

Recolonisation des carnivores et proies « naïves » : leçons de conservation tirées des extinctions du Pléistocène

Recolonizing Carnivores and Naïve Prey: Conservation Lessons from Pleistocene Extinctions

Joel Berger,^{1*} Jon E. Swenson,² Inga-Lill Persson^{3†}

Berger, J., J. E. Swenson, and I.-L. Persson. 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science* 291 : 1036-1039.

Résumé

L'extinction actuelle d'un grand nombre de grands carnivores terrestres de la Terre a privé certaines espèces de proies encore existantes de toute connaissance des prédateurs contemporains, une situation qui s'apparente globalement à celle qui prévalait il y a 10 000 à 50 000 ans, lorsque des animaux « naïfs » ont rencontré pour la première fois des chasseurs humains en phase de colonisation. Le long des fronts actuels de recolonisation par les carnivores, les ours bruns (également appelés grizzlis) ont tué, à un rythme disproportionné, des élan adultes qui n'avaient jamais été confrontés à des prédateurs en Scandinavie, tandis que les mères élan qui avaient perdu leurs petits aux mains des loups recolonisant la région de Yellowstone, en Amérique du Nord, ont développé une hypersensibilité aux hurlements des loups. Bien que les proies qui n'avaient pas été confrontées à des prédateurs dangereux depuis seulement 50 à 130 ans aient été très vulnérables lors des premières rencontres, des **adaptations comportementales** visant à réduire la prédation se sont manifestées en l'espace d'une seule génération. Le fait qu'au moins une espèce de proie apprenne rapidement à se méfier des carnivores réintroduits devrait dissiper les craintes concernant une extinction localisée des proies.

Les **extinctions spectaculaires** post-pléistocènes de nombreux genres de grands animaux, dans des régions s'étendant de l'Australie à l'Amérique du Nord, ont été attribuées principalement à la chasse excessive pratiquée par les humains, ces derniers rencontrant des proies naïves... « l'hypothèse de la blitzkrieg » (1) – et/ou au changement climatique (2). Une conséquence involontaire de l'extinction actuelle de nombreux grands carnivores est que les proies, dans des zones par ailleurs intactes, risquent de perdre la connaissance des prédateurs actuels (3, 4). Ces extinctions offrent toutefois l'occasion d'évaluer la validité générale des éléments constitutifs de l'hypothèse de la « blitzkrieg » et d'aborder les préoccupations concernant les conséquences écologiques de la réintroduction des carnivores. En Europe occidentale et aux États-Unis (hors Alaska), les loups (*Canis lupus*) et les ours bruns (*Ursus*

arctos) ont été éliminés en l'espace de 100 ans de plus de 95% de leur aire de répartition. La disparition de la prédation a libéré les proies mammifères des pressions de sélection passées (3-5), mais l'expansion actuelle des grands carnivores dans des écosystèmes autrefois dépeuplés les met en contact avec des proies « naïves », une situation globalement similaire à certains événements post-pléistocènes. Alors que les grands animaux naïfs ont rencontré pour la première fois les chasseurs paléolithiques colonisateurs il y a 10 000 à 50 000 ans, des espèces telles que le bison, l'orignal et le wapiti font aujourd'hui à nouveau l'expérience de la présence des ours et des loups après que ceux-ci aient disparu localement.

Afin de comprendre la **vulnérabilité potentielle** des proies actuelles face à des prédateurs inconnus, nous nous concentrons sur **deux hypothèses** : que les proies naïves (i) ne parviennent pas à adopter un comportement approprié pour réduire la prédation et (ii) subissent une mortalité accrue le long des fronts de colonisation (6). Nous avons étudié un ongulé circumpolaire commun, l'**élan** (*Alces alces*), en nous concentrant sur des sites (i) présentant des prédateurs, (ii) dépourvus de prédateurs, et (iii) ayant connu une recolonisation récente par des carnivores. Deux types de contrastes macro-géographiques ont été établis : l'un en Europe, l'autre en Amérique du Nord. Trois sites Scandinaves [(i) Dalarma-Hedmark (Suède-Norvège), (ii) Hariedalen (Suède) et (iii) Norrbotten (Suède)] abritaient des élans n'ayant jamais été confrontés à des prédateurs et qui étaient à nouveau exposés à la présence d'ours le long des fronts de colonisation (7, 8). Aux États-Unis, six sites (quatre en Alaska et deux dans le Wyoming) ont été étudiés. Les sites du Wyoming comprenaient des élans naïfs situés sur les voies de colonisation des loups et des grizzlis, ainsi qu'à l'écart de celles-ci, dans la région sud du Grand Écosystème de Yellowstone. Les ours, les loups et les élans cohabitent sur le continent Alaskien depuis environ 9 000 ans (9), et dans ces écosystèmes comme dans d'autres, la mortalité des élans juvéniles est trois fois plus élevée que lorsque ces prédateurs sont absents (10, 17).

Les individus n'ayant jamais été confrontés à des prédateurs peuvent être moins sensibles aux signaux indiquant la présence de carnivores dangereux. Nous avons examiné cette hypothèse en comparant (i) la vigilance, (ii) l'agressivité dirigée contre les prédateurs et (iii) l'abandon des sites d'alimentation par des femelles élans adultes pendant et après des expériences systématiques de diffusion de signaux auditifs et olfactifs, tant nouveaux que familiers. En Alaska, nous avons utilisé trois sites abritant des communautés de carnivores intactes (les montagnes de Talkeetna, le parc national et la réserve de Denali, et la vallée de Matanuska) et trois écosystèmes exempts de prédateurs (l'île de Kalgin dans le Cook Inlet en Alaska, le parc national de Grand Teton et les terres forestières adjacentes) ; dans ces derniers, les proies n'avaient pas été confrontées à des grizzlis ou à des loups depuis 40 à 75 ans (12).

Les réactions aux signaux auditifs ou olfactifs étaient nettement moins marquées chez les élans n'ayant jamais été confrontés à des prédateurs (Fig. 1 et 2). Les cris de loup ont accru la vigilance d'environ 250% chez les populations d'Alaska ayant connu des prédateurs par rapport à celles exemptes de prédateurs ($F_{1,221} = 25,771$, $P < 0,0001$) (13). Le bruit d'un cours d'eau servant de contrôle n'a entraîné aucune différence ($F_{1,180} = 0,541$, $P = 0,744$). De plus, les réactions des élans ayant déjà rencontré des prédateurs face aux cris de corbeaux étaient environ six fois plus fortes que celles des élans vivant dans des zones exemptes de prédateurs ($F = 44,26$; $P < 0,0001$) (Fig. 1), probablement parce que ces charognards sont étroitement associés aux grizzlis et aux loups (4, 14). De même, les odeurs de loups et d'ours ont

généralement suscité des réponses parallèles (rég. 2) ; on a observé une absence frappante d'abandon du site chez les élangs naïfs, qu'ils proviennent d'Alaska ou du Wyoming, lorsqu'ils étaient exposés à de l'urine de loup (l'abandon s'est produit dans 0 essai sur 70 ; Fig. 3) (15).

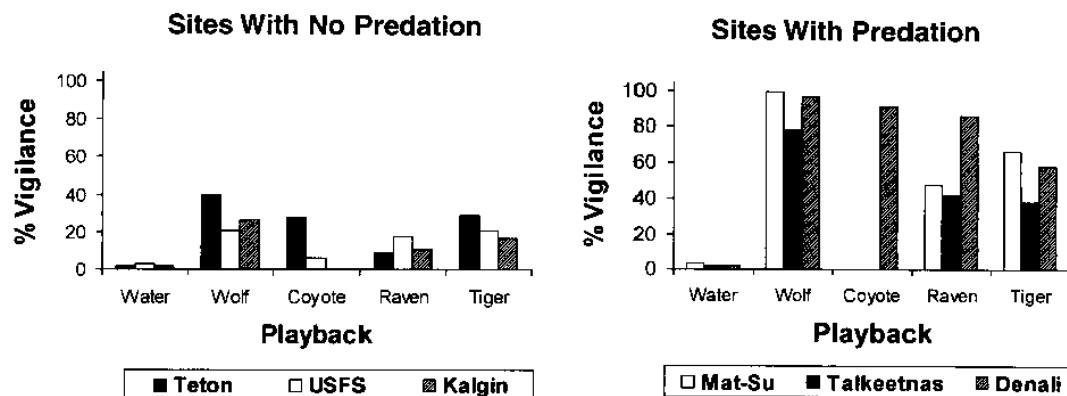


Fig. 1. Résumé descriptif de la vigilance moyenne (cumulée) des élangs, non transformée, par période de 180 secondes, pendant et après la diffusion expérimentale de sons. Les sons, les sites et la taille des échantillons par site (suivis de l'erreur standard de la moyenne entre parenthèses) étaient les suivants. Eau : Parc national de Grand Teton (Tet), 196 (1,1) ; Service forestier des États-Unis (USFS), 30 (1,5) ; île de Kalgin (Kal), 12 (1,9) ; vallée de Matanuska (Mat), 28 (1,0) ; montagnes de Talkeetna (Tal), 25 (1,4) ; et parc national de Denali (Den), 35 (1,1). Loup : Tet, 215 (4,3) ; USFS, 30 (4,3) ; Kal, 12 (8,7) ; Mat, 27 (4,6) ; Tal, 24 (5,9) ; et Den, 31 (5,1). Coyote : Tet, 137 (5,3) ; USFS, 21 (2,9) ; et Den, 26 (4,7). Raven : Tet, 215 (3,2) ; USFS, 30 (1,6) ; Kal, 12 (7,3) ; Mat, 28 (4,8) ; Tal, 23 (5,4) ; et Den, 31 (4,9). Tiger : Tet, 187 (4,3) ; USFS, 20 (6,2) ; Kal, 12 (6,8) ; Mat, 22 (5,5) ; Tal, 18 (5,5) ; et Den, 27 (5,0)

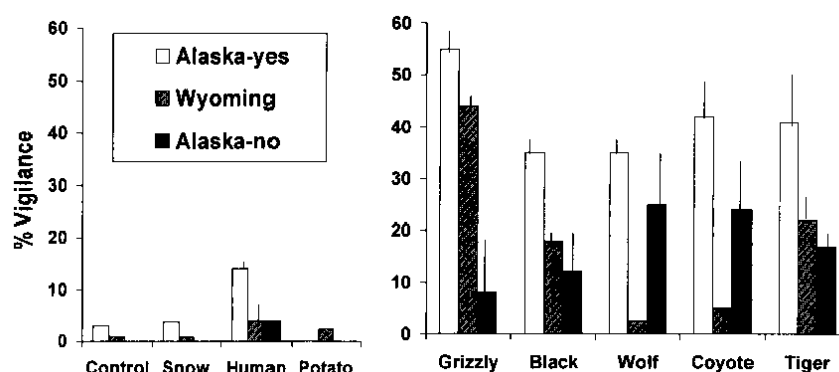


Fig. 2. Résumé descriptif de la moyenne non transformée et de l'erreur-type (SEM) des réactions des élangs aux essais olfactifs, par site. Le nombre d'essais avec les différentes substances par site était le suivant (les chiffres apparaissent entre parenthèses dans l'ordre suivant : Alaska-oui, Wyoming et Alaska-non) : témoin, observation uniquement (27, 95, 1) ; neige (24, 78, 1) ; urine humaine (18, 59, 7) ; pomme de terre fermentée (0, 10, 0) ; excréments de grizzly (19, 80, 4) ; excréments d'ours noir (6, 31, 6) ; urine de loup (22, 88, 6) ; urine de coyote (12, 70, 4) ; excréments de tigre (12, 59, 3). « Alaska-oui » désigne les sites abritant des prédateurs ; « Alaska-non » désigne une zone d'exclusion des prédateurs de 2 500 acres située sur la péninsule de Kenai

Un autre indicateur – le **comportement** des élangs – corrobore également l'idée selon laquelle les individus issus de régions dépourvues de prédateurs sont plus vulnérables à la prédation.

Les élangs **naïfs** étaient quatre fois moins susceptibles d'adopter un comportement agressif en réponse à des signaux olfactifs que leurs congénères habitués aux prédateurs (11% contre 47%, respectivement ; $N = 86$ animaux naïfs et 24 animaux habitués aux prédateurs ; $\chi^2 = 22,397$; $P < 0,0001$) (16). Les premiers n'ont pas baissé la tête, ni replié les oreilles, ni hérissé les poils de leur nuque — autant de comportements observés lorsque les élangs repoussent

des ours ou des loups (17, 18). **En effet**, les élan **naïfs** se sont approchés des odeurs, plutôt que de les éviter, dans 16% des essais ($N = 86$ essais), alors que les élan ayant déjà rencontré des prédateurs ne l'ont jamais fait ($N = 24$ essais, $P < 0,0001$). Nous ne pouvons donc que supposer que le fait de s'approcher augmente, plutôt que de diminuer, les risques de prédation.

Ces données montrent des différences comportementales claires et reproductibles liées aux prédateurs, mais n'indiquent pas si les proies ignorant l'existence de prédateurs nouveaux ou en phase de recolonisation subissent une mortalité accrue. Nous avons examiné cette possibilité en étudiant des élan dans deux systèmes distincts où se produisaient une recolonisation par (i) des ours bruns Scandinaves et (ii) des loups et des ours de Yellowstone. Dans la région de Dalarna-Hedmark, les ours avaient pratiquement disparu dès 1897. Pour évaluer l'efficacité de la prédation des ours sur des élan naïfs et expérimentés, nous avons utilisé des **contrastes spatiaux**, en prévoyant une proportion plus importante de proies tuées le long des fronts de colonisation des ours qu'au centre de leur aire de répartition. Les fronts de colonisation des ours impliquent généralement des mâles à faible densité, tandis que les femelles sont davantage concentrées au centre, à des densités plus élevées (7, 8).

Nos mesures révèlent que (i) les ours des deux sexes équipés d'émetteurs radio se nourrissaient de carcasses d'élan adultes le long des fronts de dispersion à un rythme plus de deux fois supérieur à celui observé en dehors de ces zones ; (ii) les ours mâles, à eux seuls, le faisaient environ deux tiers plus souvent le long du front qu'au centre (**Tableau 1**) ; et (iii), fait le plus marquant, la prédation était plus efficace en périphérie qu'au centre (38% contre 0% ; **Tableau 1**) (19), une tendance qui s'est également reproduite en Amérique du Nord. Dans le parc national de Yellowstone, où les grizzlis et les élan cohabitent depuis au moins les années 1880, aucune prédation sur les élan n'a été détectée entre 1959 et 1992 (20). **Cependant**, le long du front actuel de recolonisation à Jackson Hole, au moins 10 orignaux adultes ont été tués entre 1996 et 2000. Nos résultats (**Tableau 1**) indiquent que les individus naïfs (i) manquent manifestement de perspicacité et (ii) subissent une « blitzkrieg ».

Si la prédation peut être à la fois intense et rapide, comment les proies inexpérimentées évitent-elles l'extinction, que ce soit aujourd'hui ou après le Pléistocène ? Un **modèle de survie** postule le développement rapide de la reconnaissance des prédateurs grâce à l'expérience individuelle. Les mères inexpérimentées face aux prédateurs, dont les petits avaient été tués par des loups colonisant Jackson Hole, ont accru d'environ 500% leur vigilance face aux cris de loups après la diffusion d'enregistrements, et le délai qui s'ensuivait avant la reprise de l'alimentation est passé d'une moyenne inférieure à 30 secondes (au cours des années précédant la prédation) à plus de 6 minutes après ($F_{1,89} = 32,516$, $P < 0,0001$) ; **de plus**, une multiplication par quatre des abandons de site a accompagné ces changements dans les habitudes alimentaires ($\chi^2 = 5,831$, $P < 0,016$) (21). Le fait que ces changements spectaculaires aient été causés par la prédation par les loups en soi, et non par d'autres facteurs, est corroboré par deux analyses comparatives : (i) les mères dont les petits étaient morts de faim ou à la suite d'une collision avec un véhicule ($N = 3$) présentaient des niveaux de vigilance ($\bar{x} = 29$) plus faibles pendant les écoutes que les mères ayant déjà été confrontées à des loups ($\bar{x} = 92$) ($F_{1,16} = 24,625$, $P < 0,0001$) ; et (ii) les différences entre ces mères témoins

(qui n'avaient pas perdu de petits à cause des loups) et celles n'ayant aucune expérience des loups ($\bar{x} = 17$) n'étaient pas détectables ($P = 0,772$). **De plus**, les mères ayant perdu des petits au profit de prédateurs sur le site de Talkeetna (Alaska) ont déplacé leurs lieux de mise bas ultérieurs à une distance plus de 1,75 fois supérieure à celle du lieu de mise bas précédent l'année suivante, par rapport aux mères ayant élevé leurs petits avec succès (22).

Tableau 1. Résumé des principaux effets de la colonisation par des carnivores sur les élan ayant déjà été exposés à des prédateurs et ceux n'ayant jamais été exposés à des prédateurs en Europe et en Amérique du Nord. La taille des échantillons est indiquée entre parenthèses sous la rubrique « Prédation »

Dependent variable	Evidence and comment	
<i>Anti-predator response [North America: Alaska and Wyoming (USA)]</i>		
Vigilance	Sound and odor playbacks elicit greater responses in predator-experienced (Alaska) than in naïve (Alaska and Wyoming) populations	
Site abandonment	As above	
Demeanor	Predator-experienced (Alaska) individuals were aggressive to and never approached odors, in contrast to naïve ones (irrespective of either Alaska or Wyoming origins)	
<i>Predation [Europe (Sweden and Norway) and North America (USA)]</i>		
	<u>Moose at core of bear areas</u>	<u>Moose at colonizing fronts</u>
Carcass use (all bears)*	2.8% (771)	5.9% (715)
Carcass use (male bears)†	4.7% (450)	7.8% (503)
Predation success/attempts‡	0% (15)	37.5% (8)
Predation: total events§	0 (Yellowstone; ~30 years)	10 (Jackson Hole; 5 years)
<i>Rapid behavioral adjustments associated with predation (North America)</i>		
Vigilance	Increased in Teton mothers losing offspring to wolves relative to mothers with offspring surviving or lost to other causes	
Site abandonment	As above	
Birth locations	Mean distance of sites in successive years differs between Alaskan mothers with surviving calves (2.9 km) and nonsurviving calves (4.9 km) (22)	

*One-tailed statistical test: $\chi^2 = 8.0195$, $P < 0.0046$ (Wald test). †One-tailed statistical test: $\chi^2 = 4.824$, $P < 0.028$. ‡One-tailed statistical test: $P = 0.032$ (Fisher's exact test). §From (20) and this study.

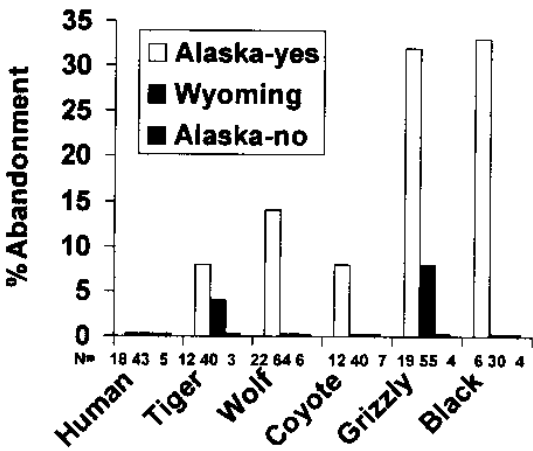


Fig. 3. Fréquence d'abandon d'un site local par les femelles d'original après dépôt d'odeur. Le nombre d'essais (N) est indiqué. Les données « Alaska - oui » proviennent de Denali et de Talkeetnas ; celles du Wyoming proviennent du parc national de Grand Teton. Les comparaisons par paires entre l'Alaska et le Wyoming (à l'exclusion du site de Kenai) sont les suivantes : loup ($P = 0,016$), loup et coyote combinés ($P = 0,003$), grizzli ($P = 0,065$), grizzli et ours noir combinés ($P = 0,005$), et tigre ($P = 0,553$)

Nos résultats suggèrent que la perte de petits au profit de prédateurs peut provoquer une hypersensibilité maternelle, et ils illustrent comment les différences dans la détection des signaux peuvent contribuer à la survie. Les sons émis par les loups ont suscité des réactions bien plus vives, du moins après la phase initiale de l'offensive éclair au sud du parc de Yellowstone, que les autres signaux, et l'ampleur de ces réactions a dépassé celle observée chez les élan d'Alaska ayant déjà été confrontés à des prédateurs ; ce n'était pas le cas des réactions aux odeurs ou aux cris des charognards (Fig. 4). Bien que l'incapacité des proies naïves à reconnaître les prédateurs n'ait été qu'un facteur parmi d'autres ayant contribué à la

réduction de la viabilité des populations après le Pléistocène (6), on ignore encore, pour les survivants, si l'acquisition de compétences anti-prédatrices se transmet horizontalement ou verticalement, ou s'il s'agit simplement d'un processus transitoire (23).

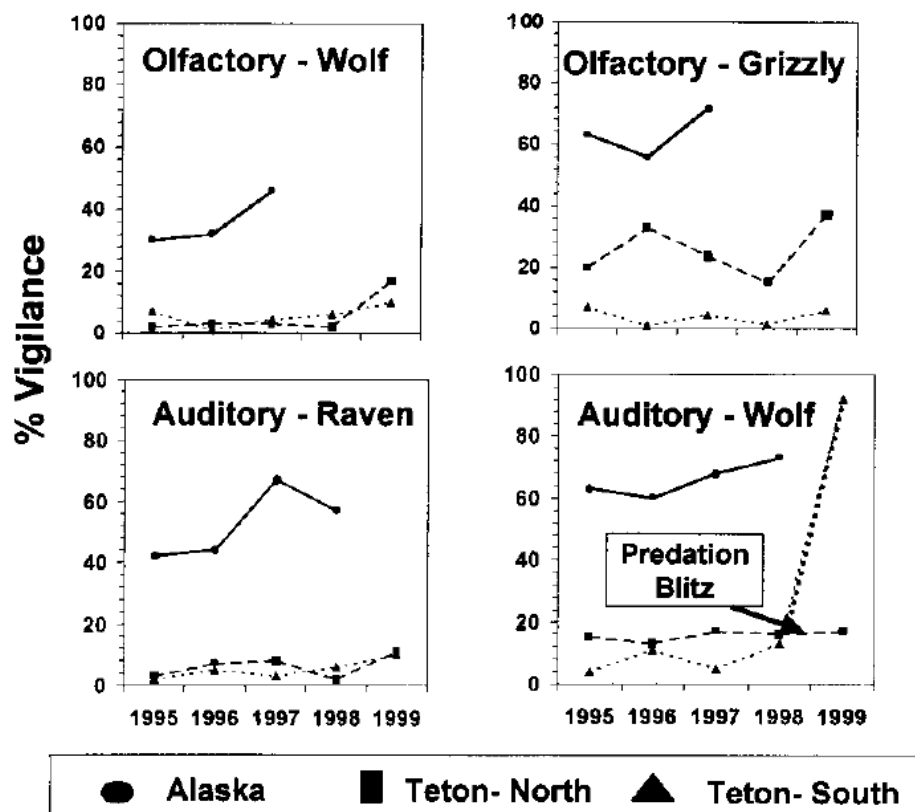


Fig. 4. Synthèse des réponses moyennes annuelles comparatives des femelles élan adultes après diffusion de quatre stimuli : olfactifs (urine de loup et excréments de grizzly) et auditifs (cris de corbeau et hurlements de loup). La simulation de prédation n'est représentée qu'une seule fois, mais des réactions post-simulation aux quatre stimuli étaient possibles (les différences entre les femelles de Teton-Sud et de Teton-Nord sont de $F = 24,625$, $P < 0,0001$, et sont illustrées par la ligne pointillée en gras). Les données concernant les femelles d'Alaska sont les suivantes : stimuli olfactifs, loup et grizzly (Talkeetnas et Denali) ; stimuli auditifs, corbeau et loup (Matunsuka, Talkeetnas et Denali)

Ce qui est évident, c'est que les proies naïves ont la capacité de traiter rapidement les informations relatives aux prédateurs, comme le montrent ces élan, et ce en une seule génération. Lorsque les jeunes et les adultes sont tués rapidement, les possibilités d'apprentissage s'en trouvent réduites et les risques d'extinction locale augmentés. À l'inverse, lorsque les jeunes constituent les cibles principales, l'apprentissage peut se transmettre verticalement (24, 25), ce qui pourrait abaisser les seuils d'extinction. Il reste incertain de savoir si les mécanismes comportementaux en vigueur il y a environ 10 000 à 12 000 ans ont retardé ou facilité la viabilité des proies à mesure que les chasseurs humains progressaient. Néanmoins, les données concernant la recolonisation par les ours bruns, les loups et les élan concordent en partie avec un modèle de « blitzkrieg », mais sont tempérées par un apprentissage adaptatif rapide (Fig. 4 et Tableau 1). Si le changement climatique n'était pas responsable des extinctions du Quaternaire (2), alors peut-être que les espèces qui n'ont pas survécu aux chasseurs du post-Pléistocène n'étaient tout simplement pas capables d'apprendre rapidement.

Étant donné que de grands carnivores indigènes continuent d'être réintroduits dans certaines régions d'Afrique, d'Europe et d'Amérique du Nord (26, 27), nos conclusions ont une pertinence en matière de conservation. Chez les proies actuelles, un apprentissage rapide pourrait empêcher une « blitzkrieg » totale, ce qui est une bonne nouvelle non seulement pour les chasseurs humains contemporains, mais aussi pour ceux d'entre nous qui souhaitent limiter les extinctions.

References and Notes

1. J. E. Mosimann, P. S. Martin, *Am. Sci.* **63**, 304 (1975).
2. P. S. Martin, R. G. Klein, *Quaternary Extinctions* (Univ. of Arizona Press, Tucson, AZ, 1984).
3. J. A. Byers, *American Pronghorn: Social Adaptations and Ghosts of Predators Past* (Univ. of Chicago Press, Chicago, IL, 1998).
4. J. Berger, *Proc. R. Soc. London Ser. B.* **266**, 2261 (1999).
5. G. Coulson, in *Comparisons of Marsupial and Placental Behaviour*, D. B. Croft, U. Ganslosser, Eds. (Filar-der-Verlag, Furth, Germany, 1996), pp. 158–164.
6. P. S. Martin, in P. S. Martin, R. G. Klein, *Quaternary Extinctions* (Univ. of Arizona Press, Tucson, AZ, 1984), pp. 354–403.
7. J. E. Swenson, P. Wabakken, F. Sandegren, A. Bjørvall, *Wildl. Biol.* **1**, 11 (1995).
8. J. E. Swenson, F. Sandegren, A. Soderberg, *J. Anim. Ecol.* **67**, 819 (1998).
9. R. D. Guthrie, *Curr. Pleistocene Res.* **7**, 111 (1990).
10. J. Berger, J. W. Testa, T. Roffe, S. L. Monfort, *Conserv. Biol.* **13**, 980 (1999).
11. J. E. Swenson, K. Wallin, G. Ericsson, G. Cederlund, F. Sandegren, *J. Wildl. Manage.* **63**, 353 (1999).
12. The reactions of moose were gauged by the proportion of time spent vigilant. Auditory and olfactory playback experiments were conducted using sounds of different species (4) and by presentation of canid urine and bear feces obtained from zoological parks (J. Berger, in preparation). Olfactory trials were done in late winter or spring when temperatures were 0° to 5°C and days were windless. Delivery of olfactory material to within four moose body lengths was accomplished by launching snowballs either soaked in urine or coated with feces from less than 35 m, and delivery was occasionally facilitated by use of a moose suit.
13. Results do not derive from possible covariates, such as distance to the speaker, group size, distance to cover, or calf presence, all controlled by partial correlation. Data were analyzed by a general linear model [M. J. Norusis, *SPSS 7.5 Guide to Data Analysis* (SPSS, Chicago, IL, 1997)] with a nested design and predation as a treatment, employing data transformed by $x' = \sqrt{x + 0.5}$ because of its variance-stabilizing properties [J. H. Zar, *Biostatistical Analysis* (Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, 1996)].
14. B. Heinrich, *Mind of the Raven* (Harper Collins, New York, 1999).
15. The influences of ecological and social variables were examined by multinomial logistic regression on a categorical dependent variable (subject stays or departs) by site and designated covariates, using the chi-square statistic and a -2 log likelihood ratio as in (73).
16. As in the auditory experiments, regional variation cannot explain the results because a control population of predator-naïve moose in a 2500-acre enclosure on the Kenai Peninsula [C. C. Schwartz, *Alces* (Suppl.) **1**, 177 (1992)] also never abandoned feeding sites when exposed to carnivore odors (Fig. 2), despite the presence of bears and wolves on immediately adjacent lands.
17. L. D. Mech, *Fauna Ser. Natl. Park Serv.* **7**, 1 (1966).
18. A. Murie, *Natl. Park Serv. Monogr. Ser.* **14**, 1 (1981).
19. The data derive from 23 predation attempts, determined from 1306 km of snow tracking in spring in the three areas, including data from B. Haglund, *Viltrevy* **5**, 213 (1968).
20. J. J. Craighead, J. S. Sumner, J. A. Mitchell, *The Grizzly Bears of Yellowstone* (Island Press, Washington, DC, 1995). Because moose occur at low densities in Yellowstone National Park and the verification of predation is difficult, it is always possible that predation was undetected.
21. The effects of covariates were not detectable: for calf presence, $F = 0.589$, $P = 0.443$; for distance to cover, $F = 0.000$, $P = 0.987$; for distance to speaker, $F = 1.415$, $P = 0.130$; for group size, $F = 1.89$, $P = 0.665$.
22. J. W. Testa, E. F. Becker, G. R. Lee, *Alces* **36**, 155 (2000).
23. R. Boyd, P. J. Richerson, *Culture and the Evolutionary Process* (Univ. of Chicago Press, Chicago, IL, 1985).
24. K. N. Laland, R. Boyd, P. J. Richerson, in *Social Learning in Animals; the Roots of Culture*, C. M. Heyes, B. G. Galef Jr., Eds. (Academic Press, San Diego, CA, 1996), pp. 129–155.
25. D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, *How Monkeys See the World* (Univ. of Chicago Press, Chicago, IL, 1991).
26. R. P. Reading, T. W. Clark, in *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution II*, J. Gittleman, Ed. (Cornell Univ. Press, Ithaca, NY, 1996), pp. 296–336.
27. L. T. B. Hunter, J. D. Skinner, *Behaviour* **135**, 195 (1998).
28. Grants or permissions from the U.S. National Science Foundation, the Norwegian Directorate for Nature Management, the Swedish Association for Hunting and Wildlife Management, the Orsa Communal Forest, the Research Council of Norway, Beringea South, the Wildlife Conservation Society, Grand Teton and Denali National Parks, World Wildlife Fund-Sweden, the Wyoming Game and Fish Department, and the Alaska Department of Fish and Game facilitated our research. We thank the students and members of the Scandinavian Brown Bear Research Project who skied hundreds of kilometers to follow bear tracks, and for support, comments, or fieldwork we thank S. Cain, D. Craighead, C. Cunningham, S. Engelhard, M. Gomp-er, S. Pyare, K. Redford, M. Reid, T. Roffe, R. Schiller, C. Schwartz, K. Snow, J. W. Testa, W. Weber, and K. White.