti-predator behaviour in maturing and immature brown trout parr. *J Fish Biol.* 2001;59(4):1081–91.
106. Mysterud A, Østbye E. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildl Soc Bull.* 1999;27(2):385–94.
107. Rivrud IM, Loe LE, Mysterud A. How does local weather predict red deer home range size at different temporal scales? *J Anim Ecol.* 2010;79(6):1280–95.
108. Valeix M, Fritz H, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Murindagomo F, et al. Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behav Ecol Sociobiol.* 2009;63(10):1483–94.
109. Marchand P, Garel M, Bourgoin G, Dubray D, Maillard D, Loison A. Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Anim Behav.* 2015;1(102):169–87.
110. Kohl MT, Stahler DR, Metz MC, Forester JD, Kauffman MJ, Varley N, et al. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecol Monogr.* 2018;88(4):638–52.
111. Kohl MT, Ruth TK, Metz MC, Stahler DR, Smith DW, White PJ, et al. Do prey select for vacant hunting domains to minimize a multi-predator threat? *Ecol Lett.* 2019;22(11):1724–33.
112. Courbin N, Loveridge AJ, Fritz H, Macdonald DW, Patin R, Valeix M, et al. Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. *J Anim Ecol.* 2019;88(1):92–101.
113. Smith JA, Donadio E, Pauli JN, Sheriff MJ, Middleton AD. Integrating temporal refugia into landscapes of fear: prey exploit predator down-times to forage in risky places. *Oecologia.* 2019;189(4):883–90.
114. Cusack JJ, Kohl MT, Metz MC, Coulson T, Stahler DR, Smith DW, et al. Weak spatiotemporal response of prey to predation risk in a freely interacting system. *J Anim Ecol.* 2020;89(1):120–31.
115. Sheriff MJ, Peacor SD, Hawlena D, Thaker M. Non-consumptive predator effects on prey population size: a dearth of evidence. *J Anim Ecol.* 2020;89(6):1302–16.
116. Chittka L, Skorupski P, Raine NE. Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends Ecol Evol.* 2009;24(7):400–7.
117. Hawkins GE, Heathcote A. Racing against the clock: evidence-based versus time-based decisions. *Psychol Rev.* 2021;128(2):222.
118. Quinn JL, Cole EF, Bates J, Payne RW, Cresswell W. Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2012;279(1735):1919–26.
119. Broekhuis F, Cozzi G, Valeix M, McNutt JW, Macdonald DW. Risk avoidance in sympatric large carnivores: Reactive or predictive? *J Anim Ecol.* 2013;82(5):1098–105.
120. Darimont CT, Fox CH, Bryan HM, Reimchen TE. The unique ecology of human predators. *Science.* 2015;349(6250):858–60.
121. Slovkosky SA, Montgomery RA. Large mammal behavioral defenses induced by the cues of human predation. *PNAS Nexus.* 2024;3(9):382.
122. Abernathy HN, Dittmer MA, Stoner DC, Hersey KR, Schoenecker KA, Jackson PJ, et al. Dynamic riskscape for prey: disentangling the impact of human and cougar presence on deer behavior using GPS smartphone locations. *Ecography.* 2025;5: e07626.