

Ajustement des distances de fuite à l'homme chez *Marmota marmota*

Sandrine Louis et Michel Le Berre

Résumé : La distance de fuite est une mesure quantitative de la réaction et de la réponse d'un animal à une perturbation ou un prédateur. Les distances de fuite semblent varier avec la taille des groupes, la distance au terrier, et la direction de l'approche par le prédateur. Nous suggérons que d'autres facteurs peuvent influencer les distances de fuite, tels que la fréquence des interactions, la présence de chien avec l'expérimentateur, la présence de jeunes dans le groupe, la période de la journée, le nombre d'animaux avec l'animal testé. Nous avons testé ces facteurs sur des marmottes alpines (*Marmota marmota*) et des marmottes bobacs (*Marmota bobac*). Les distances d'alerte et de fuite ainsi que les délais de sortie sont plus courts dans les groupes souvent soumis à des interactions et non chassés (*M. marmota*). La présence du chien avec l'expérimentateur provoque une augmentation des distances d'alerte et de fuite. La présence de marmottons à l'extérieur pendant l'expérience provoque une augmentation des distance d'alerte, de fuite et des délais de sortie. Les distances d'alerte et de fuite diminuent au cours de la journée. Les marmottes alpines émettent très peu de cris d'alarme vis-à-vis de l'homme. Ces résultats corroborent les hypothèses d'accoutumance des animaux sauvages aux interactions avec l'homme. Les marmottes ajustent leurs distances de fuite, ce qui leur permet de maintenir certains comportements malgré la présence humaine.

Abstract : Flight distance is the quantitative measurement of the reactivity and response of an animal to a disturber or predator. Flight distance seems to vary with group size, distance to shelter, and direction of predator approach. We suggest that other factors may influence flight distance, such as frequency of interactions, presence of a dog with the experimenter, presence of pups in the family group outside the burrows, time of day, and number of animals on the home range outside the burrows. We tested these factors on alpine marmots (*Marmota marmota*) and bobac marmots (*Marmota bobac*). Alert and flight distances and exit delays are shorter in groups with frequent interactions and in nonhunted groups (*M. marmota*). The presence of a dog with the experimenter increased alert and flight distances. The presence of pups outside the burrows during the experiment caused an increase in alert and flight distances and in exit delays. Alert and flight distances decreased during the day. A positive correlation was found between alert and flight distances. Alpine marmots emit very few alarm calls in response to the presence of humans. These results correlated with the hypothesis of accommodation of wildlife to human interactions. Marmots adjust their flight distance, which enables them to maintain certain behaviours in spite of the presence of humans.

Introduction

Les marmottes alpines (*Marmota marmota*) et les marmottes bobacs (*Marmota bobac*) sont des rongeurs sédentaires, diurnes et vivant en groupes familiaux. Leur activité journalière se déroule sur leur domaine vital (Perrin et al. 1993). Les animaux évitent souvent les prédateurs ou une source de perturbation en utilisant des refuges ou des terriers. Pour affourager ou pour d'autres comportements, ils doivent quitter la protection de l'abri. Le risque de prédation peut altérer les comportements en réduisant le temps alloué à ce comportement ou en changeant les modalités. Lorsqu'un animal aperçoit une source de perturbation ou un prédateur, il va avoir un comportement lui permettant de survivre. Soit il se fige (« freeze ») (Gabrielsen et al. 1985;

Joshua et Johnsingh 1994; Klump et Shalter 1984; Kovacs et Innes 1990) soit il fuit. Le « freezing » est relativement peu observé chez les animaux sauvages adultes. Le plus souvent, il est utilisé par les jeunes ongulés ou par les oisillons au nid. Le concept de distance de fuite (« Fluchtdistanz ») a été formulé par Hediger (1934). Cette mesure quantitative de la réactivité et de la réponse est définie comme la distance à laquelle une personne peut s'approcher d'un animal sans causer sa fuite. Théoriquement, c'est le point d'intersection entre le « coût » lié à la fuite et le « coût » perçu du risque de prédation (Zehnter 1994), cependant, il est difficile de mesurer avec précision ces paramètres. Plus l'animal est farouche, plus la distance de fuite est grande et plus le temps perdu pour d'autres comportements est grand. La distance de fuite peut varier saisonnièrement, en fonction du statut reproducteur ou nutritionnel de l'individu, du type d'habitat, des caractéristiques individuelles (Rowe-Rowe 1974) de la direction du prédateur (Kramer et Bonenfant 1997) de la distance entre l'animal et le plus proche terrier, ou la taille du groupe dans lequel il affourage (Cederna et Lovari 1985; Burger et Gochfeld 1992; De Ruiter 1986; Jarman 1987; Pettit et Bildstein 1987).

Nos hypothèses sont que les marmottes qui détectent souvent des promeneurs ou des prédateurs peuvent s'accoutumer à cette présence. Cette accoutumance doit s'accompagner

Reçu le 8 avril 1999. Accepté le 15 novembre 1999.

S. Louis¹ et M. Le Berre. Laboratoire de Biométrie et biologie évolutive, UMR 5558, Equipe de Socioécologie et conservation, Bâtiment 403, Université Claude-Bernard (Lyon I), 43, Boulevard du 11 Novembre 1918, F-69623 Villeurbanne Cédex, France.

¹Auteur correspondant (adresse électronique : louis-s@cons-dev.univ-lyon1.fr).

d'une distance de fuite plus courte. Nous avons déterminé les divers facteurs qui influencent les distances d'alerte et de fuite chez les marmottes alpines. Nous testons la prédiction selon laquelle les marmottes accoutumées à l'homme ne le considèrent plus comme un prédateur, et de ce fait, réduisent considérablement leur distance de fuite.

Méthodes

Site d'étude

Le premier site d'étude est localisé à Aussois, dans les Alpes Françaises à 2200 m d'altitude. Du 15 juin au 15 septembre 1996, 1997 et 1998, l'observateur a effectué les expériences suivantes, sur quatre groupes : (1) un groupe soumis à une faible pression touristique et cynégétique; (2) un groupe soumis à une faible pression touristique et pression cynégétique nulle (Parc National de la Vanoise); (3) un groupe soumis à une forte pression touristique et faible pression cynégétique; (4) un groupe soumis à une forte pression touristique et pression cynégétique nulle.

En 1997, 15 jours d'observation ont été effectuées sur *M. bobac* en république Tchouvache, en Russie centrale à 500 m d'altitude. Ces marmottes sont encore chassées de façon plus intense qu'en France (Louis 1999). L'historique des pressions touristiques et cynégétiques des sites d'étude a été détaillé précédemment (Louis 1999).

Marmota marmota et *M. bobac* ont les mêmes rythmes d'activités durant la période d'étude considérée. Les expériences ont été réalisées dans les mêmes conditions et réparties aléatoirement dans la journée. Les distances d'alerte, de fuite, et délais de sortie seront mesurées de la façon suivante. Lorsqu'une marmotte a été localisée en dehors de son terrier, l'observateur commence à marcher en sa direction et les éléments suivants sont notés : la date, afin de déterminer l'effet de la saison et l'habitation des marmottes au cours du temps; la période de la journée selon trois périodes définies par le rythme de la marmotte et l'activité touristique (entre 7 et 11 h, entre 11 et 16 h et, enfin, entre 16 et 21 h); la pression de chasse (existante ou pas, selon les renseignements de l'association de chasse du site); le nombre de marmottes de ce groupe en dehors des terriers; la nature du terrier le plus proche : principal, secondaire, abri; la distance entre la marmotte et le terrier dans lequel elle se réfugie, en mètres; la modalité de la pente : faible, moyenne, forte; la présence ou absence de marmottons dans ce groupe et en dehors des terriers; l'activité de la marmotte testée sur le domaine vital; la position de l'expérimentateur dans le domaine vital par rapport à la marmotte et par rapport au relief : dessous (visibilité forte), côté (visibilité parfois cachée) ou dessus (visibilité faible, surprise de la marmotte testée); si la marmotte testée émet un cri d'alarme; la surprise : parfois, la marmotte est cachée par le relief. Elle n'aperçoit l'expérimentateur qu'à une distance très courte. En général, dans ce cas, la distance d'alerte est égale à la distance de fuite.

Trois cent vingt tests ont été conduits sur *M. marmota*, par l'expérimentateur seul et soixante tests par l'expérimentateur accompagné d'un chien dans les groupes hors Parc de la Vanoise. Vingt-deux tests ont été conduits sur *M. bobac*, par un expérimentateur. Pour une expérience donnée, l'individu est testé une fois aléatoirement dans la journée, et n'est pas retesté dans la même journée. Une semaine au moins sépare chaque expérience. Les données sont donc indépendantes.

Lorsque la marmotte testée lève la tête, regarde dans la direction de l'observateur, et modifie son comportement en cours, la distance entre la marmotte et l'observateur est mesurée à l'aide d'un télémètre à laser (Bushnell). C'est la distance d'alerte (DA) mesurée en mètres. L'observateur continue de marcher en direction de la marmotte. La distance de fuite (DF), en mètres, est la distance à partir de laquelle la marmotte commence à fuir et à se réfugier

dans son terrier. La durée entre le moment où la marmotte pénètre dans son terrier et celui où son museau apparaît à l'ouverture constitue le délai de sortie (DS). Il est mesuré en secondes.

Analyses statistiques

Des tests non paramétriques sont utilisés pour comparer les situations. La valeur du seuil de rejet a été choisi à 0,05. Pour tous les tests, la statistique a été calculée avec correction pour les rangs ex-aequo. Les distances d'alerte et de fuite et les délais de sortie des groupes familiaux soumis ou non à la pression anthropique, sont comparés en distinguant les réponses à l'expérimentateur seul ou accompagné d'un chien grâce à des tests de Mann-Whitney (MW).

Un test de Kendall a été utilisé pour tester la corrélation entre la distance d'alerte, la distance de fuite et la distance au terrier.

Un modèle linéaire généralisé (Logiciel Glim) a été utilisé pour déterminer les effets de chaque élément noté durant les expériences sur tous les groupes confondus. Le modèle linéaire généralisé permet de prendre en compte différents éléments influençant une variable. Pour cela, nous construisons un modèle additif basé sur la loi normale, comportant outre la moyenne générale μ de la variable, l'ensemble des effets des facteurs considérés à travers leurs différentes modalités, ainsi que toutes les interactions doubles de ces différents facteurs. Ce modèle complet explique le mieux les variations de la variable étudiée : il est assorti d'une déviance minimale. L'étape suivante consiste à tester, dans une analyse descendante pas à pas, chaque terme du modèle par sa soustraction au modèle complet précédent. Le test de Fisher permet de comparer les variances des deux modèles consécutifs; s'il s'avère significatif, le facteur (ou l'interaction entre plusieurs facteurs) explique pour une part non négligeable les variations de la variable. Dans ce cas, le modèle le plus complet des deux est retenu; en cas de non significativité, c'est le modèle le plus simple qui peut être conservé (Baker et Nelder 1978). Lorsqu'un modèle est retenu, des tests de MW peuvent être utilisés pour préciser les résultats.

Émissions sonores

Un modèle linéaire généralisé permettra de mettre en évidence les éléments influençant la fréquence des émissions sonores. Des tests de χ^2 et de MW permettront d'affiner les résultats.

Résultats

Marmota marmota

Les distances d'alerte, de fuite et les délais de sortie de *M. marmota* et *M. bobac* sont représentées sur la fig. 1. Les distances d'alertes des groupes soumis à une pression touristique faible sont significativement supérieures à celles des groupes soumis à une forte pression anthropique (MW, $Z = 10,2$; $n_1 = 130$; $n_2 = 125$; $P < 0,05$).

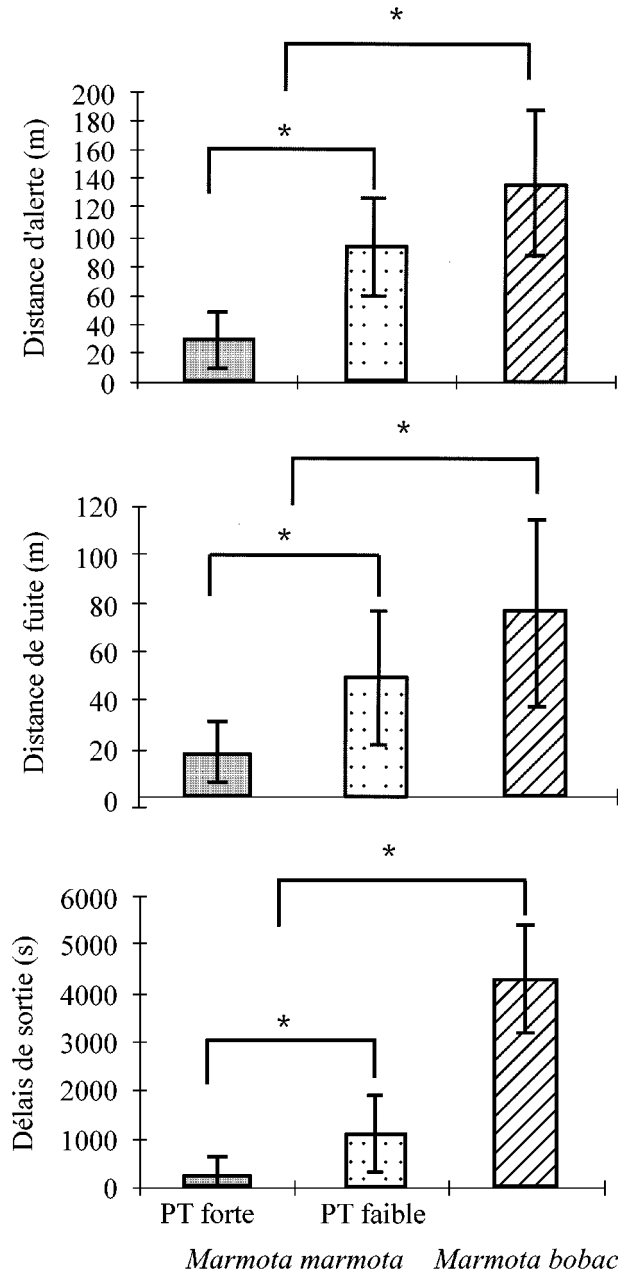
Les distances de fuite des groupes soumis à une pression touristique faible sont significativement supérieures à celles des autres groupes (MW, $Z = 9,8$; $n_1 = 174$; $n_2 = 148$; $P < 0,05$).

Les délais de sortie des groupes soumis à une pression touristique faible sont également significativement supérieurs à ceux des groupes soumis à une pression touristique forte (MW, $Z = 5$; $n_1 = 94$; $n_2 = 61$; $P < 0,05$).

La distance d'alerte est corrélée positivement et significativement à la distance de fuite (Kendall, $Z = 16,83$; $P < 0,05$).

Les distances d'alerte et de fuite de la marmotte bobac sont significativement plus élevées (MW, $Z = 3,5$; $n_1 = 16$; $n_2 = 125$; $P < 0,05$ et $Z = 3,1$; $n_1 = 19$; $n_2 = 148$; $P < 0,05$). Les délais de latence de *M. bobac* sont significativement

Fig. 1. Distances moyennes d'alerte, de fuite et délais de sortie moyens de *Marmota marmota* soumises à de fortes ou de faibles pressions touristiques (PT) et de *Marmota bobac*. Les distances et délais pour *M. marmota* et *M. bobac* ne sont pas statistiquement différents selon l'heure de la journée, leurs moyennes peuvent donc être représentées sur la même figure. *, différence significative entre les échantillons comparés (seuil 0,05).



plus élevés que ceux de *M. marmota* (MW, $U = 2,2$; $n_1 = 2$; $n_2 = 61$; $P < 0,05$).

Éléments influençant les distances d'alerte, de fuite et les délais de sortie

Le modèle linéaire généralisé a été appliqué sur tous les groupes confondus, c'est pourquoi certaines valeurs décrites précédemment peuvent être légèrement modifiées. Le modèle a permis de mettre en évidence quatre éléments influant sur les distances de fuite, d'alerte et les délais de sortie de

M. marmota : la présence ou absence de chien avec l'expérimentateur (Glim, $F = 16,8$; ddl = 1, 400; $P < 0,05$), l'heure (Glim, $F = 3,5$; ddl = 2, 399; $P < 0,05$), la nature du groupe (fréquentation touristique faible ou forte) (Glim, $F = 77,5$; ddl = 1, 400; $P < 0,05$) et la présence ou absence de marmottons (Glim, $F = 13,3$; ddl = 1, 400; $P < 0,05$). Les facteurs suivants : période de l'année, pression de chasse, distance au terrier, nature du plus proche terrier, pente et position de l'expérimentateur n'ont pas d'effet significatif sur les distances d'alerte, de fuite et les délais de sortie des marmottes testées.

La significativité de l'effet de la nature du groupe est expliquée par la différence de fréquentation touristique, car, comme le montre le modèle linéaire généralisé, l'effet de la fréquentation cynégétique n'est pas significatif (tableau 1).

Le modèle retenu est donc $\lambda = \mu + \text{groupe}$.

Pour les autres facteurs, seul le modèle retenu sera donné en fonction de l'analyse et des résultats donnés précédemment.

La présence du chien

Le modèle retenu est $\lambda = \mu + \text{chien}$.

La présence d'un chien avec l'expérimentateur provoque une augmentation significative de la distance d'alerte (60 m) pour les groupes confrontés à forte fréquentation touristique (MW, $U = 748$; $Z = 2,5$; $n_1 = 79$; $n_2 = 28$; $P < 0,05$), mais il n'existe pas de différence significative pour les groupes confrontés à une fréquentation touristique faible. La distance de fuite augmente de 24 à 47 m lorsque l'expérience est pratiquée avec un chien pour les groupes confrontés à forte fréquentation touristique (MW, $U = 1413$; $Z = 3,6$; $n_1 = 174$; $n_2 = 28$; $P < 0,05$), mais elle ne varie pas pour les groupes familiaux confrontés à une faible fréquentation touristique. Les délais de sortie ne sont pas significativement différents que l'expérience soit menée avec ou sans chien (fig. 2). La présence du chien avec l'expérimentateur provoque donc l'alerte et la fuite de la marmotte à des distances plus grandes.

Période de la journée

Le modèle retenu est $\lambda = \mu + \text{heure}$.

La distance d'alerte diminue au cours de la journée (fig. 3). Trois périodes sont considérées, en interaction avec le patron d'activité : de 8 à 11, de 11 à 16, et de 16 à 20 h. Elle passe de 78 à 63 et à 58 m au cours de ces trois périodes (Kruskal-Wallis, $H = 12,2$; ddl = 2; $P < 0,05$). La distance de fuite elle, ne diminue pas significativement. Elle reste de 41 m. Le délai de sortie ne diminue pas non plus de manière significative. Il est de 16 min environ.

Présence de marmottons

Le modèle retenu est $\lambda = \mu + \text{marmottons}$.

La distance d'alerte est de 50 m lorsqu'il n'y a pas de marmottons dans le groupe et de 75 m en leur présence. Les distances de fuite sont de 29 m sans les marmottons et de 47 m en leur présence. Enfin, les délais de sortie sont de l'ordre de 10 min sans les marmottons et de 21 min en leur présence. Les distances d'alerte, de fuite et les délais de sortie sont significativement plus importants lorsque les marmottons sont présents dans le groupe (fig. 4) (MW, $U = 8840$; $Z = 4,8$; $n_1 = 120$; $n_2 = 217$; $P < 0,05$; $U = 12126$; $Z = 5,5$; $n_1 = 135$; $n_2 = 265$; $P < 0,05$ et $U = 2946$; $Z = 3,9$; $n_1 = 76$; $n_2 = 117$; $P < 0,05$ respectivement).

Tableau 1. Modèle linéaire généralisé.

Modèle	ddl	F	P
(1) $\lambda = \mu + \text{groupe} + \text{chasse} + \text{groupe} \times \text{chasse}$	398	—	—
(2) $\lambda = \mu + \text{groupe} + \text{chasse} + \text{groupe} \times \text{chasse}$	399	3,91	ns
(2) contre (1) : effet de l'interaction groupe \times chasse			
(3) $\lambda = \mu + \text{groupe}$	400	3,36	ns
(3) contre (2) : effet chasse			
(4) $\lambda = \mu$	401	77,500	*
(4) contre (3) : effet groupe			

Nota : λ , moyenne estimée de la distance de fuite; μ , moyenne observée de la distance de fuite; ddl, degré de liberté; F, variable de Fisher; P, probabilité de rejet de l'hypothèse nulle.

*Le rejet de l'hypothèse nulle au seuil 0,05.

Fig. 2. La présence du chien avec l'expérimentateur provoque une augmentation des distances d'alerte et de fuite moyennes de *M. marmota* soumise à une forte pression touristique (PT). Elle n'entraîne aucune variation des délais de sortie. *, différence significative entre les échantillons comparés (seuil 0,05).

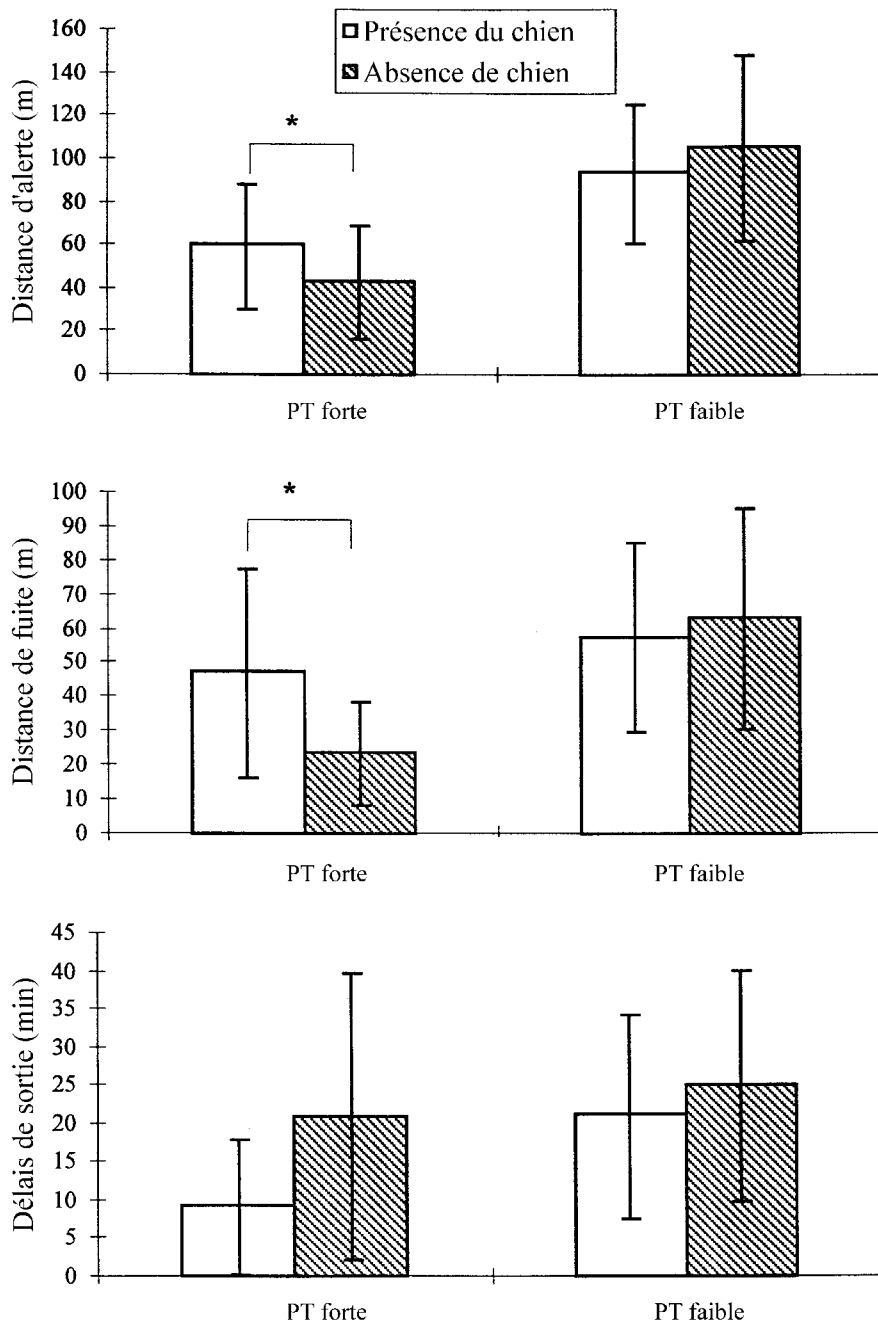
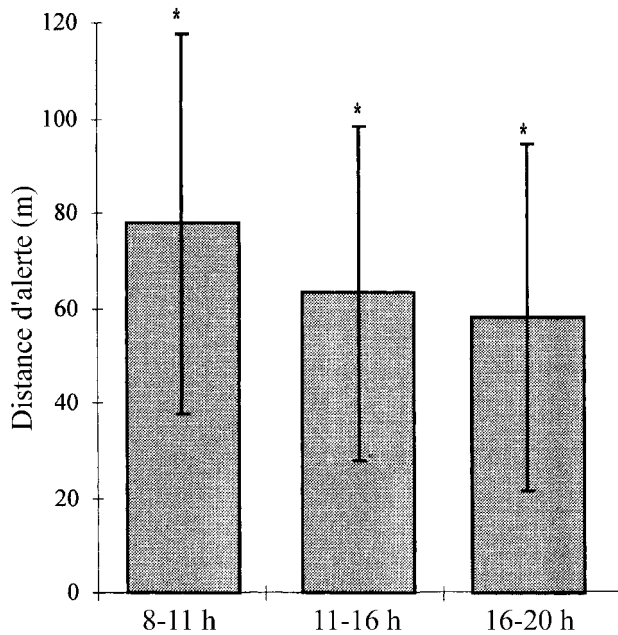


Fig. 3. Au cours de la journée, les distances d'alerte de *M. marmota* diminuent significativement. *, différence significative entre les échantillons comparés (seuil 0,05).



Le modèle linéaire généralisé n'a révélé aucun facteur influant sur les distances de fuite de *M. bobac*.

Variables influant sur les distances de fuite

Marmota marmota

Il n'y a pas de corrélations significatives entre la distance d'alerte ou la distance de fuite et la distance au terrier. Cependant, il y a une corrélation significative positive entre la distance de fuite et la distance au terrier, lorsque les cas où la distance au terrier est égale à zéro sont supprimés (Kendall, $Z = 2,7$; $P < 0,05$).

Il n'y a pas de corrélation entre la distance de fuite et les différents autres facteurs tels que direction, pente et type de terrier.

Marmota bobac

Il n'y a aucune corrélation significative entre les différents paramètres des distances de fuite.

Étude des émissions sonores

Marmota marmota

Le nombre de *M. marmota* testées pour les distances de fuite qui émettent un ou plusieurs cris est de 32 sur 345 tests (9%). Cette fréquence est significativement plus faible que la distribution aléatoire attendue (50%) ($\chi^2 = 149,5$; ddl = 1; $P < 0,05$). Le nombre de marmottes qui crient lorsqu'elles sont testées en présence du chien est de 12 sur 65 cas (18%). La fréquence d'émissions sonores augmente significativement avec la présence du chien ($\chi^2 = 10,0$; ddl = 1; $P < 0,05$).

Plus le nombre de marmottes à l'extérieur des terriers est grand, plus le nombre de cris augmente lorsque la marmotte testée est surprise (Glim, $F = 2,8$; ddl = 9, 399; $P < 0,05$). Aucun autre élément (heure, saison, groupe, pente, etc.) ne modifie la fréquence d'émissions sonores.

La nature des cris (uniques, répétés ou multiples) ne dépend pas de la distance à laquelle le dérangement est perçu ou de l'effet de surprise.

Marmota bobac

Le nombre de marmottes bobacs qui crient lors des 12 tests est 6. Lorsque la marmotte crie, sa distance de fuite est de 48,3 m. Elle est significativement plus faible que lorsqu'elle ne crie pas (121,4 m) (MW, $U = 3,3$; $n_1 = 7$; $n_2 = 12$; $P < 0,05$). La nature des cris ne dépend pas de la distance du dérangement ni de l'effet de surprise.

Discussion

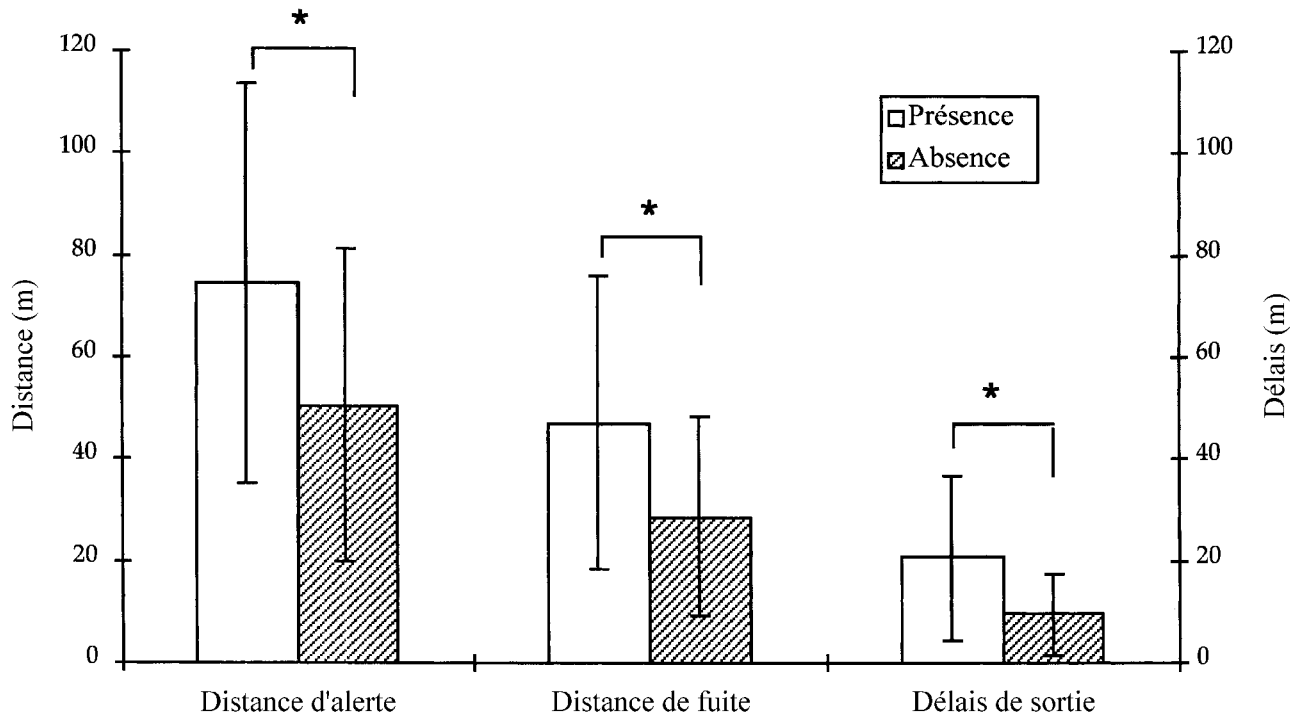
Nous avons vérifié l'hypothèse que la marmotte alpine ajuste sa distance de fuite en fonction de son degré d'habituation et de la fréquence de passage des promeneurs. En ajustant ainsi sa distance de fuite, la marmotte alpine continue à s'alimenter en présence de promeneurs sur le sentier. En effet, comme nous l'avons montré dans une étude précédente, les durées d'affouragement ne sont pas différentes entre les quatre groupes testés (Louis 1999). Comme le laissait supposer notre hypothèse, les distances de fuite, d'alerte et les délais de sortie diminuent dans les groupes soumis à une forte pression touristique. Chez la marmotte, face à un danger ou un prédateur, le comportement choisi entre l'immobilisation et la fuite est toujours la fuite. L'immobilisation est utilisée en général par des animaux qui n'ont pas de terrier ou qui se trouvent déjà dans leur nid, pour éviter d'attirer l'attention. Les marmottes ne diminuent pas leur distance de fuite en restant figées face au danger potentiel. Au contraire, elles ne prennent plus en compte la présence des promeneurs sur le sentier puisque ce dernier, si elles se positionnent au centre leur domaine vital (Louis 1999), se trouve au delà de la distance de fuite.

La distance d'alerte est corrélée à la distance de fuite, ce qui veut dire que l'habituation se fait à deux niveaux. En effet, les marmottes habituées auraient pu avoir la même distance d'alerte que celles non habituées pour repérer le mouvement d'une autre espèce sur le sentier, et une distance de fuite plus petite, lorsqu'elles auraient intégré l'absence de risque. Mais l'habituation se fait dans les deux sens, c'est-à-dire que la présence des promeneurs sur le sentier n'implique pas forcément un arrêt du comportement (alerte) pour l'observation. La marmotte ajuste son comportement de fuite au cours de la journée, car les distances de fuite diminuent également avec le temps. En fin de journée, lorsque le nombre de promeneurs est le plus important, les marmottes sont malgré tout actives. Elles affouragent même en présence de nombreux promeneurs sur le sentier grâce à cette diminution de la sensibilité au stimulus, qui leur permet d'ajuster encore les distances limites de fuite.

Nous avons mis en évidence une corrélation positive entre la distance de fuite et la distance au terrier lorsque cette dernière est différente de zéro. Ce résultat est en accord avec la régression linéaire positive trouvée par Kramer et Bonenfant (1997). Il est probable que les marmottes adoptent un équilibre entre la distance au chemin, la distance au terrier, et la prise de nourriture la plus énergétique (Holmes 1984).

Les délais de sortie des individus des groupes soumis à une forte pression touristique sont moins importants que ceux des autres groupes, ce qui permet à la marmotte de

Fig. 4. La présence de marmottons d'un même groupe familial à l'extérieur des terriers pendant l'expérience entraîne une diminution des distances d'alerte, de fuite et des délais de sortie de *M. marmota*. *, différence significative entre les échantillons comparés (seuil 0,05).



ressortir plus rapidement après avoir fui. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés par Neuhaus et al. (1993) et Gibault (1994).

Certaines caractéristiques des interactions peuvent influencer le comportement immédiat des marmottes.

Présence du chien

Les distances d'alerte, de fuite et les délais de sortie augmentent lorsque l'expérimentateur est accompagné d'un chien. Les principaux prédateurs de *M. marmota* sont l'aigle (*Aquila chrysaetos*) et le renard (*Vulpes vulpes*). Nous pouvons supposer que, étant donné leur aspect physique, les chiens peuvent être considérés comme des prédateurs par les marmottes. Cependant, le taux de prédation par les renards semble relativement faible sur les marmottes adultes (un seul cas de prédation sur un marmotton a été observé sur notre site en 3 ans). Mais les marmottes étaient fréquemment chassées et mangées par les chiens dans les années 1970, quand les agriculteurs montaient faire les fenaïsons ou garder les troupeaux en alpage. De nos jours, les chiens de berger sont plus rares sur le site d'étude. Les chiens semblent être considérés par les mouflons (*Ovis canadensis*) comme des prédateurs, alors que l'homme seul non. Ainsi, la présence de l'homme avec le chien entraîne une réaction moins importante que celle du chien seul, mais plus importante que celle d'un homme seul (McArthur et al. 1982). L'augmentation de la distance de fuite des marmottes, peut être expliquée non pas par le risque de prédation, mais plutôt par l'originalité et la rareté du passage et de la présence du chien. D'autre part, la présence du chien ne déclenche pas systématiquement l'émission de cri d'alarme, mais les 14 passages de renards observés en 3 ans ont toujours induit des émissions sonores.

L'homme est-il perçu comme un prédateur par la marmotte?

Les réactions de la marmotte alpine à l'homme et la faible pression cynégétique actuelle permettent d'émettre l'hypothèse que la marmotte ne considère plus l'homme comme un prédateur (Louis 1995). Les distances de fuite de *M. bobac*, encore chassée, sont supérieures à celles de *M. marmota*. Cependant, la pression de chasse n'a pas été mesurée en Russie, et cette différence peut provenir de facteurs génétiques. Nous ne pouvons donc pas conclure de façon rigoureuse sur le rôle de la pression cynégétique dans la diminution de la distance de fuite chez *M. marmota*. Il a été démontré chez d'autres espèces que la diminution de la chasse est déterminante pour l'habituation des animaux. Dans les endroits où la chasse est autorisée, la faune ne peut s'accoutumer à la présence humaine, car elle signifie une mort possible pendant les périodes de chasse. Par exemple, dans une même forêt, les cerfs (*Cervus elpahus*) mâles adultes portant des bois ont des distances de fuite plus importantes que les jeunes ou les femelles, car la pression de chasse est supérieure pour le trophée (Behrend et Lubeck 1968). La pression cynégétique paraît plus gênante car elle est irrégulière et imprévisible (Maublanc et al. 1991). Les espèces non chassées sont souvent plus habituées à la présence de l'homme. Perennou (1990) a montré que des oiseaux, dans certaines zones où ils sont chassés, ne se laissent pas approcher, alors qu'ils sont familiers là où ils ne le sont pas. De même, des chamois (*Rupicapra rupicapra*) présentent une distance de fuite moins importante dans les réserves où ils sont protégés (Blahout 1977). Les marmottes, comme la plupart des animaux vivant en société, les singes capucins (*Cebus olivaceus*) notamment (De Ruiter 1986), émettent des cris lorsqu'ils ont perçu un prédateur, ce qui prévient les

autres individus du groupe. Cette espèce a des cris différents pour les prédateurs aériens ou terrestres. Ainsi, prévenus par un cri d'alarme de prédation aérienne, les singes se plaquent au sol et regardent dans le ciel, alors qu'une alerte au léopard les fait grimper dans un arbre. Les marmottes ont également des cris différents pour les prédateurs terrestres et aériens (Hofer et Ingold 1984; Bassano et al. 1993), ce qui prouve qu'elles sont capables de les reconnaître. Les avis différents cependant sur les cris à l'intention de l'homme. Bassano trouve que les marmottes crient peu en présence de l'homme, ce qui a été vérifié dans notre travail, puisque seulement 9% des marmottes crient à notre approche. Selon Nesterova (1996) les marmottes bobacs crieraient à l'approche de l'homme, alors que les adultes ne crieraient pas à l'approche de lapins, chevreuils, et autres animaux non prédateurs. Nos résultats montrent que la probabilité que *M. bobac* crie est plus importante que pour *M. marmota* (36,8%). *Marmota bobac* est encore chassée, et ce fait peut expliquer les différences observées. Les émissions sonores sont donc liées à la perception par la marmotte du danger que peut représenter l'homme. Nos résultats sur les cris prouvent que les effets de la pression cynégétique ont probablement un impact très faible, ce qui entraîne une habituation plus importante. Nous pouvons donc conclure qu'à Aussois, *M. marmota* ne considère plus l'homme comme un prédateur potentiel.

Hypothèses sur l'utilisation des émissions sonores

Selon Blumstein et Arnold (1995), Blumstein (1995a, 1995b); Blumstein et Henderson (1996) et Waring (1966), les marmottes émettent des cris d'alarme pour prévenir les congénères du danger. Le rôle des cris d'alarme des mammifères est très controversé selon les auteurs. Les cris émis par les animaux peuvent être juste une expression de leur peur ou de leur surprise (Macedonia 1990), ou prévenir les autres individus d'un danger. Ils peuvent également prévenir des animaux d'autres espèces (Burger et Gochfeld 1992), ce qui pourrait être à l'origine des groupements d'espèces mixtes pour l'affouragement (Peres 1993). La plupart du temps, nous avons observé que, lorsque nous testons un animal, les cris d'alarme ne déclenchent que peu de réaction de la part des autres individus. Cependant, la probabilité que la marmotte crie lorsqu'elle est surprise augmente avec le nombre de marmottes du groupe à l'extérieur. D'autre part, seulement 9% des marmottes testées émettent des cris d'alarme, quelle que soit la présence ou non des jeunes hors du terrier. Ce faible pourcentage semble indiquer que l'émission de cris d'alarme en présence de l'homme n'est pas un comportement parental destiné à prévenir les jeunes et les autres membres de la famille contrairement à ce qui a été trouvé chez *Spermophilus tereticaudus* (Dunford 1977). Par contre, la présence de jeunes dans le groupe familial augmente la distance de fuite. Les déplacements lors de la fuite semblent déclencher des mouvements de fuite de la part des autres animaux. L'augmentation des distances de fuite en présence de jeunes peut donc être destinée à protéger la progéniture lors d'un danger. Ce même résultat avait été constaté par Cerdana et Lovari (1983). Nous pensons que les émissions sonores des marmottes peuvent également prévenir le prédateur qu'elles ont repéré. En effet, nous avons plusieurs fois observé des marmottes ne fuyant pas et suivant la pro-

gression d'un renard en criant lors de son passage à proximité d'elles.

La non émission de cris peut être également un comportement destiné à éviter l'attraction des prédateurs. La présence de promeneurs ou d'observateurs peut conduire à l'attraction de prédateurs sur les sites. C'est surtout vrai pour les oiseaux, car les observateurs, en faisant le guet pour photographier une nichée, peuvent montrer au prédateur l'emplacement du nid (Bart 1977; Götmark et Ahlund 1984; Vacca et Handel 1988). Au contraire, chez les buses à queue rousse (*Buteo jamaicensis*), l'émission de cris d'alarme en vol par l'adulte pourrait distraire le prédateur et l'attirer plus loin du nid où reposent les petits (Andersen 1992). Une étude a montré que la prédation des vervets (*Cercopithecus aethiops*) était réduite par la présence des expérimentateurs, car les singes sont moins farouches que leurs prédateurs (Isbell et Young 1993). Ces différentes études montrent que le rôle des promeneurs entre dans un équilibre faune-environnement. En effet, l'homme peut, dans certains cas, réduire la pression de prédation par sa seule présence. Nous avons constaté que sa présence sur les sentiers modifie les horaires et fréquences de passage des renards sur les groupes étudiés. La marmotte alpine peut donc retirer un bénéfice de la présence de promeneurs, ce qui pourrait compenser une perte éventuelle de temps d'affouragement par exemple.

Les marmottes alpines souvent en présence de promeneurs au abords des chemins sont fortement accoutumées à l'homme. Elles réduisent leur distance de fuite, ce qui leur permet d'affourager même lorsque les piétons sont aux abords de leurs domaines vitaux. Elles prennent en compte les facteurs de leur environnement comme la présence du chien, de leurs jeunes, ou même de la période de la journée. Cette étude met donc en évidence la faculté de prise en compte de l'environnement de la marmotte. En effet, en l'espace d'une cinquantaine d'années, la marmotte alpine s'est fortement habituée à l'homme et semble avoir intégré le fait que ce dernier n'est pas un prédateur pour elle dans les zones où elle n'est pas chassée.

Bibliographie

- Andersen, D.E. 1992. Nest-defense behavior of red-tailed hawks. *Condor*, **92** : 991-997.
- Baker, R.J., et Nelder, J.A. 1978. The GLIM system. Release 3. Generalized linear interactive modelling. Numerical Algorithm Group, Oxford.
- Bart, J. 1977. Impact of human visitation on avian nesting success. *Living Bird*, **16** : 186-192.
- Bassano, B., Durio, P., Facello, C., Macchi, E., Piazza, R., et Trincherro, C. 1993. Preliminary analysis of the temporal and spectral acoustic parameters of *Marmota marmota* sound emissions. Dans First International Symposium on Alpine marmot (*Marmota marmota*) and on genus *Marmota*, October 1991. Éditeurs : B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi et E. Macchi. Desk Top Pre-Press, St. Vincent, Aosta. pp. 69-83.
- Behrend, D.F., et Lubeck, R.A. 1968. Summer flight behavior of white-tailed deer in 2 Adirondack forests. *J. Wildl. Manage.* **32** : 615-618.
- Blahout, M. 1977. Niektoré antropické vplyvy na kamziciu zver v tatranskom narodnom parku. Zbornik prac o tatranskom narodnom parku, **19** : 127-168.

- Blumstein, D.T. 1995a. Golden-marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology*, **100** : 113–126.
- Blumstein, D.T. 1995b. Golden-marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations. *Ethology*, **101** : 25–33.
- Blumstein, D.T., et Arnold, W. 1995. Situational specificity in Alpine marmot alarm communication. *Ethology*, **100** : 1–14.
- Blumstein, D.T., et Henderson, S.J. 1996. Cheek-rubbing in golden marmots (*Marmota caudata aurea*). *J. Zool. (Lond.)*, **238** : 113–123.
- Burger, J., et Gochfeld, M. 1992. Effect of group size on vigilance while drinking in the coati, *Nasua narica*, in Costa Rica. *Anim. Behav.* **44** : 1053–1057.
- Cederna, A., et Lovari, S. 1983. Behavioural interactions between tourist and Abruzzo chamois. *Monit. Zool. Ital.* **17** : 184–185.
- Cederna, A., et Lovari, S. 1985. The impact of tourism on chamois feeding activities in an area of the Abruzzo National Park, Italy. *Dans Management and conservation. Éditeur* : S. Lovari. Croom Helm, Kent. pp. 216–225.
- De Ruiter, J.R. 1986. The influence of group size on the predator scanning and foraging behavior of wedecapped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). *Behaviour*, **98** : 240–258.
- Dunford, C. 1977. Kin selection for ground squirrel alarm calls. *Am. Nat.* **111** : 782–785.
- Gabrielsen, G.W., Blix, A.S., et Ursin, W. 1985. Orienting and freezing responses in incubating ptarmigan hens. *Physiol. Behav.* **34** : 925–934.
- Gibault, C. 1994. Plasticité du comportement et régime alimentaire de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) sous différentes pressions anthropiques. Diplôme d'études avancées, Sciences du comportement et neurosciences cognitives, Université de Toulouse, Toulouse, France.
- Götmark, F., et Ahlund, M. 1984. Do field observers attract nest predators and influence nesting success of common eiders? *J. Wildl. Manage.* **48** : 381–387.
- Hediger, H. 1934. Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. *Biol. Zentralbl.* **54** : 21–40.
- Hofer, S., et Ingold, P. 1984. Die Pfiffe des Alpenmurmeltiers. Form und Auftreten im Zusammenhang mit der Feindvermeidung. *Rev. Suisse Zool.* **91** : 861–865.
- Holmes, W.G. 1984. Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alaska. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **15** : 293–301.
- Isbell, L.A., et Young, T.P. 1993. Human presence reduces predation in free-ranging vervet monkey population in Kenya. *Anim. Behav.* **45** : 1233–1235.
- Jarman, P.J. 1987. Group size and activity in eastern grey kangaroos. *Anim. Behav.* **34** : 1892–1894.
- Joshua, J., et Johnsingh, A.J.T. 1994. Impact of biotic disturbances on the habitat and population of the endangered grizzled giant squirrel *Rafuta macroura* in South India. *Biol. Conserv.* **68** : 29–34.
- Klump, G.M., et Shalter, M.D. 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signal. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Z. Tierpsychol.* **66** : 189–226.
- Kovacs, K.M., et Innes, S. 1990. The impact of tourism on harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **26** : 15–26.
- Kramer, D.L., et Bonenfant, M. 1997. Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Anim. Behav.* **54** : 289–295.
- Louis, S. 1995. Plasticité comportementale chez les marmottes alpines (*Marmota marmota*) : effet de la pression anthropique. Diplôme d'études avancées, Adaptation et survie en environnement extrême, Université Claude-Bernard (Lyon I), Lyon, France.
- Louis, S. 1999. Interaction homme/faune sauvage : la marmotte alpine (*Marmota marmota*). Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard (Lyon I), Lyon, France.
- Macedonia, J.M. 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemur: evidence from playback experiments with ring-tailed and ruffed lemurs. *Ethology*, **86** : 177–190.
- Maublanc, M.L., Dubois, M., Teillaud, P., et Cugnasse, J.M. 1991. Effects of recreational and hunting activities on the mouflon (*Ovis ammon musimon*) population of Caroux-Espinouse. *Dans Ongulés/ungulates 91. Toulouse. Éditeurs* : F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez et S. Aulagnier. SFEPM IRGM, Toulouse. pp. 611–615.
- McArthur, R., Geist, V., et Johnston, R. 1982. Cardiac responses of mountain sheep to human disturbance. *J. Wildl. Manage.* **41** : 351–358.
- Nesterova, N.L. 1996. Age-dependent alarm behaviour and response to alarm call in bobac marmots (*Marmota bobac* Mull.). *Dans Biodiversité chez les marmottes [Biodiversity in marmots]. Éditeurs* : R. Ramousse, M. Le Berre et L. Le Guelte. Aussois. International Marmot Network, Moscow–Lyon. pp. 181–186.
- Neuhaus, P., Mainini, B., et Ingold, P. 1993. Human impact on marmot behaviour. *Dans First International Symposium on Alpine marmot (Marmota marmota) and on genus Marmota, October 1991. Éditeurs* : B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi et E. Macchi. Desk Top Pre-Press, St. Vincent, Aosta. pp. 165–169.
- Perennou, C. 1990. Peuplements d'oiseaux aquatiques en milieu anthropisé : un exemple. Les plaines de la côte de Coromandel (Inde du Sud-Est). Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard (Lyon I), Lyon, France.
- Peres, C.A. 1993. Anti-predation benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins. *Folia Primatol.* **61** : 61–76.
- Perrin, C., Allainé, D., et Le Berre, M. 1993. Socio-spatial organization and activity distribution on the alpine marmot *Marmota marmota*: preliminary results. *Ethology*, **93** : 21–30.
- Petit, D.R., et Bildstein, K.L. 1987. Effect of group size and location within the group on the foraging behaviour of white ibises. *Condor*, **89** : 602–609.
- Rowe-Rowe, P.T. 1974. Flight behaviour and flight distances in blesbok. *Z. Tierpsychol.* **34** : 208–211.
- Tarasov, P.P. 1961. Kizoutcheniu biologii sourkov. Soobsh. 12. Tr. Aziatskogo h.i. protivotchoumnogo in-ta, 7, Alma-Ata, Frounze, **7** : 233–248.
- Vacca, M.M., et Handel, C.M. 1988. Factors influencing predation associated with visits to artificial nests. *J. Field Ornithol.* **59** : 215–223.
- Waring, G.H. 1966. Sounds and communications of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* **14** : 177–183.
- Zehnter, H.C. 1994. Störung : ein Ereignis oder Bewertungs begriff. *Artenschutzrep.* **94** : 6–8.