

▲ Marquage individuel et collier GPS, deux outils utilisés pour étudier le mouflon dans le massif du Caroux-Espinouse.

PASCAL MARCHAND^{1, 2},
CHRISTIAN ITTY³, JEANNE DUHAYER³,
MATHIEU GAREL¹, GILLES BOURGOIN⁴,
DOMINIOUE DUBRAY¹

¹ ONCFS, CNERA Faune de montagne — Juvignac. ² Laboratoire d'écologie alpine, UMR CNRS 5553 73376 Le Bourget-du-Lac.

³ ONCFS, Délégation interrégionale Auvergne-Languedoc-Roussillon, RNCFS du Caroux-Espinouse – Castanet-le-Haut.

⁴ VetAgro Sup, Laboratoire de parasitologie vétérinaire et UMR CNRS 5558,

Laboratoire de biométrie et biologie évolutive 69280 Marcy-l'Étoile.

Contact: pascal.marchand@univ-savoie.fr

Le développement et la diversification des activités récréatives dans les milieux naturels, y compris protégés, pose la question de leur impact sur les populations animales. Au-delà de la fuite, réaction immédiate aux dérangements que nous avons tous un jour provoquée, comment les animaux modifient-ils leur comportement face aux activités humaines? Réponse dans le massif du Caroux-Espinouse, où le suivi de mouflons équipés de colliers GPS a permis de mesurer les effets de la chasse et de la randonnée...

arce que l'homme est généralement perçu comme un prédateur par la faune sauvage, les activités humaines dans les milieux naturels sont susceptibles d'engendrer des modifications du comportement animal. Les réponses à ces « dérangements » (Frid & Dill, 2002) peuvent s'avérer coûteuses en énergie, car elles privent les animaux d'une partie du temps consacré à leurs activités essentielles et/ou les contraignent à réaliser ces dernières dans des habitats ou à des moments moins favorables. À terme, c'est la dynamique des populations et la distribution des individus, de même que les relations intra- et interspécifiques, qui pourraient être affectées.

Ainsi, l'évitement des zones où la fréquentation humaine est importante, l'utilisation accrue d'habitats perçus comme plus sûrs, la réduction de l'activité et, le cas échéant, la fuite (avec des conséquences sur les mouvements) sont autant de réponses immédiates souvent manifestées par les animaux lorsque le risque de rencontres homme/ faune est élevé. Mais, à l'instar des relations prédateurs-proies, ces modifications comportementales pourraient être bien plus complexes et se manifester aussi lorsque le risque est moindre. En effet, les animaux pourraient tenter de compenser les dépenses énergétiques superflues ou les occasions interrompues ou perdues de se nourrir au travers de réponses différées, par exemple durant la nuit, quand la majorité des activités humaines ont cessé.

Dans les secteurs sans grands prédateurs, l'homme reste le seul danger pour de nombreux animaux. Malgré cette apparente simplicité, des réponses différentes pourraient être observées dans les populations confrontées à des activités humaines contrastées en termes de risque réel pour l'animal. On peut notamment s'attendre à un phénomène d'habituation en présence d'activités récréatives comme la randonnée, où le risque pour l'animal est faible. Au contraire, les activités humaines engendrant un risque important pour l'animal, comme la chasse par exemple, pourraient générer des modifications comportementales plus importantes.

Enfin, si de nombreux espaces protégés ont été en grande partie créés pour soustraire les animaux à la chasse, force est de constater que d'autres activités récréatives et de loisirs s'y développent, confrontant des animaux « naïfs » à de nouvelles sources potentielles de dérangements. Dans ces conditions, les réponses observées pourraient être exacerbées, ou déclenchées à des niveaux moindres d'exposition, comparé à des individus subissant des dérangements réguliers en dehors des espaces protégés.

Dans ce contexte, la population de mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) et de sa Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) nous est apparue comme particulièrement adaptée pour étudier la diversité des réponses comportementales, tant immédiates que différées, manifestées par un ongulé de montagne face au tourisme et à la chasse.

Le massif du Caroux-Espinouse, un laboratoire à ciel ouvert

Le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) présente des situations contrastées dans l'espace et dans le temps en termes de fréquentation touristique et de chasse (figure 1 et tableau 1), avec notamment la présence de la RNCFS. À l'intérieur de cette dernière. la chasse est interdite et seule la randonnée est autorisée sur un nombre très restreint de

chemins. Dans le reste du massif, la chasse est autorisée (le jour) de début septembre à fin février. Pendant cette période, des battues avec chiens courants sont organisées par les 27 équipes de chasse les mercredis, samedis, dimanches et jours fériés. Le sanglier est la principale espèce recherchée, mais des mouflons et des chevreuils sont aussi prélevés au cours de ces battues. Les autres jours de la semaine sont en revanche réservés à la chasse du mouflon à l'approche, organisée par l'Office national des forêts (ONF) ou le Groupement d'intérêt environnemental et cynégétique (GIEC) du Caroux-Espinouse, avec quelques binômes/trinômes de chasseurs (un guide et un ou deux chasseurs) se partageant les 17 000 hectares du massif.

Figure 1 Surfaces respectivement utilisées par les 66 mouflons suivis par colliers GPS entre 2003 et 2012 sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse (Hérault): la RNCFS, le Plo des Brus et le Plateau du Caroux.

t : faible fréquentation touristique : T : forte fréquentation touristique : c : faible pression de chasse : C : forte pression de chasse. Les surfaces hachurées représentent les zones où la chasse est interdite (i.e. la RNCFS et trois autres réserves adjacentes).

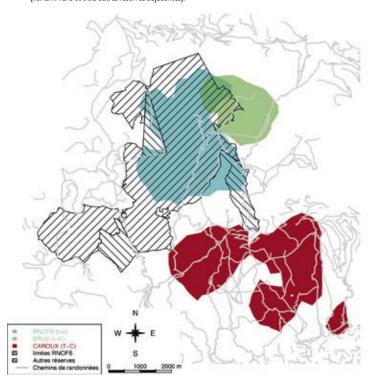


Tableau 1 Description des contrastes spatiaux et temporels qui caractérisent les activités humaines sur le massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

		RNCFS	Plo des Brus	Plateau du Caroux
Tourisme* (mars-août)	Intensité	1,6	1	5,1
	Dimanche/ semaine	x 2,3	x 1,8	x 2,4
Chasse (septembre- février)	Autorisée ?	Non	Oui	Oui
	Dimanche/ semaine	/	Multiples battues avec chiens courants/ chasse à l'approche (maximum 4 binômes ou trinômes de chasse)	

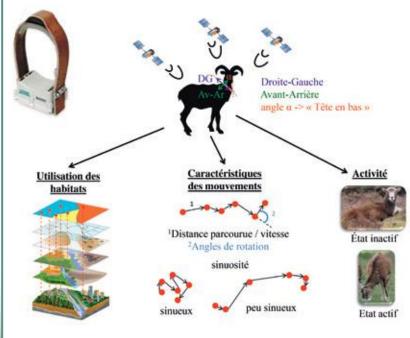
^{*} Les résultats concernant la fréquentation touristique sont issus de Martinetto et al. (1998).

Le comportement de 66 mouflons passé au crible grâce aux colliers GPS

Entre 2003 et 2012, 48 femelles et 18 mâles mouflons ont été capturés sur trois secteurs contrastés : la RNCFS (fréquentation touristique faible, chasse interdite), le Plo des Brus (fréquentation touristique faible, chasse autorisée) et le plateau du Caroux (fréquentation touristique forte, chasse autorisée – figure 1 et tableau 1). Ils ont été équipés de colliers GPS (encadré 1) programmés pour enregistrer les localisations des individus toutes les deux heures ou toutes les vingt minutes (selon les colliers), durant des périodes de 48 heures constituées d'un dimanche et d'un lundi. Ces localisations ont permis (1) de caractériser et comparer les mouvements effectués par les animaux (sinuosité) et (2) de déterminer leur utilisation d'habitats classés en fonction de leur valeur refuge et/ou alimentaire (refuge : forêts et pentes supérieures à 30°; zones risquées : pentes inférieures à 10° ; alimentaire: landes), sur les trois secteurs. Aux différences spatiales d'intensité des activités humaines, nous avons ajouté dans l'analyse plusieurs dimensions temporelles: (1) en contrastant la période touristique, de mars à août, et la période de chasse, de septembre à février, (2) en comparant les dimanches (activités humaines intenses) par rapport aux lundis (activités humaines moins intenses) et (3) en comparant les données du jour et de la nuit grâce aux suivis toutes les vingt minutes. Enfin, des capteurs intégrés aux colliers nous ont permis de mesurer l'état actif ou inactif des animaux toutes les cinq minutes (encadré 1).

► Encadré 1 • Les colliers GPS au service d'une meilleure compréhension de l'écologie comportementale des grands herbivores

Les travaux de recherche sur la faune sauvage en général, et sur les grands herbivores en particulier, ont largement profité de l'avènement de la technologie satellitaire GPS au cours des dernières décennies. Ces récepteurs intégrés au collier fixé sur les animaux permettent d'enregistrer précisément leurs localisations avec une fréquence d'acquisition programmable, sur des terrains (exemple : en montagne) ou à des périodes (exemple : la nuit) pour lesquels ces suivis étaient auparavant difficiles. Ces données permettent d'étudier l'utilisation et la sélection des habitats par les animaux, ainsi que les caractéristiques de leurs mouvements (distances parcourues, vitesses, angles de rotation entre deux déplacements et sinuosité des trajets). Par ailleurs, l'association de capteurs permet d'obtenir des informations sur le comportement de l'individu suivi (en enregistrant les mouvements du cou, on peut savoir quand il est actif ou inactif) ou les conditions environnementales (exemple : température ambiante) au moment de l'enregistrement de la localisation. Pour tester l'influence des activités humaines sur le comportement des mouflons, trois variables comportementales ont été simultanément analysées dans cette étude : l'utilisation des habitats, la sinuosité des mouvements et le rythme d'activité.





Des dérangements limités en période touristique...

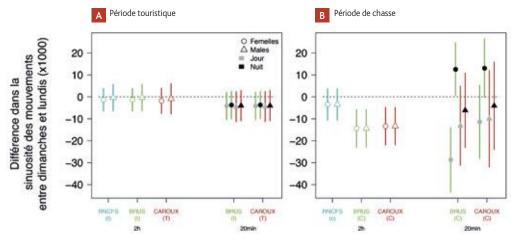
Nos analyses montrent que la fréquentation touristique a un impact limité sur le comportement des mouflons, qui ne modifient ni la sinuosité de leurs mouvements, ni leur utilisation de l'habitat entre dimanches et lundis, et ceci quels que soient le secteur ou la période de la journée (pas de différence jour/nuit – *figure 2A* et *figure 3*). Seul le rythme d'activité est modifié chez les mouflons occupant le site le plus fréquenté (plateau du Caroux - figure 4A). Ils sont moins actifs entre 8h45 et 17h30 (UTC) le dimanche par rapport au lundi, et aussi plus actifs en début de nuit, de 21h à 1h (UTC).

... plus importants en période de chasse, avec des réponses immédiates mais aussi différées...

Les dérangements sont en revanche plus importants en période de chasse. À l'échelle journalière, les mouvements des mouflons des deux secteurs chassés (Plo des Brus et plateau du Caroux – *figure 1*) sont moins sinueux le dimanche par rapport au lundi (figure 2B), ce qui traduit à la fois des distances parcourues plus importantes et des mouvements plus rectilignes (fuite?). Dans l'absolu, cela représente en moyenne 300 mètres de plus parcourus les dimanches par rapport aux lundis (19 % de la valeur moyenne), soit 15 kilomètres de plus sur l'ensemble des week-ends d'une saison de chasse.

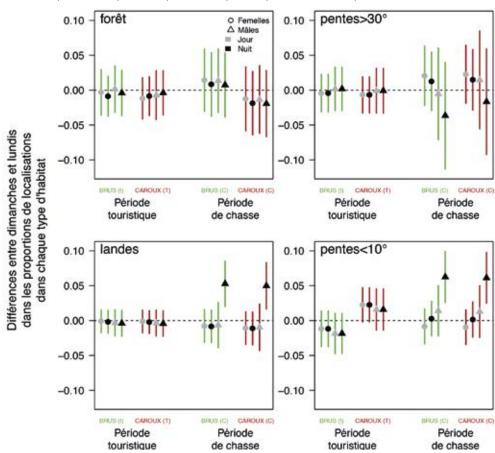
Figure 2 Variations de la sinuosité des mouvements des mouflons suivis par colliers GPS sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse subissant des pressions anthropiques contrastées.

t: faible fréquentation touristique; T: forte fréquentation touristique; c: faible pression de chasse; C: forte pression de chasse



Variations de l'utilisation des habitats par les mouflons suivis par colliers GPS sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse Figure 3 subissant des pressions anthropiques contrastées.

 $t: faible\ fréquentation\ touristique\ ; C: forte\ fréquentation\ touristique\ ; c: faible\ pression\ de\ chasse\ ; C: forte\ pression\ de\$



À plus fine échelle, nous observons aussi des différences entre jour et nuit, ainsi qu'entre mâles et femelles. Ces dernières effectuent des mouvements plus sinueux les nuits consécutives à une chasse intense (fiqure 2B), probablement à la recherche de nourriture autour des sites de repos-refuge utilisés la journée. La nuit, les mâles vont également à la recherche de nourriture, mais sur des sites plus risqués et aussi plus favorables (landes sur les plateaux – figure 3), nécessitant un déplacement depuis les zones de repos/refuge utilisées en journée.

Comme en période touristique, les mouflons des deux sexes présentent sur les deux secteurs chassés une activité réduite les jours de chasse et plus importante les nuits consécutives (figure 4B).

... y compris dans la RNCFS, pourtant protégée!

La chasse pratiquée autour de la RNCFS impacte aussi le rythme d'activité des mouflons en réserve (figure 4B), là où l'activité touristique n'a aucun effet (figure 4A). Par contre, contrairement aux sites chassés, aucun report sur l'activité nocturne n'est observé en réserve, suggérant un besoin moins important de compenser la baisse d'activité diurne. Cet effet de la chasse à l'intérieur de la RNCFS se retrouve sur d'autres mesures comportementales, comme le niveau de vigilance (encadré 2). Il suggère que la faible proportion de temps passé par les animaux en dehors de la RNCFS (moins de 9 % des localisations des individus suivis par colliers GPS pendant la période de chasse), mais aussi la petite taille (1704 hectares), la forme et la configuration de la RNCFS (une longue mais étroite surface couvrant une seule vallée) suffisent à les exposer à des stimuli directs ou indirects (exemples : bruits des tirs, aboiements des chiens) et à déclencher les modifications comportementales observées.

Conclusions

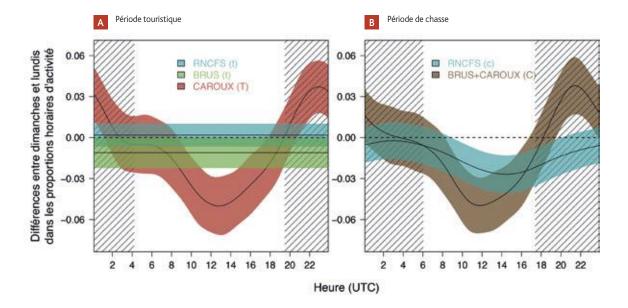
S'appuyant sur un suivi original par colliers GPS et sur les contrastes spatiotemporels offerts par le massif du Caroux-Espinouse en termes de fréquentation touristique et de chasse, nos analyses ont permis d'aller plus loin sur la question des dérangements de la faune sauvage par rapport aux études basées sur des dérangements expérimentaux, souvent limitées aux réponses immédiates et à une seule variable comportementale. En effet, nous avons montré que les dérangements ne se limitent pas aux réponses immédiates manifestées par les animaux lorsque le risque de rencontre homme/faune est élevé, mais peuvent aussi s'étendre lorsque le risque a disparu sous la forme de mécanismes compensatoires nocturnes. En analysant simultanément trois variables comportementales, nous avons aussi montré que les mouflons exposés à une forte pression touristique pendant une partie de l'année et à une forte pression de chasse le reste du temps (sur le plateau du Caroux) étaient capables de moduler leur réponse en fonction de la source de dérangement et du risque associé, le tourisme engendrant une réponse moins importante que la chasse (une seule variable comportementale affectée contre trois). Ce résultat suggère que les mouflons sont capables de détecter des indices leur



Les mouflons dérangés par le tourisme ou la chasse en journée reportent en partie leurs activités alimentaires à la nuit suivante.

Figure 4 Variations du rythme d'activité des mouflons suivis par colliers GPS sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse subissant des pressions anthropiques contrastées.

 $t: faible\ fréquentation\ touristique\ ;\ T: forte\ fréquentation\ touristique\ ;\ c: faible\ pression\ de\ chasse\ ;\ C: forte\ pression\ de\ chasse\ .\ L'heure\ UTC\ correspond\ à\ l'heure\ solaire\ (heure\ réelle\ pression\ de\ chasse\)$ moins 2h en été, heure réelle moins 1h en hiver ; les hachures correspondent à la nuit).



permettant de distinguer les touristes ou la période touristique, des chasseurs ou de la période de chasse (pour cette population, voir aussi Martinetto et al. (2001) - voir Naylor et al. (2009) et Thurfjell et al. (2013) pour des exemples de réponses spécifiques aux activités humaines chez le wapiti et le sanglier).

En termes de gestion, ces résultats interrogent sur les conséquences énergétiques des réponses observées et leurs impacts à plus long terme sur la dynamique des populations. Dans quelle mesure, par exemple, le report nocturne de l'activité alimentaire ne se traduit-il pas par un stress – et son lot de modifications physiologiques – pour une espèce crépusculaire chez laquelle la visibilité a été identifiée comme un paramètre clé dans les comportements anti-prédateurs (Bourgoin et al., 2011; Benoist et al., 2013)? Une meilleure évaluation des conséquences énergétiques des réponses comportementales observées est donc la prochaine étape indispensable d'un tel travail.

Ces recherches mettent aussi en avant des solutions pour limiter les conséquences comportementales des activités touristiques, comme la fréquentation maîtrisée au sein de la RNCFS qui est probablement à l'origine de l'absence d'effets comportementaux marqués. Ce résultat est essentiel pour promouvoir le rôle des espaces protégés et plus généralement pour l'éducation du grand public aux enjeux environnementaux.

Nous avons enfin montré que la chasse à l'approche, qui a notamment lieu les lundis dans le massif du Caroux-Espinouse (jours pris comme références dans nos analyses), implique bien moins de dérangements que la chasse en battue avec chiens courants. On pourrait donc la privilégier en période de rut alors que les coûts énergétiques sont déjà très importants pour les mâles (Apollonio et al., 2011), voire plus généralement pendant la saison de raréfaction de la nourriture pour l'espèce et de besoins énergétiques importants pour les femelles en fin de gestation (fin d'hiver).

► Encadré 2 • La chasse influence aussi la vigilance des mouflons

STÉPHANIE BENOIST¹, MATHIEU GAREL¹, JEAN-MARC CUGNASSE², PIERRICK BLANCHARD³

- ¹ ONCFS, CNERA Faune de montagne. ² ONCFS, Direction des études et de la recherche.
- ³ Université de Toulouse, CNRS, ENFA UMR 5174, Laboratoire évolution et diversité biologique.

D'autres résultats montrent que le comportement des mouflons du massif du Caroux-Espinouse est aussi influencé par les activités humaines et la chasse en particulier.

Une analyse récente des facteurs influençant le comportement de vigilance des mouflons observés la journée sur cinq parcours du massif, de mars à novembre 1996, a montré que ceux des zones chassées étaient beaucoup plus vigilants que ceux occupant la RNCFS, et ceci à n'importe quel moment de l'année (période touristique ou de chasse). En moyenne, la probabilité pour qu'une femelle observée dans la RNCFS soit vigilante était de 1,1 %, contre 11,7 % pour les femelles des zones non protégées! Toutefois, pendant la chasse, la vigilance des mâles de la RNCFS est comparable à celle enregistrée dans les zones chassées. Ce résultat suggère que les dérangements par la chasse pourraient se faire ressentir jusqu'à l'intérieur de la réserve, même si le rut contribue probablement aussi à expliquer l'augmentation de vigilance en réserve à cette période de l'année.

Pour en savoir plus : cf. Benoist et al. (2013).



Pendant la chasse, le niveau de vigilance des mâles en réserve est aussi élevé qu'en zone chassée. Toutefois, le rut contribue probablement aussi à expliquer cette augmentation de la vigilance.