



# La tolérance des loups façonne les communautés de canidés du désert au Moyen-Orient

Global Ecology and Conservation 36 (2022) e02139

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

**Global Ecology and Conservation**


journal homepage: [www.elsevier.com/locate/gecco](https://www.elsevier.com/locate/gecco)

**Tolerance of wolves shapes desert canid communities in the Middle East**

Gavin T. Bonsen<sup>a,\*</sup>, Arian D. Wallach<sup>a</sup>, Dror Ben-Ami<sup>b</sup>, Oded Keynan<sup>b,c</sup>, Anton Khalilieh<sup>d</sup>, Uri Shanas<sup>e</sup>, Eamonn I.F. Wooster<sup>a</sup>, Daniel Ramp<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Centre for Compassionate Conservation, Faculty of Science, University of Technology Sydney, New South Wales 2007, Australia  
<sup>b</sup> Compassionate Conservation Middle East, Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Israel  
<sup>c</sup> Dead Sea and Arava Science Centre, Central Arava Branch, Hazeva, Israel  
<sup>d</sup> Nature Palestine Society, Ramallah, Palestine  
<sup>e</sup> Biology and Environment, University of Haifa – Oranim, Tivon, Israel



## Résumé

Le loup gris (*Canis lupus*) se rétablit dans le monde entier en raison de l'acceptation croissante de l'homme, qui peut entraîner des **cascades trophiques**. Une sous-espèce menacée, le loup d'Arabie (*Canis lupus arabs*), habite les régions arides du sud du Levant et de la péninsule Arabique, où il reste largement persécuté et où l'on connaît peu de choses sur son écologie. La majeure partie de l'aire de répartition du loup d'Arabie est dominée par le pastoralisme, où la tolérance à l'égard des loups est faible. Nous avons évalué comment l'acceptation du loup d'Arabie, par rapport à l'utilisation des terres et à la densité humaine, a des **effets en cascade** sur d'autres canidés en comparant les interactions spatiales et temporelles, et l'**abondance relative** des canidés dans un désert hyper-aride traversant la frontière entre Israël et la Jordanie. Les canidés ont réagi en ajustant leurs schémas d'activité spatiale et temporelle en fonction de l'activité humaine. Les loups ont été significativement moins enregistrés dans les paysages pastoraux, entraînant des effets en cascade. Nous avons constaté que les chacals (*Canis aureus*) et les renards (*Vulpes* spp.) sont tous deux supprimés par les grands canidés. **Les loups et les chacals ont tous deux supprimé les renards, mais les loups ont également favorisé les renards en réduisant la pression des chacals.** Représentant la première documentation du rôle d'un grand prédateur au Moyen-Orient, nos résultats soulignent les effets écologiques importants que les loups d'Arabie ont sur les écosystèmes désertiques. Les efforts de conservation devraient se concentrer sur l'augmentation de la tolérance et sur la coexistence dans les paysages pastoraux.

## 1. INTRODUCTION

Le loup gris (*Canis lupus*) se rétablit dans l'ensemble de son aire de répartition mondiale, notamment en Amérique du Nord et en Europe, en grande partie en raison d'une augmentation générale de l'acceptation des prédateurs par l'homme (George et al., 2016) et de la transition de certaines régions agricoles vers des espaces sauvages (Chapron et al., 2014). Les implications écologiques de ce rétablissement ont été démontrées dans certaines zones protégées comme le parc national de Yellowstone, aux États-Unis (Ripple et Beschta, 2011). Cependant, la persécution reste la plus grande menace pour les grands prédateurs au niveau mondial, y compris les loups (Ripple et al.,

2014). La production animale, en particulier d'ongulés domestiques en liberté (c'est-à-dire le pastoralisme), reste l'un des principaux moteurs de la persécution des prédateurs (Boronyak et al., 2020). Les **cascades trophiques** induites par les loups ont fait l'objet d'une grande attention dans les zones où les populations se reconstituent, mais l'élimination des grands prédateurs déclenche également des cascades (Colman et al., 2014 ; Heath et al., 2014). Si le rétablissement et les effets écologiques des loups en Amérique du Nord et en Europe sont bien compris, on en sait moins sur les rôles écologiques des loups dans d'autres régions.

Le loup d'Arabie adapté au désert (*C. l. arabs*), la plus petite sous-espèce du loup gris, était historiquement répandu dans les régions arides du sud du Levant et de la péninsule Arabique, mais il est aujourd'hui en danger en raison de la persécution (Mallon et Budd, 2011). Le loup d'Arabie reste le seul prédateur ultime dans la majeure partie de son aire de répartition depuis la disparition du guépard d'Asie (*Acinonyx jubatus venaticus*) et la quasi-éradication du léopard d'Arabie (*Panthera pardus nimr*) au cours des dernières décennies. L'élucidation des rôles écologiques importants du loup d'Arabie est susceptible d'améliorer la conservation de cette sous-espèce de loup gris en danger (Sakurai et al., 2020). La seule population stable connue est confinée à la vallée de l'Arava et au désert du Néguev en Israël, où la protection légale est appliquée et où l'acceptation des loups est élevée (Barocas et al., 2018 ; Cohen et al., 2013). Les loups de cette région bénéficient également de la protection légale de leurs proies, telles que les gazelles (*Gazella* spp.), et des ressources en eau et en nourriture (par exemple, les dattes et les melons) disponibles dans les exploitations agricoles (Barocas et al., 2018 ; Lewin et al., 2021). **Cependant, la majeure partie de l'aire de répartition du loup d'Arabie chevauche des éleveurs semi-nomades de moutons et de chèvres, et comme dans la plupart des régions où le pastoralisme est présent, les prédateurs sont tués pour protéger les animaux domestiques de la prédation.** Il reste à savoir si les loups d'Arabie structurent les écosystèmes de la même manière que leurs homologues du nord.

En tant que prédateurs ultimes, les loups sont connus pour supprimer les populations de canidés plus petits dans d'autres parties du monde. En Amérique du Nord, les loups limitent la distribution et l'abondance des coyotes (*C. latrans*) (Berger et Gese, 2007), tandis que les aires de répartition et les densités des loups et des chacals dorés (*C. aureus*) sont négativement corrélées en Europe (Krofel et al., 2017 ; Newsome et al., 2017). De même, dans les déserts d'Australie, le dingo (*C. dingo*), étroitement apparenté, a un fort effet suppressif sur les renards roux (*Vulpes vulpes*) (Wallach et al., 2010 ; Wooster et al., 2021). **Les effets suppressifs des grands canidés peuvent se répercuter en cascade sur la communauté des prédateurs.** Par exemple, la suppression des coyotes par les loups a libéré les renards roux (Levi et Wilmers, 2012 ; Newsome et Ripple, 2015). Dans les zones agricoles centrales d'Israël, les renards évitent les zones à forte densité de chacals (Shamoon et al., 2017), et les renards évitent également les chacals à des échelles spatiales fines dans les paysages agricoles de la vallée de l'Arava (Scheinin et al., 2006). Les humains influencent les communautés de canidés par des interactions à la fois agonistiques et facilitatrices au Moyen-Orient. Les loups restent fortement persécutés dans les paysages pastoraux de la péninsule Arabique (Cunningham et al., 2009). Dans le sud du Levant, les chacals dorés ont étendu leur aire de répartition dans les régions arides avec le développement agricole (Magory Cohen et al., 2013), et sont souvent abattus en raison des impacts économiques perçus sur l'agriculture et de la propagation de la rage (Nemtzov et King, 2001). Ici, nous nous demandons si des attitudes humaines contrastées façonnent les effets écologiques en cascade que les loups d'Arabie peuvent avoir sur les **mésoprédateurs**. Nous avons émis l'hypothèse que lorsque les humains sont tolérants envers les loups, les effets écologiques des loups seront plus forts que lorsque les humains persécutent les loups.

Pour tester cette hypothèse, nous avons évalué les interactions spatiales et temporelles des loups d'Arabie, des chacals dorés et des renards entre différents contextes humains basés sur l'acceptation des loups par les humains, dans le but de déterminer si l'acceptation des loups façonne les communautés de canidés dans un désert hyper-aride du Moyen-Orient. Nous avons quantifié l'évitement spatial et temporel des petits canidés vers les grands canidés dans les zones protégées et les paysages agricoles dominés par le pastoralisme ou l'agriculture. Étant donné que la tolérance aux loups est faible dans les paysages pastoraux, nous avons prédit une réduction de l'activité des loups, libérant les chacals de la **pression descendante** (top-down) et intensifiant en **cascade** la suppression des renards.

## 2. MATERIAUX ET METHODES

### 2.1. Zone d'étude

Nous avons mesuré les schémas d'activité des canidés à travers une région désertique d'~6000 km<sup>2</sup> dans le sud du Levant (Fig. 1) pendant l'été (juin-septembre) de 2019. La quasi-totalité des précipitations dans cette région aride à hyper-aride (par exemple, < 50 mm dans les plaines, < 200 mm dans les zones de hautes terres) se produit dans des périodes de 6 mois entourant l'hiver (octobre à mars). Les températures atteignent > 45°C en été (< 10°C plus froid dans les hautes terres), donc la zone d'étude était typiquement sèche et chaude pendant l'échantillonnage. Notre zone d'étude comprenait à la fois des zones de hautes et de basses terres, s'étendant à travers le désert du Néguev de la frontière Israélo-Egyptienne à l'ouest (pic le plus élevé ~1000 m) aux montagnes d'Edom en Jordanie à l'Est (pic le plus élevé ~1200 m). La vallée hyperaride de l'Arava (en arabe : « Wadi Arava » ; en hébreu : « Arava »), qui chevauche la frontière Israélo-Jordanienne, coupe en deux ces deux zones de hautes terres. Son point le plus bas atteint 400 m sous le niveau de la mer, sur la rive sud de la mer Morte. Notre zone d'étude couvrait la section nord de la vallée de l'Arava (qui s'étend sur 50 à 70 km au sud de la mer Morte), englobant un écosystème désertique de plaine contigu d'une largeur moyenne de 20 km, et ses hautes terres arides adjacentes à l'Est et l'ouest.

Le sud du Levant est une région sociopolitiquement complexe qui englobe des parties d'Israël, de la Palestine et de la Jordanie, où l'acceptation des loups varie. Le loup d'Arabie est légalement protégé dans toute la région, mais la protection n'est appliquée que dans des zones limitées et le soutien de la communauté pour la protection des prédateurs dans les paysages pastoraux est généralement faible. Des loups Arabes auraient été abattus après avoir traversé des paysages pastoraux dans le passé (Hefner et Geffen, 1999). La chasse légale et illégale est courante dans certains paysages pastoraux (Eid et Handal, 2018), et plusieurs espèces menacées, dont le loup Arabe (Bonsen et Khalilieh, 2021), peuvent être confinées dans des réserves naturelles (Amr et al., 2004). Une base de proies sauvages fortement réduite en dehors des zones protégées signifie que les ongulés domestiques (où le « bétail ») constituent désormais une source de nourriture importante pour les loups dans certains paysages pastoraux (Bonsen et Khalilieh, 2021), ce qui exacerbe souvent les conflits (Gecchele et al., 2017). Dans les paysages de cultures absents de pastoralisme, la tolérance des loups est élevée (Barocas et al., 2018), ce qui élargit les zones de protection des loups.

La section de la frontière Israélo-Jordanienne traversant notre zone d'étude n'avait pas de barrière physique. **De simples clôtures en fil de fer barbelé entourant des champs de mines le long du côté Israélien de la frontière sont des vestiges de l'époque précédant la ratification du traité de paix de**

1994. Contrairement à la faune qui peut traverser la frontière librement, les déplacements humains sont contrôlés par les militaires des deux côtés. Sur notre site d'étude, l'activité militaire de la Jordanie se concentrait principalement à moins de 5 km de la frontière, tandis que l'activité militaire d'Israël s'étendait de la Jordanie à l'Égypte. Le Néguev contient de vastes zones d'entraînement militaire qui sont interdites au public (y compris aux bergers), sauf le samedi et les jours fériés juifs où elles sont ouvertes à la randonnée et au camping.

Ainsi, le pastoralisme est plus restreint en Israël qu'en Jordanie, où les pasteurs bénéficient d'une plus grande liberté de mouvement et d'installation temporaire lorsqu'ils gardent des troupeaux. En Jordanie, les bergers sont autorisés à amener leurs moutons et chèvres domestiques dans les zones protégées pour s'abreuver aux sources, alors qu'en Israël, le bétail est exclu des zones protégées. Dans cette partie d'Israël, la plupart des animaux sont confinés dans des fermes laitières industrielles, et les petits villages agricoles (« moshavim » et « kibbutzim ») sont entourés de champs de culture intensive. Les cultures courantes comprennent les dattes et les cultures saisonnières tels que les melons et les poivrons, qui constituent une part considérable du régime alimentaire des canidés de la région (Lewin et al., 2021).

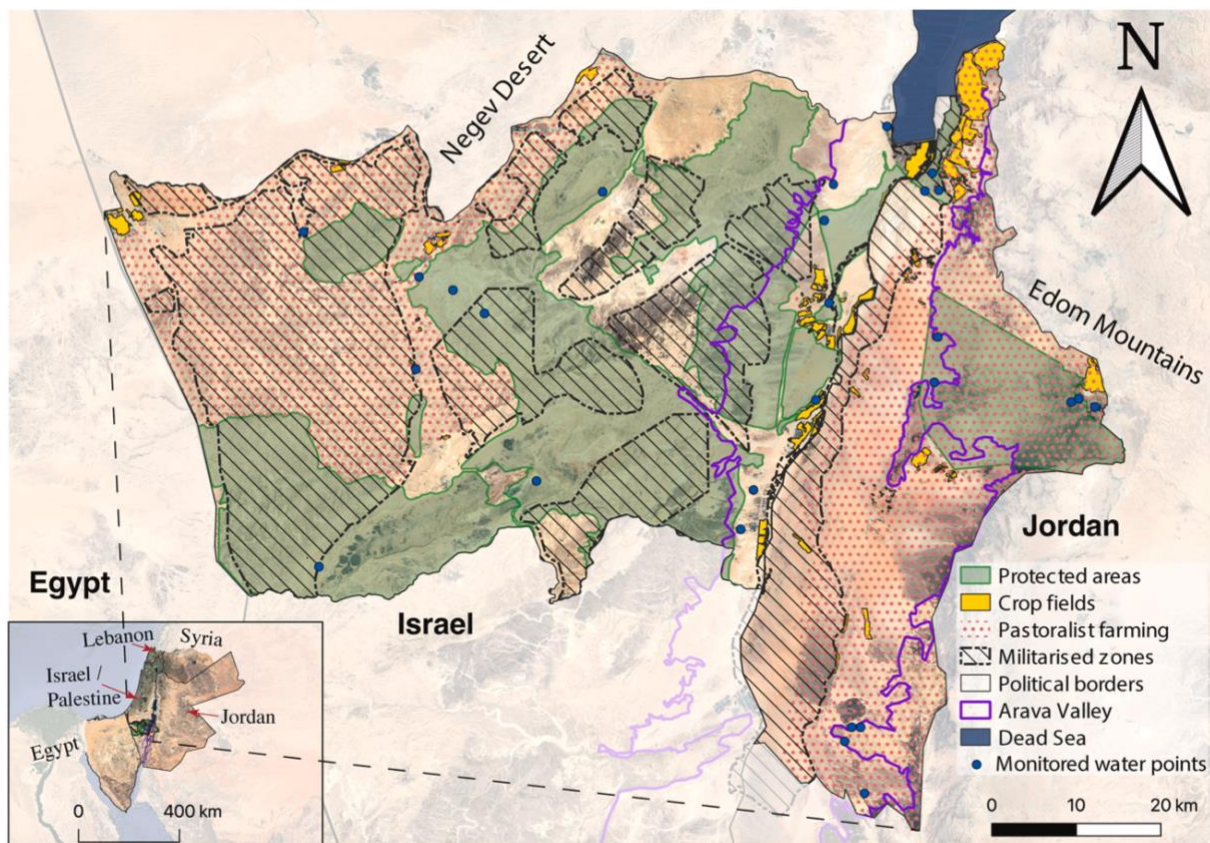


Fig. 1. Distribution spatiale des points d'eau surveillés à travers trois catégories d'utilisation des terres par l'homme dans une zone d'étude d'~6000 km<sup>2</sup> dans le sud du Levant (encadré), mettant en évidence la vallée de l'Arava (délimitée en violet) qui chevauche la frontière internationale entre Israël et la Jordanie

## 2.2. Collecte et analyse des données

Nous avons utilisé les données obtenues de diverses sources pour générer des couches SIG dans ArcGIS 10.8 (ESRI, 2019) en fonction de l'utilisation des terres par l'homme et de la densité de population (voir le Tableau A1 dans les informations complémentaires). Nous avons ensuite caractérisé la zone d'étude dans les trois catégories suivantes en fonction de l'utilisation des terres. (1) **Zones protégées** : Parcs nationaux et réserves naturelles principalement utilisés pour des

activités récréatives bénignes, dans lesquels la faune est légalement et activement protégée. Le risque de persécution des loups est faible. **(2) Paysages de culture** : Paysages agricoles où la culture est la principale utilisation des terres et où la grande faune vertébrée est légalement et activement protégée. Le risque de persécution des loups est aussi faible que dans les zones protégées, mais l'activité humaine est plus importante. **(3) Paysages pastoraux** : Paysages agricoles dans lesquels l'élevage du bétail est une forme d'agriculture prédominante. Les loups sont perçus comme une menace pour le bétail (Barocas et al., 2018) et sont illégalement persécutés dans certaines zones (Eid et Handal, 2018 ; Hefner et Geffen, 1999).

Nous avons installé de 1 à 3 caméras-pièges Trophy Cam Aggressor (Bushnell, Overland Park, KS, USA) à 27 points d'eau (sources naturelles, tuyaux percés, barrages artificiels et abreuvoirs) - neuf dans chaque catégorie d'utilisation des terres - pendant environ un mois afin d'estimer l'utilisation, ainsi que les interactions spatiales et temporelles, des canidés dans les contextes humains (Fig. 1). Nous nous sommes concentrés sur les points d'eau parce que c'est là que l'activité de la faune est la plus élevée et que les canidés y font régulièrement des marques olfactives (Wallach et al., 2009). Nous avons classé le point d'eau en fonction de l'utilisation du sol en déterminant l'activité humaine prédominante, et nous avons calculé la densité moyenne de la population humaine dans un rayon de 5 km. Les données des pièges photographiques ont été classées par espèce (pour *Canis* spp.) ou par genre (pour *Vulpes* spp.). Le renard roux (*V. vulpes*) était l'espèce de renard la plus fréquemment détectée, mais nous avons combiné leurs détections avec deux autres renards (*V. cana* et *V. rueppellii*) car ils constituent une position trophique similaire (tous pèsent < 5 kg).

Nous avons réalisé des modèles d'occupation à une et deux espèces à l'aide du paquet « Wqid » du programme R version 4.0.1 (R Core Team, 2018). Étant donné que la disponibilité des points d'eau était limitée et que les domaines vitaux des canidés individuels étaient souvent composés de plusieurs points d'eau, nous avons interprété le paramètre d'occupation ( $\psi$ ) des modèles mono-espèces comme la probabilité d'utilisation des ressources pour tenir compte du manque d'indépendance spatiale (Mackenzie, 2006). Nous avons calculé un facteur d'interaction entre espèces (SIF) à partir des modèles à deux espèces selon l'équation proposée par Richmond et al. (2010). Le SIF indique si un canidé plus petit évite (SIF < 1,0) ou est attiré par (SIF > 1,0) un canidé plus grand, ou si les deux canidés sont présents indépendamment (SIF = 1,0) ; plus la valeur s'éloigne de la valeur neutre de 1,0, plus l'interaction est forte. La probabilité d'utilisation des ressources a été modélisée en fonction de la densité de la population humaine dans chaque catégorie d'utilisation des terres, tandis qu'un seul SIF a été calculé dans toute la zone d'étude pour chaque paire d'espèces.

Nous avons également exploré les interactions entre les canidés en déterminant le chevauchement des modèles d'activité temporelle. Nous avons traité les événements de détection comme indépendants s'il n'y avait pas d'autres détections du même canidé pendant cinq minutes avant ou après l'événement donné, et nous avons enregistré le lieu, la date et l'heure de chaque événement indépendant. En utilisant le paquet « overlap » dans R (Meredith et Ridout, 2020), nous avons ensuite estimé les modèles d'activité temporelle et ajusté les courbes de densité de noyau en radians ( $r$ ). Un coefficient de chevauchement ( $\hat{\Delta}$ ) a été calculé comme l'aire située sous le chevauchement des courbes de densité pour chaque canidé, renvoyant une valeur allant de 0 (aucun chevauchement) à 1 (chevauchement complet). Suivant les recommandations de Ridout et Linkie (2009), nous avons utilisé  $\hat{\Delta}_1$  pour les petites tailles d'échantillon (<75) et  $\hat{\Delta}_4$  pour les grandes tailles

d'échantillon ( $>75$ ), et avons généré 1000 échantillons bootstrap lissés ; en estimant une moyenne  $\hat{\Delta}$  et des intervalles de confiance à 95% (IC ; selon Meredith et Ridout, 2020) pour chaque paire de courbes de densité au sein de chaque catégorie d'utilisation des terres. Enfin, nous avons testé tout changement significatif dans les schémas d'activité temporelle pour un canidé donné entre les catégories d'utilisation des terres à l'aide d'un test de Wald dans le package « activity » de R. Les schémas d'activité temporelle des humains ont également été analysés à l'aide de détections par caméra-piège pour visualiser les ajustements temporels de l'activité des loups en réponse aux humains. Nous avons utilisé le package « camtrapR » de R pour définir les événements de détection et créer des historiques de détection utilisés dans les modèles d'occupation.

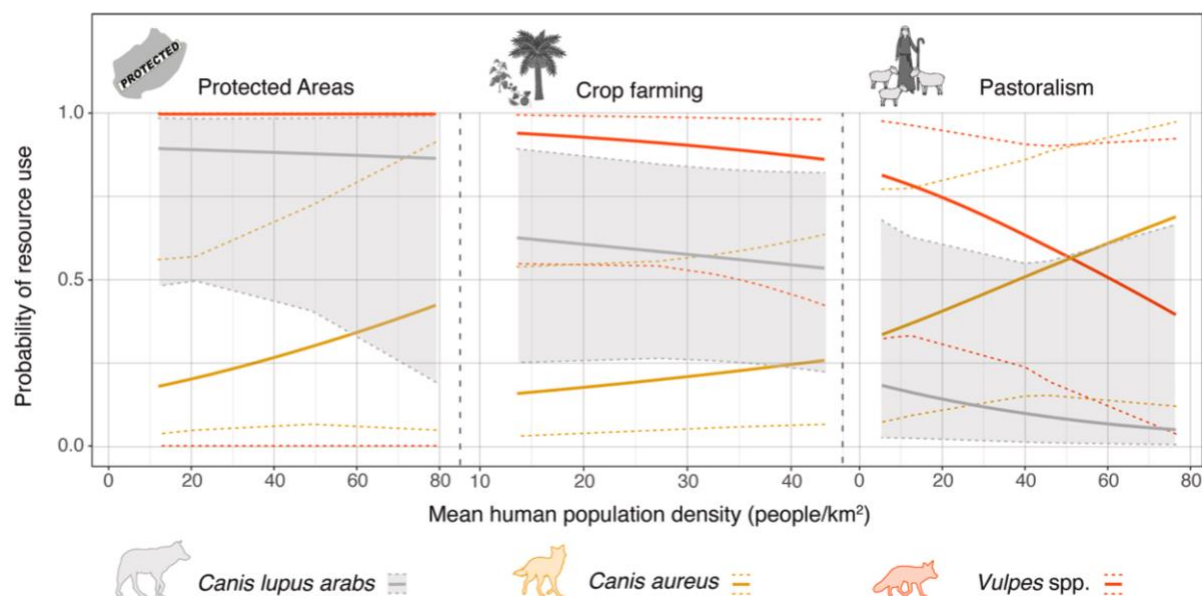
Nous avons également mené des enquêtes de suivi pour estimer un indice d'abondance relative des canidés entre les deux catégories d'utilisation des terres agricoles. Nous avons concentré nos efforts dans la vallée de l'Arava afin d'établir des comparaisons directes entre les paysages agricoles et pastoraux à travers la frontière Israélo-Jordanienne, tout en réduisant les facteurs spatiaux de confusion tels que les différences d'altitude ou d'accessibilité aux proies ou aux ressources. Les zones protégées sont peu nombreuses dans l'Arava et largement influencées par les activités agricoles environnantes, aussi l'échantillonnage effectué dans les zones protégées a été classé en fonction de l'activité agricole correspondante. Ainsi, pour les estimations d'abondance relative, toutes les unités d'échantillonnage dans les paysages de cultures se trouvaient en Israël, tandis que toutes les unités d'échantillonnage dans les paysages pastoraux se trouvaient en Jordanie.

Suivant Wallach et al. (2010), nous avons utilisé deux méthodes de suivi différentes pour évaluer deux paramètres pour chaque espèce : **la densité relative et la distribution relative**. Nous avons ensuite multiplié ces deux paramètres pour obtenir un indice d'abondance relative [ $IR_{ab} = R_{dens} \times R_{dist}$ ], que nous avons comparé entre les catégories d'utilisation des terres en effectuant un test de Kruskal-Wallis pour chaque espèce. Pour déterminer la densité relative, nous avons compté le nombre de traces fraîches le long de transects de 500 m (21 dans les zones de culture, 17 dans les zones pastorales) sur une moyenne de trois matins consécutifs. Après le comptage, nous avons dégagé toutes les traces précédemment déposées en traînant un objet métallique lourd, auquel étaient attachées des feuilles de palmier séchées, derrière un véhicule se déplaçant lentement. Nous avons ensuite converti le nombre quotidien de traces fraîches enregistrées par transect en nombre de traces/ha/jour. La **distribution relative** (c'est-à-dire la proportion de la zone occupée) a été estimée en scannant des parcelles de 2 ha choisies au hasard (31 dans les zones de culture et 21 dans les zones pastorales) et en enregistrant la présence ou l'absence de traces pour chacune des espèces de canidés.

### 3. RESULTATS

Sur la base d'un total de 418 événements de canidés sur 997 jours de piégeage, nous avons constaté que les communautés de canidés diffèrent selon l'utilisation des terres par l'homme (voir Tableau A2). **La plupart des événements concernant le loup (62,2%) et le renard (54,4%) ont été enregistrés dans des zones protégées, alors que la plupart des événements concernant le chacal ont été enregistrés dans des paysages pastoraux (76,1%).** La probabilité d'utilisation des ressources était similaire pour les loups et les renards : plus élevée dans les zones protégées, significativement plus élevée dans les paysages de cultures que dans les paysages pastoraux, et diminuant avec l'augmentation de la densité de la population humaine dans les paysages agricoles (cultures et pastoraux) (Fig. 2). En revanche, la probabilité d'utilisation des ressources par les chacals

augmentait avec la densité de population humaine et était significativement plus élevée dans les paysages pastoraux que dans les zones protégées et les paysages agricoles (Fig. 2).

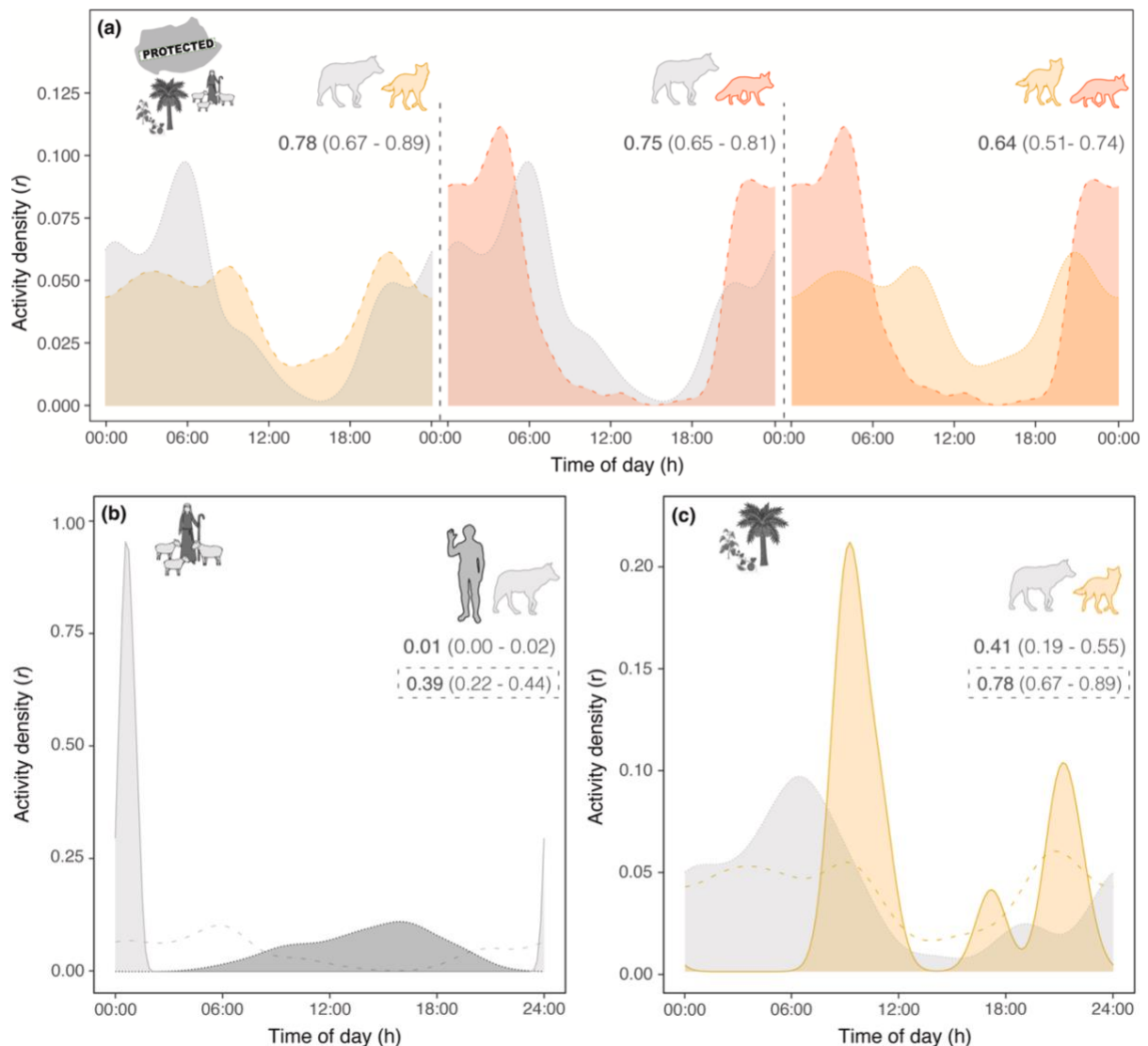


**Fig. 2.** Les probabilités d'utilisation des ressources par les canidés dans les différentes catégories d'utilisation des terres en fonction de la densité de population humaine révèlent que les loups (lignes grises et ombres) et les renards (lignes rouges) sont influencés négativement, alors que les chacals (lignes dorées) sont influencés positivement, par la densité de population humaine, en particulier dans les paysages pastoraux. Les lignes pointillées représentent des intervalles de confiance à 95%. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans la légende de cette figure, le lecteur est renvoyé à la version web de cet article)

Tous les canidés étaient principalement nocturnes, avec des pics d'activité crépusculaires (l'activité des chacals était légèrement plus tardive le matin), et le chevauchement temporel était généralement élevé entre les paires de canidés (Fig. 3a). Cependant, l'activité des loups et des chacals s'est déplacée de manière significative dans les paysages de pastoralisme et d'agriculture, respectivement (voir Tableau A3). Le chevauchement temporel entre les loups et les humains était globalement faible ( $\hat{\Delta} \pm 95\% \text{ CI} = 0,39 \pm 0,22 - 0,44$ ), les humains étant diurnes. Cependant, le chevauchement était particulièrement faible dans les paysages pastoraux où l'activité des loups s'est déplacée vers un pic unique au milieu de la nuit lorsque les humains étaient inactifs ( $\hat{\Delta} \pm 95\% \text{ CI} = 0,01 \pm 0,00 - 0,02$ ; Fig. 3b;  $\chi^2$  de Wald = 33,6,  $p < 0,0001$ ). De même, le chevauchement temporel entre les loups et les chacals était plus faible dans les paysages de cultures agricoles où l'activité des chacals se déplaçait vers les périodes de faible activité des loups ( $\hat{\Delta} \pm 95\% \text{ CI} = 0,41 \pm 0,19 - 0,53$ ; Fig. 3c;  $\chi^2$  de Wald = 16,5,  $p < 0,0001$ ).

Les chacals et les renards évitaient spatialement les plus grands canidés. Aux points d'eau, l'évitement des chacals par les renards était le plus fort (SIF = 0,34), suivi par l'évitement des loups par les chacals (SIF = 0,72), et l'évitement des loups par les renards était le plus faible (SIF = 0,82). Bien que la probabilité d'utilisation des ressources par les renards soit la plus élevée aux points d'eau utilisés par les loups, les enquêtes de suivi ont révélé que les abondances relatives des loups et des renards étaient inversement proportionnelles dans les paysages agricoles de l'Arava (Fig. 4). Les loups étaient plus abondants dans les paysages de cultures (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 8,68$ ,  $p < 0,01$ ; voir Tableau A4), tandis que les renards étaient plus abondants dans les paysages pastoraux (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 11,40$ ,  $p < 0,001$ ; voir Tableau A4). L'abondance du chacal était égale, et

inférieure à celle des autres canidés, dans les paysages agricoles et pastoraux (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 2,42, p = 0,12$  ; voir Tableau A4).



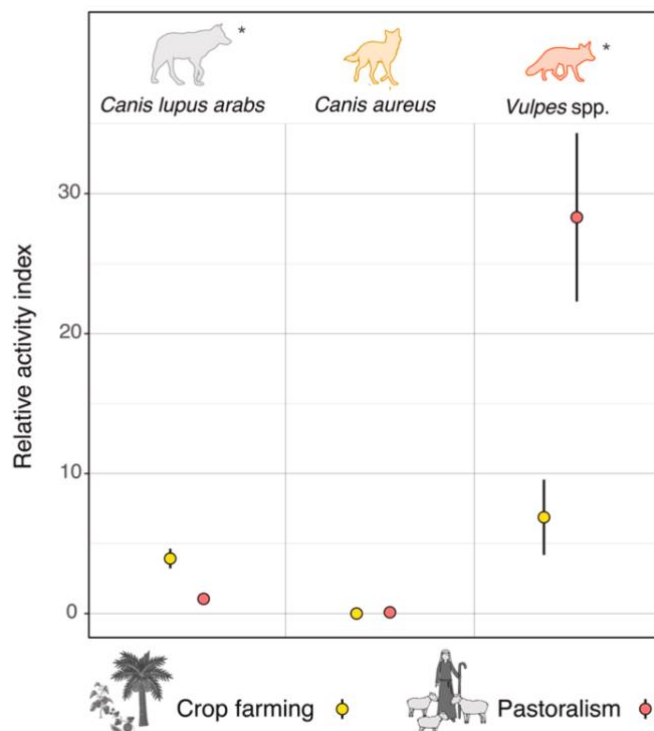
**Fig. 3.** Chevauchement des schémas d'activité temporelle illustrant : (a) un chevauchement temporel relativement élevé entre les grands (lignes pointillées) et les petits (lignes en pointillés) canidés dans l'ensemble, où tous les canidés sont largement nocturnes avec des pics d'activité bimodaux autour de l'aube et du crépuscule pour les loups (lignes grises et ombres) et les renards (lignes rouges et ombres), et légèrement plus tard dans la matinée pour les chacals (lignes or et ombres) ; (b) un déplacement significatif de l'activité des loups (lignes pleines et pointillées) dans les paysages pastoraux vers le milieu de la nuit lorsque les hommes (lignes pointillées) sont inactifs ; et (c) un déplacement significatif de l'activité des chacals (lignes pleines et pointillées) dans les paysages agricoles vers des moments où les loups (lignes pointillées) sont moins actifs. Les valeurs indiquent les coefficients de chevauchement bootstrapped ( $\hat{\Delta} \pm 95\% \text{ CI}$ ), tandis que les lignes en pointillé dans (b) et (c) représentent les schémas d'activité temporelle globale des plus petits canidés [les cases en pointillé représentent le coefficient de chevauchement global ( $\hat{\Delta} \pm 95\% \text{ CI}$ )]. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans la légende de cette figure, le lecteur est renvoyé à la version web de cet article).

## 4. DISCUSSION

Notre étude démontre que les loups Arabes structurent les communautés de canidés au Moyen-Orient, et que cet effet est lié à l'utilisation et à l'acceptation des terres par les humains. **Nous montrons que la persécution des loups dans les paysages pastoraux libère les chacals dorés de la pression descendante, qui a des effets suppressifs en cascade sur les renards.** Les loups et les chacals suppriment tous deux les renards. Nous avons constaté que l'abondance relative des renards



était plus faible là où les loups étaient plus abondants, et que les renards évitaient les points d'eau les plus utilisés par les chacals. Bien que les loups d'Arabie suppriment les renards, ils favorisent aussi indirectement les renards en diminuant la force de suppression des chacals. Ces interactions, qui sont susceptibles d'avoir des implications sur plusieurs niveaux trophiques, dépendent du comportement humain dans ces paysages anthropiques arides.



**Fig. 4.** Les indices d'activité relative, calculés à l'aide des paramètres estimés à partir des enquêtes de suivi, montrent que les renards de la vallée de l'Arava sont **significativement plus actifs dans les paysages pastoraux que dans les paysages de cultures où les loups sont plus actifs**

**Les loups utilisent le plus les zones protégées.** Dans les zones agricoles, la probabilité d'utilisation des ressources et l'abondance relative des loups étaient plus élevées dans les paysages de cultures que dans les paysages pastoraux. Comme les loups, les renards utilisaient surtout les zones protégées et les paysages agricoles, et la probabilité d'utilisation des ressources par les renards diminuait avec la densité de la population humaine dans les paysages pastoraux. En revanche, la probabilité d'utilisation des ressources par les chacals était la plus faible dans les zones protégées et les paysages agricoles, et les quelques événements liés aux chacals qui ont été enregistrés dans les paysages agricoles ont coïncidé avec des périodes de faible activité des loups. **Contrairement aux loups et aux renards, la probabilité d'utilisation des ressources par les chacals augmente avec la densité de la population humaine.** Cela s'aligne sur l'abondance des chacals autour des villes Israéliennes densément peuplées (Shamoon et al., 2017). De même, Shahnaseri et al. (2019) ont noté que dans les régions arides de l'Iran, le loup Indien (*C. l. pallipes*), légèrement plus grand, évitait les humains tandis que les chacals se concentraient dans les zones agricoles.

**Nous soutenons que les chacals ont supprimé les renards dans les paysages pastoraux avec les densités de population humaine les plus élevées dans notre étude.** Les renards roux sont régulièrement rapportés comme ayant une forte affiliation avec l'activité humaine, y compris précédemment dans notre zone d'étude (Shapira et al., 2008). Aux États-Unis, une étude régionale a montré que les coyotes et les renards roux étaient tous deux positivement corrélés le long d'un

gradient d'urbanisation (Rota et al., 2016) ; dans le même temps, une étude de parcs urbains à échelle fine a montré que les renards roux bénéficient de l'utilisation des zones de fort développement urbain comme refuges spatiaux pour réduire le risque de concurrence d'interférence des coyotes (Moll et al., 2018).

Notre étude rejoint l'observation internationalement cohérente que les grands canidés suppriment les canidés plus petits. Comme les loups Européens suppriment les chacals (Krofel et al., 2017) et les loups nord-Américains les coyotes (Levi et Wilmers, 2012), les loups arabes suppriment les chacals. Les effets de la persécution des loups se répercutent en cascade des loups aux chacals et aux renards dans ces communautés de canidés du désert. Notre observation selon laquelle les loups suppriment les chacals, libérant les renards d'un contrôle descendant, est parallèle aux résultats obtenus en Amérique du Nord, où les loups servent de médiateur à la suppression des renards par les coyotes (Levi et Wilmers, 2012). On a constaté que les loups avaient un effet négligeable sur les mésoprédateurs dans les paysages forestiers anthropiques de Roumanie (Dorresteijn et al., 2015). Cependant, le fait que des chacals habitent la région (Banea et al., 2012), mais que seuls des renards ont été enregistrés dans l'étude, pourrait fournir des informations supplémentaires sur les interactions au sein des communautés de canidés de la région. Nous avons constaté que les loups influençaient l'abondance des renards dans une région de la vallée de l'Arava où les chacals ne sont pas présents. On a également constaté que les loups réduisaient l'abondance des renards dans certaines parties de la Suède où les chacals sont absents, mais uniquement là où les meutes de loups sont stables et les territoires bien établis (Wikenros et al., 2017), comme dans les paysages de cultures de la vallée de l'Arava (Cohen et al., 2013).

En Europe, les loups évitent les paysages dominés par l'homme (Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Dorresteijn et al., 2015). Cependant, dans les paysages de cultures de la vallée hyperaride de l'Arava en Israël, on a déjà signalé que les loups Arabes passaient la plupart de leur temps à proximité des infrastructures humaines (Barocas et al., 2018), où ils sont soutenus par les ressources alimentaires et hydriques anthropiques (Lewin et al., 2021). Nous soulignons que la capacité des loups à agir de la sorte dépend de leur acceptation par les humains. Dans les paysages pastoraux, les loups sont éloignés des humains, et nos résultats soulignent l'importance des aires protégées dans les paysages pastoraux (voir également Bonsen et Khalilieh, 2021). Nous avons enregistré peu de loups dans les paysages pastoraux, et ceux qui ont été observés l'ont été vers minuit, lorsque les humains étaient les moins actifs. Les animaux sauvages deviennent souvent plus nocturnes dans les paysages anthropiques pour éviter les rencontres humaines (Gaynor et al., 2018). Dans notre étude, les loups Arabes ont augmenté leur nocturnité là où ils étaient persécutés.

## 5. CONCLUSIONS

Nos résultats indiquent que, comme leurs cousins des zones tempérées, les loups d'Arabie **structurent** les communautés de canidés, et sont donc écologiquement significatifs dans les environnements arides. Cependant, leurs effets écologiques sont plus notables dans des conditions d'acceptation par l'homme. Les recherches antérieures portant sur les relations entre l'homme et le loup d'Arabie étaient limitées, et aucune comparaison n'avait été faite entre des zones d'acceptation variable. Nous montrons que, malgré leur taille relativement petite et la faible productivité des écosystèmes qu'ils habitent, les loups d'Arabie jouent des rôles écologiques clés là où les populations sont stables. En revanche, les effets de ces rôles sont considérablement réduits dans les paysages pastoraux où la tolérance envers les loups est faible.

En l'état actuel des choses, les populations de loups d'Arabie restent en danger, le pastoralisme étant la forme d'agriculture prédominante dans l'ensemble de son aire de répartition. La Jordanie est une juridiction importante pour sa conservation, car elle constitue un tremplin entre la population stable de la vallée de l'Arava/désert de Negev et la population en déclin de la péninsule Arabique. La découverte de loups utilisant avec succès les zones protégées en Jordanie est potentiellement prometteuse. Les efforts de conservation devraient se concentrer sur l'augmentation de la tolérance et de la coexistence au sein des paysages pastoraux en promouvant l'éducation sur l'importance écologique du loup Arabe et les **stratégies de coexistence**. Il est impératif de réduire les taux de chasse, non seulement des loups, mais aussi de leurs proies, car cela permettrait de reconstituer la base de proies naturelles du loup et de réduire la nécessité pour eux de dépendre du bétail pour leur subsistance. Nous espérons que nos recherches permettront de mieux protéger ces animaux dans cette région unique du monde, afin que le loup arabe ne vienne pas s'ajouter à la liste des prédateurs récemment disparus du Moyen-Orient.