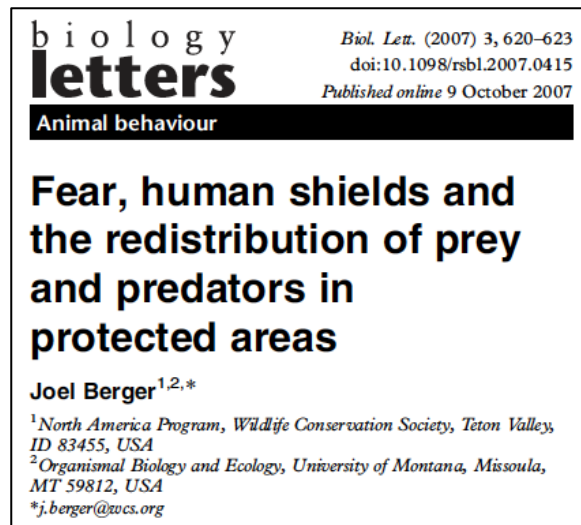


Peur, boucliers humains et redistribution des proies et des prédateurs dans les zones protégées



Résumé

Les zones protégées constituent des points de référence essentiels pour évaluer les changements écologiques, mais les régions d'Afrique, d'Asie et d'Amérique du Nord qui conservent de grands carnivores sont soumises à d'intenses pressions économiques et politiques pour accueillir des visites humaines massives et les infrastructures qui en découlent. Une conséquence involontaire est la forte modulation de l'interaction tripartite entre l'homme, les prédateurs et les proies, une dynamique qui remet en question la mesure dans laquelle les distributions et les interactions animales sont indépendantes des influences humaines subtiles. Ici, je tire parti de la remarquable **synchronicité** de 9 jours au cours de laquelle 90% des originaux nouveau-nés de l'écosystème de Yellowstone naissent, pour démontrer un changement substantiel dans la manière dont les proies évitent les prédateurs ; **les sites de naissance s'éloignent des ours bruns qui craignent la circulation et se rapprochent des routes goudronnées**. Cette modification, qui a duré une décennie, a été associée à la recolonisation par les carnivores, mais ni les mères vivant dans des zones exemptes d'ours, ni les femelles non paires n'ont modifié les schémas d'utilisation du paysage. Ces résultats confirment de manière rigoureuse que les mammifères utilisent les humains pour se protéger des carnivores et soulèvent la possibilité que la redistribution se soit produite dans d'autres zones de mammifères en raison de la présence humaine d'une manière que nous n'avons pas encore anticipée. Pour interpréter les systèmes fonctionnant écologiquement dans les parcs, nous devons maintenant aussi tenir compte des effets anthropiques indirects sur la distribution et le comportement des espèces.

1. INTRODUCTION

Parmi les impacts récents les plus omniprésents sur la dynamique prédateur-proie des vertébrés, on peut citer la dissémination mondiale et la croissance explosive de l'homme dans tous les paysages, à l'exception de l'Arctique (Woodroffe et al. 2005). En conséquence, la **force** de l'interaction qui n'impliquait autrefois que les proies et les prédateurs indigènes est aujourd'hui modulée par une interaction complexe et tripartite au niveau de la communauté, impliquant l'homme, les prédateurs et les proies. En 1910, le naturaliste d'origine écossaise John Muir l'affirmait : « *La plupart des animaux que l'on voit aujourd'hui ont vécu dans les plaines d'Atbi (Kenya) et ont appris que plus le chemin de fer est proche, plus ils sont à l'abri de l'attaque des hommes*

ou des lions » (Branch 2001). Le rythme accéléré de la modification des paysages modernes et de la superposition des infrastructures humaines soulève des questions fondamentales sur la mesure dans laquelle nous pensons que la distribution et les interactions des animaux sont indépendantes des influences humaines, même subtiles, y compris de leur comportement (Blumstein 2006).

Par exemple, en 1805, Lewis et Clark ont indiqué que le bison, les wapitis et l'antilope pronghorn étaient beaucoup plus nombreux dans les zones où les Amérindiens étaient en guerre (Martin & Szuter 1999), et que les zones dangereuses comme la zone démilitarisée de Corée (DMZ) renforcent la diversité biologique (Kim 1997). Néanmoins, **l'hypothèse** selon laquelle les proies se protègent contre le risque de prédation en capitalisant dans ces zones est compliquée de deux façons : (i) les populations restantes peuvent simplement refléter une récolte différentielle à l'extérieur d'une zone plutôt qu'une relocalisation à l'intérieur de celle-ci et (ii) la redistribution spatiale due à l'évitement des prédateurs se heurte à d'autres opportunités écologiques. Par conséquent, les changements récents et largement vantés, tels que l'utilisation des parcs urbains par les oies ou le déplacement des coyotes vers les banlieues, ne peuvent pas être raisonnablement interprétés comme une **protection adaptative** contre le danger, étant donné que l'économie de la nourriture accessible - l'herbe sur les terrains de golf ou les caniches imprudents - a été modifiée (Beckmann & Berger 2003). Le manque d'informations simultanées sur le rythme de redistribution des proies et l'intensité des forces responsables dans les paysages en évolution rend anecdotiques les cas supposés d'une « **hypothèse de tampon adaptatif** ».

De nombreux sanctuaires de savane, tropicaux et tempérés restants dans le monde sont soumis à une pression humaine croissante (Sinclair & Arcese 1995 ; Brashares et al. 2001). Rien qu'aux États-Unis, plus de 400 millions de personnes visitent les parcs nationaux, mais on sait peu de choses sur les impacts humains indirects sur les refuges qui servent souvent de référence pour comprendre les écosystèmes fonctionnels. En utilisant un ensemble de données sur 10 ans, je démontre ici une nouvelle réponse par laquelle un grand herbivore asocial (l'élan, *Alces alces*) développe une protection de facto contre son principal prédateur de nouveau-nés (l'ours brun, *Ursus arctos*) en utilisant l'infrastructure humaine comme bouclier.

2. MATERIEL ET METHODE

Chaque année entre 1995 et 2004, mon équipe et moi-même nous sommes concentrés sur le calendrier et la distribution des naissances pour 18-25 femelles originaires marquées individuellement à l'intérieur et à l'extérieur du Parc National de Grand Teton (GTNP) dans l'écosystème de Yellowstone, USA (Figure 1a). La gestation a été initialement diagnostiquée pour 192 femelles sur la base de la protéine B spécifique à la gestation ou de la surveillance non invasive du progestatif fécal (Berger et al. 1999 ; Roffe et al. 2001). La perte prénatale a caractérisé environ 10% de l'ensemble des gestations, comme le montre la proportion de naissances. Les distances linéaires des femelles par rapport aux routes pavées (Figures 1b et 2) ont été cartographiées ou estimées à l'aide d'un télémètre ou d'un GPS et les données ont ensuite été transformées en logarithme pour répondre aux hypothèses de normalité (voir le matériel électronique supplémentaire).

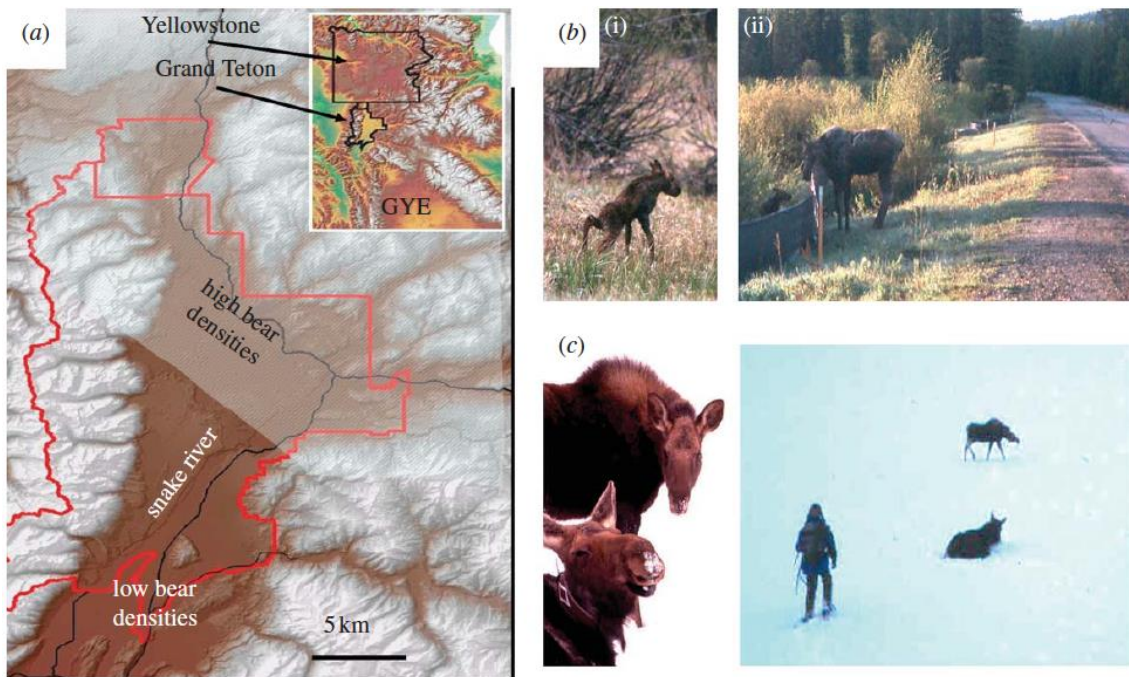


Figure 1. (a) Localisation du parc national de Grand Teton (contour rouge) au sein (encart) du Greater Yellowstone Ecosystem (GYE), routes pavées (lignes noires) et concentrations relatives d'ours bruns (haute densité, superposition en pointillés). (b) (i) Nouveau-né et (ii) faon et mère avec route et clôture de drainage. (c) Le jeune de huit mois reste avec sa mère immobile pendant la pose du collier

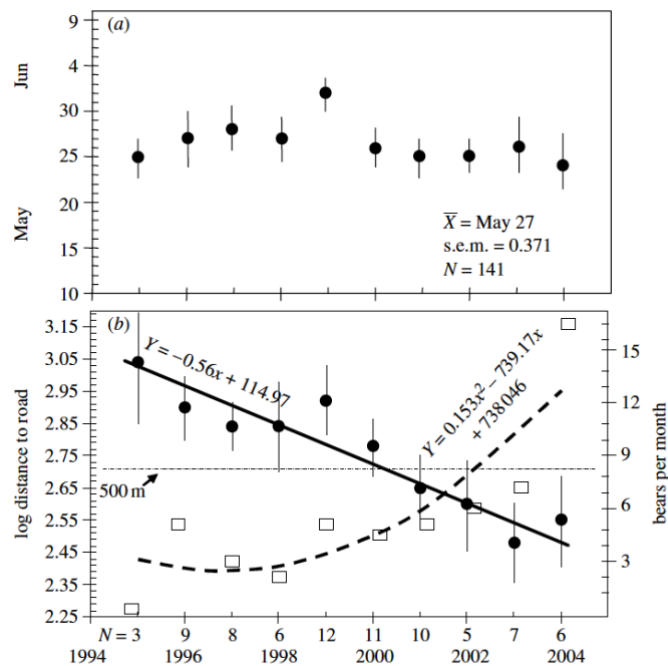


Figure 2. (a) Dates (± 1 s.d.) de 90% des naissances d'orignaux les plus groupées. (b) Relations entre les sites de naissance (log de la distance) et une route pavée à la date de naissance ($r^2 = 0,73$; $p < 0001$) en relation avec les ours bruns en expansion ($r^2 = 0,814$; $p < 0001$). Cercles, logarithme de la distance à la route ; carrés, ours par mois. N est le nombre de femelles mettant bas dans la zone à forte densité d'ours bruns

Les ours bruns exercent une forte sélection, représentant jusqu'à 90% de la mortalité des nouveau-nés de l'orignal (Testa 2004). Bien que nous ayons précédemment documenté la recolonisation des ours à l'aide de la radio-télémetrie à une échelle grossière (Pyare et al. 2004), j'ai indexé les ours à une échelle plus fine en utilisant le nombre de nouvelles pistes et d'observations en fonction des jours de terrain (Figure 2). La disparité spatiale et temporelle nuancée qui en résulte a créé l'expérience nécessaire pour examiner rétrospectivement les changements potentiels dans l'utilisation des terres par les orignaux. Une covariable continue

et trois covariables discrètes ont été explorées dans un modèle multivarié pour les influences potentielles sur les distances parcourues par les femelles sur les routes pavées : (i) le temps (année), (ii) la classe de gestation, (iii) la présence d'ours et (iv) le statut migratoire, ce dernier parce que certaines femelles se sont déplacées dans des zones bien au-delà des routes (plus de détails dans le matériel électronique supplémentaire).

3. RESULTATS

Si la prédation sur les jeunes est une **force** majeure guidant la distribution des femelles, alors seules les mères devraient situer les naissances plus près des zones non fréquentées par les ours. Si tel est le cas, deux autres corollaires doivent simultanément se vérifier : les femelles non gestantes et celles qui subissent une perte *in utero* ne modifient pas les schémas d'utilisation des terres et ne dépendent pas autant de l'homme pour se protéger des prédateurs. Comme les naissances étaient remarquablement synchrones, 90% ($n = 141$) se produisant dans les 9 jours (Figure 2a), les emplacements des naissances ont été comparés aux zones utilisées par les femelles non reproductrices ($n = 51$) au cours de la même période, en ce qui concerne la distance par rapport aux routes. Les analyses de régression ($F_{3,188} = 59,903$; $p < 0,0001$; Tableau S1 dans le matériel électronique supplémentaire) démontrent que, indépendamment de la répartition des ours, les femelles non reproductrices n'ont pas changé, pas plus que les mères dans les zones sans ours. Avec les ours, cependant, les mères diffèrent de trois façons principales : (i) la distance entre les sites de naissance et les routes se réduit avec le temps (Figure 2b), (ii) à mesure que la densité des ours augmente, les distances maternelles aux routes diminuent, un changement inversement lié au rythme de la recolonisation par les ours ($p < 0,012$) et (iii) le déplacement moyen était de 122 m par an (Figure 2b). Étant donné que les ours bruns évitent les zones situées à environ 500 m des routes dans le parc de Yellowstone et ailleurs (Mattson 1990 ; Mace 1996), les mères ont apparemment protégé leurs petits contre la prédation en utilisant des corridors le long des routes (matériau supplémentaire électronique).

Tableau 1. Résumé de la diversité taxonomique des mammifères dans l'utilisation potentielle des infrastructures humaines comme tampon contre la prédation

prey-predator system	location	human construct	inference
vervet monkey-leopard (Isbell 1990)	Amboseli park, Kenya	ranger station	^a predation dampened by human presence
gelada baboon-spotted hyena (Kummer 1995)	Ahmar mountains, Ethiopia	researcher presence	^a people-averse predators
marmot-badger (Armitage 2004)	Rocky mountains, USA	fence post	^a enhanced vigilance towards predators by climbing
axis deer-tiger (Sunquist & Sunquist 1989)	Chitwan, Nepal	tourist centre	^a avoidance of area by predators
elephants-poachers (Foley et al. 2001)	Tarangire park, Tanzania	protected park	movement to park
red deer-big game hunters (Connor et al. 2001)	Rocky mountains, USA	hunt-free zones	movement to ranchers, changed migration routes

^a Additional evidence needed to substantiate suggested pattern.

DISCUSSION

Ces résultats suggèrent que la recolonisation par les ours a été un facteur central de la redistribution des femelles originaux. **Deux autres possibilités ne sont pas soutenues. Premièrement**, les coûts de la lactation pourraient inciter les mères à accéder aux minéraux en se déplaçant vers les autoroutes. Cependant, il n'y a pas de raison a priori de s'attendre à

un déplacement supplémentaire par an au cours de la décennie. De plus, le sel et les autres minéraux ne sont pas utilisés sur les routes du Wyoming. **Deuxièmement**, bien que les ours bruns aient représenté 14% de la mortalité totale des adultes dans le GTNP ($n = 51$) et que la prédation des loups ait été moindre (2%), les domaines vitaux des orignaux et des loups en parturition ne se sont pas chevauchés tout au long de l'année 2004 (US Fish & Wildlife Service 2005, <http://westerngraywolf.fws.gov/annualreports.htm>). Il est également possible que la présence d'ours provoque plus de stress ou plus de mouvements, de sorte que les orignaux en gestation subissent une plus grande perte *in utero*. Cette hypothèse n'est guère étayée. Sur les 15 pertes prénatales détectées sur l'échantillon global de 192, les différences n'étaient pas évidentes entre les zones avec et sans ours bruns ($\chi^2 = 0,568, p < 0,60$).

Parmi les questions importantes pour comprendre la redistribution, deux se distinguent : (i) les mécanismes putatifs et (ii) la mesure dans laquelle ce comportement caractérise d'autres taxons mammaliens. **Le(s) mécanisme(s) qui ont favorisé la distanciation des orignaux par rapport aux prédateurs ne sont pas totalement clairs, mais trois sources suggèrent l'implication de l'expérience maternelle. Les mères (i) se déplacent vers de nouveaux sites de naissance l'année suivant la prédation par les ours mais pas lorsque les petits survivent (Testa et al. 1998), (ii) sont différemment sensibles aux odeurs d'ours bruns (Berger et al. 2001) et (iii) qui perdent leur progéniture sont environ 8 × plus vigilantes après avoir senti les chats des ours (Pyare & Berger 2003).**

De plus, pour évaluer si la progéniture bénéficie apparemment de l'expérience maternelle, j'ai testé la concordance des comportements entre la mère et le jeune en évaluant les réponses à la prédation humaine dans des zones situées à l'extérieur du parc (chasse autorisée) et à l'intérieur (chasse interdite). La possibilité d'effets maternels immédiats sur le comportement des jeunes a été écartée parce que les mères ont été immobilisées pour la pose de colliers émetteurs par dard (ce qui s'apparente à la chasse humaine) avec toutes les dyades approchées à pied pendant l'hiver (Figure 1b, c). Au cours des 39 manipulations, les petits sont restés avec les mères tranquilisées pendant 97% des procédures dans le GTNP, mais seulement 25% au-delà des limites protégées ($G_{adj,1,37} = 29,37 ; p < 0,001$). Il n'est pas surprenant que les petits n'aient pas réussi à s'enfuir, même lorsque les mères étaient anesthésiées.

Bien que nous ne sachions pas si la progéniture adoptera le tact de naissance des mères induit par la route, des observations parmi divers taxons de mammifères suggèrent une utilisation analogue de l'infrastructure humaine pour se protéger du danger, notamment chez les primates, les rongeurs, les ongulés et les carnivores (Tableau 1). Les preuves les plus convaincantes, cependant, ne proviennent pas de l'évitement des carnivores indigènes mais des systèmes avec les chasseurs humains - les éléphants évitant les braconniers et les cerfs élaphe évitant les tireurs à l'arc.

La redistribution des mères orignaux pourrait cependant être un phénomène passager. Les ours bruns sont des carnivores adaptables qui exploitent de nombreux aliments. Contrairement aux Téton, où ces carnivores ont été absents pendant 60 ans (Berger et al. 2001), leur présence a été continue en Alaska et dans le nord des Rocheuses, où les orignaux ne montrent aucune propension à naître près des routes (Langley & Pletscher 1994 ; Bowyer et al. 1999), et où les ours n'ont pas d'aversion pour les routes (Albert & Bowyer 1991 ; Yost

& Wright 2001). Si les orignaux du PNTG réagissent aux ours comme ils le font ailleurs, l'attrait des bords de route s'estompera à mesure que la réoccupation par les ours se poursuivra et **qu'un paysage de peur** enveloppera l'ensemble de l'écosystème (matériel électronique supplémentaire).

Les zones protégées d'aujourd'hui attirent de plus en plus de monde et suscitent le désir de constructions supplémentaires, telles que des pistes cyclables, des lodges et des routes. Si l'on ne comprend pas comment le voile des actions anthropogéniques affecte non seulement les carnivores eux-mêmes, mais régit également les interactions entre les espèces, il sera impossible d'utiliser les parcs comme référentiels pour évaluer les changements écologiques. L'appauvrissement des proies par l'utilisation de l'homme comme bouclier anti-prédateur n'est qu'un exemple parmi d'autres. Étant donné l'intensification des pressions économiques et politiques au-delà des parcs, qui conspirent pour augmenter les revenus en attirant davantage de visiteurs humains, il nous incombe de découvrir d'autres conséquences résultant de notre présence.

- Albert, D. M. & Bowyer, R. T. 1991 Factors related to grizzly bear-human interactions in Denali national park. *Wildl. Soc. Bull.* 19, 339-349.
- Armitage, K. B. 2004 Badger predation on yellow-bellied marmots. *Am. Midl. Nat.* 151, 378-387. (doi:10.1674/0003-0031(2004)151[0378:BPOYM]2.0.CO;2)
- Beckman, J. P. & Berger, J. 2003 Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the responses of black bears (*Ursus americanus*) to altered food. *J. Zool.* 261, 207-212. (doi:10.1017/S0952836903004126)
- Berger, J., Testa, J. W., Roffe, T. & Montfort, S. L. 1999 Conservation endocrinology: a noninvasive tool to understand relationships between carnivore colonization and ecological carrying capacity. *Conserv. Biol.* 13, 980-989. (doi:10.1046/j.1523-1739.1999.98521.x)
- Berger, J., Swenson, J. E. & Persson, I.-L. 2001 Re-colonizing carnivores and naive prey; conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science* 291, 1036-1039. (doi:10.1126/science.1056466)
- Blumstein, D. T. 2006 Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history affect disturbance tolerance in birds. *Anim. Behav.* 71, 389-399. (doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.010)
- Bowyer, R. T., van Ballenberghe, V., Kie, J. G. & Maier, J. A. K. 1999 Birth-site selection by Alaskan moose: maternal strategies for coping with a risky environment. *J. Mammal.* 80, 1070-1083. (doi:10.2307/1383161)

- Branch, M. P. (ed.) 2001 *John Muir's last journey: unpublished journals and selected correspondence*, Covello, CA: Island Press.
- Brashares, J. S., Arcese, P. & Sam, M. K. 2001 Human demography and reserve size predict wildlife extinction in west Africa. *Proc. R. Soc. B* 268, 2473–2478. (doi:10.1098/rspb.2001.1815)
- Connor, M. M., White, G. C. & Freddy, D. J. 2001 Elk movement in response to early-season hunting in north-west Colorado. *J. Wildl. Manage* 6, 926–940.
- Foley, C. A. H., Papageorge, S. & Wasser, S. K. 2001 Noninvasive stress and reproductive measures of social and ecological pressures in free-ranging African elephants. *Conserv. Biol.* 15, 1134–1142. (doi:10.1046/j.1523-1739.2001.0150041134.x)
- Isbell, L. A. 1990 Sudden short-term increase in mortality of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) due to leopard predation in Amboseli national park, Kenya. *Am. J. Primatol.* 21, 41–52. (doi:10.1002/ajp.1350210105)
- Kim, K. C. 1997 Preserving biodiversity in Korea's demilitarized zone. *Science* 278, 242–243. (doi:10.1126/science.278.5336.242)
- Kummer, H. 1995 *Quest of the sacred baboon*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Langley, M. A. & Pletscher, D. H. 1994 Calving areas of moose in northwestern Montana and southeastern British Columbia. *Alces* 30, 127–136.
- Mace, R. D. 1996 Relationships among grizzly bears, roads and habitat in the Swan mountains, Montana. *J. Appl. Ecol.* 33, 1395–1404. (doi:10.2307/2404779)
- Martin, P. S. & Szuter, C. R. 1999 War zones and game sinks in Lewis and Clark's west. *Conserv. Biol.* 13, 36–45. (doi:10.1046/j.1523-1739.1999.97417.x)
- Mattson, D. J. 1990 Human impacts on bear habitat use. *Int. Conf. Bear Res. Manage.* 8, 35–56.
- Pyare, S. & Berger, J. 2003 Beyond demography and de-listing: ecological recovery for Yellowstone's grizzly bears and wolves. *Biol. Conserv.* 113, 63–73. (doi:10.1016/S0006-3207(02)00350-6)
- Pyare, S., Cain, S., Moody, D., Schwartz, C. & Berger, J. 2004 Grizzly bears in the Yellowstone ecosystem; loss and re-colonization rates during a century of change. *Anim. Conserv.* 7, 71–78. (doi:10.1017/S1367943003001203)
- Roffe, T. J., Coffin, K. & Berger, J. 2001 Survival and immobilizing moose with carfentanil and xylazine. *Wildl. Soc. Bull.* 29, 1140–1146.
- Sinclair, A. R. E. & Arcese, P. (eds) 1995 *Serengeti 2; dynamics, management, and conservation of an ecosystem*, Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Sunquist, F. & Sunquist, M. E. 1989 *Tiger moon: tracking the great cats in Nepal*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Testa, J. W. 2004 Interaction of top-down and bottom-up life-history trade-offs in moose (*Alces alces*). *Ecology* 85, 1453–1459. (doi:10.1890/02-0672)
- Testa, J. W., Becker, E. F. & Lee, G. R. 1998 Movements of female moose in relation to birth and death of calves. *Alces* 36, 155–162.
- Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. 2005 *People and wildlife: conflict or coexistence?* Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Yost, A. C. & Wright, R. G. 2001 Moose, caribou, and grizzly bear distribution in relation to road traffic in Denali national park. *Arctic* 54, 41–48.