

Intégration des effets anthropiques dans l'écologie trophique : interactions prédateurs-proies dans un paysage dominé par l'homme

PROCEEDINGS B

rspb.royalsocietypublishing.org



CrossMark
click for updates

Research

Cite this article: Dorresteijn I, Schultner J, Nimmo DG, Fischer J, Hanspach J, Kuemmerle T, Kehoe L, Ritchie EG. 2015 Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator–prey interactions in a human-dominated landscape. *Proc. R. Soc. B* **282**: 20151602.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1602>

Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator – prey interactions in a human-dominated landscape

Ine Dorresteijn¹, Jannik Schultner¹, Dale G. Nimmo², Joern Fischer¹, Jan Hanspach¹, Tobias Kuemmerle^{3,4}, Laura Kehoe³ and Euan G. Ritchie⁵

¹Faculty of Sustainability, Leuphana University Lüneburg, Rotenbleicher Weg 67, 21335 Lüneburg, Germany

²Institute for Land, Water and Society, Charles Sturt University, Albury 2640, Australia

³Geography Department, and ⁴Integrative Research Institute on Transformations in Human-Environment Systems (IRI THESys), Humboldt-University Berlin, Unter den Linden 6, 10099 Berlin, Germany

⁵Centre for Integrative Ecology, School of Life and Environmental Sciences, Deakin University, Burwood, Victoria 3125, Australia

Résumé

Les grands prédateurs remplissent des fonctions importantes qui régulent les écosystèmes du monde entier. Cependant, on sait peu de choses sur la façon dont la régulation des écosystèmes par les prédateurs est influencée par les activités humaines. En particulier, quelle est l'importance des effets descendants des prédateurs par rapport aux processus ascendants et descendants directs et indirects médiés par l'homme ? En combinant les données sur la présence des espèces provenant de pièges photographiques et de registres de chasse, nous avons cherché à quantifier les effets relatifs des processus descendants et ascendants dans le façonnement des distributions de prédateurs et de proies dans un paysage dominé par l'homme en Transylvanie, Roumanie. Selon les normes mondiales, ce système est diversifié et comprend des prédateurs supérieurs (ours brun et loup), des mésoprédateurs (renard roux) et de grands herbivores (chevreuil et cerf). Les humains et les chiens en liberté représentent des prédateurs supplémentaires dans le système. En utilisant un **modèle d'équation structurelle**, nous avons constaté que les grands prédateurs suppriment les niveaux trophiques inférieurs, en particulier les herbivores. Cependant, les effets descendants directs et indirects des humains ont affecté l'écosystème plus fortement, influençant les espèces à tous les niveaux trophiques. Notre étude souligne la nécessité d'intégrer explicitement les humains et leurs influences dans la théorie de la cascade trophique. Cela élargira considérablement notre compréhension des interactions entre espèces dans les paysages modifiés par l'homme, qui constituent la majorité de la surface terrestre de la Terre.

1. INTRODUCTION

On reconnaît de plus en plus le rôle que jouent les grands prédateurs dans la structuration des écosystèmes au niveau mondial [1,2]. Ils le font en tuant ou en inspirant la peur à leurs concurrents et à leurs proies [3,4], induisant ainsi des **cascades trophiques** qui traversent des écosystèmes entiers [5]. Bien que 40% de la surface terrestre de la Terre soit dominée par l'agriculture [6] et que les effets de l'homme s'infiltrent dans des zones plus naturelles [7], la plupart des recherches sur les **cascades trophiques** se sont concentrées sur des réserves de conservation relativement intactes. Cependant, les processus descendants (c'est-à-dire la structuration de l'écosystème par les niveaux trophiques élevés) et les processus ascendants (c'est-à-dire le contrôle par la productivité et les

niveaux trophiques bas) peuvent différer dans les paysages dominés par l'homme. Ainsi, une question clé demeure : quel rôle les humains jouent-ils dans les réseaux trophiques des écosystèmes modifiés [8] ? La réponse à cette question est importante pour un certain nombre de raisons. **Premièrement**, de nombreuses populations de grands carnivores existent en dehors des zones protégées et sont intégrées dans des paysages dominés par l'homme [9-11]. **Ensuite**, l'utilisation des grands carnivores dans le cadre de la restauration des écosystèmes fait l'objet d'une attention croissante [12]. Enfin, dans certaines régions du monde comme l'Europe et l'Amérique du Nord, les grands carnivores reviennent dans des paysages modifiés [13-15]. Tout cela souligne l'urgence de mieux comprendre les relations entre les grands prédateurs, les populations et les composantes des écosystèmes dans les paysages dominés par l'homme.

Dans les écosystèmes terrestres, les grands prédateurs ont été liés à deux cascades trophiques majeures. **Premièrement**, les grands prédateurs limitent les herbivores par la prédation et les changements comportementaux dans l'utilisation de l'habitat, favorisant ainsi la croissance de la végétation (c'est-à-dire les cascades tri-trophiques [16-18]). **Deuxièmement**, les grands prédateurs limitent les mésoprédateurs par la **compétition interférentielle**, y compris dans sa forme la plus extrême, la prédation intragilde [19 - 21]. La suppression des mésoprédateurs par les grands prédateurs peut ainsi augmenter l'abondance des petits mammifères et des oiseaux (c'est ce qu'on appelle les **cascades de mésoprédateurs** [4,22]).

Ces **effets en cascade** pourraient différer dans les paysages dominés par l'homme d'au moins deux manières principales. L'homme influence l'abondance des espèces par des processus ascendants tels que l'utilisation des terres, l'agriculture et la sylviculture, qui peuvent se traduire par un large éventail de changements dans les propriétés et les fonctions des écosystèmes [6], notamment la productivité des écosystèmes [23] ou la disponibilité de la nourriture et de l'habitat [24]. De tels changements dans la productivité peuvent modifier de manière significative les relations prédateur-proie (c'est-à-dire l'hypothèse de l'exploitation de l'écosystème [25]). De plus, l'homme affecte directement (par exemple, en prélevant des prédateurs et des proies [26]) ou indirectement (par exemple, en créant un paysage anthropique de la peur [27]) les processus descendants, et on ne sait toujours pas si les grands prédateurs peuvent atteindre des densités suffisamment élevées en dehors des zones de nature sauvage et des zones protégées pour être « écologiquement efficaces » [27-30].

L'étude d'écosystèmes dans lesquels l'homme et les carnivores ont coexisté pendant de longues périodes permettrait de mieux comprendre le rôle de l'homme. Les régions agricoles traditionnelles de Roumanie constituent un système idéal à cet égard. Les forêts qui entourent les villages couvrent un tiers de la superficie et sont bien reliées entre elles [31]. Le paysage hétérogène abrite des herbivores et des mésoprédateurs cervidés, ainsi que des densités relativement élevées d'ours bruns (*Ursus arctos*) et des densités plus faibles de loups gris (*Canis lupus*). **L'utilisation de chiens de protection du bétail (*Canis familiaris*) en liberté pour protéger le bétail contre les carnivores ajoute un troisième grand prédateur non humain.**

Les loups sont les prédateurs de cervidés les plus importants de l'hémisphère nord [32], et sont impliqués dans les **cascades tri-trophiques** et **mésoprédatrices** [17,33]. Les ours sont omnivores et ne sont peut-être pas en mesure de limiter les populations d'herbivores à elles seules [34], et leurs effets sur les mésoprédateurs restent peu clairs. Cependant, les ours peuvent limiter les densités de cervidés en combinaison avec les loups, et leur prédation sur les faons de cervidés peut affecter le recrutement des juvéniles [34-36]. Les chiens sont les prédateurs les plus communs de la faune

sauvage dans le monde entier [37] ; néanmoins, leurs effets sur les écosystèmes structurants restent largement inconnus [38,39].

Ici, nous avons cherché à comprendre (i) les effets descendants relatifs des prédateurs supérieurs sur les mésoprédateurs et les herbivores par rapport aux effets indirects des humains via leur utilisation des terres, et (ii) les effets directs et indirects de la présence humaine dans le paysage sur les interactions entre les prédateurs supérieurs, les mésoprédateurs et les herbivores. Nous avons testé des attentes a priori spécifiques dans un cadre conceptuel en utilisant un modèle d'équation structurelle par morceaux comme indiqué ci-dessous.

2. MATERIEL ET METHODES

(a) Zone d'étude et conception

Notre zone d'étude couvrait 4900 km² dans les contreforts des Carpates, dans le sud de la Transylvanie, en Roumanie (Figure 1). La région contient 28% de forêts, 24% de pâturages et 37% de terres arables. Le reste de la couverture terrestre comprend des villages, des plans d'eau et des cultures permanentes. Les forêts sont dominées par le charme (*Carpinus betulus*), le chêne (*Quercus* sp.) et le hêtre (*Fagus sylvatica*). Des pâturages occupent les collines et sont pâturés par des moutons (bétail dominant), des chèvres et des bovins, qui sont gardés par des bergers et des chiens de garde. De petits villages d'agriculture de semi-subsistance comptant jusqu'à plusieurs centaines d'habitants sont disséminés dans la zone d'étude (Figure 1).

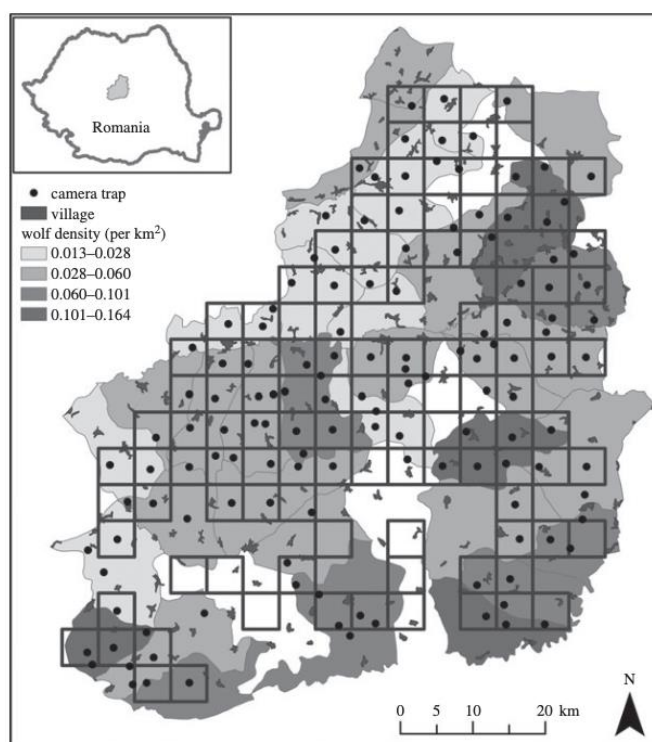


Figure 1. Zone d'étude dans le sud de la Transylvanie, Roumanie, emplacements des pièges à caméra et densités de loups (par km²) pour chaque terrain de chasse. Les zones blanches indiquent les terrains de chasse pour lesquels aucune donnée n'était disponible

Les populations de mammifères sauvages et les activités de chasse sont gérées à l'intérieur des territoires de chasse, le plus souvent par des organisations publiques de chasse ou par l'administration forestière d'État. La taille des terrains de chasse dans la zone d'étude varie entre 71 et 212 km². Les données sur les populations animales, les quotas de chasse et les animaux récoltés

sont accessibles au public (www.mmediu.ro/beta/domenii/paduri/vanatoare/). Pour plus de détails sur les terrains de chasse, voir le matériel électronique supplémentaire.

Nous avons enquêté sur la présence de mammifères sauvages, d'humains et de chiens dans les forêts à l'aide de caméras Bushnell Trophy Cam HD Max à infrarouge passif, à distance, à chaleur et à mouvement, entre mai et août 2013. Les emplacements des caméras ont été choisis en fonction de deux considérations. Tout d'abord, nous avons divisé la zone d'étude en cellules de grille de 5 × 5 km, et exclu toutes les cellules de grille avec moins de 20% de couverture forestière ($n = 120$). Nous avons placé une caméra au milieu de chaque grille ou dans la parcelle de forêt la plus proche si aucune forêt n'était présente (Figure 1). Les caméras ont été tournées en quatre tours, les cellules de la grille étant attribuées aléatoirement à chaque tour. Deuxièmement, un ensemble supplémentaire de caméras dans les tours 3 et 4 ont été placées dans 24 des 35 terrains de chasse avec des densités de loups connues les plus faibles et les plus élevées ($n = 59$; Figure 1). Les emplacements des caméras ont été choisis de manière aléatoire mais proportionnellement à la couverture forestière de chaque terrain de chasse (une caméra par forêt de 5 à 7 km²). Pour les deux modèles, les caméras étaient espacées de plus de 1,5 km afin d'augmenter l'indépendance spatiale.

Nous avons utilisé 179 emplacements de caméras au total, les caméras individuelles fonctionnant entre 15 et 29 jours. Cependant, seuls 138 emplacements ont été utilisés pour la modélisation car nous avons exclu toutes les caméras qui ont fonctionné pendant moins de 20 jours ($n = 28$ [40]) ou qui étaient situées sur des terrains de chasse pour lesquels aucune donnée sur la densité des prédateurs n'a pu être obtenue ($n = 12$). En outre, sept caméras ont été volées, et une caméra a enregistré 26 présences d'ours et a été supprimée en tant que valeur statistique aberrante car elle s'écartait de 23 écarts types de la moyenne.

Pour augmenter les chances de détection des prédateurs, nous avons placé des caméras le long des chemins empruntés par les animaux et les humains, et utilisé un appât composé de miel et d'urine de loup pour attirer les ours et les loups, respectivement. Les appâts ont été déployés sur 75% des sites (choisis au hasard), tandis que les 25% restants ont servi de témoins pour évaluer si l'urine de loup dissuadait les herbivores. Comme la présence de leurres n'a pas affecté l'occurrence des espèces de prédateurs ou de proies (matériel électronique complémentaire, Figure S1), nous n'avons pas tenu compte des leurres dans les analyses ultérieures.

(b) Variables utilisées pour la modélisation

Nous avons modélisé l'occurrence de cinq espèces en fonction de variables descendantes et ascendantes : ours et chiens (prédateurs supérieurs), renards (mésoprédateurs ; *Vulpes vulpes*), et cerfs rouges et chevreuils (herbivores ; *Cervus elaphus* et *Capreolus capreolus*, respectivement). L'occurrence des espèces a été dérivée des données recueillies par les caméras. Le taux de rencontre de chaque espèce a été calculé en additionnant tous les enregistrements pour chaque espèce à chaque emplacement de caméra, corrigé pour les jours de caméra pendant la modélisation (voir ci-dessous). En raison du nombre insuffisant d'enregistrements de loups (deux présences), les loups n'ont pas été inclus comme variable de réponse.

Les variables explicatives comprenaient (i) des variables descendantes, qui étaient représentées par les prédateurs suprêmes (loups, ours et chiens) et les humains, et (ii) des variables ascendantes, qui étaient représentées par des variables de couverture du sol (couverture des forêts et des pâturages).

Les variables relatives aux ours et aux chiens ont été calculées à partir des données des caméras en tant que nombre de présences par jour de caméra. Les loups n'étant pas régulièrement rencontrés par les caméras, nous avons obtenu des informations supplémentaires sur les densités de loups pour les 35 terrains de chasse de 2010. Les densités de nids d'ours étaient disponibles auprès de la même source et, en raison du manque de raisons a priori de choisir un prédicteur plutôt qu'un autre, elles ont été considérées comme une mesure alternative de l'occurrence aux données des caméras. Ces données ont fourni un indicateur général utile pour les différences de densité de prédateurs à l'échelle régionale. En particulier, les densités de prédateurs rapportées ont été largement stables entre 2006 et 2010 (matériel supplémentaire électronique, Figures S2 et S3), ce qui suggère que les données de 2010 sont susceptibles d'être indicatives des densités d'ours et de loups, bien qu'elles ne proviennent pas de la même année que nos données photographiques. Nous avons testé quelle variable relative à l'ours (enregistrements locaux des pièges à caméra ou présence sur l'ensemble du territoire de chasse) offrait le meilleur ajustement pour une variable de réponse donnée (espèce) selon les valeurs inférieures du critère d'information d'Akaike (AIC), et nous avons inclus cette variable dans le modèle final.

La densité locale d'humains a été calculée comme le nombre de présences par jour de caméra. Pour obtenir une approximation supplémentaire de la pression humaine, nous avons calculé le nombre de personnes dans les trois villages les plus proches de chaque emplacement de caméra. Comme pour les données sur les ours, nous ne savions pas a priori si les mesures locales (enregistrements des pièges à caméra) ou à plus grande échelle de la présence humaine (taille moyenne des trois villages les plus proches) influenceraient les taux de rencontre d'autres espèces. Par conséquent, nous avons à nouveau comparé l'adéquation des deux variables aux données avant d'inclure la meilleure dans le modèle final.

La couverture des pâturages (de 0 à 50% ; médiane : 13%) et la couverture forestière (de 15 à 100% ; médiane : 59,5%) ont été dérivées de la carte Corine Land Cover (2006) dans un rayon de 1000 m autour des emplacements des caméras.

(c) Modélisation...

(d) Description du modèle

Les chemins entre les variables descendantes et ascendantes ont été déterminés par des connaissances a priori sur la théorie de la cascade trophique et comprenaient les hypothèses suivantes (Figure 2). On a supposé que les prédateurs supérieurs (ours brun, loup et chien) limitent le mésoprédateur (le renard roux) par la **compétition interférentielle** ou la **prédation intra-groupe** [4,49], ainsi que le cerf et le chevreuil par la **prédation directe** ou la **peur** [32,34]. Les facteurs ascendants ont été supposés être forts pour l'ours brun, avec un effet positif attendu de la couverture forestière et un effet négatif de la couverture des pâturages [31]. Nous n'avons pas supposé de relation entre les chiens et la couverture forestière, mais nous nous attendions à un lien positif fort avec la couverture des pâturages parce que les chiens sont couramment utilisés pour le berger dans notre zone d'étude. Nous avons supposé que les facteurs ascendants joueraient un rôle dans le taux de rencontre des mésoprédateurs et des herbivores, mais que les effets descendants seraient plus forts que les effets ascendants - comme prévu pour les écosystèmes productifs (hypothèse d'exploitation de l'écosystème [25]). Nous nous attendions à ce que les taux de rencontre du renard soient affectés négativement par la couverture forestière et positivement par la couverture des pâturages puisque cette espèce préfère les terres agricoles fragmentées et ouvertes

[50,51]. Nous nous attendions à ce que les herbivores soient positivement affectés par la couverture forestière et la couverture des pâturages [52,53]. Nous avons supposé qu'il n'y aurait pas de compétition intraguilde entre les loups et les ours en raison de leur régime alimentaire différent, mais que les loups affecteraient positivement le taux de rencontre avec les ours en augmentant le charognage [54]. En revanche, nous avons supposé que les loups et les ours pourraient limiter le taux de rencontre avec les chiens par une compétition interférente. Nous nous attendions à ce que le chevreuil soit limité par le cerf rouge par le biais de la compétition interspécifique [55].

L'homme est censé limiter toutes les autres espèces, à l'exception des chiens, par la modification et la perturbation de l'habitat (y compris par la peur), ou par l'abattage direct par la chasse ou le braconnage. L'homme est censé limiter indirectement le renard roux et le taux de rencontre des herbivores par ses effets positifs sur les chiens. Nous n'avons pas inclus de lien entre les humains et les loups en raison du trop petit nombre d'enregistrements de loups par caméra. Nous n'avons pas tenté d'expliquer les densités de loups ou d'ours obtenues pour les terrains de chasse, car elles se situaient à une échelle beaucoup plus grande que les taux de rencontre des espèces obtenus par les caméras ou la taille de la population humaine dans les villages voisins.

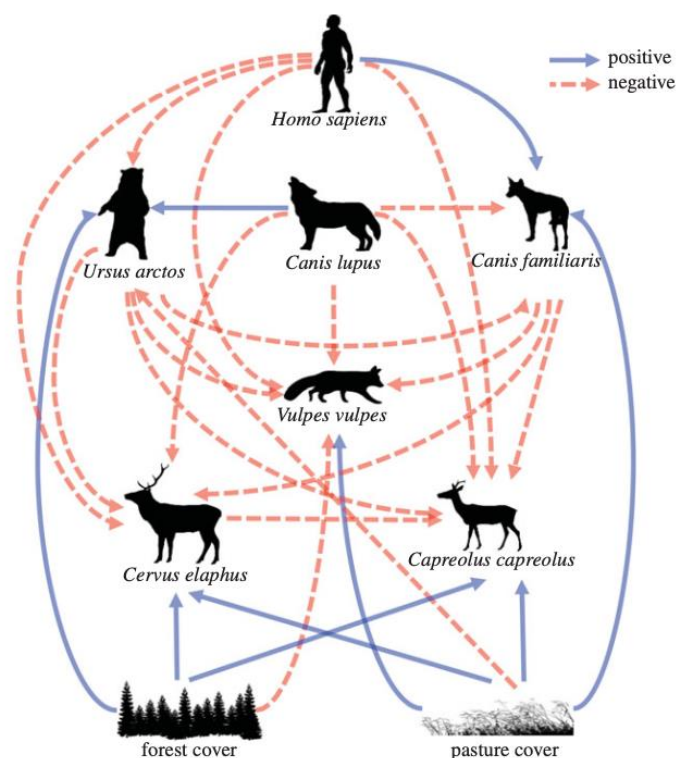


Figure 2. Modèle d'équation structurelle a priori par morceaux décrivant des interactions prédateur-proie hypothétiques dans un paysage rural dominé par l'homme. Les liens positifs sont indiqués par des lignes pleines et les liens négatifs par des lignes pointillées

3. RESULTATS

Au cours de 3042 jours-caméra sur 138 sites, nous avons obtenu 2197 détections de chevreuils, 388 de renards roux, 275 d'humains, 120 de chiens, 94 de cerfs, 76 d'ours et 2 de loups.

(a) Effets descendants et ascendants sur les taux de taux de rencontre des espèces

Conformément à notre SEM a priori, les loups et les ours ont eu un effet négatif sur les renards (Figure 3a). Cependant, l'effet négatif ascendant du couvert forestier était plus fort que les effets

descendants sur les taux de rencontre des renards (Figure 3a). Néanmoins, les effets descendants et ascendants étaient assez faibles, avec des intervalles de confiance indiquant un haut degré d'incertitude (Figure 3a ; matériel supplémentaire électronique, Tableau S2), et expliquaient moins de variance par rapport à toutes les autres espèces (Figure 3a). Les effets positifs ascendants de la couverture forestière et les effets négatifs de la couverture des pâturages étaient des déterminants relativement forts des taux de rencontre des ours (Figure 3a). Au sein de la guildes des prédateurs supérieurs, les ours étaient négativement liés aux loups (Figure 3a).

Pour les herbivores, nous avons trouvé un effet négatif des loups sur le cerf rouge et des ours sur le chevreuil. Un effet positif a été trouvé pour les loups sur les chevreuils et les ours sur les cerfs (Figure 3b). Les effets de haut en bas étaient plus forts que les effets de bas en haut, avec seulement de faibles effets des types de couverture terrestre sur les espèces de cerfs rouges (Figure 3b). Par exemple, l'effet des loups sur le cerf rouge était presque trois fois plus important que l'effet positif de la couverture des pâturages. Le chevreuil semble limité par la compétition avec le cerf. L'effet négatif du chevreuil sur le cerf n'était que légèrement plus faible que celui des effets descendants des prédateurs (Figure 3b). Comme pour le renard roux, bien que certains effets soient relativement importants, l'explication des rencontres avec le chevreuil est très incertaine et la variance expliquée est relativement faible.

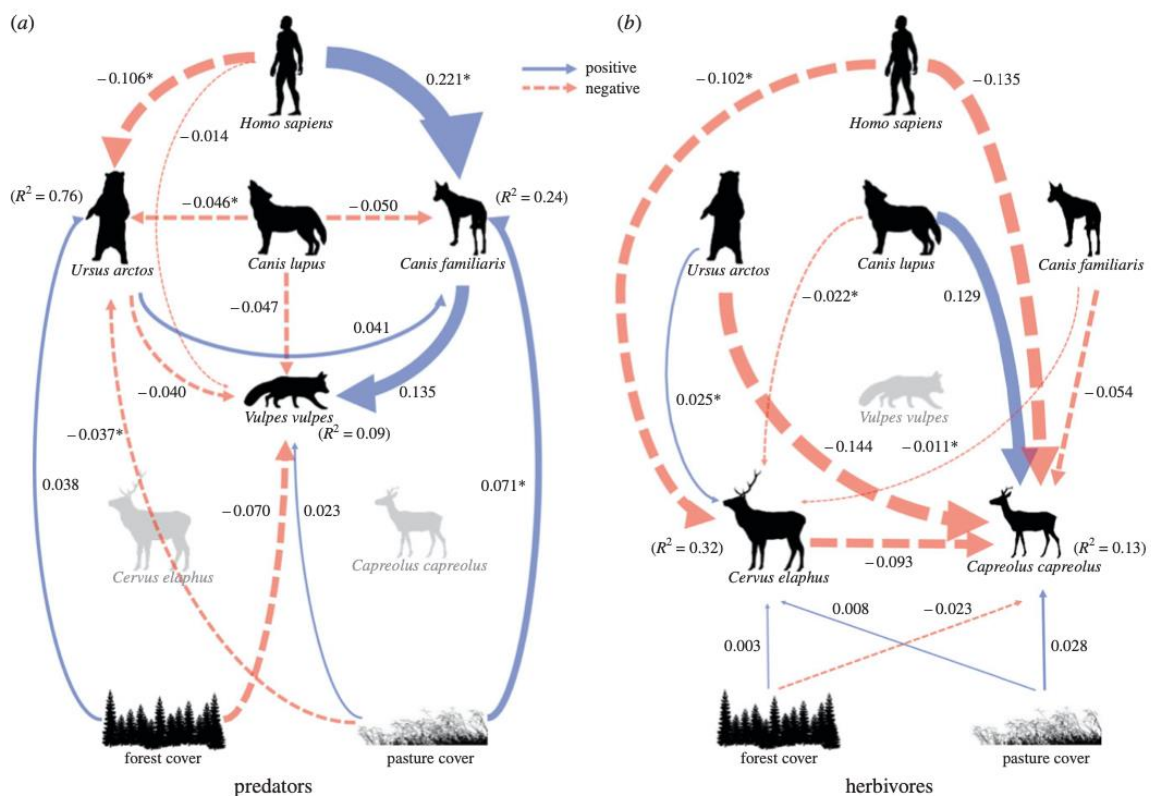


Figure 3. Modèles d'équations structurelles finaux montrant les voies descendantes et ascendantes pour les taux de rencontre (a) des prédateurs et (b) des herbivores. Les liens positifs sont indiqués par des lignes pleines et les liens négatifs par des lignes pointillées. L'épaisseur des lignes des flèches correspond à leurs coefficients de chemin standardisés, calculés par la méthode de la « gamme pertinente ». Ceux-ci indiquent les forces relatives des effets et sont comparables pour l'ensemble du modèle. Le R^2 marginal est donné pour toutes les variables de réponse (c'est-à-dire l'ours brun, le chien domestique, le renard roux, le cerf rouge et le chevreuil). L'astérisque indique les cas où les IC à 95% autour des estimations des modèles globaux n'incluent pas zéro (matériel supplémentaire électronique, Tableau S2)

(b) Contrôle descendant par les humains et leurs chiens

Comme prévu, le SEM a révélé que les humains limitaient toutes les autres espèces, à l'exception du chien (Figure 3a, b). Alors que l'effet était négligeable pour les renards, les effets du contrôle descendant des humains sur les ours et les herbivores étaient forts, et beaucoup plus forts que les effets ascendants pour les ours et les herbivores (Figure 3a, b). Par exemple, le coefficient de cheminement décrivant l'effet de l'homme sur les ours était presque trois fois plus important que les coefficients des effets ascendants. Les effets descendants de l'homme sur le cerf rouge étaient également plus importants, par un facteur de 4,6, que les effets descendants du prédateur qu'est le loup, tandis que les effets descendants de l'homme sur le chevreuil étaient aussi forts que les effets descendants sur l'ours.

L'homme a eu des effets indirects sur les taux de rencontre des espèces en raison d'un fort effet positif sur les chiens et de leurs effets d'entraînement ultérieurs (Figure 3a). **Les effets limitatifs descendants des chiens sur le cerf et le chevreuil étaient environ deux fois moins forts que les effets des prédateurs naturels.** Les effets des chiens, bien que variables, étaient toujours plus forts que les processus ascendants (Figure 3b). Les chiens étaient associés positivement aux renards, mais il y avait un effet négatif des loups sur les chiens et les renards (Figure 3a). Toutes les estimations du modèle et les intervalles de confiance sont disponibles dans le matériel électronique supplémentaire, Tableau S2.

4. DISCUSSION

Malgré l'intérêt croissant pour l'utilisation des grands prédateurs pour la restauration écologique [12], et bien que l'agriculture couvre 40% de la surface terrestre libre de glace dans le monde [6], peu d'études ont examiné et quantifié le rôle écologique des grands prédateurs dans les paysages dominés par l'homme. Notre étude s'est penchée sur (i) les contributions relatives de la limitation descendante des grands prédateurs, et (ii) les processus ascendants et descendants directs et indirects de l'homme sur les taux de rencontre des mésoprédateurs et des herbivores dans un paysage à prédateurs multiples dominé par l'homme. **Conformément à la théorie de la cascade trophique, les grands prédateurs semblent jouer un rôle important dans la structuration de l'écosystème, notamment par la suppression des herbivores.** Cependant, l'étendue des effets descendants directs et indirects de l'homme à plusieurs niveaux trophiques a eu un effet nettement plus fort sur l'écosystème que les autres grands prédateurs. Nos résultats suggèrent que les facteurs humains doivent être davantage pris en compte dans la recherche en écologie trophique.

(a) Limitation des mésoprédateurs par les grands prédateurs et effets ascendants médiés par l'homme

L'hypothèse de la libération des mésoprédateurs prévoit un **contrôle** descendant des mésoprédateurs par les prédateurs supérieurs [22,56]. **Nous avons trouvé peu de preuves de la suppression des renards par les loups et les ours dans notre étude, ce qui remet en question l'hypothèse de la libération des mésoprédateurs dans ce paysage dominé par l'homme.** Les effets suppressifs des prédateurs supérieurs, bien que présents, étaient généralement faibles, et plus faibles que l'effet ascendant de la couverture forestière. Il existe de grandes différences de taille et de régime alimentaire entre les renards, les ours omnivores et les loups, ce qui peut atténuer les interactions entre les loups, les ours et les renards [4,57]. En général, les renards sont supprimés par des prédateurs plus proches de leur propre taille corporelle. Par exemple, dans d'autres endroits en Europe, les renards ne sont pas supprimés par les loups [44], mais par les lynx, *Lynx lynx* [44,56],

alors qu'ils sont supprimés par les dingos, *Canis dingo*, en Australie [58]. Une autre explication est que, aux faibles densités actuelles de grands prédateurs, les mésoprédateurs peuvent ne pas être supprimés de manière significative.

Les effets ascendants induits par l'homme sont apparus à travers la préférence des renards pour les zones moins boisées et plus fragmentées (voir également [50]). Néanmoins, cet effet était également faible, probablement parce que les renards **généralistes** peuvent prospérer dans les paysages forestiers et ouverts [51,59]. Il se peut que nos gradients d'utilisation des terres n'aient pas été assez forts pour capturer les préférences d'habitat des renards, ou que la distribution des renards soit plus affectée par d'autres effets ascendants médiés par l'homme, tels que la présence de sources de nourriture anthropiques [51]. En outre, une hétérogénéité spatiale accrue dans des habitats plus complexes pourrait avoir réduit la concurrence par interférence et atténué la suppression descendante des renards. [4,60]. Plus important encore, les effets ascendants ont influencé les renards et les ours, et très probablement les loups [61], de manière opposée, et donc les processus ascendants médiés par l'homme pourraient réduire davantage la compétition d'interférence entre les renards et les grands prédateurs en augmentant la perte et la fragmentation des forêts en Roumanie [62,63].

(b) Limitation des herbivores par les grands prédateurs et effets ascendants à médiation humaine

Malgré la présence humaine, les grands prédateurs exercent toujours des effets descendants sur les herbivores. Ceci est cohérent avec l'hypothèse d'exploitation de l'écosystème pour les systèmes avec des **cascades tri-trophiques**, où les herbivores devraient être limités de haut en bas et les grands prédateurs limités de bas en haut [25]. Le contrôle descendant exercé par les loups et les ours sur les cerfs rouges et les chevreuils a montré des modèles variables. L'effet négatif observé sur le cerf rouge et non sur le taux de rencontre du chevreuil par les loups peut s'expliquer par la préférence des loups pour le cerf rouge par rapport au chevreuil lorsque les deux espèces sont présentes [64]. La disparition du loup a provoqué des éruptions de populations de cerfs dans des parcs nationaux Européens et Américains [17,65], et nos résultats suggèrent que des réductions et des disparitions similaires de loups auraient pu conduire à une augmentation des populations de cerfs rouges ailleurs en Europe [66]. En revanche, les populations de chevreuils n'ont été supprimées par les grands prédateurs que dans les paysages improductifs, et ont été davantage affectées par les besoins de recherche de nourriture et la compétition pour la nourriture en Europe [67,68].

Les ours ont eu un effet négatif relativement important (mais variable) sur les chevreuils, mais pas sur les cerfs. On sait que les ours s'attaquent aux jeunes cervidés [35, 69] et qu'ils ont peut-être préféré les faons des chevreuils à ceux des cerfs. Il est également possible que la relation positive entre les ours et les cerfs soit un effet indirect du fort impact négatif de l'homme sur les deux espèces. Cependant, comme le régime alimentaire des ours dans notre région ne comprend pas beaucoup de viande [70], le chevreuil pourrait également avoir été supprimé par les grands prédateurs par le biais d'un paysage de peur où les cerfs modifient leur comportement en réponse au risque de prédation [3,71].

Bien que nos résultats confirment les prédictions théoriques de faibles effets ascendants sur les espèces de cerfs, ils contrastent avec une étude récente où la médiation humaine de la qualité du fourrage a influencé les herbivores plus fortement que les effets descendants des prédateurs [24].

L'absence d'effets ascendants peut être due à la composition actuelle de l'occupation du sol, qui présente une couverture de forêts et de pâturages proche du seuil de 30% en dessous duquel les effets de fragmentation deviennent graves [72]. Il se peut également que la résolution de la couverture terrestre de Corine (unité cartographique minimale de 25 ha) ait été trop grossière pour détecter les préférences d'habitat du cerf. Bien que les processus médiés par l'homme à travers l'utilisation des terres ne déterminent pas nécessairement les taux de rencontre des cerfs dans notre zone d'étude, d'autres processus ascendants médiés par l'homme tels que l'alimentation complémentaire des cerfs peuvent affecter leurs populations [73]. De plus, comme pour les mésoprédateurs, une augmentation de la déforestation dans la zone réduirait la présence des grands prédateurs et, en fin de compte, le contrôle descendant du cerf.

(c) L'homme en tant que prédateur suprême du système

Les effets descendants directs et indirects de l'homme ont été plus importants dans la détermination des taux de rencontre des espèces que les effets des prédateurs supérieurs et les effets ascendants médiés par l'homme, ce qui était particulièrement évident pour le cerf élaphe. Ainsi, notre étude montre que les humains eux-mêmes sont un prédateur supérieur dans le système, ce qui indique qu'ils ne devraient pas être ignorés dans les études sur les relations prédateur-proie [8], en particulier compte tenu de l'impact omniprésent des humains dans le monde entier [74,75]. L'homme est peut-être le seul grands prédateur capable d'influencer les écosystèmes en réduisant directement et simultanément les populations de grands carnivores, de mésoprédateurs et d'herbivores, et en créant un paysage de peur pour les trois niveaux trophiques [27].

Les effets directs de l'homme sur les renards ont été négligeables dans notre étude. Ceci est cohérent avec l'étude de Baker & Harris [76], qui a montré que l'élimination des renards par la chasse ne réduit pas nécessairement leur nombre. En revanche, les effets négatifs directs de l'homme sur les cerfs étaient relativement importants. La chasse au cerf pourrait avoir directement réduit les populations de cerfs (par exemple [64]) ; cependant, le modèle observé pourrait également être une réponse à un paysage anthropogénique de la peur où les cerfs évitent les zones où la chasse et d'autres activités humaines sont répandues [77]. En outre, l'homme a également supprimé les cerfs en utilisant des chiens de protection du bétail, qui sont gardés dans les pâturages et donc à proximité des zones de recherche de nourriture préférées des cerfs. Bien que les effets des chiens sur la faune sauvage soient relativement peu connus, ils peuvent réduire les populations d'herbivores par les mêmes mécanismes de prédation directe et de changements induits par le comportement que les autres prédateurs supérieurs [37].

Indirectement, la suppression par l'homme des ours, et éventuellement des loups [61,78], pourrait lever le contrôle descendant et conduire à une augmentation des populations d'herbivores, et éventuellement à une libération supplémentaire de mésoprédateurs. Les augmentations de populations d'herbivores et de mésoprédateurs après la disparition anthropique de prédateurs supérieurs sont largement documentées [79]. Par exemple, la disparition du lynx due à une combinaison de pressions anthropiques [80] a provoqué une libération à grande échelle de mésoprédateurs en Europe [56], peut-être même dans notre zone d'étude. Cependant, nous avons constaté ici que dans un système où l'homme et d'autres grands prédateurs sont présents, le contrôle descendant exercé par l'homme et les prédateurs et la libération indirecte due à la suppression des grands prédateurs par l'homme agissent simultanément, en particulier sur les populations d'herbivores. D'autres études qui démêlent les effets des humains et des prédateurs sur les niveaux trophiques inférieurs seront essentielles pour faire progresser notre compréhension des moteurs et

de la dynamique des écosystèmes, de la théorie des cascades trophiques et, en fin de compte, de la façon dont ils affectent la conservation de la biodiversité. Ceci est d'autant plus important que les humains peuvent ne pas reproduire la nature exacte des effets indirects causés par d'autres grands prédateurs, soulignant que les rôles écologiques des grands prédateurs ne sont pas toujours interchangeables [27]. Cela peut expliquer en partie pourquoi les humains ne parviennent souvent pas à prévenir ou à inverser les impacts négatifs tels que le surpâturage, la réduction du recrutement de la végétation et la perte de biodiversité causée par l'altération des cascades trophiques prédateur - herbivore - plante ou la libération des mésoprédateurs (par exemple [1,81 - 83]).

5. CONCLUSION

Jusqu'à présent, la théorie écologique sur les **cascades trophiques** n'a pas explicitement inclus les effets humains, malgré les impacts omniprésents de l'humanité sur la planète [7]. Notre étude vient s'ajouter à la reconnaissance croissante du fait que l'homme joue un rôle essentiel en influençant les écosystèmes par la médiation et l'altération des cascades trophiques, ainsi que par la modification directe du paysage. Les prédateurs suprêmes ont maintenu leur rôle écologique en supprimant les niveaux trophiques inférieurs dans un paysage dominé par l'homme, mais les effets descendants anthropiques directs et indirects combinés ont dominé les processus naturels. Il est particulièrement important d'améliorer notre compréhension de l'impact de l'homme sur les cascades trophiques dans les paysages dominés par l'homme, car les grands prédateurs sont en déclin rapide dans une grande partie du monde, mais, tout aussi important, ils sont également encouragés à se rétablir et sont réintroduits dans d'autres régions. Il existe de nombreuses possibilités de restaurer les écosystèmes par le biais d'efforts de ré-ensauvagement ou de programmes de réintroduction de carnivores, mais, surtout dans ce contexte, il est important d'anticiper les implications des effets simultanés de l'homme et des grands prédateurs sur plusieurs niveaux trophiques. Compte tenu de l'ampleur et de la rapidité des changements environnementaux anthropiques mondiaux, les études futures devraient accorder une attention accrue à la manière dont les humains modifient directement et indirectement les processus ascendants et descendants.