

C'est la présence humaine, et non le risque de prédation, qui est associée à une vigilance accrue chez le chevreuil

Ethology WILEY

ethology

RESEARCH ARTICLE OPEN ACCESS

Human Disturbance but Not Predation Risk Is Associated With Increased Vigilance in Roe Deer

Elisa Torretta¹  | Eleonora Frigerio¹ | Giulia Ruffoni² | Erika Bergantin¹ | Achaz von Hardenberg¹

¹Department of Earth and Environmental Sciences, University of Pavia, Pavia, Italy | ²Department of Veterinary Medicine, University of Sassari, Sassari, Italy

Correspondence: Elisa Torretta (elisa.torretta@unipv.it)

Received: 16 July 2025 | Revised: 29 November 2025 | Accepted: 2 December 2025

Résumé

Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est une espèce proie principale pour les grands carnivores et une espèce gibier importante pour les chasseurs. **Par conséquent**, cette espèce adopte des comportements spécifiques pour minimiser son exposition tant aux humains qu'aux prédateurs. Alors que l'activité humaine suit des **schémas prévisibles**, suscitant des réactions cohérentes chez les chevreuils, la prédation par le loup (*Canis lupus*) est **moins** prévisible, ce qui peut conduire à des stratégies différentes de réduction des risques. Au cours d'une étude de deux ans (décembre 2020-novembre 2022), nous avons recueilli des données sur le comportement des chevreuils à l'aide de pièges photographiques et d'observations directes dans sept zones d'étude du nord-ouest de l'Italie. Ces zones variaient en termes de présence de loups, de composition du paysage et de pratiques de gestion des espèces. **Nous avons analysé les budgets d'activité en mettant l'accent sur la vigilance**. Nos résultats indiquent que le comportement de vigilance variait considérablement d'un paysage à l'autre, étant plus faible dans les habitats naturels que dans les habitats modifiés, ce qui suggère que la **composition de l'habitat** influence fortement la perception du risque chez les chevreuils. **De plus**, la vigilance diminuait avec l'augmentation de la taille du groupe, ce qui corrobore l'hypothèse de l'effet de la taille du groupe sur la réduction de la vigilance individuelle. Il est intéressant de noter que le comportement de vigilance des chevreuils n'était pas significativement influencé par une présence stable de loups, ce qui suggère qu'ils pourraient privilégier l'**évitement spatial** plutôt qu'une vigilance accrue comme stratégie anti-prédateur. **Dans l'ensemble**, nos résultats mettent en évidence l'interaction complexe entre les perturbations humaines et le risque de prédation, soulignant l'importance de la flexibilité comportementale dans les stratégies de survie des chevreuils dans les paysages modifiés par l'homme.

Mots-clés : stratégies anti-prédateurs, *Canis lupus*, *Capreolus capreolus*, composition du paysage, paysage de la peur, nord-ouest de l'Italie

1. INTRODUCTION

La présence de prédateurs et les perturbations humaines exercent des **effets indirects** et non létaux qui constituent des facteurs clés des réactions de peur chez les proies (Brown 1999). **En effet**, les espèces proies ont développé des mécanismes sophistiqués pour évaluer les risques environnementaux et y réagir, mécanismes qui sont façonnés par l'interaction de facteurs complexes définissant ce que l'on appelle le « paysage de la peur » (Laundré et al. 2001, 2010). Ce concept fait référence à la variation spatiale de la perception qu'ont les proies du risque de prédation (Gaynor et al. 2019), qui forme une « carte » où certaines zones sont perçues comme dangereuses (« pics ») et d'autres comme sûres (« vallées » ; Van Der Merwe et Brown 2008). La **structure** du paysage joue un rôle crucial dans la formation du paysage de la peur ; par exemple, une végétation dense et un terrain accidenté offrent souvent une meilleure protection contre les prédateurs et les humains, tandis que les zones ouvertes ou celles présentant une forte activité humaine peuvent être évitées en raison d'un risque perçu accru (Benhaïem et al. 2008 ; Laundré et al. 2010 ; Lewis et Eby 2002 ; Ripple et Beschta 2004).

L'évaluation des risques déclenche toute une série de réponses anti-prédateurs visant à minimiser l'exposition aux menaces potentielles. Chez les grands herbivores, l'une des principales stratégies anti-prédateurs est la **vigilance** (Gaynor et al. 2019), un état d'alerte accrue au cours duquel les individus surveillent leur environnement par la vue, l'ouïe et/ou l'odorat (Quenette 1990). La vigilance améliore la survie en permettant des réponses rapides aux menaces potentielles (Beauchamp 2015). **Cependant**, une vigilance accrue a un coût, limitant souvent le temps disponible pour d'autres activités essentielles, telles que la recherche de nourriture (Lima 1987 ; Lima et Dill 1990 ; Popova et al. 2016). **Lorsque le choix de l'habitat est davantage dicté par la perception du risque que par la disponibilité des ressources, l'apport énergétique peut être compromis**, ce qui affecte la condition physique de l'individu (Benhaïem et al. 2008 ; Hernández et Laundré 2005). La mesure dans laquelle différentes stratégies anti-prédateurs sont mises en œuvre est influencée par un équilibre dynamique entre leurs avantages et les coûts associés, qui peut varier en fonction des conditions environnementales et des circonstances individuelles (Lima et Dill 1990).

Le chevreuil (*Capreolus capreolus*), espèce d'ongulé omniprésente dans une grande partie de l'Europe (Lovari et al. 2016), est une proie importante pour les grands carnivores et une espèce clé pour la gestion de la faune sauvage en raison de sa large répartition, conséquence de son **adaptabilité** à divers habitats (Danilkin et Hewison 1996 ; Hewison et al. 2001 ; Morellet et al. 2011), et de ses densités élevées dans la majeure partie de son aire de répartition (Burbaite et Csányi 2009 ; Apollonio et al. 2010). **De plus**, sa petite taille (18-32 kg ; Danilkin et Hewison 1996) en fait une proie idéale pour les grands carnivores, y compris les loups (*Canis lupus*), car le temps nécessaire pour la maîtriser est relativement court par rapport à celui requis pour les ongulés de plus grande taille (Meriggi et al. 2020).

Les réactions antipredatrices du chevreuil peuvent se manifester par des changements de comportement, notamment une augmentation de la fréquence et de l'intensité de la surveillance de l'environnement, des déplacements fréquents entre différents sites, la recherche de zones perçues comme sûres ou l'évitement de zones perçues comme risquées, ainsi qu'une vigilance accrue générale. **En particulier**, le temps consacré à la vigilance

augmente avec le niveau de **risque perçu** (Benhaiem et al. 2008 ; Popova et al. 2016 ; Sönnichsen et al. 2013). **Par conséquent**, le temps passé à être vigilant peut varier dans l'espace, mais aussi au quotidien et selon les saisons. **Une autre stratégie consiste à former des groupes plus importants**. Cela permet de répartir la vigilance entre un plus grand nombre d'individus, réduisant ainsi le temps passé individuellement à être vigilant (Sönnichsen et al. 2013). **En effet**, avec l'augmentation de la taille du groupe, on a observé une diminution générale du comportement de vigilance chez chaque individu, combinée à un gain de temps pour la consommation de nourriture (Fattorini et Ferretti 2019).

Nous avons étudié comment les perturbations humaines et le risque de prédation affectent le comportement anti-prédateur des chevreuils, un sujet de recherche particulièrement intéressant et stimulant dans les paysages fortement modifiés par l'homme où l'activité humaine est intense et où les loups, principaux prédateurs des chevreuils, se développent rapidement (Torretta et al. 2024). **Plus précisément**, nous avons prédit que (i) les budgets d'activité des chevreuils, en particulier l'allocation à la vigilance, varieraient d'une zone à l'autre, avec des niveaux de vigilance plus élevés attendus là où les perturbations humaines sont plus prononcées par rapport aux zones moins perturbées, et avec des augmentations supplémentaires dans les zones où la présence de prédateurs est stable, et (ii) tant les perturbations humaines (par exemple, la composition du paysage, la proximité de zones urbaines ou cultivées et la pression de chasse) que la présence de prédateurs seraient les principaux facteurs déterminants du comportement de vigilance.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zones d'étude

Cette étude a été menée dans le nord-ouest de l'Italie, l'un des paysages les plus modifiés par l'homme en Europe. Nous avons identifié **sept zones d'étude** se distinguant par la composition de leur paysage et la présence de prédateurs. En ce qui concerne la composition du paysage, deux zones d'étude (LAR et STA) sont principalement naturelles et comportent de vastes zones boisées. Deux zones (BNM et TID) présentent un paysage mixte composé de zones boisées entrecoupées de champs cultivés. Les trois zones restantes (MON, ORB et COP) sont en grande partie agricoles, avec de petites parcelles boisées dispersées. Au cours de la période d'étude, les loups étaient absents ou présents de manière occasionnelle dans les zones LAR, BNM et MON, tandis que les zones ORB, COP, TID et STA abritaient des meutes stables. Plus précisément, la meute d'ORB a été détectée en 2020-2021 (Marucco et al. 2022), celle de COP en 2015-2016, et les meutes de STA et TID sont stables depuis les années 1990 (Meriggi et al. 2020). **Dans les quatre zones abritant des meutes stables, le chevreuil représentait l'espèce de proie la plus fréquemment consommée** (Marucco et al. 2022 ; Torretta et al. 2024). Dans toutes les zones d'étude, les chevreuils font l'objet d'une chasse sélective saisonnière, sauf dans la zone BNM. **De plus**, les zones MON et ORB comprennent des zones protégées où la chasse est interdite (Figure 1 et Tableau 1).

2.1.1. Triangolo Lariano (LAR)

Situé dans la zone préalpine et caractérisé par de vastes zones boisées (79,4%) comprenant des essences thermophiles mixtes (par exemple, *Ostrya carpinifolia*, *Acer* spp., *Fraxinus* spp., *Tilia* spp.) et des peuplements monospécifiques de hêtre (*Fagus sylvatica*) et de châtaignier (*Castanea sativa*). Les zones agricoles, principalement des cultures fourragères et des prairies

de fauche (9,5%), sont confinées au fond des vallées. La chasse représente l'une des principales activités de loisirs en plein air.

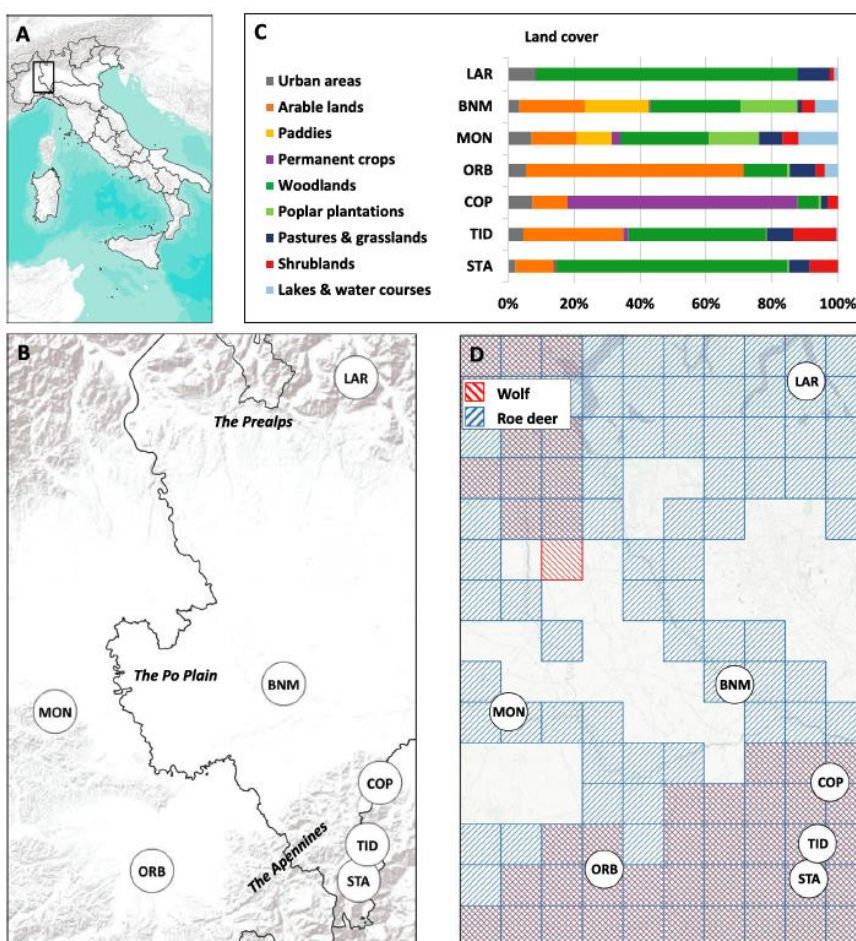


FIGURE 1. (A) Localisation des zones d'étude dans le nord-ouest de l'Italie ; (B) Morphologie du paysage de la partie du nord-ouest de l'Italie englobant les zones d'étude ; (C) Types de couverture végétale caractérisant les zones d'étude : LAR = Triangolo Lariano ; BNM = Boschi Negri e Moriano ; MON = Basso Monferrato ; ORB = Torrente Orba ; COP = Colline Oltrep. Pavese ; TID = Val Tidone ; STA = Valle Staffora ; (D) Aires de répartition du chevreuil (*Capreolus capreolus*) et du loup (*Canis lupus*) pendant la période 2020-2022 dans la partie du nord-ouest de l'Italie englobant les zones d'étude

2.1.2. Boschi Negri e Moriano (BNM)

Située dans la plaine du Pô, le long du fleuve Tessin, cette zone se caractérise par l'alternance de zones boisées (principalement des peuplements à plusieurs strates composés de *Quercus robur*, *Populus* spp. et d'espèces riveraines ; 26,6%) et de terres cultivées (principalement du maïs, d'autres céréales et des rizières ; 38,4%). La majeure partie de la zone se trouve dans le « Parc régional de la Vallée du Tessin lombard » (91,8% de la zone protégée) ; la chasse y est interdite.

2.1.3. Basso Monferrato (MON)

Zone de contreforts le long du Pô présentant un paysage agricole intensif comprenant du maïs (13,6%), des rizières (10,5%) et des plantations de peupliers (15,2%). Une forêt de plaine inondable à végétation ripaire est incluse et fait partie du « Parc régional du Pô Piémontais » (43,5% de la zone protégée). En dehors de cette zone protégée, la chasse est autorisée.

TABLEAU 1. Principales caractéristiques des zones d'étude

	LAR	BNM	MON	ORB	COP	TID	STA
Land cover classes							
Urban areas	8.3%	3.3%	7.1%	5.3%	7.4%	4.6%	2.2%
Cultivated lands	0.1%	38.4%	26.8%	65.0%	80.3%	31.5%	12.1%
Woodlands	79.4%	26.6%	26.6%	12.9%	6.5%	41.3%	70.1%
Natural grasslands and pastures	9.3%	1.3%	7.0%	7.8%	2.0%	7.9%	6.3%
Shrublands	1.4%	3.8%	4.9%	2.6%	3.1%	13.0%	8.5%
Poplar plantation and reforestations	—	16.6%	15.3%	0.9%	0.7%	0.2%	0.4%
Areas without vegetation cover	0.0%	3.4%	0.5%	1.7%	—	1.0%	0.4%
Water bodies	1.1%	6.8%	11.9%	3.9%	—	0.4%	—
Landscape type	Natural	Mixed	Modified	Modified	Modified	Mixed	Natural
Wolf presence ^a	Occasional	Occasional	Occasional	Stable	Stable	Stable	Stable
Hunting activity (Y/N)	Yes	No	Yes (outside PA)	Yes (outside PA)	Yes	Yes	Yes
% Protected area (PA)	—	91.8	43.5	14.2	—	—	—

^aDuring the study period: from December 2020 to November 2022 (Marucco et al. 2022; Meriggi et al. 2020; Torretta et al. 2024).

2.1.4. *Torrente Orba (ORB)*

Située dans la plaine du Pô, le long du torrent Orba, cette zone se caractérise par un paysage agricole composé de nombreuses petites parcelles diversifiées (65,0%). Les zones boisées (principalement un mélange de *Populus* spp. et *Salix* spp. ou de *Robinia pseudoacacia*) se limitent à des couvertures forestières petites mais continues le long du cours d'eau. Une partie de la zone se trouve dans la « Réserve naturelle du torrent Orba » (14,2% de la zone protégée). En dehors de cette zone protégée, la chasse est autorisée.

2.1.5. *Colline Oltrepò Pavese (COP)*

Une zone vallonnée des Apennins avec une culture viticole étendue (69,4%). Les zones boisées sont représentées par de petites parcelles isolées dispersées parmi les vignobles (6,5%). La chasse constitue l'une des principales activités de loisirs en plein air.

2.1.6. *Val Tidone (TID)*

Située entre les collines et les montagnes des Apennins, cette région présente un paysage mixte composé de forêts de feuillus (principalement *Quercus* spp. en association avec *Fraxinus ornus*, *Ostrya carpinifolia* et *Acer campestre* ; 37,9%) et de cultures en rotation (37,9%). La chasse constitue l'une des principales activités de loisirs en plein air.

2.1.7. *Valle Staffora (STA)*

Zone montagnaise des Apennins dominée par des forêts (70,1%) composées de hêtres, de châtaigniers et de conifères (principalement *Pinus nigra*, *Picea abies* et *Larix decidua*). Des zones agricoles, principalement des prairies de fauche (17,9%), sont disséminées dans toute la zone. La chasse constitue l'une des principales activités de loisirs en plein air.

Dans les zones d'étude, d'autres espèces d'ongulés sauvages sont également présentes : le sanglier (*Sus scrofa*) est présent dans toutes les zones d'étude ; le daim (*Dama dama*) dans les zones BNM, MON, TID et STA ; le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) dans les zones TID et STA ; et le mouflon (*Ovis gmelini musimon*) dans la zone LAR.

2.2. Collecte des données

Les données sur le comportement des chevreuils ont été collectées sur une période de deux ans, de décembre 2020 à novembre 2022, à l'aide de **deux méthodes d'échantillonnage non invasives** : le piégeage photographique et l'observation directe depuis des points d'observation. Les données n'ont pas pu être enregistrées à l'aveugle car notre étude portait sur des animaux cibles sur le terrain.

2.2.1. Piégeage photographique

Nous avons utilisé l'échantillonnage stratifié par tessellation (Barabesi et Fattorini 2013) : chaque zone d'étude a été divisée en unités d'échantillonnage de $1,5 \times 1,5$ km et un piège photographique a été placé au hasard dans chaque unité lors de chaque session d'échantillonnage. Toutes les cases du quadrillage ont été étudiées simultanément une fois par saison (hiver : décembre-février ; printemps : mars-mai ; été : juin-août ; automne : septembre-novembre). **Ainsi**, nous avons mis en place huit sessions saisonnières de piégeage photographique dans chaque zone d'étude pendant la période d'étude, chaque session durant environ 120 jours (Tableau 2). Les pièges photographiques fonctionnaient en continu, 24 h/jour. Nous avons utilisé deux modèles de pièges photographiques (Scout Guard SG520 et Apeman H55) avec des vitesses de déclenchement comprises entre 0,3 et 0,7 s. Les pièges photographiques étaient réglés pour enregistrer des vidéos de 30 s avec un délai minimal entre deux enregistrements consécutifs (voir Torretta et al. 2025 pour une description détaillée du piégeage photographique). Parmi les événements enregistrés par les pièges photographiques concernant les chevreuils ($n = 2\,749$), nous n'avons retenu que ceux impliquant le même individu pendant une durée minimale de 1 min et 30 s, pour les analyses comportementales.

TABLEAU 2. Aperçu de la stratégie d'échantillonnage et du nombre de vidéos de chevreuils recueillies entre décembre 2020 et novembre 2022 dans chaque zone d'étude du nord-ouest de l'Italie

Study area	Camera trapping			Direct observation from vantage points			Total recording time ^a
	No. of camera locations	Mean (\pm SD) distance between sites (m)	No. of videos	No. of sites	Mean (\pm SD) distance between sites (m)	No. of videos	
LAR	9	1040 \pm 237	17	5	671 \pm 613	10	83 min 56 s
BNM	12	1028 \pm 207	35	8	893 \pm 527	14	169 min 40 s
MON	9	1149 \pm 189	20	3	3124 \pm 2844	0	47 min 57 s
ORB	8	1175 \pm 166	23	12	953 \pm 598	18	129 min 48 s
COP	8	992 \pm 212	16	3	2326 \pm 1827	3	56 min 32 s
TID	9	1112 \pm 109	23	17	487 \pm 164	34	202 min 10 s
STA	8	1190 \pm 191	20	9	789 \pm 764	27	152 min 50 s

Abbreviations: BNM, Boschi Negri e Morlano; COP, Colline Oltrepò Pavese; LAR, Triangolo Lariano; MON, Basso Monferrato; ORB, Torrente Orba; STA, Valle Staffora; TID, Val Tidone.

^aThe total recording time corresponds to the sum of indirect videos (recorded through camera trapping) and direct observations.

2.2.2. Observations directes

Au cours d'une étude préliminaire sur le terrain, nous avons identifié et cartographié des points d'observation appropriés pour l'observation directe des chevreuils dans chaque zone d'étude à l'aide du logiciel QGIS version 3.3 (QGIS Development Team 2025). Les points d'observation ont été sélectionnés en fonction de leur visibilité sur les zones ouvertes environnantes (par exemple, prairies ou champs cultivés) afin de faciliter l'observation des animaux sans être vu, ni causer de perturbation (Mayle et al. 1999). Au total, 57 points

d'observation ont été choisis et inspectés une fois par saison (**Tableau 2**). Afin de minimiser le risque d'enregistrer plusieurs fois le même individu au cours d'une même saison d'échantillonnage, nous avons évité de retourner sur le même site au cours de la même saison et nous nous sommes abstenus de visiter des sites voisins pendant plusieurs jours consécutifs. En variant autant que possible les sites d'observation et en tenant compte du fait que les chevreuils ont des territoires relativement stables (Danilkin et Hewison 1996), nous avons considéré nos observations comme statistiquement indépendantes. Les observations directes ont été principalement menées à l'aube et au crépuscule, qui correspondent aux périodes de pic d'activité de l'espèce (Bonnot et al. 2020 ; Danilkin et Hewison 1996 ; Pagon et al. 2013 ; Stache et al. 2013 ; Torretta et al. 2025), mais nous avons également inclus d'autres moments propices, tels que l'après-pluie en été ou au printemps (Perco 2011). Nous avons utilisé la méthode d'échantillonnage focal (Altmann 1974 ; Martin et Bateson 2010), en observant et en enregistrant un individu à la fois pendant 5 minutes à l'aide de la méthode d'enregistrement continu. Si le sujet sortait du champ de vision, l'enregistrement vidéo était interrompu puis repris dès sa réapparition, afin de garantir une observation complète de 5 minutes. Si le sujet disparaissait définitivement, un nouvel individu était sélectionné. En présence de groupes de deux chevreuils ou plus, un seul individu était sélectionné pour l'enregistrement vidéo afin d'éviter toute corrélation entre les observations.

Le sujet était généralement choisi au hasard ; toutefois, si les conditions de visibilité étaient médiocres, l'individu le plus facilement observable était sélectionné. Les enregistrements ont été réalisés à l'aide d'un équipement capable de détecter des individus à plusieurs centaines de mètres de l'observateur, plus précisément un appareil photo doté d'un zoom optique 50× et d'un zoom numérique 810× (Sony DSC-HX300) et d'une caméra vidéo

2.2.3. Classification des données

Les données enregistrées, c'est-à-dire les emplacements des pièges photographiques et les chevreuils observés aux points d'observation, ont été géoréférencées par GPS (WGS 84, zone UTM 32N). Dans la mesure du possible, les chevreuils enregistrés ont été classés par sexe et par âge (jeunes [< 1 an], subadultes [< 2 ans] et adultes [> 2 ans]). Pour classer les animaux par âge, nous avons pris en compte leurs proportions corporelles, leur taille et leur forme globales, ainsi que leur posture (Mustoni et al. 2005 ; Varuzza et al. 2019).

2.2.4. Données collectées

En combinant les données issues des deux méthodes d'échantillonnage, nous avons enregistré un total de 260 vidéos de chevreuils (observation directe : $n = 106$; pièges photographiques : $n = 154$) réparties dans les zones d'étude (**Tableau 2**).

Les chevreuils enregistrés comprenaient 80 mâles adultes, 27 mâles subadultes, 19 mâles juvéniles, 2 mâles d'âge indéterminé, 55 femelles adultes, 42 femelles subadultes, 28 femelles juvéniles, 3 femelles d'âge indéterminé et 4 juvéniles de sexe indéterminé.

2.3. Analyse des données

...

TABLEAU 3. Éthogramme du chevreuil

Categories	Behaviours	Description
Moving	Walking	The roe deer moves through space using various gaits
	Trotting	
	Galloping	
Resting	Lying	The deer lies on the ground or stands (without vigilance behaviour)
	Standing	
Feeding	On the ground	The deer is browsing the ground or higher vegetation (trees or shrubs) or the deer is drinking
	On branches	
	Drinking	
Elimination	Urination	The deer is urinating or defecating
	Defecation	
Grooming	—	The deer uses either its hindlegs or its mouth to scratch its body
Alarm	Vigilance	The deer stands, the head held high above the ground, ears pricked up and oriented in the same direction of the eyes and sniffs the air. The deer walks while looking around, twitching the ears or walking tiptoe (carefully placing the feet)
	Sudden rush	The roe deer suddenly flees
	Barking	The roe deer emits an alarm vocalisation in response to an external disturbance
Marking	Scraping	The buck scrapes the ground with the forelegs
	Rubbing	The buck rubs with his foreheads against the tree, frays the bark with antlers and sniffs the frayed spot
	Barking	The buck barks during marking
Exploration	Sniffing	The deer sniffs the air, the ground or an object.
Social interaction	Agonistic	E.g., Parallel walking, fighting, etc. (between bucks)
	Mating	E.g., Anogenital inspection (buck sniffs and/or licks the genital area of a female; often followed by flehmen); Chasing (buck is directly following a female within 1–10 m distance in fast walk, trot or gallop); Mounting
	Affiliative	E.g., Nose contact (one individual approaches another one and makes nose contact, either to the head or torso region); Grooming (one individual is nibbling the fur of another one with its mouth)
Interspecific interaction		The deer interacts with an individual of another species

3. RESULTATS

Tous les comportements décrits dans l'éthogramme ont été observés au moins une fois dans les vidéos enregistrées, à l'exception des aboiements. L'alimentation et les comportements d'alerte ont été les comportements prédominants auxquels les chevreuils ont consacré la majeure partie de leur temps dans toutes les zones d'étude (Tableau 4). **Plus précisément,** l'alimentation s'est avérée être le comportement le plus fréquent, représentant 42,3% du temps d'observation, tandis que les comportements d'alerte représentaient environ la moitié de ce temps (21,7%). Même en considérant les zones d'étude séparément, l'alimentation l'emportait généralement sur les comportements d'alarme. **Cependant,** des exceptions ont été observées dans les zones d'étude MON et COP, où les comportements d'alarme dépassaient légèrement les comportements d'alimentation (Tableau 4).

Un comportement de vigilance a été observé dans toutes les zones d'étude, mais pas chez tous les individus échantillonnés. Le nombre total d'individus faisant preuve de vigilance était de 240 sur 260 chevreuils.

Nous avons obtenu six modèles avec un $\Delta AICc \leq 2$ (Tableau 5). **Les résultats de la moyenne des modèles ont révélé que la composition du paysage, la méthode d'échantillonnage et la taille du groupe de chevreuils avaient une influence significative sur la vigilance.** **Plus**

précisément, la vigilance était significativement plus faible dans les paysages mixtes et naturels par rapport au paysage modifié ; la méthode d'échantillonnage par observation directe était associée à une vigilance accrue, tandis que la vigilance diminuait avec l'augmentation de la taille du groupe de chevreuils. **D'autres variables, notamment les distances par rapport aux différents types d'habitats, le statut de gestion et la présence de prédateurs, n'ont montré aucun effet significatif** (Tableau 6).

TABLEAU 4. Pourcentage du temps consacré à différents comportements par les chevreuils, par rapport à la durée totale de la vidéo, observé dans le nord-ouest de l'Italie

Study area	Behaviour										
	Moving	Resting	Feeding	Elimination	Grooming	Alarm	Marking	Exploration	Social interaction	Interspecific interaction	Not visible
LAR	7.4	1.5	47.0	0.0	12.0	15.0	0.2	8.4	0.0	0.0	8.4
BNM	2.8	9.8	45.0	0.5	5.1	21.2	0.1	9.9	0.8	0.0	4.8
MON	4.6	8.2	28.2	0.6	4.1	29.9	3.0	15.5	0.0	0.0	5.9
ORB	10.8	6.9	35.4	0.7	5.6	24.4	0.2	8.8	2.0	0.0	4.6
COP	3.3	6.3	26.3	0.0	3.7	30.8	0.6	16.9	4.9	0.0	7.2
TID	6.2	4.5	45.0	0.2	7.1	22.7	0.3	8.9	0.2	0.1	4.6
STA	7.6	4.0	49.6	0.0	6.2	16.4	1.6	6.9	0.6	0.0	3.4
Total	6.3	5.9	42.3	0.3	6.4	21.7	0.6	9.6	1.0	0.0	5.0

Abbreviations: BNM, Boschi Negri e Moriano; COP, Colline Oltrepò Pavese; LAR, Triangolo Lariano; MON, Basso Monferrato; ORB, Torrente Orba; STA, Valle Staffora; TID, Val Tidone.

Le modèle le plus parcimonieux, ne contenant que les prédicteurs significatifs, a été ajusté aux données. Ce modèle a donné des estimations cohérentes et des intervalles de confiance excluant zéro pour les prédicteurs significatifs. Le paramètre de précision (ϕ) a été estimé à 4,71 (SE = 0,41 ; $p < 0,001$), indiquant une variabilité modérée autour de la proportion moyenne de vigilance (Figure 2).

TABLEAU 5. Modèles les mieux classés ($\Delta AICc \leq 2$) obtenus à l'issue de l'analyse des facteurs influençant le comportement de vigilance du chevreuil dans le nord-ouest de l'Italie

Predictors	<i>k</i>	AICc	$\Delta AICc$	Weight
Landscape + Sampling method + Group size	6	-343.5	0.00	0.299
Distance to cultivated land + Landscape + Sampling method + Group size	7	-342.4	1.15	0.168
Distance to natural open area + Landscape + Sampling method + Group size	7	-342.4	1.16	0.167
Distance to urban area + Landscape + Sampling method + Group size	7	-342.0	1.58	0.136
Management status + Landscape + Sampling method + Group size	7	-341.7	1.85	0.118
Wolf presence + Landscape + Sampling method + Group size	7	-341.6	1.99	0.111

Note: For each model, the predictors included, the number of parameters (*k*), the AICc value, $\Delta AICc$ and the standardised model weight are reported.

4. DISCUSSION

L'objectif de cette étude était d'étudier les effets des perturbations humaines et du risque de prédation sur le comportement de **vigilance** du chevreuil en milieu naturel. Cette contribution est importante car, bien que le chevreuil soit l'un des ongulés les plus étudiés en Europe, la plupart des recherches comportementales ont été menées dans des environnements semi-naturels ou des enclos (Bergvall et al. 2017 ; Brucks et al. 2022 ; Gottardi 2011 ; Hall et al. 1996 ; Reimoser 2012). **En revanche, les études portant spécifiquement sur la vigilance et les réponses anti-prédateurs sur le terrain sont relativement rares** (Benhaiem et al. 2008 ; Bonnot et al. 2017 ; Fattorini et Ferretti 2019 ; Kröschel et al. 2017 ; Sönnichsen et al. 2013 ; Torretta et al. 2025), malgré leur plus grande pertinence écologique.

Comme le prédit l'hypothèse de l'**allocation des risques** (Lima et Bednekoff 1999), les chevreuils devraient consacrer un niveau élevé de vigilance aux situations **perçues** comme à haut risque. À cet égard, nous nous attendions à ce que la vigilance soit liée aux perturbations anthropiques et à la présence de loups.

TABLEAU 6. Facteurs influençant le comportement de vigilance des chevreuils dans le nord-ouest de l'Italie. Pour les variables catégorielles, les niveaux de référence étaient les suivants : méthode d'échantillonnage = pièges photographiques ; paysage = modifié ; statut de gestion = zone de chasse ; présence du loup = occasionnelle

(A) Model-averaged parameter estimates				
Variable	β	SE	95% CIs	p
(Intercept)	-0.866	0.151	-1.163; -0.569	<0.001
Sampling method (direct obs.)	0.417	0.126	0.171; 0.663	<0.001
Landscape (mixed)	-0.409	0.138	-0.679; -0.139	0.003
Landscape (natural)	-0.897	0.166	-1.221; -0.572	<0.001
Group size	-0.159	0.057	-0.272; -0.048	0.005
Distance to cultivated land	-0.0001	0.0001	-0.0004; 0.0001	0.315
Distance to natural open area	-0.0005	0.0005	-0.0015; 0.0005	0.335
Distance to urban area	0.0002	0.0003	-0.0003; 0.0008	0.429
Management status (protected)	0.074	0.144	-0.208; 0.357	0.606
Wolf presence (stable)	0.046	0.128	-0.204; 0.296	0.719
(B) Parameter estimates from the reduced model including only predictors with significant effects				
Variable	β	SE	95% CIs	p
(Intercept)	-0.859	0.138	-1.130; -0.588	<0.001
Sampling method (direct obs.)	0.420	0.121	0.183; 0.660	<0.001
Landscape (mixed)	-0.410	0.135	-0.675; -0.145	0.002
Landscape (natural)	-0.915	0.155	-1.218; -0.612	<0.001
Group size	-0.162	0.057	-0.273; -0.050	0.004

Note: Estimates include the regression coefficient (β), standard errors (SE), 95% confidence intervals (95% CIs) and p-values.

Il est intéressant de noter que l'analyse des facteurs influençant le comportement de vigilance des chevreuils a mis en évidence le rôle fondamental de la **composition du paysage**. **En particulier, le temps consacré à la vigilance était plus faible dans les paysages plus naturels que dans les paysages fortement modifiés et mixtes**. La durée de la vigilance peut être considérée comme un indicateur du risque perçu, car la stratégie anti-prédateur adoptée par les chevreuils implique généralement un temps accru consacré au comportement de vigilance, ce qui peut se manifester soit par des périodes plus longues, soit par une fréquence plus élevée de vigilance (Danilkin et Hewison 1996), conduisant à une augmentation globale du temps passé dans ce comportement. Nos résultats peuvent donc être interprétés comme le signe d'un risque perçu plus faible dans les paysages plus naturels, où les zones boisées sont denses et étendues, par rapport aux autres zones caractérisées par des habitats plus fragmentés. Ce résultat est cohérent avec celui de Benhaiem et al. (2008), qui ont observé que le niveau de vigilance chez les chevreuils était lié au degré de forestation du paysage local, et avec ceux de Bonnot et al. (2017), **qui ont observé que les chevreuils détectent plus rapidement une menace qui s'approche lorsqu'ils se nourrissent dans des paysages exposés, ce qui indique une vigilance accrue dans les environnements plus risqués**.

Le fait que la vigilance varie en fonction du type de paysage peut être associé (i) à la structure des paysages, (ii) à l'augmentation des perturbations anthropiques dans les paysages plus modifiés, ou (iii) à la prévisibilité accrue du risque au sein de ces paysages. Les paysages

modifiés par l'homme se composent généralement d'habitats ouverts, principalement de vastes zones agricoles où la couverture, qu'il s'agisse de cultures saisonnières ou de cultures permanentes, n'est adaptée aux chevreuils que de manière saisonnière. **En effet**, dans le cas de certaines cultures saisonnières, telles que le maïs ou le tournesol, la couverture fournie n'est adéquate que pendant quelques semaines avant la récolte. L'habitat joue un rôle crucial dans le comportement de vigilance : dans les habitats ouverts, où la visibilité est élevée et la couverture rare, les animaux peuvent devoir être plus vigilants pour détecter et réagir aux menaces potentielles. Par exemple, chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), les individus ont non seulement fait preuve d'une vigilance accrue en fonction de la couverture végétale, mais ont également modifié leur posture (couché *vs.* debout) et leurs mouvements (en mouvement *vs.* au repos) lorsqu'ils étaient vigilants (Jayakody et al. 2008). **En général**, le risque perçu est plus élevé dans les habitats ouverts que dans les habitats fermés (c'est-à-dire boisés), car la proximité des zones boisées offre un refuge potentiel pour s'échapper. **Par conséquent**, la vigilance tend à augmenter avec l'ouverture du paysage (Benhaïem et al. 2008).

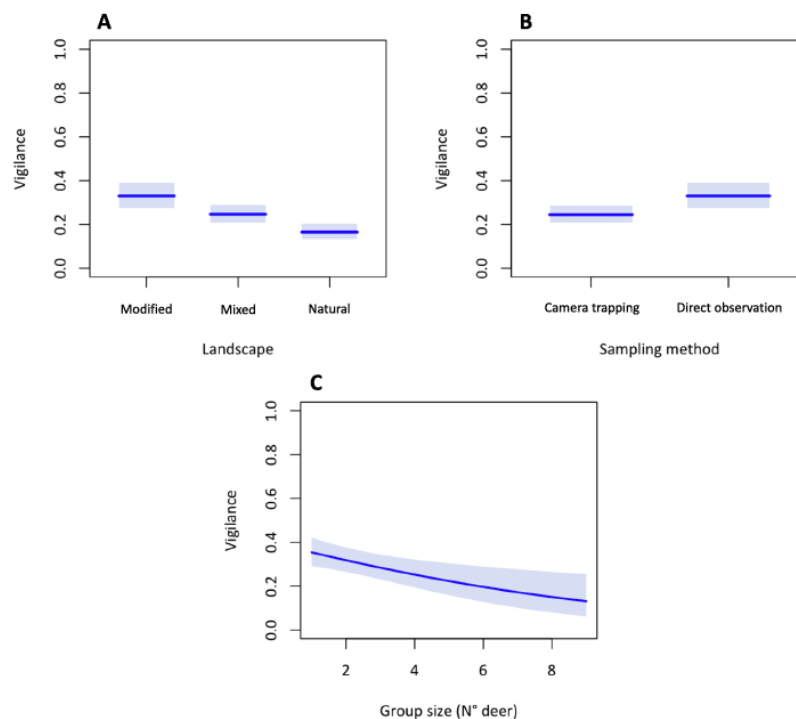


FIGURE 2. Courbes de réponse et intervalles de confiance à 95% des facteurs influençant le comportement de vigilance du chevreuil dans le nord-ouest de l'Italie, estimés à l'aide du modèle le plus parcimonieux. Les effets (A) de la composition du paysage ; (B) de la méthode d'échantillonnage ; et (C) de la taille du groupe de chevreuils ont été inclus comme variables explicatives

Les paysages modifiés par l'homme sont, par définition, constamment fréquentés par les humains. La circulation routière, les pratiques agricoles et les activités de loisirs, mais aussi la proximité des habitations humaines, constituent une source continue de perturbation, au moins pendant la journée, pour les animaux. Par exemple, le bruit généré par la circulation, ainsi que le mouvement des véhicules sur les routes traversant le paysage, peuvent effrayer et perturber la faune sauvage. Les pratiques agricoles constituent une source diversifiée de perturbations, notamment les bruits forts, les vibrations des machines et les modifications du couvert végétal, qui peuvent affecter le comportement des animaux. **Enfin**, les activités de loisirs, telles que la randonnée et le vélo, contribuent également aux perturbations causées par les rencontres directes avec les humains. Les activités humaines et la proximité des

établissements humains augmentent la perception du risque chez le chevreuil (Bonnot et al. 2017 ; Kjostvedt et al. 1998), **ce qui conduit généralement à des niveaux de vigilance accrus, bien qu'une accoutumance à ces facteurs de perturbation puisse se produire avec le temps** (Benhaïem et al. 2008). **De plus**, les effets du paysage environnant sur les réactions des chevreuils ont également été influencés par la qualité de l'habitat exploité : par exemple, dans des habitats à forte récompense tels que les cultures, les chevreuils avaient tendance à accepter un risque plus élevé et à réduire leur vigilance, privilégiant les avantages liés à la recherche de nourriture plutôt que le comportement anti-prédateur (Bonnot et al. 2017).

Le risque induit par l'homme est hautement prévisible à la fois sur les échelles temporelles et spatiales au sein du paysage (Proudman et al. 2021). **En effet**, les activités humaines suivent souvent des schémas quotidiens et saisonniers réguliers et ont tendance à se concentrer dans certaines zones du paysage, ce qui permet à la faune sauvage d'anticiper la source de perturbation d'origine humaine. **Par conséquent**, les stratégies visant à réduire l'impact humain doivent être proactives, en s'appuyant sur une évaluation initiale des niveaux de risque (Creel 2018). Ces comportements, visant à réduire la probabilité de rencontres et/ou de détection, sont façonnés par les **expériences passées** accumulées liées à des sources spécifiques de perturbation perçues comme dangereuses ou risquées (Vanderlocht et al. 2024). La modulation du temps consacré à la vigilance s'inscrit dans ce type de stratégie (par exemple, Eccard et al. 2017).

Outre le type de paysage, les deux autres facteurs influençant significativement le comportement de vigilance du chevreuil étaient la taille du groupe et la méthode d'échantillonnage.

La relation entre la **taille du groupe** et le comportement de vigilance a été largement étudiée et est généralement inverse (Lima et Dill 1990 ; Quenette 1990). **Nos résultats concordent avec l'effet théorique de la taille du groupe (Pulliam 1973), qui prédit que la vigilance individuelle diminue à mesure que la taille du groupe augmente, et confirment les résultats obtenus dans d'autres études** (Benhaïem et al. 2008 ; Bonnot et al. 2017 ; Fattorini et Ferretti 2019 ; Sönnichsen et al. 2013).

En ce qui concerne la **méthode d'échantillonnage**, nous avons observé que les chevreuils passaient plus de temps à être vigilants lorsque la méthode utilisée était l'observation directe. La présence des opérateurs de terrain peut être détectée par les animaux et perçue comme une source de perturbation, ce qui peut déclencher une réaction d'alerte. Bien que nous reconnaissons que certains individus aient pu détecter notre présence à notre insu (nous avons exclu des analyses les sujets qui nous avaient clairement détectés et avaient réagi), nous pensons que cela ne représente qu'une très petite partie des sujets observés. Si la présence des opérateurs avait influencé de manière significative le comportement de vigilance, nous nous attendrions à ce que la vigilance diminue à mesure que la distance entre les sujets et les opérateurs augmente. Cependant, nous n'avons constaté aucune corrélation de ce type (Tableau S1 et figure S4), ce qui suggère que la vigilance accrue est plus probablement due à l'ouverture des sites où les chevreuils ont été observés directement (voir section 2.2). **En effet**, les sites de surveillance typiques choisis pour les pièges photographiques se caractérisaient par une végétation plus dense, où les animaux sont moins exposés et donc moins perturbés, par rapport aux zones plus ouvertes où les observations directes ont été

menées. Dans de tels habitats, les chevreuils peuvent également consacrer plus de temps à se nourrir de broutage de haute qualité, car le coût d'interrompre l'alimentation pour scruter les menaces est plus élevé. Ceci est en accord avec Bonnot et al. (2017), qui ont observé que le temps qu'un individu met à détecter une menace qui s'approche, et donc sa vigilance, est influencé par la qualité de l'habitat.

D'autres facteurs, notamment la **présence de loups**, le statut de gestion et les distances par rapport aux différents types d'habitat, figuraient dans certains des modèles les mieux classés ; **cependant**, leur influence sur le comportement de vigilance est probablement limitée ou marginale dans les conditions de cette étude. **En particulier, et contrairement à nos attentes, nous n'avons pas observé d'impact significatif de la présence stable de meutes de loups sur le comportement de vigilance des chevreuils.** Ce résultat peut s'expliquer par plusieurs mécanismes écologiques et comportementaux qui ne s'excluent pas mutuellement. **Premièrement**, le taux de rencontre imprévisible et souvent faible entre les loups et les chevreuils peut réduire l'efficacité de la vigilance en tant que stratégie proactive de défense contre les prédateurs dans ce contexte. **Les prédateurs de loups sur les chevreuils ont tendance à être sporadiques, variables dans l'espace et dans le temps, ce qui rend difficile pour la proie de maintenir un niveau élevé et constant de vigilance sans encourir des coûts énergétiques et d'opportunité insoutenables** (Creel 2018). **Deuxièmement**, les chevreuils peuvent adopter d'autres stratégies anti-prédateurs en réponse au risque de prédation par les grands carnivores. Une stratégie clé consiste à se cacher (Jarman 1974) : en vivant en solitaires ou en petits groupes, en particulier dans les forêts denses, les chevreuils réduisent leur détectabilité, un comportement encore facilité par leur petite taille. **De plus**, au lieu d'accroître leur vigilance, les individus peuvent choisir d'éviter, spatialement ou temporellement, les zones à haut risque (Andzelika et al. 2025 ; Gaynor et al. 2019 ; Kuijper et al. 2013 ; Torretta et al. 2025). **Par exemple**, ils peuvent éviter les zones centrales des territoires de loups, modifier leur utilisation des types d'habitats ou changer leurs schémas d'activité afin de réduire le chevauchement avec l'activité des prédateurs. Ces adaptations comportementales constituent des stratégies efficaces d'atténuation des risques à long terme qui n'impliquent pas nécessairement un investissement par individu plus important en matière de vigilance. Une autre considération concerne la complexité des dynamiques prédateur-proie dans les systèmes à prédateurs multiples. Dans nos zones d'étude, où la présence humaine est importante, les perturbations anthropiques peuvent occulter ou brouiller les effets du risque de prédation naturel. Dans de tels cas, les signaux liés à l'homme peuvent être des facteurs plus déterminants du comportement de vigilance que la seule présence de prédateurs. **Enfin, nos résultats concordent avec ceux de Wikenros et al. (2015), qui ont observé que les chevreuils évitaient les zones présentant des indices de lynx (par exemple, des excréments) mais ne faisaient pas preuve d'une vigilance accrue.** **De même**, Andzelika et al. (2025) ont observé une augmentation des déplacements, mais pas de la vigilance, dans les zones à haut risque de loup. Cela suggère que les chevreuils, comme de nombreux ongulés, pourraient privilégier **l'évitement** plutôt que d'investir dans une vigilance coûteuse lorsqu'ils gèrent le risque de prédation par des prédateurs tels que les loups ou les lynx.

Dans l'ensemble, ces observations suggèrent que la simple présence de prédateurs apicaux dans un paysage ne se traduit pas automatiquement par une vigilance accrue chez les proies. **Au contraire**, les réactions des proies sont probablement façonnées par une combinaison

du mode de chasse du prédateur, de la probabilité de rencontre, des caractéristiques du paysage et de l'expérience individuelle, ce qui souligne la complexité de la perception du risque chez les ongulés sauvages.

En ce qui concerne les autres résultats de cette étude, les comportements que nous avons observés sont cohérents avec la littérature publiée précédemment (Benhaiem et al. 2008 ; Sönnichsen et al. 2013), confirmant que les chevreuils passent généralement la majeure partie de leur temps à se nourrir ou à être vigilants, l'alimentation étant l'activité prédominante dans presque toutes les zones. Nous avons toutefois noté quelques exceptions à ce schéma général : dans deux zones d'étude principalement caractérisées par des terres agricoles étendues et intensives (par exemple, MON et COP), nous avons observé une prévalence des comportements de vigilance par rapport à l'alimentation. **Ce changement pourrait être lié à une perception plus élevée du risque associé à l'activité humaine dans ces zones.**

Un autre aspect notable de cette étude est l'approche d'échantillonnage intégrée adoptée. La combinaison de l'observation directe et du piégeage photographique a fourni des données complémentaires, offrant une base précieuse pour l'étude du comportement des chevreuils. **En effet**, les observations directes constituent la méthode la plus utilisée pour collecter des données visant à étudier le comportement animal, tant dans les études menées en captivité qu'à l'état sauvage (Benhaiem et al. 2008 ; Gottardi 2011 ; Hall et al. 1996 ; Reimoser 2012 ; Sönnichsen et al. 2013 ; Turner 1979). En intégrant différentes méthodes d'échantillonnage, nous avons pu rassembler un ensemble complet de données comportementales collectées dans différents contextes environnementaux, allant des zones de culture intensive aux forêts denses avec un sous-bois épais. L'utilisation de pièges photographiques, en particulier, s'est avérée très utile et avantageuse, surtout dans les zones où l'observation directe n'était pas possible en raison de contraintes environnementales (par exemple, LAR) et d'une faible densité de population (par exemple, MPO ; Torretta 2024). Cette approche nous a permis de collecter des données comportementales dans des conditions difficiles, démontrant une fois de plus que le piégeage photographique est un outil utile pour étudier le comportement animal sur le terrain (Caravaggi et al. 2017). Il offre une alternative pratique lorsque les méthodes d'échantillonnage directes ne sont pas applicables, élargissant ainsi les possibilités de recherche sur la faune sauvage.

Les résultats suggèrent que le risque perçu par les populations de chevreuils étudiées varie de manière inégale à travers le nord-ouest de l'Italie. **La composition du paysage, et par conséquent les perturbations d'origine humaine, ont joué un rôle plus significatif dans le comportement de vigilance des chevreuils que la présence de prédateurs.** Le risque de prédation affecte probablement le comportement des chevreuils de manière plus complexe, impliquant à la fois un évitement spatial et temporel des zones à haut risque, ainsi que des réponses réactives anti-prédateurs. Ces réponses comportementales méritent d'être étudiées plus en détail.

Contributions des auteurs

Elisa Torretta : conceptualisation (principale) ; recherche (à parts égales) ; gestion des données (à parts égales) ; analyse formelle (principale) ; rédaction - préparation du projet initial (principale) ; rédaction - révision et édition (à parts égales). **Eleonora Frigerio** : recherche (à parts égales) ; gestion des données (à parts égales). **Giulia Ruffoni** : recherche

(à parts égales) ; gestion des données (à parts égales) ; analyse formelle (en soutien). **Erika Bergantin** : recherche (à parts égales) ; gestion des données (à parts égales). **Achaz von Hardenberg** : analyse formelle (en soutien) ; rédaction - préparation du manuscrit original (en soutien) ; rédaction - révision et édition (à parts égales). Tous les auteurs ont lu et approuvé la version publiée du manuscrit.

Ethics Statement

This study was conducted using exclusively non-invasive methods. No animals were captured, handled, or otherwise disturbed, and no baiting or experimental manipulation was carried out. In accordance with national and institutional guidelines, the study did not require approval from an animal ethics committee or the acquisition of an animal welfare certificate.

Conflicts of Interest

The authors declare no conflicts of interest.

Data Availability Statement

The data that support the findings of this study are openly available in [10.5281/zenodo.17473532](https://zenodo.org/10.5281/zenodo.17473532) at <https://zenodo.org/>.

References

- Altmann, J. 1974. "Observational Study of Behavior: Sampling Methods." *Behaviour* 49, no. 3–4: 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>.
- Andzelińska, H., G. Radosław, S. Maciej, K. Lipińska, and K. Lubńska. 2025. "Reactions of Roe Deer to Human Disturbances and Wolf Predation in a Polish Forest." *Current Zoology*: zoaf059. <https://doi.org/10.1093/cz/zoaf059>.
- Apollonio, M., R. Andersen, and R. Putman, eds. 2010. *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press.
- Barabesi, L., and L. Fattorini. 2013. "Random Versus Stratified Location of Transects or Points in Distance Sampling: Theoretical Results and Practical Considerations." *Environmental and Ecological Statistics* 20, no. 2: 215–236. <https://doi.org/10.1007/s10651-012-0216-1>.
- Bartoň, K. 2023. "MuMin: Multi-Model Inference (Version R Package Version 1.47.54.2) [Software]." <https://CRAN.R-project.org/package=MuMin>.
- Beauchamp, G. 2015. *Animal Vigilance: Monitoring Predators and Competitors*. Academic Press.
- Benhalem, S., M. Delon, B. Lourtet, et al. 2008. "Hunting Increases Vigilance Levels in Roe Deer and Modifies Feeding Site Selection." *Animal Behaviour* 76, no. 3: 611–618. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.012>.
- Bergvall, U. A., L. Jäderberg, and P. Kjellander. 2017. "The Use of Box-Traps for Wild Roe Deer: Behaviour, Injuries and Recaptures." *European Journal of Wildlife Research* 63, no. 4: 67. <https://doi.org/10.1007/s10344-017-1120-7>.
- Bonnot, N. C., O. Courriot, A. Berger, et al. 2020. "Fear of the Dark? Contrasting Impacts of Humans Versus Lynx on Diel Activity of Roe Deer Across Europe." *Journal of Animal Ecology* 89, no. 1: 132–145. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13161>.
- Bonnot, N. C., A. J. M. Hewison, N. Morellet, et al. 2017. "Stick or Twist? Roe Deer Adjust Their Flight Behaviour to the Perceived Trade-Off Between Risk and Reward." *Animal Behaviour* 124: 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.11.031>.
- Brown, J. S. 1999. "Vigilance, Patch Use and Habitat Selection: Foraging Under Predation Risk." *Evolutionary Ecology Research* 1, no. 1: 49–71.
- Brucks, D., B. Drews, and S. E. Ulbrich. 2022. "Exploring the Social Network of European Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in Captivity." *Applied Animal Behaviour Science* 246: 105526. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105526>.
- Burbaltė, L., and S. Csányi. 2009. "Roe Deer Population and Harvest Changes in Europe." *Estonian Journal of Ecology* 58, no. 3: 169. <https://doi.org/10.3176/eco.2009.3.02>.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. Springer.
- Caravaggi, A., P. B. Banks, A. C. Burton, et al. 2017. "A Review of Camera Trapping for Conservation Behaviour Research." *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 3, no. 3: 109–122. <https://doi.org/10.1002/rse2.48>.
- Creel, S. 2018. "The Control of Risk Hypothesis: Reactive vs. Proactive Antipredator Responses and Stress-Mediated vs. Food-Mediated Costs of Response." *Ecology Letters* 21, no. 7: 947–956. <https://doi.org/10.1111/ele.12975>.
- Cribari-Neto, F., and A. Zelleis. 2010. "Beta Regression in R." *Journal of Statistical Software* 34, no. 1: 1–24.
- Daniilkin, A. A., and A. J. M. Hewison. 1996. *Behavioural Ecology of Siberian and European Roe Deer*. Chapman & Hall.
- Douma, J. C., and J. T. Weedon. 2019. "Analysing Continuous Proportions in Ecology and Evolution: A Practical Introduction to Beta and Dirichlet Regression." *Methods in Ecology and Evolution* 10, no. 9: 1412–1430. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13234>.
- Eccard, J. A., J. K. Meißner, and M. Heurich. 2017. "European Roe Deer Increase Vigilance When Faced With Immediate Predation Risk by Eurasian Lynx." *Ethology* 123, no. 1: 30–40. <https://doi.org/10.1111/eth.12420>.
- Fattorini, N., and F. Ferretti. 2019. "To Scan or Not to Scan? Occurrence of the Group-Size Effect in a Seasonally Nongregarious Forager." *Ethology* 125, no. 5: 263–275. <https://doi.org/10.1111/eth.12844>.
- Ferrari, S., and F. Cribari-Neto. 2004. "Beta Regression for Modelling Rates and Proportions." *Journal of Applied Statistics* 31, no. 7: 799–815. <https://doi.org/10.1080/0266476042000214501>.
- Friard, O., and M. Gamba. 2016. "BORIS: A Free, Versatile Open-Source Event-Logging Software for Video/Audio Coding and Live Observations." *Methods in Ecology and Evolution* 7, no. 11: 1325–1330. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>.
- Gaynor, K. M., J. S. Brown, A. D. Middleton, M. E. Power, and J. S. Brashares. 2019. "Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response." *Trends in Ecology & Evolution* 34, no. 4: 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>.
- Gottardi, E. 2011. "Landscape Openness Effect on Roe Deer, *Capreolus capreolus*, Behavior." In *Analyses on Activity Level, Movement Rate and Circadian Rhythm Across a Landscape Gradient*. Università degli Studi di Parma.
- Hall, S. J. G., H. Neveu, and A. J. Sempéré. 1996. "Application of a New Technique to Studying the Grazing Behaviour of Roe Deer (*Capreolus capreolus*)." *Applied Animal Behaviour Science* 46, no. 3–4: 145–157. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(95\)00651-6](https://doi.org/10.1016/0168-1591(95)00651-6).
- Hernández, L., and J. W. Laundré. 2005. "Foraging in the 'Landscape of Fear' and Its Implications for Habitat Use and Diet Quality of Elk *Cervus elaphus* and Bison *Bison bison*." *Wildlife Biology* 11, no. 3: 215–220. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2005\)11\[215:FITLOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2005)11[215:FITLOF]2.0.CO;2).
- Hewison, A. J., J. P. Vincent, J. Joachim, J. M. Angibault, B. Cargnelutti, and C. Cibien. 2001. "The Effects of Woodland Fragmentation and Human Activity on Roe Deer Distribution in Agricultural Landscapes." *Canadian Journal of Zoology* 79, no. 4: 679–689. <https://doi.org/10.1139/z01-032>.
- Jarman, P. 1974. "The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology." *Behaviour* 48, no. 1–4: 215–267.
- Jayakody, S., A. M. Sibbald, I. J. Gordon, and X. Lambin. 2008. "Red Deer *Cervus elaphus* Vigilance Behaviour Differs With Habitat and Type of Human Disturbance." *Wildlife Biology* 14, no. 1: 81–91. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2008\)14\[81:RDCEVB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2008)14[81:RDCEVB]2.0.CO;2).
- Kjøstvedt, J. H., A. Mysterud, and E. Østbye. 1998. "Roe Deer *Capreolus capreolus* Use of Agricultural Crops During Winter in the Lier Valley,

- Norway." *Wildlife Biology* 4, no. 1: 23–31. <https://doi.org/10.2981/wlb.1998.012>.
- Kröschel, M., B. Reineking, F. Werwie, F. Wildi, and I. Storch. 2017. "Remote Monitoring of Vigilance Behavior in Large Herbivores Using Acceleration Data." *Animal Biotelemetry* 5, no. 1: 10. <https://doi.org/10.1186/s40317-017-0125-z>.
- Kuijper, D. P. J., C. De Kleine, M. Churski, P. Van Hooft, J. Bubnicki, and B. Jędrzejewska. 2013. "Landscape of Fear in Europe: Wolves Affect Spatial Patterns of Ungulate Browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland." *Ecography* 36, no. 12: 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. "Wolves, Elk, and Bison: Reestablishing the 'Landscape of Fear' in Yellowstone National Park, U.S.A." *Canadian Journal of Zoology* 79, no. 8: 1401–1409. <https://doi.org/10.1139/z01-094>.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and W. J. Ripple. 2010. "The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid." *Open Ecology Journal* 3, no. 1: 1–7.
- Lewis, D. B., and L. A. Eby. 2002. "Spatially Heterogeneous Refugia and Predation Risk in Intertidal Salt Marshes." *Oikos* 96, no. 1: 119–129. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960113.x>.
- Lima, S. L. 1987. "Vigilance While Feeding and Its Relation to the Risk of Predation." *Journal of Theoretical Biology* 124, no. 3: 303–316. [https://doi.org/10.1016/s0022-5193\(87\)80118-2](https://doi.org/10.1016/s0022-5193(87)80118-2).
- Lima, S. L., and P. A. Bednekoff. 1999. "Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis." *American Naturalist* 153, no. 6: 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. "Behavioral Decisions Made Under the Risk of Predation: A Review and Prospectus." *Canadian Journal of Zoology* 68, no. 4: 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>.
- Lovari, S., J. Herrero, M. Massetti, H. Ambarli, R. Lorenzini, and G. Giannatos. 2016. "Capreolus capreolus." The IUCN Red List of Threatened Species.
- Martin, P., and P. Bateson. 2010. *La Misurazione del Comportamento: Una Guida Introduttiva*. Cortina.
- Marucco, F., E. Avanzinelli, M. V. Bolani, et al. 2022. "La Popolazione di Lupo Nelle Regioni Alpine Italiane 2020–2021." Relazione Tecnica Dell'attività di Monitoraggio Nazionale Nell'ambito del Piano di Azione del Lupo ai Sensi Della Convenzione ISPRA-MITE e Nell'ambito del Progetto LIFE 18 NAT/IT/000972 WOLFALPS EU.
- Mayle, B. A., A. J. Peace, and R. M. A. Gill. 1999. *How Many Deer? A Field Guide to Estimating Deer Population Size*. Forestry Commission.
- Meriggi, A., E. Torretta, and O. Dondina. 2020. "Recent Changes in Wolf Habitat Occupancy and Feeding Habits in Italy: Implications for Conservation and Reducing Conflict With Humans." In *Problematic Wildlife II*, edited by F. M. Angelici and L. Rossi, 111–138. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-42335-3_4.
- Morellet, N., B. Van Moorter, B. Cargnelutti, et al. 2011. "Landscape Composition Influences Roe Deer Habitat Selection at Both Home Range and Landscape Scales." *Landscape Ecology* 26, no. 7: 999–1010. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9624-0>.
- Mustoni, A., L. Pedrotti, E. Zanon, and G. Tosi. 2005. *Ungulati Delle Alpi: Biologia, Riconoscimento, Gestione*. Nitida Immagine.
- Pagon, N., S. Grignolio, A. Pipla, P. Bongli, C. Bertolucci, and M. Apollonio. 2013. "Seasonal Variation of Activity Patterns in Roe Deer in a Temperate Forested Area." *Chronobiology International* 30, no. 6: 772–785. <https://doi.org/10.3109/07420528.2013.765887>.
- Perco, F. 2011. *Il Capriolo*. Il Piviere.
- Wikenros, C., D. P. J. Kuijper, R. Behnke, and K. Schmidt. 2015. "Behavioural Responses of Ungulates to Indirect Cues of an Ambush Predator." *Behaviour* 152: 1019–1040. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003266>.
- Popova, E. D., N. Doykin, V. Zlatanov, and D. Zlatanova. 2016. "Vigilance Behaviour in Roe Deer (*Capreolus capreolus* L.): Preliminary Data for the Role of Hunting Pressure in NP Vitosha, Bulgaria." *Annuaire De L'université De Sofia 'St. Kliment Ohridski'* 101, no. 4: 23–32.
- Proudman, N. J., M. Churski, J. W. Bubnicki, J.-Å. Nilsson, and D. P. J. Kuijper. 2021. "Red Deer Allocate Vigilance Differently in Response to Spatio-Temporal Patterns of Risk From Human Hunters and Wolves." *Wildlife Research* 48, no. 2: 163. <https://doi.org/10.1071/WR20059>.
- Pulliam, H. R. 1973. "On the Advantages of Flocking." *Journal of Theoretical Biology* 38, no. 2: 419–422. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(73\)90184-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(73)90184-7).
- QGIS Development Team. 2025. "QGIS Geographic Information System." QGIS Association. <http://qgis.org>.
- Quenette, P.-Y. 1990. "Functions of Vigilance Behaviour in Mammals: A Review." *Acta Oecologica* 11, no. 6: 801–818.
- R Core Team. 2025. *R: A Language and Environment for Statistical Computing (Version 4.2) [Software]*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Reimoser, S. 2012. "Influence of Anthropogenic Disturbances on Activity, Behavior and Heart Rate of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) and Red Deer (*Cervus elaphus*), in Context of Their Daily and Yearly Patterns." In *Deer: Habitat, Behavior and Conservation*, edited by A. A. Cahler and J. P. Marsten. Nova Publishers.
- Ripple, W. J., and R. L. Beschta. 2004. "Wolves and the Ecology of Fear: Can Predation Risk Structure Ecosystems?" *Bioscience* 54, no. 8: 755. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0755:WATEOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0755:WATEOF]2.0.CO;2).
- Sönnichsen, L., M. Bokje, J. Marchal, et al. 2013. "Behavioural Responses of European Roe Deer to Temporal Variation in Predation Risk." *Ethology* 119, no. 3: 233–243. <https://doi.org/10.1111/eth.12057>.
- Stache, A., E. Heller, T. Hothorn, and M. Heurich. 2013. "Activity Patterns of European Roe Deer (*Capreolus capreolus*) Are Strongly Influenced by Individual Behaviour." *Folia Zoologica* 62, no. 1: 67–75. <https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a10.2013>.
- Torretta, E. 2024. "Demographic and Behavioural Responses of the Roe Deer (*Capreolus capreolus*) to Landscape Modifications and Landscape of Fear." Doctoral thesis, University of Pavia. <https://iris.unipv.it/bitstream/11571/1499875/2/Thesis%20Elisa%20Torretta.pdf>.
- Torretta, E., A. Brangi, and A. Meriggi. 2024. "Changes in Wolf Occupancy and Feeding Habits in the Northern Apennines: Results of Long-Term Predator–Prey Monitoring." *Animals* 14, no. 5: 735. <https://doi.org/10.3390/ani14050735>.
- Torretta, E., G. Ruffoni, E. Bergantin, and E. Frigerio. 2025. "Balancing Risk: The Influence of Human Disturbance and Predators on Roe Deer Activity Patterns." *Current Zoology*: zoaf048. <https://doi.org/10.1093/cz/zoaf048>.
- Turner, D. C. 1979. "An Analysis of Time-Budgeting by Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in an Agricultural Area." *Behaviour* 71: 246–289. <https://doi.org/10.1163/156853979X00188>.
- Van Der Merwe, M., and J. S. Brown. 2008. "Mapping the Landscape of Fear of the Cape Ground Squirrel (*Xerus inauris*)." *Journal of Mammalogy* 89, no. 5: 1162–1169. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-035.1>.
- Vanderlocht, C., B. Robira, A. Corradini, et al. 2024. "Movement Responses to Lethal Risk: An Integrative Analysis of Proactive and Reactive Antipredator Behaviours in a Large Herbivore." *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2024.08.03.606415>.
- Varuzza, P., S. Lovari, and R. Mazzoni della Stella. 2019. *Ungulati: Capriolo, Cervo, Daino, Muflone e Cinghiale*. Geographica.

Supporting Information

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section. Data S1: eth70059-sup-0001-DataS1.docx.