



Réponse comportementale face au dérangement dans un espace fortement fréquenté par les randonneurs

Le cas d'une population de chamois dans le massif des Bauges

ANTOINE DUPARC^{1,2},
THIBAUT AMBLARD²,
MATHIEU GAREL²,
PASCAL MARCHAND²,
CLÉMENCE PERRIN-MALTERRE³,
DOMINIQUE DUBRAY²,
DANIEL MAILLARD², ANNE LOISON¹

¹ Laboratoire d'écologie alpine, UMR CNRS 5553 – Le Bourget-du-Lac.

² ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Ongulés sauvages – Gières.

³ Laboratoire EDYTEM, UMR CNRS 5204 – Le Bourget-du-Lac.

Contact : antoine.duparc@unv-snb.fr

L'engouement pour les activités de plein air n'a cessé de s'accroître ces dernières décennies dans nos massifs montagneux. De plus en plus de gestionnaires et de chercheurs s'interrogent sur les conséquences écologiques de cette fréquentation pour la faune de montagne, qui doit par ailleurs faire face à des conditions environnementales particulièrement contraignantes.

Nous apportons ici un éclairage à ce questionnement légitime, à travers le bilan d'une étude sur les mécanismes comportementaux mis en place par une population de chamois en réponse à une forte fréquentation par des randonneurs. L'influence sur ces animaux de la présence des sentiers eux-mêmes a également été mesurée, soulevant des réflexions concernant l'aménagement de nos territoires.

En mettant instantanément fin à la survie de la proie et à sa contribution aux générations futures (Lima & Dill, 1990), la prédation constitue une force de sélection particulièrement importante qui est à l'origine de la grande diversité des comportements anti-prédateurs que l'on retrouve chez les proies – comme le mimétisme, le camouflage ou l'aposétisme (envoi d'un signal de défense visuel, sonore

ou chimique). Ces comportements, comme la vigilance, sont à tel point ancrés chez les animaux qu'ils perdurent même plusieurs générations après la disparition des prédateurs naturels de l'espèce (Le Saout, 2015). Les comportements anti-prédateurs sont pourtant doublement coûteux pour l'animal : ils engendrent une dépense énergétique supplémentaire directe, comme lors de la fuite, et limitent aussi indirectement

le temps consacré aux autres activités, comme l'alimentation. Toute la difficulté pour les animaux est donc d'ajuster leurs activités aux variations spatiales et temporelles du risque de rencontrer un prédateur, en prenant en compte sa prédictibilité et sa fréquence (Lima & Bednekoff, 1999). De ce compromis va dépendre leur capacité à survivre et se reproduire.



© D. Maillard / ONCFS

▲
Chamois en situation de vigilance :
*de nombreux animaux manifestent ainsi
des comportements anti-prédateurs
en présence d'un humain, qu'il soit
en train de chasser ou non.*

des activités d'alimentation). Ces effets ont longtemps été difficiles à mettre en évidence par les études comportementales reposant uniquement sur l'observation directe des animaux (e.g. distance de fuite – Gander & Ingold, 1997).

Ces dernières années, la démocratisation de la technologie GPS (voir l'encadré 1 dans Marchand *et al.*, 2015) a permis un suivi des animaux en toutes saisons, toutes conditions (pluie, neige...) et de jour comme de nuit. Il a ainsi pu être démontré des effets de dérangement par la chasse (effet indirect comme le taux de vigilance – cf. Marchand *et al.*, 2015), mais aussi par plusieurs autres activités récréatives comme le ski, avec une grande variabilité de réponses, allant de la fuite (Stankowich, 2008) à des phénomènes plus complexes comme le changement de distribution ou la baisse du taux de reproduction (Phillips & Alldredge, 2000). Or ces dernières décennies, la problématique du dérangement est devenue un vrai enjeu de gestion, en raison du nombre toujours plus important de personnes qui parcourent les espaces naturels (Balmford *et al.*, 2009). En zone de montagne, le développement des

infrastructures (e.g. routes, hôtellerie) et du matériel technique pour la randonnée, ou encore de l'engouement pour le « trail », a notamment facilité la venue d'un public de plus en plus varié (touristique et sportif). C'est dans ce contexte qu'a été étudiée la réponse comportementale d'une population de chamois face à l'activité de randonnée en milieu de montagne.

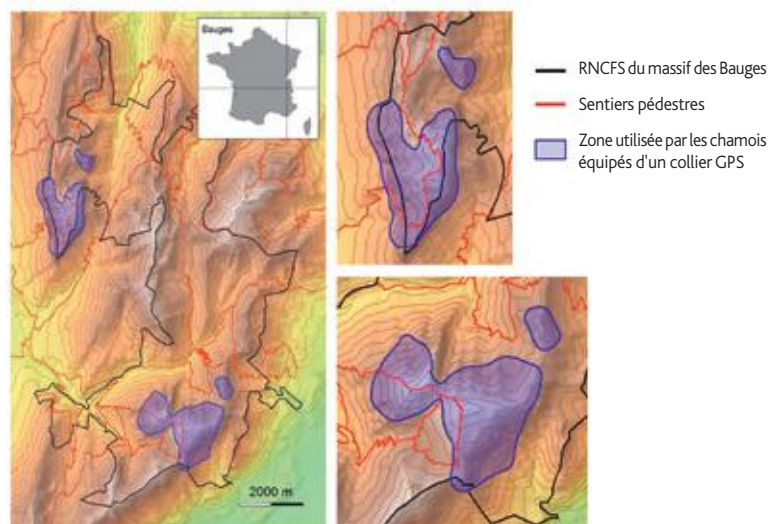
Les mouvements de 72 chamois femelles et leurs vitesses de déplacement vis-à-vis du sentier de randonnée ont été analysés

La population de chamois de la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) du massif des Bauges (Savoie et Haute-Savoie) est suivie depuis plus de trente ans par l'ONCFS. Cette population est chassée à l'approche, un mode de chasse supposé être parmi les moins dérangeants pour les animaux. Les nombreux sentiers parcourant les 5 200 hectares de la réserve donnent accès aux alpages où résident les animaux durant l'été (*figure 1*). Entre 2004 et 2013, 72 chamois femelles ont été

L'homme, un prédateur pas comme les autres

Parmi les prédateurs, l'homme tient une place particulière car son statut vis-à-vis de la faune change selon son activité. Il peut en effet être un prédateur lorsqu'il chasse, ou ne représenter aucun risque direct pour la faune lorsqu'il se comporte en simple randonneur. Pourtant, de nombreux animaux adoptent des comportements anti-prédateurs en présence d'un humain quelle que soit l'activité qu'il pratique : on parle alors de risque de dérangement (Frid & Dill, 2002). De plus, contrairement à celles des prédateurs naturels, les activités humaines sont beaucoup plus prévisibles dans l'espace et dans le temps. Elles sont généralement concentrées la journée et absentes la nuit, et, pour certaines, limitées à certains éléments du paysage (par exemple les chemins de randonnée). Cette prévisibilité offre aux animaux la possibilité de mettre en place des réponses complexes, combinant réactions immédiates face au danger et réactions différées lorsque ce même danger a disparu (par exemple le report nocturne

Figure 1 Réseau de sentiers et distribution des chamois équipés d'un collier GPS (n = 72) dans la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) du massif des Bauges.



capturées sur les alpages à l'aide de filets tombants et équipées d'un collier GPS. Les localisations de ces animaux ont ensuite été enregistrées toutes les vingt minutes pendant 24 heures, différents jours de la semaine (753 jours de suivi au total).

Pour chacune des localisations ainsi récoltées, la distance au sentier de randonnée a été mesurée. La probabilité pour les chamois de faire un mouvement vers le sentier, ou au contraire en sens opposé, a ensuite été calculée en fonction de la distance dont ils en étaient éloignés initialement (voir la figure 1 page 32). Les vitesses d'approche ou d'éloignement ont aussi été utilisées pour caractériser la perception par les chamois des risques encourus vis-à-vis des sentiers et des randonneurs.

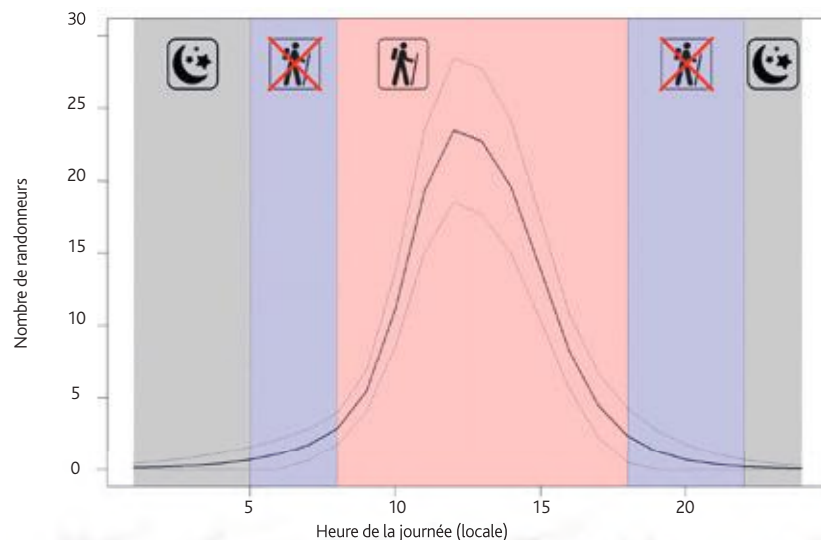


▲ Vue d'un filet tombant prêt à être déclenché (surnommé « cham'arche » - Jullien et al., 2001).

Une fréquentation touristique estivale très soutenue sur les sentiers...

Parallèlement au suivi GPS des chamois, la fréquentation horaire des alpages par les randonneurs a été estimée à l'aide d'observations directes, complétées par deux dispositifs d'éco-compteurs placés sur les principaux accès. Ainsi, les randonneurs sont généralement présents sur les alpages entre 8 et 18 heures (heure locale), avec une fréquentation journalière moyenne de 162 personnes pendant la période estivale. Trois périodes contrastées de fréquentation ont pu être identifiées, afin de confronter les mouvements des chamois avec le niveau de présence des randonneurs (figure 2) : tout d'abord la journée sans randonneur (entre 5 et 8 heures et entre 18 et 22 heures), correspondant à la période où les animaux

Figure 2 Estimation du nombre de randonneurs présents sur les alpages. La période grise correspond à la nuit, la rouge à celle avec randonneurs et la bleue à la période de jour sans randonneur.



▼ Pour cette étude, 72 chamois femelles ont été équipées d'un collier GPS. La couleur et le sigle du collier permettent d'identifier l'animal à distance.





© M. Cornillon

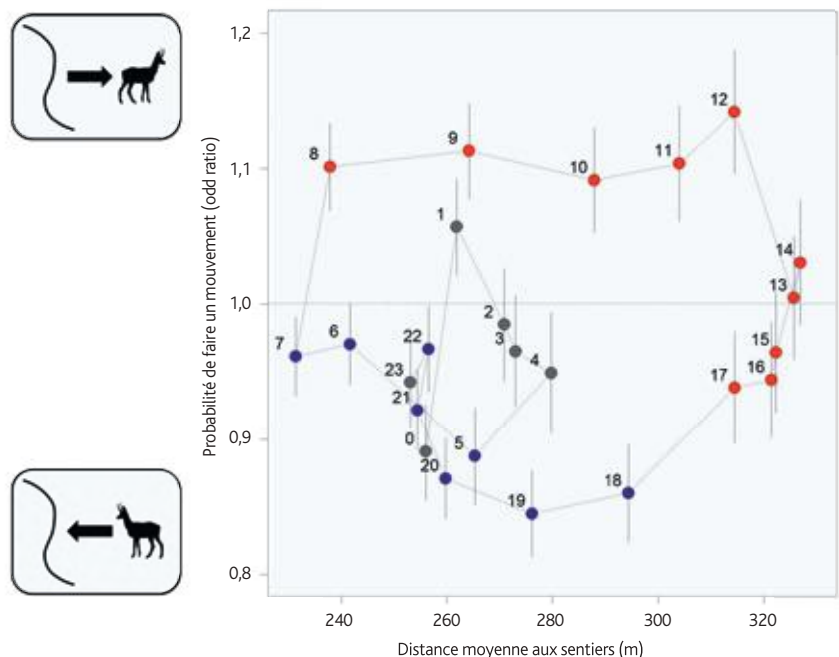
▲ Dès l'arrivée des premiers randonneurs, les chamois s'éloignent des sentiers pour n'y revenir qu'en fin d'après-midi, une fois la quiétude revenue sur les alpages.

sont seuls sur l'alpage pendant les heures diurnes ; ensuite la journée avec randonneurs (8 heures à 18 heures), lorsque le dérangement est supposé important ; et enfin la nuit, qui correspond à une période de plus faible activité pour les chamois et sans présence humaine.

Les chamois s'approchent ou s'éloignent des sentiers en fonction de la fréquentation des randonneurs

Nos analyses démontrent que les chamois synchronisent leurs mouvements en fonction de la dynamique de fréquentation des randonneurs (figure 3). Ainsi, ils sont présents près des sentiers durant la nuit et en début de journée. À partir de 8 heures du matin, lorsque les premiers randonneurs arrivent sur l'alpage, les chamois s'éloignent des sentiers. Ces mouvements en direction opposée aux sentiers perdurent jusqu'à ce que les animaux soient suffisamment loin. Tant que les randonneurs sont présents, les chamois restent éloignés ; ce n'est qu'à partir de 17 heures qu'ils se rapprochent à nouveau des sentiers. L'ensemble des mouvements forme ainsi un cycle circadien de l'utilisation

Figure 3 Comportement circadien des animaux vis-à-vis du sentier. Probabilité (moyenne et erreur standard) pour un chamois de s'éloigner (> 1) ou de se rapprocher (< 1) d'un sentier en fonction de la distance moyenne au sentier. La période grise correspond à la nuit, la rouge à la période du jour avec randonneurs et la bleue sans randonneurs.



de l'espace, qui dépend directement du cycle journalier de fréquentation de l'alpage. La présence des randonneurs a ainsi un effet répulsif sur les animaux, comme on pouvait s'y attendre ; mais il semble surtout que les premiers randonneurs sont les plus dérangeants. Ce résultat corrobore ceux trouvés dans les études d'effarouchement sur le comportement de fuite (Gander & Ingold, 1997). Le rythme circadien des mouvements des chamois s'explique donc plus vraisemblablement par la présence de randonneurs que par leur nombre sur les sentiers.

En période estivale, les sentiers sont fréquentés tous les jours (sauf par mauvais temps), ce qui renforce le caractère prédictif de ce dérangement. Les chamois peuvent ainsi percevoir quand (en général autour de 8 heures) et où (sur le sentier) les randonneurs surviennent dans leur environnement. Le rythme circadien de dérangement serait donc d'autant plus marqué en cette période. Cette prédictibilité pourrait permettre aux chamois de compenser les effets négatifs du dérangement pendant les heures fréquentées par une suractivité d'alimentation pendant les heures calmes (crépuscule et nuit), comme cela a été observé chez le mouflon (Marchand *et al.* 2014 ; Marchand *et al.*, 2015).

Au vu de cette prédictibilité, nous aurions pu nous attendre à un phénomène d'habituation, à savoir une atténuation (voire disparition) des réponses comportementales face à un stimulus répété (Bejder *et al.*, 2009). Cela fait en effet de nombreuses années que les alpages du massif des Bauges sont arpentés par les randonneurs. Néanmoins, il ne semble pas ici que ce phénomène agisse car les animaux ont mis en place une stratégie d'évitement du dérangement calée sur l'activité humaine. Cette absence

d'habituation pourrait s'expliquer par le fait que la quasi-totalité de la population est chassée durant l'automne. Aux yeux des chamois, l'homme aurait ainsi conservé son statut de prédateur. En outre, notre étude ne porte que sur les femelles, lesquelles sont accompagnées de leur jeune à cette période de l'année ; ce qui est à même de maintenir, voire exacerber, leur comportement anti-prédateur.

Le principe de précaution vu par le chamois

La vitesse de déplacement des chamois est elle aussi dépendante du dérangement par les randonneurs. Les animaux se déplacent d'autant moins vite qu'ils se rapprochent d'un sentier (*figure 4*). Ainsi, la vitesse de déplacement en direction du sentier diminue d'environ 5 % quand un chamois s'en approche de 100 mètres. Ce ralentissement pourrait être interprété comme un comportement plus précautionneux manifesté par des animaux s'approchant d'une zone à risque. Il est important de noter que cette différence de vitesse s'observe quelle que soit la période de la journée, c'est-à-dire même la nuit, et le jour en l'absence de randonneur, sur les zones d'études. *A contrario*, les mouvements en sens opposé au sentier se font à la même vitesse quelle que soit la distance à celui-ci. À partir d'une certaine distance (900 mètres environ), l'effet du sentier sur la vitesse de déplacement s'estompe complètement. Ces résultats montrent sans ambiguïté que les chamois ont associé les sentiers au risque de rencontrer un « prédateur » et adoptent donc un comportement en conséquence. Cet impact des structures linéaires à l'aspect « banal » a aussi été montré chez d'autres ongulés (exemple : élan – Bartzke *et al.*, 2015)

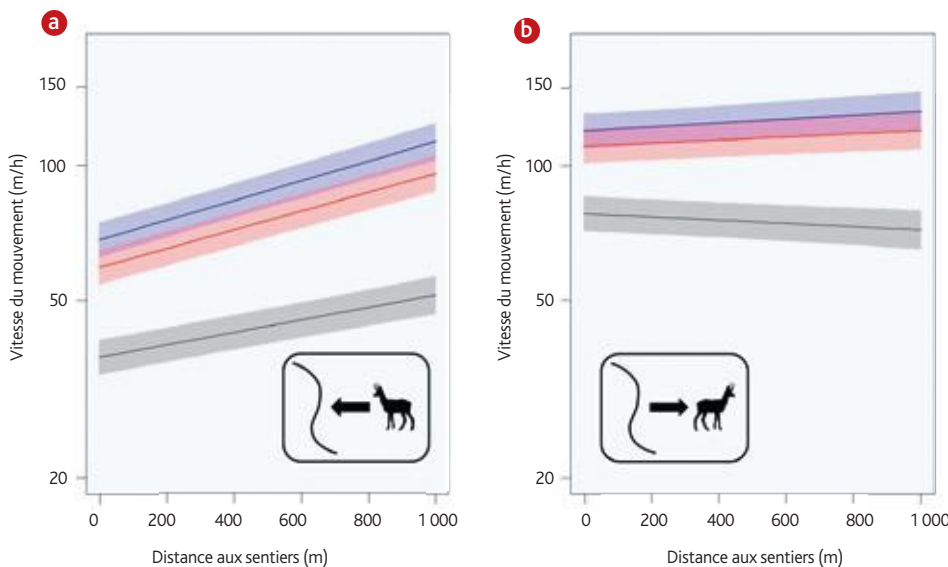
et chez les oiseaux (exemple : paruline couronnée – Harris & Reed, 2002).

Un lien entre mouvements et démographie qui reste encore à établir pour une prise en compte du dérangement dans les politiques de gestion

Cette étude à fine échelle démontre que la présence d'un sentier et de randonneurs dans le domaine vital d'un chamois (la surface utilisée par un animal pour remplir ses besoins vitaux) influence largement ses mouvements et son utilisation de l'espace. En revanche, rien ne prouve pour l'instant que cette réponse soit énergétiquement défavorable pour les individus et qu'elle puisse avoir des conséquences sur leur capacité à survivre ou à se reproduire. C'est la suite de l'histoire qu'il nous reste à écrire, et qui bénéficiera du développement de nouvelles technologies embarquées (accéléromètre) permettant d'estimer *in natura* le bilan énergétique des comportements observés. Nous avons néanmoins identifié sur nos zones d'études que le passage de sentiers à l'intérieur des habitats favorables à l'alimentation des chamois (pelouses à séslerie – Duparc, 2016) pouvait diminuer de près de 20 % la disponibilité alimentaire. Ainsi, une structure du paysage aussi facilement franchissable qu'un sentier pourrait avoir des conséquences démographiques inattendues chez cette espèce. Ces résultats soulignent aussi l'importance de continuer à mieux étudier les conséquences de ces structures linéaires anthropiques, afin d'apporter aux gestionnaires tous les éléments écologiques nécessaires pour l'aménagement des territoires (Marchand *et al.*, 2017).

Figure 4 Vitesse moyenne de déplacement des chamois sur 20 mn lorsqu'ils s'approchent **a** ou qu'ils s'éloignent **b** du sentier en fonction des 3 périodes de la journée.

La période grise correspond à la nuit, la rouge à celle avec randonneurs et la bleue à la période de jour sans randonneur.



Remerciements

Ce travail est issu d'une collaboration de confiance sur le long terme entre l'ONCFS, le Laboratoire d'écologie alpine, le Parc naturel régional du massif des Bauges et, plus récemment, le Laboratoire EDYTEM. Cet article est l'occasion de remercier l'ensemble des techniciens, ingénieurs, chercheurs,

stagiaires et bénévoles qui ont permis l'acquisition et le traitement de l'ensemble des données essentielles à la recherche sur les grands ongulés du massif des Bauges. Nous tenons à remercier en particulier Jean-Michel Jullien pour ses 25 années de carrière consacrées à la RNCFS des Bauges.

Pour en savoir plus

- ▶ Duparc, A. 2016. Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines : impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne (disponible sur www.theses.fr).

Bibliographie

- ▶ Balmford, A., Beresford, J., Green, J., Naidoo, R., Walpole, M. & Manica, A. 2009. A Global Perspective on Trends in Nature-Based Tourism. *PLoS Biol* 7:e1000144.
- ▶ Bartzke, G.S., May, R., Solberg, E.J., Rolandsen, C.M. & Røskaft, E. 2015. Differential barrier and corridor effects of power lines, roads and rivers on moose (*Alces alces*) movements. *Ecosphere* 6: 1-17.
- ▶ Bejder, L., Samuels, A., Whitehead, H., Finn, H. & Allen, S. 2009. Impact assessment research: use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli. *Marine Ecology Progress Series* 395: 177-485.
- ▶ Frid, A. & Dill, L.M. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6: 1-16.
- ▶ Gander, H. & Ingold, P. 1997. Reactions of male alpine chamois *Rupicapra r. rupicapra* to hikers, joggers and mountainbikers. *Biological Conservation* 79: 107-109.
- ▶ Harris, R.J. & Reed, J.M. 2002. Behavioral barriers to non-migratory movements of birds. *Annales Zoologici Fennici* 39: 275-290.
- ▶ Jullien, J.-M., Pépin, G. & Marouze, E. 2001. La cham'arch, un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune sauvage* n° 254 : 16-21
- ▶ Le Saout, S., Martin, J.-L., Blanchard, P., Cebe, N., Mark Hewison, A.J.M., Rames, J.-L. & Chamaille-Jammes, S. 2015. Seeing a Ghost? Vigilance and Its Drivers in a Predator-free World. *Ethology* 121: 1-10.
- ▶ Lima, S.L. & Bednekoff, P.A. 1999. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *The American Naturalist* 153: 649-659.
- ▶ Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68(4): 619-640.
- ▶ Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. 2014. Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation* 177: 1-11.
- ▶ Marchand, P., Itty, C., Duhayer, J., Garel, M., Bourgoïn, G. & Dubray, D. 2015. Dérangements par le tourisme et la chasse : quelles réponses du mouflon ? Bilan de suivis par colliers GPS dans le massif du Caroux-Espinouse (34). *Faune sauvage* n°306 : 4-10.
- ▶ Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. 2017. Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology* 86: 371-383.
- ▶ Phillips, G.E. & Alldredge, A.W. 2000. Reproductive Success of Elk Following Disturbance by Humans during Calving Season. *The Journal of Wildlife Management* 64: 521-530.
- ▶ Sibbald, A.M., Hooper, R.J., McLeod, J.E. & Gordon, I.J. 2011. Responses of red deer (*Cervus elaphus*) to regular disturbance by hill walkers. *European Journal of Wildlife Research* 57: 817-825.
- ▶ Stankowich, T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141: 2159-2173.

- ▼ Les chamois ont associé les sentiers au risque de rencontrer un prédateur et adaptent leur comportement en conséquence. Il reste à mesurer si ces dérangements impactent la démographie de la population.

