


La prédation sur le bétail comme indicateur d'un déclin drastique des proies ? Les effets indirects d'une épidémie de peste porcine africaine sur les relations prédateur-proie en Pologne

Ecological Indicators 133 (2021) 108419




ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Ecological Indicators

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolind



Original Articles

Predation on livestock as an indicator of drastic prey decline? The indirect effects of an African swine fever epidemic on predator–prey relations in Poland

Daniel Klich^{a,*}, Maria Sobczuk^a, Sayantani M. Basak^b, Izabela A. Wierzbowska^b, Aimee Tallian^c, Magdalena Hędrzak^{d,e}, Bartłomiej Popczyk^{a,1}, Krzysztof Żoch^f

^a Department of Animal Genetics and Conservation, Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Ciszewskiego 8, 02-786 Warsaw, Poland
^b Institute of Environmental Sciences, Faculty of Biology, Jagiellonian University, Gronostajowa 7, 30-387 Krakow, Poland
^c Norwegian Institute for Nature Research, NO-7485 Trondheim, Norway
^d Department of Zoology and Animal Welfare, Faculty of Animal Science, University of Agriculture, Mickiewicza 24/28, 31-059 Kraków, Poland
^e Green Pro Laboratory, Maszyce 13, 32-077 Smardzowice, Poland
^f Borki Forest District, Dworcowa 8A, 11-612 Krukanki, Poland

Résumé

Le loup gris (*Canis lupus*) est l'un des mammifères les plus conflictuels d'Europe. Le sanglier (*Sus scrofa*) est un élément essentiel du régime alimentaire du loup gris en Europe centrale, mais après l'émergence de la peste porcine africaine (PPA) en Europe, un fort déclin du sanglier s'est produit. Nous avons examiné comment le déclin de la population de sangliers, dû à l'apparition de la peste porcine africaine et aux efforts d'atténuation, a affecté le nombre de bétail tué par les loups en Pologne en utilisant des données à long terme sur les tailles des populations d'ongulés sauvages et de bétail et la mortalité induite par les loups entre 2013 et 2019. Nous avons examiné l'influence de multiples facteurs sur le taux d'abattage du bétail, ainsi que l'influence du déclin des populations de sangliers sur le nombre de cervidés tués par les loups à l'aide de modèles mixtes linéaires. Nous avons également exploré la possibilité de prédire une diminution spectaculaire de la population de sangliers sur la base des modèles de déprédation du bétail. **Le nombre de bétail tué par les loups a diminué avec la taille des populations de sangliers et de chevreuils (*Capreolus capreolus*), et a augmenté avec la taille des populations de cerfs rouges (*Cervus elaphus*).** Un déclin de la population de sangliers était significativement corrélé à une augmentation du nombre de cerfs rouges et de chevreuils tués par les loups. Un déclin drastique de la population de sangliers (plus de 30%) pourrait être prédit par le nombre de bétail tué par les loups. Notre étude confirme que de grands changements dans le nombre de proies naturelles peuvent augmenter la déprédation du bétail, bien que ces changements puissent être difficiles à détecter lorsque les fluctuations du nombre de proies naturelles sont plus faibles. Selon nous, cela indique que l'évaluation des facteurs influençant la déprédation du bétail devrait prendre en compte les changements historiques dans la dynamique des proies. Nous suggérons aux gestionnaires et aux défenseurs de l'environnement d'utiliser la population de prédateurs comme un « premier système d'alerte » pour le suivi indirect des espèces proies. Dans ce système, une augmentation soudaine des attaques de loups sur le bétail dans une

grande zone devrait déclencher une alarme et inciter à vérifier le nombre de proies naturelles dans l'environnement.

1. INTRODUCTION

Les grands prédateurs sont une composante importante du fonctionnement des écosystèmes. Ils déterminent la taille de la population, le comportement, la distribution spatiale et l'état physiologique des proies (Okarma, 1995 ; Ripple et Beschta, 2012 ; Wikenros et al., 2015 ; Mattisson et al., 2016 ; Klich et al., 2020), et affectent directement les écosystèmes en exerçant un contrôle descendant sur les niveaux trophiques inférieurs (Ripple et Beschta, 2012). En même temps, les populations de prédateurs sont souvent difficiles à gérer, car elles entrent couramment en conflit avec les humains, notamment en déprédant le bétail important sur le plan économique et culturel (Woodroffe et al., 2005 ; Aryal et al., 2014 ; McManus et al., 2015).

Le loup gris (*Canis lupus*) est un grand prédateur important qui affecte à la fois ses populations de proies et le fonctionnement des écosystèmes (Ripple et Beschta, 2012). Après une période de déclin démographique à long terme en Europe centrale, les populations de loups ont augmenté, et leur aire de répartition s'est étendue, au cours des 20 dernières années (Chapron et al., 2014). Ils sont actuellement un prédateur commun dans une grande partie de l'Europe (Herzog, 2018). Le loup est également l'un des mammifères les plus conflictuels d'Europe, principalement en raison des attaques fréquentes sur le bétail (Graham et al., 2005 ; Fernandez-Gil et al., 2016 ; Bautista et al., 2019), et les mécanismes et interventions visant à réduire ce phénomène sont largement étudiés (Eklund et al., 2017 ; Gervasi et al., 2020 ; Janeiro-Otero et al., 2020). En général, les ongulés sont les principales proies des loups, bien que de nombreuses autres espèces et taxons puissent contribuer à leur régime alimentaire (Okarma, 1995 ; Sidorovich et al., 2017). La composition des proies et le régime alimentaire dépendent en grande partie des espèces disponibles dans l'environnement et, en conséquence de la variation de la vulnérabilité et de la densité des proies, le régime alimentaire des loups peut varier considérablement entre les régions. Par exemple, les loups chassent principalement l'élan (*Alces alces*) et le cerf rouge (*Cervus elaphus*) en Scandinavie et dans le Grand écosystème de Yellowstone, respectivement (Mech et Boitani, 2003 ; Hilde et Hjeljord, 2003 ; Lafferty et al., 2014 ; Latham et al., 2013). En Europe centrale, cependant, le cerf rouge, le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le sanglier (*Sus scrofa*) et le castor (*Castor fiber*) sont leurs principales proies (Meriggi et Lovari, 1996 ; Zunna et al., 2009 ; Sidorovich et al., 2017), le bétail étant un élément central du régime alimentaire dans certaines régions, comme en Grèce (Migli et al., 2005). Lorsque les loups s'attaquent préférentiellement à une espèce, une diminution de la densité de cette espèce-proie peut entraîner des changements importants dans la composition de leur régime alimentaire (Murdoch et Oaten, 1975). Une telle relation a été constatée pour le sanglier, lorsqu'un déclin de la taille de la population de sangliers a entraîné le passage des loups à d'autres ongulés de la famille des cervidés en Italie (Gazzola et al., 2007 ; Mori et al., 2017) et en Biélorussie (Klich et al., 2021), ou à d'autres sources de nourriture en Estonie (Valdmann et Saarma, 2020). Cependant, les loups ne se tourneront pas toujours vers d'autres espèces de proies, par exemple lorsque des espèces dangereuses, comme le bison d'Amérique (*Bison bison*), qui sont grandes et agressives, constituent la seule autre alternative (Mukherjee et Heithaus, 2013 ; Tallian et al., 2017). Les sangliers constituent une part essentielle du régime alimentaire des loups en Europe centrale. Selon les conditions locales, le sanglier peut être la proie de deuxième ou troisième ordre, et sa contribution à la biomasse consommée peut dépasser 20% (Jedrzejewski et al., 2000 ; Nowak et al., 2011 ; Sidorovich et al., 2017). Des recherches menées en Italie indiquent même que le sanglier

peut être la plus importante proie alternative du loup lorsque le nombre d'autres ongulés diminue (Mori et al., 2017).

En Pologne, les loups habitent actuellement tous les grands complexes forestiers (Nowak et Myslajek, 2016), mais cette espèce est caractérisée par une grande **plasticité** par rapport aux environnements occupés et à la préférence alimentaire. Le régime alimentaire actuel du loup est mal connu en Pologne, mais des études récentes montrent que le sanglier est probablement une proie de second ordre, après le cerf rouge et le chevreuil (Wierzbowska et al., 2016). De plus, la disponibilité des proies détermine en grande partie la composition du régime alimentaire des loups (Okarma, 1995 ; Sidorovich et al., 2017), et une augmentation significative du nombre de sangliers a été observée au cours des 20 dernières années (Popczyk, 2016). La situation a changé après l'émergence de la peste porcine africaine (PPA) en Europe, qui a débuté en 2007 en Géorgie et en Russie, pour atteindre l'Ukraine en 2012 et la Biélorussie en 2013 (Cwynar et al., 2019). Le virus est apparu pour la première fois en Pologne en 2014, s'est rapidement propagé dans tout le pays et le nombre de sangliers infectés a augmenté rapidement (Wozniakowski et al., 2016 ; Pejsak et al., 2018).

La peste porcine africaine est une maladie virale des Suidae à fort potentiel de transmission lors de contacts directs avec des individus infectés ou de contacts indirects avec des matériaux ou des objets infectés (Penrith et Vosloo, 2009). En raison des taux de mortalité élevés des porcs domestiques infectés, la maladie constitue une menace économique (Dixon et al., 2019). **Dans le but d'atténuer la propagation de la maladie, les tableaux de chasse aux sangliers ont été considérablement augmentés, ce qui a entraîné un fort déclin de la population de sangliers dans toute la Pologne** (European Food Safety Authority, 2014). Ainsi, une situation est apparue où les principales populations de proies des loups ont soudainement décliné (Morelle et al., 2020). D'une part, on peut s'attendre à ce que le loup, un prédateur **opportuniste**, change de proie et chasse plus souvent d'autres espèces de proies sauvages (Okarma, 1995). D'autre part, les loups pourraient compenser le déclin de l'abondance des proies sauvages en augmentant la déprédation du bétail facile à tuer (Janeiro-Otero et al., 2020). Cependant, dans une autre étude menée en Europe, la variation de l'abondance d'une proie naturelle n'a pas affecté l'impact des loups sur l'industrie ovine (Gervasi et al., 2020). Gervasi et al. (2020) ont suggéré que le contexte historique de la présence des loups dans une zone donnée pourrait expliquer la persistance de la prédation du bétail. Une diminution significative de la population de sangliers suite à la peste porcine africaine en Estonie a principalement provoqué une augmentation de l'utilisation d'autres proies et de matériel végétal par les loups (Valdmann et Saarma, 2020). **Mori et al. (2017) ont émis l'hypothèse que la forte réduction artificielle du nombre de sangliers priverait le loup d'une espèce proie primaire, intensifiant ainsi la prédation sur les chevreuils et le bétail.** Un déclin des sangliers dû à la peste porcine africaine en Biélorussie a entraîné une augmentation de la prédation sur les chevreuils et les cerfs rouges, mais pas sur le bétail (Klich et al., 2021). Ici, les auteurs ont suggéré que l'absence de déprédation du bétail était due au fait que les loups étaient fortement chassés dans la région.

Nous avons examiné comment la réduction de la population de sangliers, due à l'épidémie de peste porcine africaine et à ses efforts d'atténuation, a affecté le nombre de bétail tué par des loups en Pologne entre 2014 et 2019. Nous nous sommes concentrés sur les hypothèses de recherche suivantes : **1) la déprédation du bétail a augmenté à la suite du déclin de la population de sangliers et 2) les déclinés de la population des proies peuvent être prédits via le suivi de la déprédation du bétail.** La deuxième hypothèse est basée sur l'hypothèse que des changements mineurs dans le

nombre de proies naturelles n'affecteront pas de manière significative la déprédation du bétail. Cependant, une forte diminution de la taille de la population de proies sera détectable dans les données de surveillance de la déprédation du bétail. Cela suggère que l'influence naturelle des proies est généralement difficile à détecter, car la fluctuation de leur nombre n'est pas importante.

2. METHODES

2.1. Zone d'étude

L'étude a été menée en Pologne, qui couvre 312 696 km² et compte environ 38,4 millions d'habitants. La Pologne est divisée en 16 unités administratives principales appelées « voïvodie » (le plus haut niveau de division administrative) (office statistique <https://stat.gov.pl>). La Pologne compte 4 696 terrains de chasse d'une superficie de 252 546 km².

2.2 Collecte des données

Afin d'atteindre l'objectif de la recherche, nous avons obtenu des données, sur : **a**) les effectifs de population des gibiers ongulés (chevreuil, cerf rouge, sanglier et élan) et des loups, **b**) le nombre d'animaux d'élevage (chevaux, bovins, chèvres, moutons et cerfs d'élevage (daims et cerfs rouges), **c**) le nombre d'ongulés sauvages tués par des loups, **d**) le nombre d'animaux d'élevage tués par des loups et **e**) le nombre de gibiers ongulés (chevreuil, cerf rouge et sanglier) tués par des chasseurs. Les analyses ont porté sur les données recueillies entre 2013 et 2019 (sauf pour le sanglier, où les données relatives aux effectifs de la population couvraient les années 2012 à 2019), ce qui couvre la période avant et après l'épidémie de peste porcine africaine en Pologne. Toutes les données, quelle que soit la source, ont été collectées au niveau de la voïvodie, car nous n'avons pas été en mesure de recueillir des données plus détaillées sur la déprédation du bétail.

2.2.1. Taille des populations d'animaux sauvages et nombre de tués

Les données sur la taille des populations de gibier, le nombre de gibiers tués par les loups et chassés par les chasseurs ont été collectées auprès de l'Association Polonaise de la chasse. En Pologne, la chasse est limitée aux membres de l'Association Polonaise de la chasse, sur des terrains de chasse loués par des clubs de chasse. Chaque club de chasse est tenu de préparer un rapport annuel sur la chasse qui comprend, entre autres informations, les estimations de la taille des populations de gibier, la récolte annuelle totale par espèce, les autres causes de mortalité de toutes les espèces de gibier, y compris la prédation par les chiens domestiques (*Canis familiaris*), les loups, les lynx (*Lynx lynx*) et les ours bruns (*Ursus arctos*). L'inventaire annuel et les estimations des populations des espèces de gibier sont utilisés pour planifier les quotas de récolte pour la saison de chasse suivante. Le recensement des populations de toutes les espèces de gibier est estimé chaque année par les chasseurs, qui sont tenus de mettre en œuvre plusieurs méthodes telles que l'échantillonnage à distance, le comptage en battue, le pistage dans la neige, l'échantillonnage en parcelles et l'observation directe. Les données sur le nombre de loups ont été obtenues auprès de l'Office central de la statistique (office statistique <https://stat.gov.pl>).

2.2.2. Effectifs du bétail et déprédation

Les données sur le nombre total de têtes de bétail dans chaque voïvodie ont été obtenues auprès de l'Office central des statistiques (<https://stat.gov.pl>). Les données sur le nombre de têtes de bétail tuées par les loups dans chaque région ont été recueillies auprès des annuaires régionaux de protection de l'environnement (RDPE). **En Pologne, la déprédation du bétail par les loups, les lynx et les ours bruns est compensée par le gouvernement Polonais.** Chaque cas signalé par un

agriculteur est vérifié par des employés désignés du RDEP, en consultation avec des vétérinaires et des représentants des clubs de chasse. Des rapports annuels comprenant des informations sur le bétail déprédaturé sont préparés par le RDEP. En ce qui concerne le bétail, nous avons inclus les espèces animales suivantes dans nos analyses : chevaux, bovins, chèvres, moutons et cerfs d'élevage (daims, *dama dama* et cerfs rouges). D'autres animaux ont été exclus : les chiens (ils ne sont pas tués pour leur nourriture mais à la suite d'une compétition), les lapins et les volailles (ils peuvent également être une proie pour les chiens sauvages et les mésoprédateurs). Le bétail ne comprend pas les porcs, car ils ne sont pas menacés par la déprédation du loup en raison de leur type d'élevage fermé.

2.3. Analyse des données

2.3.1. Tendances temporelles

Nous avons examiné les tendances temporelles du nombre total d'ongulés sauvages en Pologne et du nombre de bétail tué par des loups en utilisant les données d'estimation de la population et le nombre de dépréciations de bétail signalées en Pologne. Nous avons également exploré comment le nombre de sangliers et de bétail tué par des loups a évolué dans les voïvodies de Pologne entre 2013 et 2019. Pour examiner les changements dans l'abondance des différentes proies (sauvages et bétail) tuées par les loups au cours de notre période d'étude, nous avons généré une carte thermique qui montre l'ensemble de l'abondance des animaux tués par les loups au cours de la période d'étude. Ici, le nombre d'espèces d'ongulés tués par les loups a été normalisé à 1 suivi d'une transformation en log10 (intensité de couleur allant du noir : $\leq 0,01\%$ au jaune : $\geq 10\%$), et présenté à l'aide de cartes de chaleur pour une inspection visuelle. Pour explorer la variation du nombre de proies sauvages (sangliers, chevreuils et cerfs rouges) tuées par les loups et les chasseurs au cours de notre période d'étude, nous avons généré et comparé des boxplots pour chaque année (axe des ordonnées) des proies sauvages tuées par les loups et les chasseurs (axe des abscisses transformé en log10). La carte thermique et les boxplots ont été générés dans l'environnement R (R Core Team, 2020) en utilisant le package tidyverse (Wickham et al., 2019).

Nous avons également affiché les changements dans les modèles de déprédation du bétail et le nombre de sangliers au fil du temps sur la carte de la Pologne. Nous avons ajouté les données suivantes aux cartes : **1)** le nombre de sangliers en 2013 et 2019, par 100 km², **2)** le nombre de sangliers tués par des loups en 2013 et 2019, et **3)** le nombre de bétail (chevaux, bovins, moutons, chèvres) tué par des loups en 2013 et en 2019, par 100 km², **4)** l'aire de répartition des loups en 2013 (la couche de la carte a été préparée sur la base des données publiées par l'Institut de recherche sur les mammifères de l'Académie Polonaise des sciences : <https://ibs.bialo.wieza.pl/>) et 2019 (la couche de la carte a été préparée sur la base de l'Atlas des mammifères de l'Académie Polonaise des sciences : <https://www.iop.krakow.pl/>). Pour les cartes thématiques 1, 2 et 3, nous avons exclu quatre voïvodies où la population de loups n'était pas présente ou à des effectifs très faibles, ce qui a entraîné l'absence de déprédation du bétail (voïvodies de Lubelskie, Łódzkie, Opolskie et Świętokrzyskie). Pour deux autres voïvodies (Mazowieckie et Kujawsko-Pomorskie), nous avons présenté des données pour 2018 au lieu de 2019, en raison d'un manque de données. Les cartes ont été générées dans le logiciel MapInfo version 11.0 en projection transverse de Mercator avec des paramètres Polonais spéciaux (système de coordonnées : EPSG 2180).

2.3.2. Sangliers, déprédation du bétail et taux de mortalité des *Cervidae*

Pour évaluer l'influence de différents facteurs sur le taux de mortalité du bétail, nous avons utilisé un modèle linéaire mixte (LMM) sous R (package lme4). Les LMMs tiennent compte de la

corrélation entre les observations multiples prises dans des unités d'échantillonnage uniques. Nous avons donc inclus la voïvodie comme facteur aléatoire pour tenir compte de la corrélation entre les mortalités du bétail. Les modèles ont été estimés en utilisant une quadrature gaussienne adaptative avec des paramètres estimés à partir du maximum de vraisemblance. Dans tous les modèles, le nombre de têtes de bétail tuées par les loups était une variable dépendante. Nous avons utilisé cinq **variables explicatives** : **1**) le nombre de chevreuils (ROE), **2**) le nombre de cerfs rouges (RED), **3**) le nombre de sangliers (BOAR), **4**) le nombre de loups (WOLF) et **5**) le nombre de têtes de bétail (LIVESTOCK). Nous avons également inclus les interactions de toutes les variables avec les chiffres de la population de sangliers (ROE*BOAR, RED*BOAR, WOLF*BOAR et LIVE-STOCK*BOAR). Les interactions ont été utilisées pour considérer la **réponse** différente du loup au déclin du sanglier dans les zones où les proies naturelles étaient moins nombreuses ou plus nombreuses, ou la disponibilité du bétail était limitée. Nous n'avons pas inclus les chiffres de la population d'élan, car cette espèce n'était pas présente, ou alors en très faible nombre, dans la plupart des voïvodies. Des corrélations plus élevées entre les variables n'ont été trouvées que par paires : chevreuil - cerf rouge ($r = 0,767, p < 0,001$) et chevreuil - sanglier ($r = 0,587, p < 0,001$). Pour répondre aux hypothèses de normalité du modèle, nous avons transformé en logarithme les variables de réponse. Pour éviter des différences d'échelle très élevées entre les variables indépendantes, nous avons effectué une normalisation de chaque variable. Nous n'avons pas inclus les voïvodies où la population de loups n'était pas présente ou à des effectifs très faibles (voïvodies de Lubelskie, Łodzkie, Opolskie et Świętokrzyskie), car il en résulte l'absence de déprédation potentielle du bétail dans ces régions. La sélection des modèles était basée sur le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AICc) (Burnham et Anderson, 2002). Les modèles les mieux ajustés avaient le score AICc le plus bas, et nous avons considéré tous les modèles avec un $\Delta AICc < 2$ comme plausibles selon Burnham et Anderson (2002). Nous avons exploré toutes les combinaisons possibles des variables explicatives et nous les avons comparées à un modèle nul, à intercept seul. Les paramètres finaux du modèle et les intervalles de confiance à 95% (IC 95%) ont été estimés en faisant la moyenne de tous les modèles ayant un $\Delta AICc < 2$ (package modavg). Nous avons évalué l'ajustement du modèle à l'aide d'un graphique Q-Q normal, d'un histogramme des résidus et d'un graphique ajusté par rapport aux résidus (Figure supplémentaire A1).

Nous avons également exécuté un modèle mixte linéaire similaire qui comprenait également une pente aléatoire pour les effectifs de la population de sangliers ($1 + WILD \mid VOIVODESHIP$) selon Winter (2013) pour évaluer la réponse du bétail tué sur la population de sangliers dans chaque voïvodie. Nous avons utilisé de la même manière le même ensemble de variables et d'interactions. Nous avons également effectué une sélection de modèles similaire à celle décrite ci-dessus et analysé le meilleur modèle (avec l'AICc le plus faible) en ce qui concerne les coefficients.

Pour évaluer l'influence du déclin de la population de sangliers sur le nombre de Cervidae tués par les loups, nous avons à nouveau utilisé des LMMs dans R. Nous avons exécuté deux modèles similaires où le nombre de chevreuils ou de cerfs tués par les loups étaient la variable dépendante, respectivement. **Le nombre de sangliers était la variable explicative dans les deux modèles.** Pour répondre aux hypothèses du modèle, nous avons transformé en logarithme les variables de réponse. Comme précédemment, nous avons inclus la voïvodie comme facteur aléatoire dans les deux modèles et, une fois encore, nous n'avons pas inclus les voïvodies où la population de loups n'était pas présente ou était très faible. Nous avons également effectué une sélection de modèles comme ci-dessus.

2.3.3. Prédiction d'un déclin drastique de la population de proies

Afin de déterminer si une diminution du nombre de sangliers pouvait être observée dans les taux de déprédation du bétail, nous avons comparé deux modèles de régression logistique. Nous avons effectué des régressions logistiques mixtes dans le package Lme4. Nous nous sommes basés sur le seuil de définition du déclin drastique de la population de 30% par rapport à la valeur de référence. Nous avons utilisé ce seuil car le seuil commun pour qu'une espèce soit considérée comme vulnérable est un déclin $\geq 30\%$ de la taille de la population (www.iucnredlist.org). En fonction de ce seuil, nous avons déterminé les valeurs de la variable dépendante dans le modèle. Dans le modèle **A (déclin)**, tous les cas (dans une année donnée et dans une voïvodie donnée) pour lesquels la taille de la population de sangliers était inférieure de plus de 30% à la valeur de référence, ont été marqués comme 1. Les cas pour lesquels la taille de la population était égale ou supérieure à la valeur de référence ont été marqués comme 0. Les autres cas pour lesquels le nombre de sangliers était inférieur jusqu'à 30% à la valeur de référence, ont été omis. Dans la deuxième régression - modèle **B (fluctuation)**, les valeurs 0 étaient les mêmes et tous les cas dans lesquels le nombre de sangliers ne diminuait pas de plus de 30% par rapport à la valeur de référence étaient marqués comme 1. Les valeurs marquées comme 1 dans le modèle A ont été omises (Fig. 1). Le niveau de référence était la taille de la population de sangliers en 2012 (une année précédant la période étudiée, qui présentait des effectifs de sangliers comparables à ceux des premières années d'étude et avant le déclin de la population) pour chaque voïvodie. Cette simple comparaison nous a permis d'examiner si la fluctuation des sangliers $\geq 30\%$ de diminution serait significativement liée au nombre de bétail tué (transformé en log), qui était une variable indépendante dans le modèle. Dans tous les modèles de régression, la voïvodie a été incluse comme facteur aléatoire. Deux modèles similaires ont été construits pour un seuil de 20% afin de vérifier si le déclin drastique de la population pouvait également être défini comme un déclin de la population de plus de 20% par rapport à la valeur de référence. Nous avons utilisé 65 observations pour le modèle du seuil de 30% et 70 observations pour le modèle du seuil de 20%.

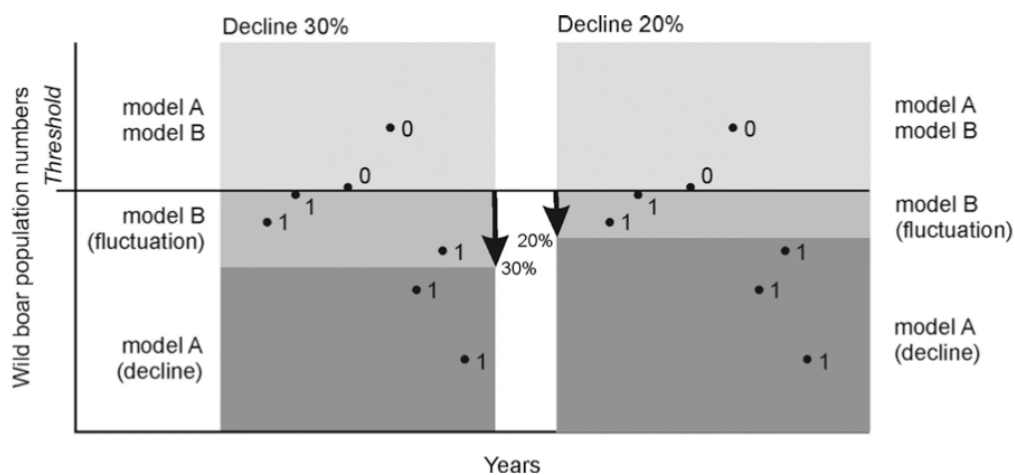


Fig. 1. Description graphique de la désignation des valeurs de la variable dépendante dans les modèles de régression logistique mixte (A et B) en fonction du seuil (effectif de la population de sangliers en 2012). Les cas pour lesquels la taille de la population était égale ou supérieure à la valeur de référence - toujours marqués 0. Les cas pour lesquels la taille de la population de sangliers était inférieure de plus de 30% (ou 20%) à la valeur de référence ont été marqués 1 dans le modèle A (déclin) et omis dans le modèle B (fluctuation). Les cas pour lesquels la taille de la population de sangliers n'a pas diminué de plus de 30% (ou 20%) par rapport à la valeur de référence ont été marqués comme 1 dans le modèle B (fluctuation) et omis dans le modèle A (déclin)

3. RESULTATS

3.1. Tendances temporelles

Les effectifs de sangliers en Pologne ont diminué de ~ 257 000 à ~ 66 000 individus entre 2013 (avant l'apparition de la PPA) et 2019 (après l'apparition de la PPA) (Fig. 2). Le déclin le plus important a eu lieu entre 2017 et 2018, lorsque la population est passée de ~ 198 000 à ~ 82 000 individus. Les populations de chevreuils et de cerfs ont été généralement stables dans le temps, avec une légère augmentation des effectifs en 2017. La population d'élan a constamment augmenté au cours de la période d'étude, passant de ~ 12 000 à ~ 24 000 en 2019. Entre 2013 et 2019, le nombre de bétail tué par les loups a presque doublé, passant de 1 148 à 2 135 individus, avec une forte variation de la déprédation du bétail entre les années (Fig. 2). La population de loups a également augmenté pendant cette période, passant de 932 à 2 745 individus (Fig. 2).

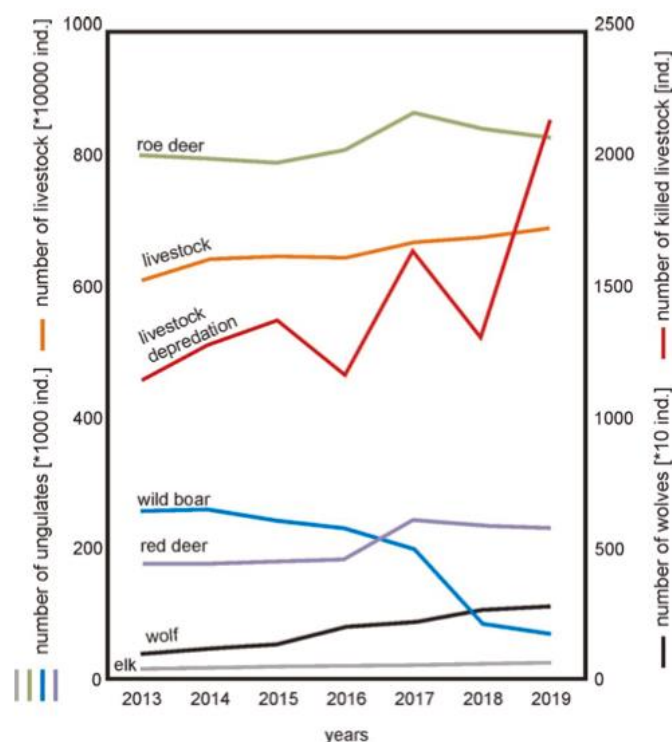


Fig. 2. Évolution de la taille des populations de loups, des principales proies des loups (chevreuil, cerf rouge, élan et sanglier) et du bétail, ainsi que du nombre de bêtes tuées par les loups (c'est-à-dire déprédation de chevaux, de bovins, de chèvres, de moutons et de daims et cerfs rouges d'élevage) entre 2013 et 2019 en Pologne

La carte thermique des animaux tués par les loups au fil des années a montré que la prédation d'animaux, sauvages et d'élevage, a augmenté depuis 2015. Cette tendance a toutefois été perturbée en 2018, lorsque le nombre d'animaux tués par des loups, notamment des animaux domestiques, a diminué (Figure 3).

Les schémas de prédation des loups sur les sangliers ont également évolué à travers la Pologne entre 2013 et 2019. Les loups s'attaquaient principalement aux sangliers dans le nord-est et le sud de la Pologne en 2013, alors qu'en 2019, les sangliers étaient fortement prédatés dans presque toutes les voïvodies occidentales, ainsi que dans le centre et le sud-est de la Pologne (Figure 4). Le bétail a été principalement déprédé dans les voïvodies du nord et du sud en 2013. En comparaison, le nombre de déprédations du bétail était plus élevé dans la majorité de la Pologne en 2019, à l'exception de plusieurs voïvodies du centre du pays (Fig. 4).

Le nombre de sangliers tués par des loups était inférieur à la moyenne en 2013, est resté stable entre 2014 et 2017, et a augmenté à partir de 2018 (Fig. 5A). Cela correspond étroitement aux schémas de prédation observés avec les chevreuils et les cerfs rouges sur la même période (Fig. 5B, C). Alors que le nombre de chevreuils et de cerfs rouges prélevés par les chasseurs en Pologne est resté relativement stable dans le temps (Fig. 5B, C), le nombre de sangliers prélevés était inférieur à la moyenne en 2013, stable de 2014 à 2018, et a diminué en 2019 (Fig. 5A).

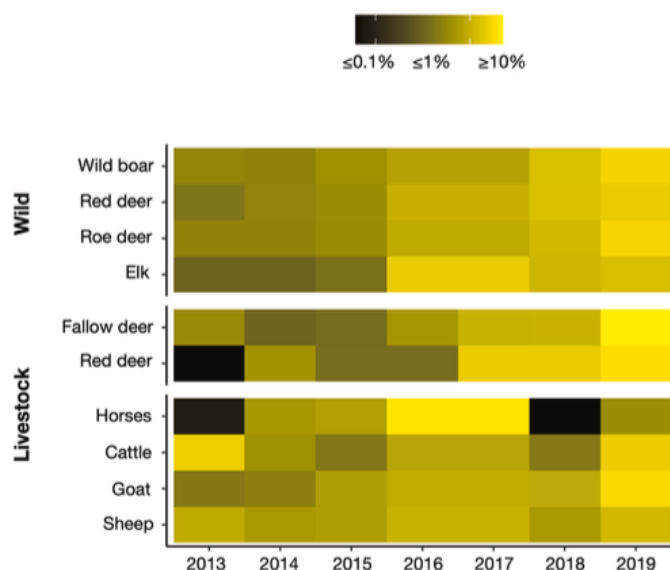


Fig. 3. Carte thermique montrant la proportion d'ongulés (catégorisés en sauvages et bétail) tués par les loups entre 2013 et 2019 en pourcentage de changement par rapport à l'année précédente. L'intensité de la couleur est présentée en log10 et indique le nombre relatif d'ongulés tués par les loups entre deux années consécutives (la couleur noire représente l'absence d'abattage d'ongulés tandis que le jaune plus clair représente un nombre plus élevé d'abattages entre les années). La couleur indique le pourcentage de changement des mises à mort entre les années consécutives (noir : $\leq 0,01\%$ de mise à mort, jaune : $\geq 10\%$ de mise à mort)

3.2. Sanglier, déprédation du bétail et taux de mortalité des Cervidae

L'ensemble final de modèles AICc pour la déprédation du bétail comprenait deux modèles avec un $\Delta AICc < 2$ (Tableau supplémentaire A1). Le modèle le plus performant comprenait les tailles des populations de sangliers, de chevreuils et de cerfs rouges, tandis que le deuxième modèle le plus performant comprenait également le nombre total de bétail (Tableau supplémentaire A1). Le nombre de bêtes tuées par les loups diminuait avec la taille de la population de sangliers et de chevreuils et augmentait avec la taille de la population de cerfs rouges (Tableau supplémentaire B1, Fig. 6). Le nombre de bétail semble être important dans le nombre de bétail déprédé en Pologne (c'est-à-dire qu'il a été retenu dans 1 des 2 modèles supérieurs), cependant, la direction de l'effet n'était pas concluante (c'est-à-dire que l'IC à 95% pour le bétail chevauchait 0) (Tableau B1, Fig. 6). Nous n'avons trouvé aucune preuve d'interaction entre les tailles des populations de proies, c'est-à-dire qu'aucun terme d'interaction n'a été retenu dans les modèles supérieurs. Nous n'avons également trouvé aucune preuve d'un effet du loup, c'est-à-dire que le terme pour la taille de la population de loups n'a été inclus dans aucun des modèles supérieurs.

Le meilleur modèle aléatoire (avec un intercept aléatoire et une pente aléatoire pour les effectifs de la population de sangliers) comprenait un ensemble de variables similaire à celui des modèles à moyenne ci-dessus (BOAR, ROE, RED et LIVESTOCK). Dans toutes les voïvodies, le taux de prédation du bétail a répondu de manière similaire aux effectifs de sangliers (Tableau 1). Dans toutes les voïvodies, le coefficient pour le sanglier était négatif, mais dans deux d'entre elles, la

réaction était faible (voïvodies de Malopolskie et Podkarpackie), proche des coefficients fixes ROE et RED (Podkarpackie) ou même inférieure aux coefficients de tous les facteurs fixes (Malopolskie).

Un déclin de la population de sangliers a été significativement corrélé à une augmentation du nombre de cerfs rouges et de chevreuils tués par les loups.

Dans les deux modèles, le nombre de sangliers était corrélé négativement avec le nombre de cerfs tués par les loups. Dans le cas du chevreuil, la différence entre le modèle nul et le modèle avec la population de sangliers était plus grande que dans le cas du cerf rouge (Tableau 2).

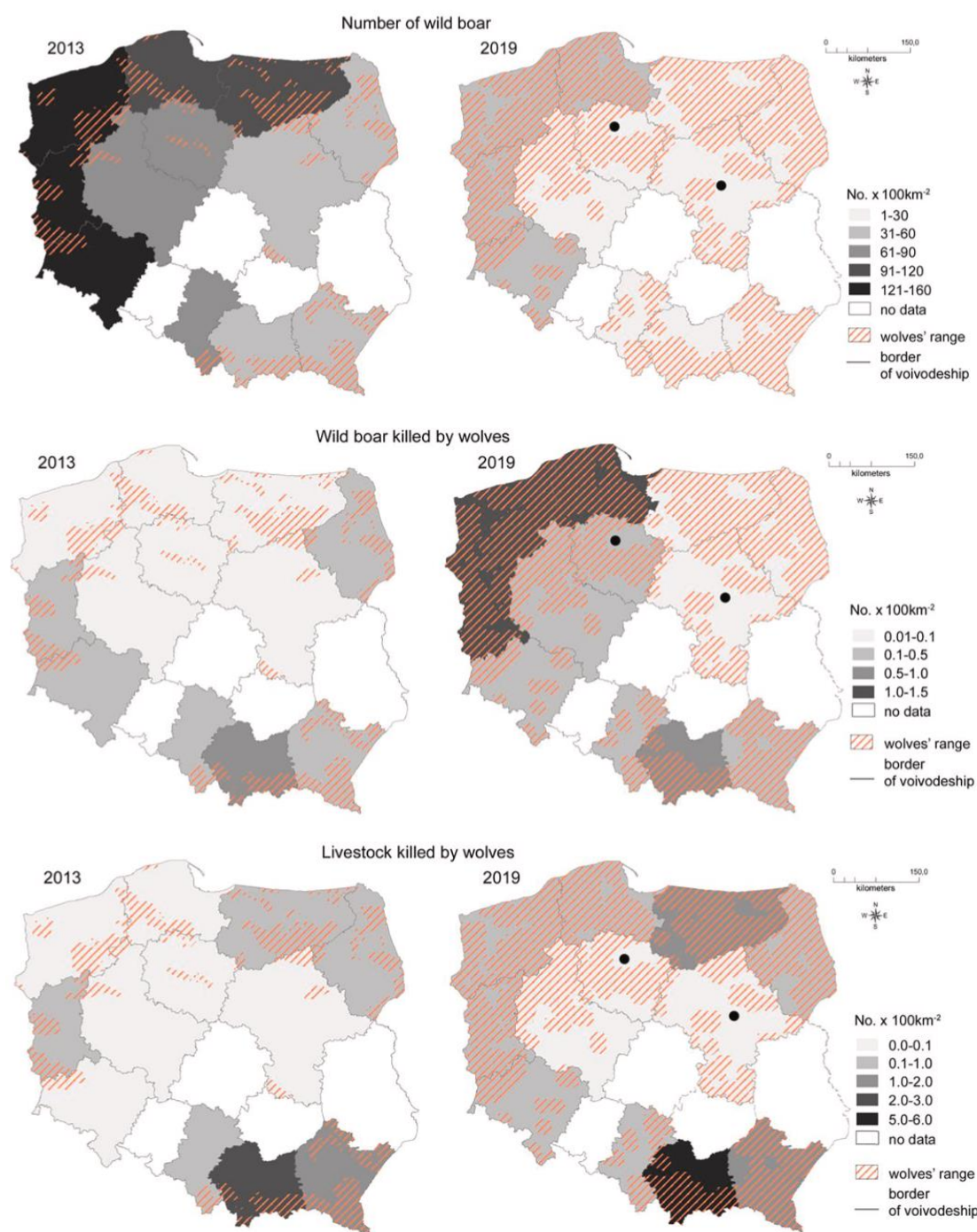


Fig. 4. La taille de la population de sangliers, et le nombre de sangliers et de bétail tués par des loups dans les voïvodies de Pologne en 2013 et 2019 (le point noir marque les voïvodies pour lesquelles nous avons utilisé les données de 2018 au lieu de 2019)

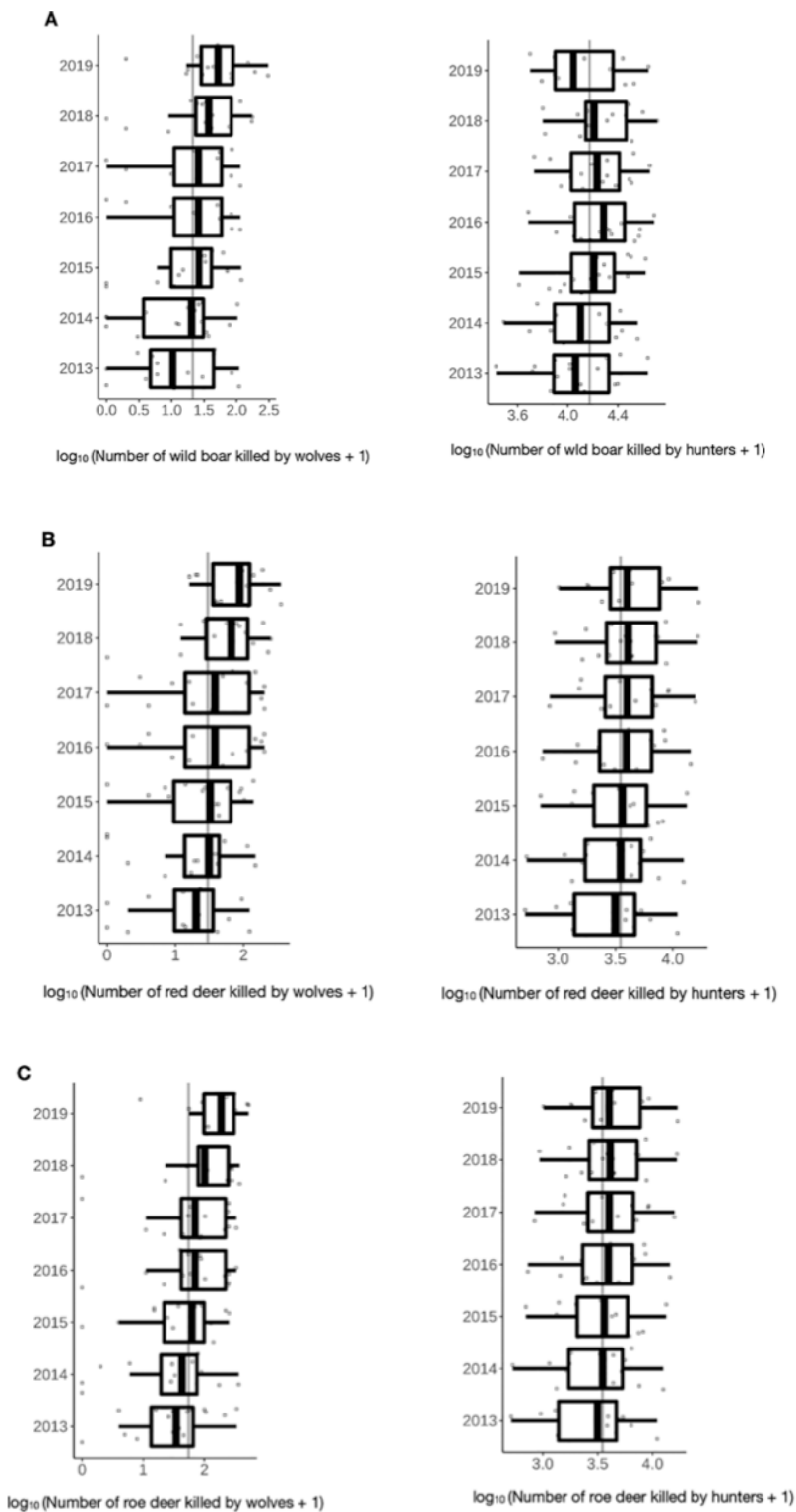


Fig. 5. Box plots montrant le nombre de sangliers (A), de cerfs rouges (B) et de chevreuils (C) tués par les loups (panneau de gauche) et chassés par les chasseurs (panneau de droite) entre 2013 et 2019 à travers la Pologne. L'axe des abscisses indique la valeur du changement de plis transformée en logarithme 10 des animaux tués (sanglier, cerf rouge et chevreuil) par les loups ou les chasseurs. La ligne verticale grise indique la valeur moyenne pour la période d'étude. Les points gris sont les données brutes utilisées pour générer les box plots

3.3. Diminution drastique de la population de proies

Pour le seuil de 30%, une diminution de la taille de la population jusqu'à 30% ne pouvait pas être prédite par le nombre de bétail tué par les loups dans le modèle B (fluctuation) ($B_{\text{bétail tué}} = -0,027 \pm \text{SE } 0,324, p = 0,934, N = 57$). Cependant, pour ce seuil, la probabilité d'un déclin drastique de la population de sangliers dans le modèle A (déclin) (plus de 30% de diminution des effectifs de la

population par rapport au niveau de référence) a pu être prédite par le nombre d'animaux tués par les loups (Fig. 7). Pour le seuil de 20%, les deux modèles étaient statistiquement non significatifs. Le déclin drastique du sanglier, défini comme un nombre de population inférieur à un niveau de référence, n'a pas pu être prédit sur la base du bétail tué par les loups ($B_{\text{bétail tué}} = 1,0203 \pm \text{SE } 0,5814$, $p = 0,079$, $N = 70$). De même, une diminution de la taille de la population jusqu'à 20% en dessous de la valeur de référence n'a pas pu être prédite par le nombre de bêtes tuées par les loups ($B_{\text{bétail tué}} = -0.183 \pm \text{SE } 0.435$, $p = 0.673$, $N = 53$).

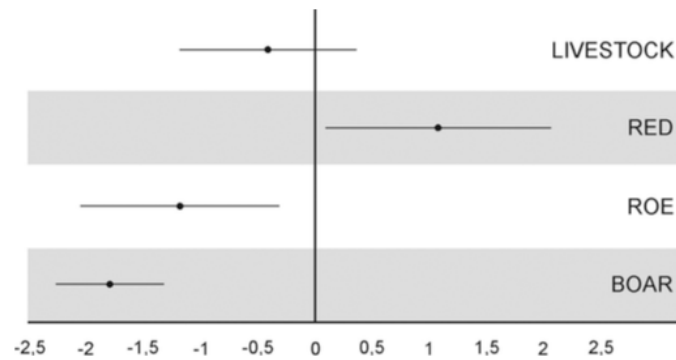


Fig. 6. Estimations des paramètres de la déprédation du bétail par les loups en Pologne entre 2013 et 2019. Les estimations de la moyenne des modèles des coefficients B et des intervalles de confiance sont tirées des meilleurs modèles dans les limites de $\Delta\text{AICc} < 2$. Variables : BOAR - effectifs de la population de sangliers, ROE- effectifs de la population de chevreuils, RED- effectifs de la population de cerfs rouges, LIVESTOCK - effectifs du bétail

Tableau 1. Coefficients d'interception et effectifs de la population de sangliers pour chaque voïvodie séparément (pour tous, les coefficients fixes étaient pour RED : 0,89, ROE - 0,95 et LIVESTOCK : - 0.59)

Voivodeship	Intercept	BOAR
Dolnośląskie	1.24	-2.27
Kujawsko-Pomorskie	0.61	-3.17
Lubuskie	1.19	-2.34
Małopolskie	2.54	-0.42
Mazowieckie	1.83	-1.43
Podkarpackie	2.21	-0.90
Podlaskie	1.74	-1.56
Pomorskie	1.48	-1.93
Śląskie	1.18	-2.35
Warmińsko-Mazurskie	1.96	-1.25
Wielkopolskie	1.62	-1.73
Zachodniopomorskie	1.40	-2.04

Tableau 2. Effet de la taille de la population de sangliers sur le nombre de chevreuils et de cerfs tués par les loups (ΔAICc - différence des valeurs AICc entre le modèle avec la variable et le modèle nul). Les paramètres comprennent BOAR - effectifs de la population de sangliers, ROE- effectifs de la population de chevreuils, RED- effectifs de la population de cerfs rouges

Model (dependent variable)	Source	B	Standard error	p	ΔAICc with the null model
ROE	Intercept	5.56	0.28	<0.001	23.5
	BOAR	-7809.5	1390.1	<0.001	
RED	Intercept	4.74	0.28	<0.001	12.2
	BOAR	-5367.9	1334.3	<0.001	

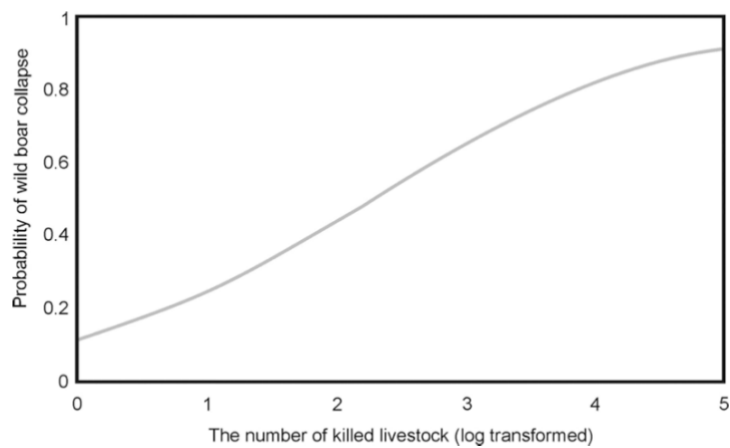


Fig. 7. Réponse logistique du déclin drastique du sanglier (taille de la population inférieure de 30% au niveau de référence) au nombre de bétail tué ($B_0 = -1.922 (\pm SE 0.665)$, $z = -2.891$, $p = 0.004$, $B_{\text{bétail tué}} = 0.863 (\pm SE 0.361)$, $z = 2.394$, $p = 0.017$, $N = 65$)

4. DISCUSSION

Conformément à nos prédictions, le nombre de déprédations de bétail par les loups en Pologne était fortement corrélé aux tailles de population de leurs proies primaires d'ongulés sauvages. Ceci est cohérent avec les observations selon lesquelles un déclin de l'abondance des proies primaires modifie la composition du régime alimentaire des loups, notamment en passant des ongulés sauvages aux ongulés domestiques (Mori et al., 2017 ; Janeiro-Otero et al., 2020). Il est intéressant de noter que la taille de la population de sangliers, une espèce de proie **secondaire** pour les loups en Pologne, semblait être un facteur particulièrement fort de déprédation du bétail. Cependant, les populations de sangliers ont connu un déclin spectaculaire au cours de notre période d'étude en raison des efforts nationaux de réduction de la peste porcine africaine. Dans toutes les voïvodies, la prédation du bétail était liée à un déclin de la population de sangliers (Tableau 1.). Néanmoins, dans deux voïvodies du sud de la Pologne (Malopolskie et Podkarpackie), cette tendance était beaucoup plus faible. Ceci est probablement le résultat d'un petit nombre de populations de sangliers dans ces régions ainsi que d'une forte pression de longue durée des loups sur les animaux domestiques (principalement les moutons) (Gula, 2008).

Les recherches menées dans d'autres systèmes ne montrent pas d'augmentation de la déprédation du bétail en relation avec le déclin des populations de proies sauvages (Sidorovich et al., 2017 ; Gervasi et al., 2020). Nous proposons que cela puisse être dû au fait que la proie donnée ne constituait pas une proportion assez élevée du régime alimentaire des loups, ou que la taille de la population de proies n'a pas fluctué suffisamment au cours de l'étude pour montrer un effet. Nos résultats suggèrent que seule une diminution du nombre de plus de 30% par rapport au niveau de référence pourrait être corrélée avec le nombre de bétail dépris (Fig. 7). Ainsi, cela confirmerait les spéculations de Mori et al. (2017) selon lesquelles une forte réduction artificielle du nombre de sangliers intensifierait la prédation sur les chevreuils et le bétail. Par conséquent, l'apparition de la maladie et les efforts d'atténuation subséquents d'une espèce proie secondaire peuvent entraîner une augmentation de la déprédation du loup sur le bétail, des conflits homme-faune et des défis de gestion plus importants.

La gravité de la déprédation du bétail dans certaines régions pourrait peut-être s'expliquer par la dynamique historique des populations de proies. Nous spéculons que s'il y avait eu des fluctuations significatives dans les proies naturelles dans le passé, les loups pourraient attaquer le bétail plus

souvent parce qu'ils étaient autrefois forcés de survivre de la même manière. Cela serait en accord avec l'approche selon laquelle les loups sont plus susceptibles de tuer le bétail après un événement initial de déprédation du bétail (Harper et al., 2008 ; Bradley et al., 2015). Il faut cependant noter que des études menées en Estonie ont montré qu'après un déclin significatif des sangliers, il y avait un changement significatif dans le régime alimentaire des loups, mais vers des proies sauvages alternatives plutôt que vers le bétail (Valdmann et Saarma, 2020). Cela suggère que d'autres facteurs, tels que la densité des loups, la composition de la meute et les mesures visant à minimiser l'impact des loups sur le bétail peuvent également avoir un impact sur la déprédation du bétail par les loups (par exemple, Gehring et al., 2011 ; Imbert et al., 2016 ; Santiago-Avila et al., 2018).

Notre étude suggère que les mécanismes à l'origine de la déprédation du bétail par les loups sont complexes, comme l'indiquent d'autres études (Eklund et al., 2017 ; Gervasi et al., 2020). Ceci est indiqué par l'importance du chevreuil dans l'explication du nombre de déprédations sur le bétail. Cependant, le fait que la diminution du nombre de chevreuils soit corrélée à l'augmentation de la déprédation du bétail est probablement un effet secondaire. Le chevreuil est l'une des espèces qui **compensent** le déclin du nombre d'autres ongulés dans le régime alimentaire du loup (Gazzola et al., 2007 ; Mori et al., 2017 ; Valdmann et Saarma, 2020 ; Klich et al., 2021). Ceci a été confirmé dans notre étude par une augmentation significative des chevreuils tués avec le déclin du nombre de sangliers (Tableau 2). L'impact plus élevé des loups sur les chevreuils a probablement causé le déclin du nombre de chevreuils entre 2017 et 2019, lorsque le déclin le plus drastique du sanglier a eu lieu (Fig. 2).

Plus surprenante était la relation positive entre la déprédation du bétail et le nombre de cerfs rouges (Fig. 6). Le cerf rouge est la proie principale du loup en Pologne (Jędrzejewski et al., 2012) et nous nous attendions donc à une augmentation de la déprédation du bétail lorsque les populations de cerfs rouges diminuaient, c'est-à-dire une relation négative. Cependant, la relation positive observée était probablement un artefact statistique dû à la corrélation entre les déprédations du bétail et la distribution du cerf rouge en Pologne. Les cerfs rouges étaient les plus nombreux dans les voïvodies du nord et de l'ouest, où une plus grande partie de la déprédation du bétail a eu lieu (Fig. 4). La population de loups dans ces régions était également la plus élevée, et a montré une plus grande augmentation au cours de notre période d'étude (Fig. 4). Il est probable que les zones où les populations de cerfs rouges étaient plus importantes ont facilité la croissance de la population de loups, ce qui a entraîné une augmentation du nombre d'incidents de déprédation (c'est-à-dire que plus de loups implique plus de déprédation).

Il convient également de noter que les populations de cerfs rouges et de chevreuils ont augmenté entre 2016 et 2017, soit la même période qui a marqué le début du déclin des populations de sangliers. La raison ne pourrait pas être l'impact moindre de la chasse par les chasseurs, car le prélèvement est resté à un niveau similaire à celui des années précédentes, et a même montré une tendance à la hausse pendant cette période (Fig. 5B, C). La raison n'est probablement pas non plus due à la recherche de nourriture par les loups sur les sangliers tués par la peste porcine africaine, car la croissance du cerf rouge s'est également produite dans les voïvodies où la peste porcine africaine n'a pas été trouvée. Cette relation suggère un lien potentiel entre le nombre de sangliers et la taille de la population des deux espèces de Cervidae. Le cerf rouge et le chevreuil sont considérés comme des concurrents (Bartos et al., 2002 ; Spitzer et al., 2021), mais les deux espèces ne sont pas considérées comme des concurrents du sanglier car leur régime alimentaire diffère de celui de cette espèce (Spitzer et al., 2020). Néanmoins, la concurrence peut survenir en relation

avec l'alimentation **complémentaire** pendant l'hiver. L'alimentation complémentaire a un impact significatif sur le régime alimentaire des sangliers (Ballari, et Barrios-García, 2014 ; Zeman et al., 2018), ce qui se traduit par un taux de survie plus élevé des jeunes individus en hiver ainsi que par un âge plus précoce de la maturité reproductive (par exemple, Geisser et Reyer, 2005 ; Merta et al., 2014). Pour les cerfs, l'alimentation complémentaire hivernale semble avoir un impact moindre, car une petite quantité de nourriture complémentaire a été trouvée dans leur régime alimentaire (Katona et al., 2014). Cependant, le chevreuil et le cerf rouge utilisent volontiers la supplémentation hivernale (Arnold et al., 2018 ; Ossi et al., 2020), ce qui réduit efficacement les dommages agricoles causés par ces espèces (Rajský et al., 2008 ; Borowski et al., 2019). **Matrai et al. (2013) ont montré que la concurrence entre le cerf rouge et le sanglier pour l'alimentation complémentaire hivernale était probable.**

Notre étude présente également un intérêt pratique pour la gestion des populations d'animaux sauvages et des conflits homme-faune. Le modèle de régression logistique a montré qu'il est possible de prédire le déclin spectaculaire de proies qui ne sont même pas principalement sélectionnées par le prédateur. Ceci est important étant donné que de nombreuses populations d'ongulés sont parmi les plus menacées (Schipper et al., 2008), et que les mesures de conservation actuelles n'ont pas apporté les résultats escomptés (Hoffmann et al., 2010 ; Wolf et Ripple, 2016). De nombreuses espèces d'ongulés sont surveillées sporadiquement toutes les quelques années (par exemple, Klich et Magomedov, 2010 ; Easa et Alembath, 2018 ; Oladipo et al., 2019), et leur état de conservation est mal connu (Schipper et al., 2008). Dans certaines régions reculées, l'estimation des ongulés sauvages est basée sur les zones de chasse au trophée. Cette stratégie permet un suivi régulier des ongulés soumis à une exploitation modérée (par exemple, Michel, 2008 ; Singh et Milner-Gulland, 2011 ; Valdez et al., 2016). Néanmoins, cette approche fait l'objet de critiques quant aux effets éthiques, économiques et écologiques (Lindsey et al., 2007 ; Nordbø et al., 2018 ; Batavia et al., 2019). **En outre, les méthodes utilisées pour le suivi des ongulés sont grevées d'une grande erreur, ce qui rend difficile la détermination des tendances réelles** (Singh et Milner-Gulland, 2011). Pour cette raison, le suivi des dommages causés par les prédateurs peut être une alternative bon marché, ou un complément au suivi de l'abondance de leurs proies ; c'est-à-dire que le suivi des modèles de déprédation du bétail pourrait fournir des informations importantes sur les proies sauvages. Des changements plus prononcés dans la sévérité de la déprédation du bétail pourraient indiquer un déclin marqué de la population de proies.

Il convient de prêter attention aux limites de notre étude. La principale source de **biais** potentiel est la qualité des données, tant sur le nombre de loups que sur celui des proies. Les données sur les effectifs de la population de loups proviennent de la base de données de l'Office central des statistiques, qui s'appuie sur les informations des directions régionales de la protection de l'environnement. **Par conséquent, ces données sont incertaines.** De même, les données sur le nombre de loups utilisés comme proies, obtenues auprès de l'Association Polonaise de la chasse, sont également des estimations erronées de la taille des populations dans les districts de chasse. Les données estimées peuvent avoir influencé nos résultats. **Ceci est particulièrement vrai pour l'effet de la population de loups sur la déprédation du bétail. La population de loups montre une tendance à la hausse ces dernières années en Pologne. On pourrait donc s'attendre à ce que cette augmentation (effectifs de la population de loups) contribue à l'augmentation du nombre d'attaques de bétail.** Cependant, aucune dépendance de ce type n'a été mise en évidence dans nos modèles. Malgré les limites mentionnées ci-dessus, nous pensons que les tendances que nous avons

démontrées reflètent des processus réels qui, à notre avis, sont logiques et suggèrent que l'indicateur proposé peut être applicable.

5. CONCLUSIONS

Notre étude montre que l'épidémie nationale de peste porcine africaine, et les efforts d'atténuation qui ont suivi, ont déclenché une **cascade** de changements dans les relations prédateurs-proies en Pologne. Le **premier** effet a été une diminution du nombre de sangliers, ce qui a provoqué une augmentation des déprédations du bétail par les loups, mais aussi une augmentation de la chasse par les loups de proies sauvages alternatives, les chevreuils et les cerfs. Nous supposons que les espèces de Cervidae ont bénéficié du déclin du nombre de sangliers au cours de la première période, puisqu'elles ont connu une augmentation de leurs effectifs lors d'un déclin drastique de la population de sangliers. Cet avantage a toutefois été de courte durée, car la chasse de ces espèces par les loups a ensuite augmenté. Les changements dans les relations prédateur-proie constatés dans notre étude peuvent être utiles pour expliquer l'effet de la déprédation du bétail. Notre étude confirme que des changements nets du nombre de proies peuvent augmenter la déprédation du bétail, alors qu'ils peuvent être indétectables lorsque les changements du nombre de proies naturelles ne sont pas très importants. À notre avis, cela indique que l'évaluation des facteurs influençant la déprédation du bétail devrait tenir compte des changements historiques dans la dynamique des proies.

Notre étude a également montré qu'il est possible de prédire un déclin drastique du nombre de proies des loups (même avec des proies secondaires) par le nombre de bétail tué par les loups. Si notre interprétation est correcte, elle offre une chance aux gestionnaires et aux défenseurs de la nature d'utiliser la population de prédateurs pour un suivi **indirect** des espèces proies. Un tel suivi pourrait être utilisé comme un « système de première alerte » pour les populations d'ongulés. L'apparition de symptômes de changements plus graves, c'est-à-dire une augmentation soudaine des déprédations de loups sur une grande zone, devrait déclencher une alarme et inciter à vérifier le nombre de proies dans l'environnement. Un tel système serait peu coûteux et pourrait être utile dans le cas de grands mammifères protégés non soumis à une surveillance, ou faisant l'objet d'une surveillance occasionnelle. Il pourrait également servir de contrôle pour les suivis de terrain basés sur la chasse au trophée ou autres. Le principal avantage pourrait être la possibilité de prévenir d'autres changements indésirables dans le nombre de populations d'ongulés surveillées de cette manière. En outre, dans un tel système, il est justifié de maintenir, et non de harceler, la population de prédateurs, qui constituent l'élément de base de ce système. Cela permettrait peut-être aussi d'accroître l'efficacité de leur protection.