

Peur ou nourriture - abondance du renard roux par rapport à la présence du lynx et du loup

SCIENTIFIC REPORTS

SCIENTIFIC REPORTS | 7: 9059 | DOI:10.1038/s41598-017-08927-6



OPEN

Fear or food – abundance of red fox in relation to occurrence of lynx and wolf

Camilla Wikenros¹, Malin Aronsson¹, Olof Liberg¹, Anders Jarnemo², Jessica Hansson², Märtha Wallgren³, Håkan Sand¹ & Roger Bergström^{3,4}

¹Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, SE-730 91, Riddarhyttan, Sweden. ²School of Business, Engineering, and Science, Halmstad University, P.O. Box 823, SE-301 18, Halmstad, Sweden. ³Forestry Research Institute of Sweden, Uppsala Science Park, SE-751 83, Uppsala, Sweden. ⁴Present address: Gropgränd 2A, SE-753 10, Uppsala, Sweden. Correspondence and requests for materials should be addressed to C.W. (email: camilla.wikenros@slu.se)

Résumé

Les prédateurs supérieurs peuvent affecter les mésoprédateurs par la prédation intragilde et/ou l'approvisionnement en charogne de leurs proies, provoquant un **compromis** entre **l'évitement** et **l'attractivité**. Nous avons utilisé les données de suivi de la neige du triangle de la faune pour étudier l'abondance du renard roux (*Vulpes vulpes*) en relation avec la présence du lynx (*Lynx lynx*) et du loup (*Canis lupus*) ainsi que la composition du sol et la densité du campagnol (*Microtus* spp.). Les données du système Suédois de surveillance des loups et des loups munis de colliers VHF/GPS ont été utilisées pour étudier l'effet de la taille des meutes de loups et du temps écoulé depuis l'établissement du territoire des loups sur l'abondance des renards. Les processus **ascendants** ont été plus influents que les effets **descendants**, la proportion de terres arables étant l'indicateur clé de l'abondance des renards au niveau du paysage. À cette échelle spatiale, l'abondance des loups n'a pas eu d'effet sur l'abondance des renards, alors que l'abondance des lynx a eu un effet positif. En revanche, au niveau du territoire des loups, on a constaté un effet négatif des loups sur l'abondance des renards lorsque l'on inclut des informations détaillées sur la taille de la meute et le temps écoulé depuis l'établissement du territoire, alors que l'abondance des lynx n'avait aucun effet. Cette étude montre que différentes espèces de grands prédateurs peuvent affecter l'abondance des mésoprédateurs de différentes manières et que les résultats peuvent dépendre de l'échelle spatio-temporelle et de la résolution des données.

INTRODUCTION

Les grands prédateurs peuvent avoir de multiples effets descendants sur les niveaux trophiques inférieurs de l'écosystème. La théorie classique des écosystèmes prévoit que les prédateurs contrôlent les herbivores, limitant leur effet de broutage sur la végétation et préservant ainsi « le monde vert »¹. Cependant, la découverte que les prédateurs tuent, voire consomment, non seulement leurs proies herbivores, mais aussi les membres d'autres espèces de prédateurs concurrentes au sein de leur propre guildes²⁻⁴, a rendu la théorie des écosystèmes plus complexe et soutenu **l'hypothèse de la libération des mésoprédateurs**⁵. Selon l'hypothèse de la libération

des mésoprédateurs, la réduction mondiale des grands prédateurs causée par l'homme a non seulement réduit leur impact sur les herbivores, mais a également « libéré » les mésoprédateurs du contrôle descendant, leur permettant ainsi de prospérer. Les preuves empiriques des effets négatifs des grands prédateurs sur l'abondance des mésoprédateurs sont solides, tant dans les systèmes aquatiques^{6,7} que terrestres⁸⁻¹². Bien qu'il existe de nombreuses preuves anecdotiques de prédateurs supérieurs tuant des mésoprédateurs^{4,13}, peu d'études ont pu démontrer que cette mortalité est additive et suffisamment forte pour limiter la croissance des populations de mésoprédateurs¹⁴. Il a été suggéré que la peur d'être tué pousse les mésoprédateurs à éviter non seulement la proximité directe des grands prédateurs, mais aussi les habitats qu'ils utilisent, ce qui pourrait influencer la démographie des populations de mésoprédateurs¹⁴.

Il peut aussi y avoir des raisons pour que les mésoprédateurs soient attirés par les grands prédateurs. La plupart des carnivores vertébrés ne sont pas seulement des prédateurs, mais aussi des **charognards** facultatifs, et le **charognage** est un phénomène répandu dans la plupart des systèmes terrestres¹⁵. Le rôle et l'importance de l'élimination des déchets font l'objet d'une littérature de plus en plus abondante¹⁵⁻¹⁸, certains suggérant même que l'élimination des déchets pourrait atténuer les effets du changement climatique¹⁹. Une grande partie de la charogne disponible pour les charognards est fournie par les grands prédateurs en raison de leur habitude de tuer de grandes proies, qu'ils ne peuvent souvent pas consommer complètement eux-mêmes²⁰⁻²⁴. **Ainsi, les mésoprédateurs sont confrontés à un dilemme : doivent-ils éviter ces membres de la guildes des grands prédateurs pour ne pas être tués, même si cela signifie manquer des opportunités de charognage, ou doivent-ils prendre le risque d'obtenir un repas gratuit ?** Nous avons étudié cette question dans un écosystème boréal en Suède où le renard roux (*Vulpes vulpes*, ci-après renard) était le mésoprédateur dominant, et où le lynx Eurasien (*Lynx lynx*, ci-après lynx) et le loup gris (*Canis lupus*, ci-après loup) étaient les prédateurs suprêmes.

Le lynx et le loup ont disparu de la majeure partie de l'Europe pendant plusieurs siècles, mais ils ont récemment suivi un modèle mondial de reconstitution des grands carnivores²⁵. Le lynx est revenu dans le centre-sud de la Suède dans les années 1950 après 50 ans d'absence²⁶, et le loup est revenu dans les années 1980 après avoir été absent pendant plus d'un siècle²⁷. Pendant ce temps, le renard est resté omniprésent dans toute l'Europe, y compris en Suède²⁸. L'abondance et la dynamique du renard sont liées à la quantité de terres arables et à l'abondance de leur principale proie, les campagnols (*Microtus* spp.)^{28,29}. Pour le renard, les restes d'ongulés constituent également une source de nourriture importante, notamment lorsque l'accessibilité des autres sources de nourriture est faible^{30,31}. Lorsque l'abondance des campagnols est faible, les renards peuvent augmenter leur consommation de charognes d'ongulés dans les habitats forestiers³². La consommation de restes de proies tués par les loups est plus élevée à la fin de l'hiver et au printemps^{33,34}. Il a été démontré qu'une plus grande disponibilité de nourriture pendant l'hiver a un impact positif sur le succès reproductif du renard³⁵. En Suède, le renard est le charognard le plus fréquent des élan³⁴ (*Alces alces*) tués par des loups et il est également habitué à manger les restes des chevreuils (*Capreolus capreolus*)³⁶ tués par les lynx.

Nous avons testé les deux effets alternatifs de la présence du lynx et du loup sur l'abondance du renard au niveau du paysage (c'est-à-dire, négatif en raison d'un risque plus élevé de prédation intra-groupe ou positif en raison d'un plus grand nombre de possibilités de charognage), tout en tenant compte de l'effet connu de la composition du territoire³⁷ et de la densité de campagnols³⁵. Dans l'étape suivante, nous avons limité nos analyses au niveau du territoire des loups et prédit que

l'abondance des renards serait négativement liée à la taille de la meute de loups, car un plus grand nombre de loups peut entraîner une moindre disponibilité de la biomasse charognable³⁸ et un risque de prédation plus élevé. Enfin, nous avons prédit que l'effet négatif des loups devrait être plus prononcé au cours des premières années suivant l'établissement des loups, car les loups peuvent constituer une nouvelle source de mortalité pour le renard.

MATERIAUX ET METHODES

Système d'étude. L'étude a été menée de 2001 à 2003 dans le centre-sud de la Suède, dans les comtés de Värmland et Örebro (au niveau du paysage, 58°50'-60°N, 12°-17°E, environ 26 000 km²). La zone est dominée par la forêt boréale entrecoupée de nombreux lacs, rivières et marais qui contribuent à un paysage plus variable que celui que l'on trouve dans d'autres régions de la zone de forêt boréale. La proportion de terres arables augmente du nord-nord-est au sud-sud-ouest. Environ 74 % de la superficie totale du Värmland, et 67 % de celle d'Örebro, sont boisés et la superficie correspondante de terres arables est de 6 % et 16 %⁵⁷. Le nombre de jours de neige varie d'environ 75/an dans le sud à environ 175/an dans le nord⁵⁸. Pour une description détaillée de la zone d'étude, voir Wallgren et al.⁵⁹.

Dans les années 1980, la densité de la population de renards a diminué de façon spectaculaire en raison d'une épizootie de gale sarcoptique⁶⁰, puis s'est rétablie dans les années 1990⁶¹. Le lynx a réoccupé le centre-sud de la Suède au début des années 1950²⁶ et, en 2002-2003, la population totale de lynx Suédois était estimée à 1300-1600 individus⁶². Pendant la période d'étude, le nombre de groupes familiaux de lynx (c'est-à-dire de femelles avec des chatons, l'unité de surveillance dans le cadre du programme national de surveillance du lynx)⁶² dans la zone d'étude était de 69 (2001) et de 49-55 (2003). Le chevreuil est la principale proie du lynx dans la zone d'étude⁴¹. Les loups sont revenus dans la zone d'étude au début des années 1980 par recolonisation naturelle et, en 2002-2003, la population totale de loups Suédois était estimée à 84-100 individus⁶³. Au cours de la période d'étude (hivers 2000/2001-2002/2003), la zone d'étude comptait 8, 10 et 10 territoires de loups, y compris des paires de marqueurs olfactifs ou des groupes familiaux (≥ 3 loups)⁶³⁻⁶⁵. L'élan est la principale proie des loups en Scandinavie tout au long de l'année^{38, 53}.

Triangles fauniques et classification des territoires de loups. Les données de suivi de la neige sur le renard, le lynx et le loup ont été collectées entre le 15 janvier et le 20 mars, 2001-2003, le long de 182 routes triangulaires équilatérales⁶⁶. Les triangles avaient une longueur de côté de 4 km et étaient régulièrement espacés à des positions prédéterminées d'environ 10 km. Les pistes qui se croisent ont été enregistrées au cours de 1 à 4 visites par triangle chaque hiver, chaque visite de triangle ayant lieu ≤ 4 jours (moyenne 2 jours) après la chute de neige ($n_{2001} = 205$, $n_{2002} = 184$, $n_{2003} = 106$ visites de triangle), ce qui donne un total de 495 visites de triangle au cours des trois années d'étude (tous les triangles n'ont pas été visités toutes les années, Fig. 4). Pour chaque visite de triangle, nous avons calculé l'abondance relative de chaque espèce en fonction des passages $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$, en suivant Kurki et al.³⁷. Kurki et al.³⁷ ont démontré que l'abondance basée sur le suivi de la neige était significativement corrélée avec les tableaux de chasse de deux mésoprédateurs (renard et martre des pins (*Martes martes*)) bien que d'autres facteurs contribuent également à la variation des tableaux de chasses. L'utilisation des traces de neige comme indice d'abondance est également illustrée par Lyly et al.⁶⁷, mais peut ne pas fonctionner pour toutes les espèces ou zones⁶⁸.

Des traces de renard ont été enregistrées lors de presque toutes les visites du triangle, c'est-à-dire lors de 493 des 495 visites (moyenne = $15 \pm 0,03$ passages SE $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$, intervalle 0,2-139), tandis que des traces de lynx ont été trouvées lors de 172 visites (moyenne = $1,5 \pm 0,01$ passages SE $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$, intervalle 0,212). Les traces de loup n'ont été enregistrées que lors de 49 visites du triangle (moyenne = $1,9 \pm 0,05$ passages SE $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$, intervalle 0,2-15). Pour analyser l'effet potentiel des loups sur l'abondance des renards, nous avons utilisé deux ensembles de données différents : (a) l'abondance des loups (passages $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) à partir des triangles faunistiques comme décrit ci-dessus, et (b) la catégorie de loup (I-IV, voir ci-dessous) basée sur la distance entre le triangle et le territoire de loup le plus proche avec des paires ou des groupes familiaux de loups marqués à l'odeur (Fig. 4), disponible à partir du système national de surveillance des loups mené annuellement par les conseils administratifs des comtés⁴⁹. Les frontières des territoires de loups ont été estimées sur la base des données de surveillance⁶³⁻⁶⁵ et des localisations des loups marqués par VHF ou GPS (disponibles dans 22 territoires annuels). Toutes les procédures, y compris la capture, la manipulation et la pose de colliers sur les loups⁶⁹, étaient conformes aux exigences éthiques et approuvées par l'Agence Suédoise de protection des animaux. Cet ensemble de données comprend également des estimations du nombre minimum de loups par territoire (fourchette : 2-8 individus) et du temps écoulé depuis l'établissement du territoire (fourchette : 0-22 ans où 0 correspond à l'année d'établissement du loup).

Comme les données de suivi de la neige et les localisations des loups munis de colliers VHF (deux localisations par semaine en moyenne) ne donnaient pas une représentation complète des frontières du territoire des loups, nous avons mesuré les distances entre le centre de chaque triangle faunique et le centre du territoire du loup le plus proche (en utilisant ArcView 3. 0, ESRI Corporation, Redlands, CA) et avons classé la présence de loups pour chaque triangle faunique selon les quatre catégories suivantes : (I) à l'intérieur d'un territoire de loups observé si le centre du triangle était situé à l'intérieur des limites confirmées d'un territoire de loups, (II) à l'intérieur d'un territoire de loups moyen si le centre du triangle n'était pas situé à l'intérieur d'un territoire de loups observé mais à une distance correspondant au rayon moyen du territoire de loups à partir du centre du territoire le plus proche (18 km , taille moyenne du territoire du loup = 1017 km^2)⁷⁰, (III) à l'intérieur d'un territoire de loup maximal si le centre du triangle n'est pas situé à l'intérieur d'un territoire de loup observé ou moyen mais à une distance correspondant au rayon du territoire de loup maximal par rapport au centre du territoire le plus proche ($23,0 \text{ km}$, taille maximale du territoire du loup = 1676 km^2)⁷⁰, ou (IV) à l'extérieur d'un territoire de loup si la distance par rapport au centre du territoire le plus proche est supérieure au rayon utilisé dans la catégorie III. Ainsi, un triangle n'appartient qu'à une seule catégorie.

Composition de l'habitat et indice de densité des campagnols. Comme les terres arables et les pâturages sont connus pour avoir un impact positif sur la densité des renards en raison de l'abondance de nourriture^{8, 37}, nous avons calculé le pourcentage de ces habitats (regroupés et appelés terres arables), en utilisant les données Suédoises sur la couverture des sols⁷¹ (similaires au système de classification de l'Union Européenne Corine Land Cover (CLC)). Cela a été fait dans une zone tampon de 1 km autour de chaque triangle de vie sauvage (moyenne = 8% , fourchette : $0-76 \%$) afin de tenir compte de l'effet de la composition des terres sur l'abondance des renards (Fig. 4). Pour une description détaillée de la méthodologie et de la classification, voir Wallgren et al.⁵⁹. En outre, la population de renards a tendance à fluctuer en suivant la variation de la densité de campagnols avec un décalage d'un an^{35, 72}. Pour tenir compte de l'effet de la densité des campagnols, nous avons utilisé les estimations annuelles de l'indice de densité des campagnols de

la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö (située dans la zone d'étude ; 59°40'N, 15°25'E), où le campagnol roussâtre (*Clethrionomys Glareolus*) et le campagnol des champs (*Microtus agrestis*) ont été suivis par capture dans des pièges à déclic en mai chaque année depuis 1973. Au cours des années 2000, 2001 et 2002, l'indice de densité des campagnols (les deux espèces réunies) était de 0,50, 0,49 et 0,81 campagnols capturés par 100 nuits de piège⁷³. Au cours de la période 1990-2010, l'indice de densité des campagnols a varié entre 0 et 1,51. Par conséquent, l'indice de densité des campagnols a été classé comme faible en 2001 et 2002 et élevé en 2003 pour notre période d'étude.

Analyses statistiques...

RESULTATS

Niveau du paysage. L'abondance du renard augmente avec la proportion de terres arables, et cette variable est le paramètre le plus informatif expliquant la variation de l'abondance du renard au niveau du paysage (RVI = 1,0, Fig. 1a et Tableaux 1 et 2). L'abondance du renard au niveau du paysage était également liée positivement à l'abondance du lynx (RVI = 0,78, Fig. 1b et Tableaux 1 et 2). Il n'y a pas eu d'effet de la présence de loups (indépendamment de la méthode utilisée pour classer la présence de loups) sur l'abondance des renards (Fig. 2a et Tableau 1) au niveau du paysage, et les modèles incluant l'indice de densité des campagnols n'ont pas été soutenus (Tableau 1).

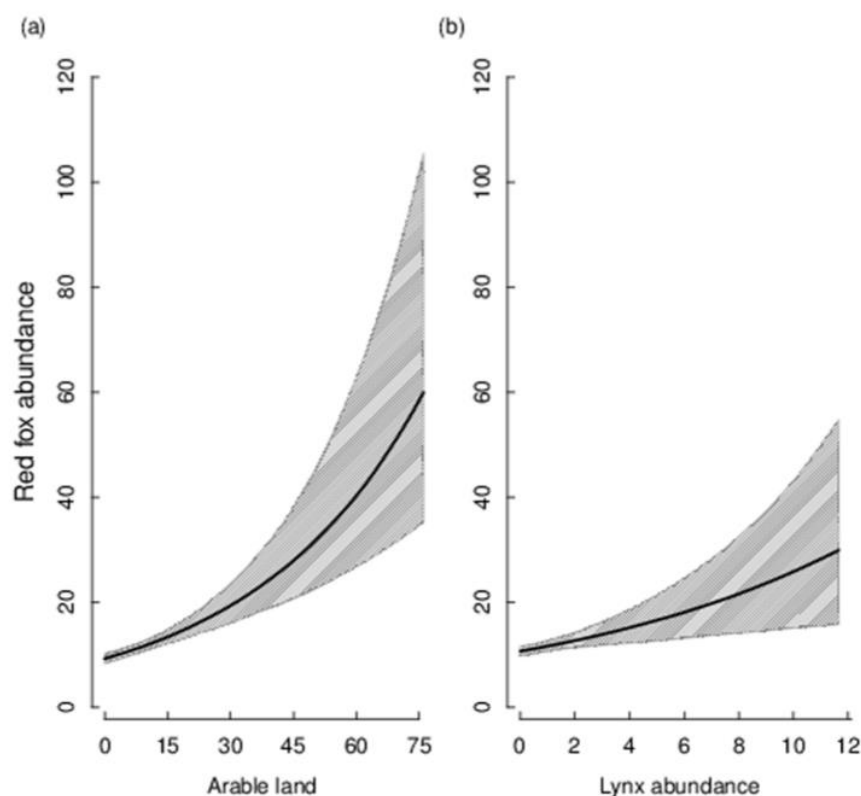


Figure 1. Abondance du renard roux (passages 10 km⁻¹ 24 h⁻¹) en relation avec (a) les terres arables (%) et (b) l'abondance du lynx (passages 10 km⁻¹ 24 h⁻¹). Les prédictions moyennes des modèles dérivés des modèles les mieux classés (Tableau 1) sont présentées (lignes pleines) avec les intervalles de confiance à 95 % associés (ombres grises). Les prédictions pour chaque variable explicative ont été faites en maintenant les autres variables constantes aux valeurs moyennes (terres arables 8% et abondance du lynx 1,5 passages à 10 km⁻¹ 24 h⁻¹). Les prédictions d'abondance du renard roux ont été rétro-transformées à leur échelle normale pour la figure. Pour les estimations des paramètres moyennés par le modèle, voir le Tableau 2. L'abondance du renard roux et du lynx a été étudiée par le suivi de la neige dans des triangles de vie sauvage dans le centre-sud de la Suède de 2001 à 2003

Tableau 1. Modèles candidats les mieux classés reliant l'abondance des renards roux (passages 10 km⁻¹ 24 h⁻¹) aux terres arables (%), à l'indice de densité des campagnols (faible ou élevé), à l'abondance des lynx (passages 10 km⁻¹ 24 h⁻¹) et à la présence du loup. Nous avons utilisé quatre mesures distinctes de la présence du loup : **1a)** l'abondance des loups (passages 10 km⁻¹ 24 h⁻¹) ; **1b)** une catégorie de loup à quatre niveaux (I : à l'intérieur d'un territoire de loup observé, II : à l'intérieur d'un territoire de loup moyen, III : à l'intérieur d'un territoire de loup maximal, ou IV : à l'extérieur d'un territoire de loup) ; **2)** la taille des meutes de loups (entre 2 et 8 individus), en utilisant uniquement les triangles situés dans la catégorie de loup I ; et **3)** le temps écoulé depuis l'établissement du territoire (année d'établissement du territoire, 1 à 2 ans après l'établissement, ou ≥3 ans après l'établissement), en utilisant uniquement les triangles à l'intérieur de la catégorie de loup I. L'identité du triangle de la faune et l'année de l'enquête ont été utilisées comme effets aléatoires pour tenir compte des mesures répétées et des effets de l'année. Pour chaque modèle, nous indiquons les degrés de liberté (df), la différence d'AIC_c par rapport au modèle le mieux classé (ΔAIC_c) et le poids AIC (*w_i*). Pour des raisons de simplicité, seuls les modèles avec *w_i* > 0,01, les modèles univariés et les modèles avec intercept seulement sont présentés. L'abondance des renards roux, des lynx et des loups a été étudiée par le suivi de la neige dans des triangles de vie sauvage dans le centre-sud de la Suède de 2001 à 2003. Les loups ont également été suivis dans le cadre d'un programme national de surveillance et les campagnols ont été suivis à l'aide de pièges à mâchoires lors d'une surveillance à long terme dans la zone de recherche sur la faune de Grimsö

Wolf occurrence measurement	Model parameters	df	ΔAIC _c	<i>w_i</i>
1a. Wolf abundance				
	Arable land + Lynx	6	0	0.66
	Arable land	5	2.5	0.19
	Arable land + Lynx + Vole	7	4.7	0.06
	Arable land + Lynx + Wolf abundance	7	5.5	0.04
	Arable land + Vole	6	7.2	0.02
	Lynx	5	21.4	<0.01
	Intercept only	4	26.4	<0.01
	Vole	5	31.4	<0.01
	Wolf abundance	5	32.7	<0.01
1b. Wolf category				
	Arable land + Lynx	6	0	0.69
	Arable land	5	2.5	0.20
	Arable land + Lynx + Vole	7	4.7	0.07
	Arable land + Vole	6	7.2	0.02
	Arable land + Lynx + Wolf category	9	7.5	0.02
	Lynx	5	21.4	<0.01
	Intercept only	4	26.4	<0.01
	Vole	5	31.4	<0.01
	Wolf category	7	36.6	<0.01
2. Wolf pack size				
	Vole	5	0.0	0.21
	Arable land + Vole	6	0.5	0.16
	Arable land	5	0.9	0.13
	Arable land + Wolf pack size	6	0.9	0.13
	Intercept only	4	1.1	0.12
	Arable land + Vole + Wolf pack size	7	2.0	0.08
	Vole + Lynx	6	4.1	0.03
	Wolf pack size	5	4.2	0.03
	Vole + Wolf pack size	6	4.7	0.02
	Lynx	5	5.0	0.02
	Arable land × Wolf pack size	7	5.1	0.02
	Arable land + Vole + Lynx	7	5.2	0.02
3. Time since territory establishment				
	Time	6	0.0	0.16
	Arable land + Time	7	0.1	0.15
	Vole	5	0.4	0.13
	Time + Vole	7	0.7	0.11
	Arable land + Vole	6	0.9	0.10
	Arable land + Time + Vole	8	0.9	0.10
	Arable land	5	1.4	0.08
	Intercept only	4	1.5	0.07
	Time + Lynx	7	4.3	0.02
	Vole + Lynx	6	4.5	0.02
	Lynx	5	5.4	0.01

Au niveau du territoire du loup. Au niveau du territoire du loup, il y avait une faible relation négative entre l'abondance des renards et la taille de la meute ($RVI = 0,29$) en combinaison avec la proportion de terres arables, bien que les terres arables et l'indice de densité des campagnols étaient les meilleurs prédicteurs de l'abondance des renards ($RVI = 0,56$ et $0,53$, respectivement, Fig. 3 et Tableaux 1 et 2). L'inclusion du temps depuis l'établissement du territoire dans les analyses a montré qu'il y avait un effet temporel négatif des loups sur l'abondance des renards (RVI : temps depuis l'établissement du territoire = $0,57$, indice de densité des campagnols = $0,49$, terre arable = $0,47$). L'abondance des renards a diminué 1 à 2 ans après l'établissement du territoire du loup et après ces deux premières années, l'abondance des renards a **rebondi** à nouveau, bien qu'à un niveau légèrement inférieur à celui de l'année d'établissement du territoire du loup (Fig. 2b). Contrairement au niveau du paysage, il n'y avait pas de relation entre l'abondance du renard et l'abondance du lynx au niveau du territoire du loup (Tableaux 1 et 2).

Tableau 2. Estimations des paramètres en moyenne du modèle avec l'erreur standard (SE) pour chaque variable retenue dans les meilleurs modèles ($\Delta AIC_c \leq 2$) du tableau 1. Nous avons utilisé quatre mesures distinctes de l'occurrence des loups, telles que définies dans le Tableau 1. L'indice de densité des campagnols est une variable à deux catégories où l'estimation du paramètre est la différence d'abondance des renards roux pour un indice de densité des campagnols faible par rapport à un indice élevé (intercept). La classe de temps depuis l'établissement du territoire est catégorique, où l'estimation du paramètre est la différence dans l'abondance du renard roux à 1-2 ans ou ≥ 3 ans après l'établissement du territoire par rapport à l'année d'établissement (intercept)

Wolf occurrence measurement	Model parameters	Estimate	SE
1a. Wolf abundance; 1b. Wolf category			
	Intercept	2.17	0.060
	Arable land	0.025	0.0042
	Lynx abundance	0.089	0.028
2. Wolf pack size			
	Intercept	2.22	0.29
	Arable land	0.053	0.018
	Vole	-0.33	0.15
	Wolf pack size	-0.028	0.011
3. Time since territory establishment			
	Intercept	2.47	0.28
	Arable land	0.038	0.013
	Vole	-0.26	0.12
	Time	1-2: -0.44	1-2: 0.15
		≥ 3 : -0.25	≥ 3 : 0.13

DISCUSSION

Bien que le loup et le lynx aient eu un **effet descendant** (Top-down) sur l'abondance du renard dans notre zone d'étude pendant l'hiver, **les processus ascendants** (Bottom-up) ont été plus influents, la proportion de terres arables étant le principal indicateur de l'abondance du renard. Il a été démontré que la perte presque totale des prédateurs principaux au cours du 19^{ème} siècle, combinée à la variation géographique de la productivité de l'écosystème, est un facteur clé dans l'augmentation de la population de renards en Scandinavie⁸. Le paysage agricole abrite les plus fortes densités de renards²⁸. De même, en Scandinavie, les lynx sont attirés par les champs agricoles car leurs principales proies, les chevreuils, sont regroupées autour de cet habitat³⁹⁻⁴¹. **Les territoires des loups, en revanche, sont composés d'une petite quantité de zones ouvertes, comme les champs agricoles, ce qui suggère une adaptation pour éviter les humains**⁴². Ainsi, dans notre zone d'étude, le renard et le lynx se chevauchent probablement plus dans l'espace que le renard et le loup. L'évitement des zones ouvertes par les loups est également soutenu par le fait que la proportion de

terres arables dans les triangles de vie sauvage à l'intérieur des territoires des loups était en moyenne de 2 % (plage de 0 à 20 %), contre 8 % (plage de 0 à 76 %) dans l'ensemble de la zone d'étude. L'importance de la densité des campagnols sur l'abondance des renards peut être plus prononcée dans les habitats moins favorables²⁹. Ainsi, la plus faible proportion de terres arables au sein des territoires de loups peut expliquer pourquoi l'indice de densité de campagnols a affecté l'abondance des renards au niveau du territoire de loups, mais pas au niveau du paysage. Par conséquent, la plus faible abondance de renards se trouvait à l'intérieur des territoires de loups qui avaient une faible proportion de terres arables et un faible indice de densité de campagnols. Cela confirme la conclusion selon laquelle les processus ascendants étaient un facteur important affectant l'abondance des renards.

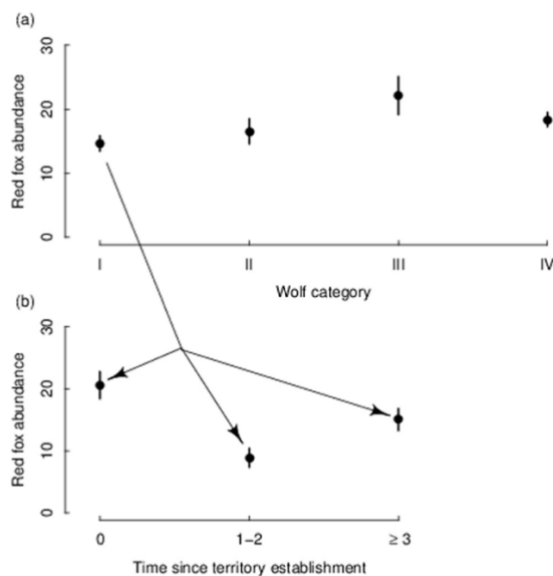


Figure 2. Le panneau supérieur (a) montre l'abondance moyenne (\pm SE) du renard roux (passages $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) en fonction d'une catégorie de loup à 4 niveaux : (I) à l'intérieur d'un territoire de loup observé, (II) à l'intérieur d'un territoire de loup moyen, (III) à l'intérieur d'un territoire de loup maximum, et (IV) en dehors d'un territoire de loup. Le panneau inférieur (b) montre l'abondance moyenne (\pm SE) des renards roux dans les triangles fauniques situés à l'intérieur des limites estimées du territoire des loups (c'est-à-dire la catégorie de loup I) en fonction du temps écoulé depuis l'établissement du territoire (années), l'année 0 étant l'année d'établissement du territoire par un couple de loups. L'abondance du renard roux a été étudiée par suivi de la neige dans des triangles de vie sauvage dans le centre-sud de la Suède de 2001 à 2003

Au niveau du paysage, il existait une relation positive entre l'abondance du renard et du lynx. Les simulations où nous avons ajouté l'incertitude de l'observation aux mesures de l'abondance du lynx (c'est-à-dire un coefficient de variation allant de 0,2 à 3) ont révélé que nos résultats étaient robustes ; il y avait une forte probabilité (c'est-à-dire $>97\%$) d'une relation positive entre l'abondance du renard et celle du lynx (voir Méthodes supplémentaires pour plus de détails). Ce résultat était surprenant puisque plusieurs études ont montré une relation négative entre ces deux espèces^{8, 9, 28, 43}. Par exemple, Elmhagen & Rushton⁸ ont utilisé des données historiques pour démontrer une libération du renard en tant que mésoprédicateur après l'extermination du lynx et du loup en Suède, indiquant que les renards avaient été limités de manière descendante avant l'extermination de ces deux grands prédateurs, et Elmhagen et al.⁹ ont trouvé que ce processus était inversé lorsque le lynx a recolonisé certaines parties de la Finlande récemment. Nos données ne nous ont pas permis de déterminer si l'effet positif de l'abondance du lynx sur l'abondance du renard dans notre étude était une réponse démographique ou comportementale. Bien que des études précédentes aient suggéré un effet démographique négatif du lynx sur les populations de renards^{8, 9, 13}, nous suggérons que l'effet que nous avons observé était une réponse

comportementale du renard à l'abondance du lynx. Les renards sont attirés par les sites présentant des indices olfactifs de lynx, un comportement qui devrait augmenter la possibilité d'accéder aux charognes des proies tuées par le lynx⁴⁴. Cependant, à partir des marques olfactives de lynx, un renard peut également obtenir des informations sur l'existence de lynx dans son domaine vital, une connaissance qui peut être utilisée pour ajuster son comportement afin de réduire le risque de rencontrer des lynx⁴⁴. Des études sur la **sympatrie** de prédateurs multiples dans les écosystèmes africains et asiatiques ont montré des tactiques comportementales à petite échelle et des **compromis** associés à la disponibilité des ressources⁴⁵⁻⁴⁷. Par conséquent, nous suggérons que la **relation positive** entre l'abondance des renards et des lynx indique que les renards sont attirés par les lynx pour augmenter leurs chances de trouver des charognes, ce qui peut être facilité par l'utilisation d'une stratégie de ségrégation spatio-temporelle à petite échelle pour minimiser le risque d'être tué. Deux **hypothèses alternatives** sont que 1) le lynx et le renard sont attirés par un troisième facteur, actuellement inconnu, ou 2) les espèces d'une même famille de mammifères sont susceptibles d'être plus en compétition que les espèces de familles différentes⁴⁸, ce qui pousse le renard à éviter les loups et non le lynx. Dans tous les cas, nos résultats contredisent l'hypothèse selon laquelle l'évitement des grands prédateurs pourrait supprimer l'abondance des mésoprédateurs plus que la mortalité induite par les prédateurs¹⁴, du moins en ce qui concerne le renard et le lynx dans notre zone d'étude.

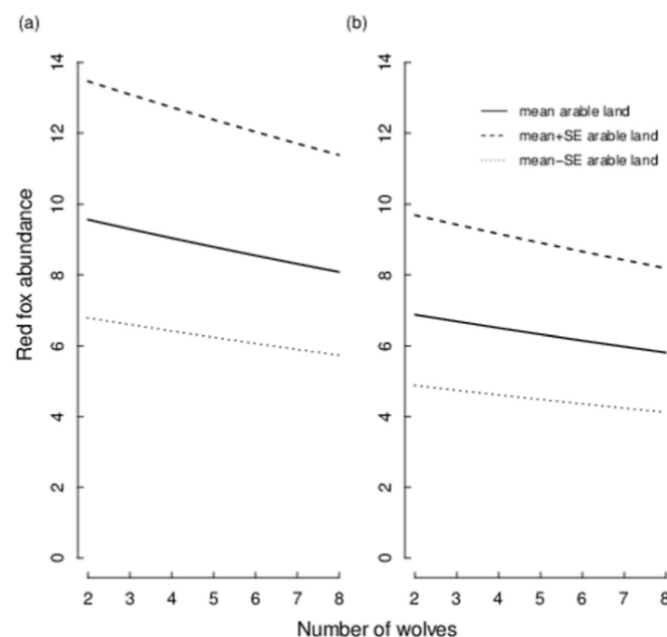


Figure 3. Abondance des renards roux (passages $10 \text{ km}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) en fonction de la taille de la meute de loups, des terres arables (%) et de l'indice de densité des campagnols (faible ou élevé). Les prédictions moyennes des modèles les mieux classés (Tableau 1) sont présentées pour différentes tailles de meutes de loups avec (a) un indice de densité de campagnols élevé et (b) un indice de densité de campagnols faible, tout en maintenant les terres arables constantes à la valeur moyenne (2% à l'intérieur des limites du territoire des loups, ligne continue). Les lignes pointillées indiquent l'abondance du renard roux lorsque les terres arables varient de $\pm 1 \text{ SE}$ ($\pm 0,3$). Les prévisions d'abondance du renard roux ont été rétrotransformées à leur échelle normale pour la figure. L'abondance du renard roux a été étudiée par le suivi de la neige dans des triangles de vie sauvage dans le centre-sud de la Suède de 2001 à 2003

Alors que nous n'avons pas trouvé d'effet des loups sur l'abondance des renards au niveau du paysage, nous montrons un effet temporel négatif de la présence des loups au niveau du territoire des loups. Cet effet était le plus prononcé les deux premières années immédiatement après l'établissement du territoire du loup. Nous suggérons que cet effet négatif s'explique par une combinaison de la nouveauté de l'apparition des loups et de leur abondance locale, c'est-à-dire la

taille de la meute. Zimmermann et al.³⁸ ont montré que les grandes meutes (6-9 loups) en Scandinavie avaient un taux de prédation qui fournissait juste assez, ou même moins, de biomasse de proies que nécessaire, alors que les petites meutes (2-3 loups) avaient un taux de prédation qui fournissait plus de biomasse de proies que nécessaire, laissant ainsi un plus grand surplus de charogne. De plus, la probabilité que les renards rencontrent des loups augmentait dans les territoires des grandes meutes en raison de la tendance des grandes meutes de loups à se diviser en sous-groupes pendant l'hiver⁴⁹. L'établissement d'un territoire de loups commence généralement par un couple reproducteur, suivi par une augmentation du nombre de loups l'hiver suivant la première reproduction du couple. L'abondance des renards un et deux ans après l'établissement des loups était réduite de 50 % par rapport à l'année d'établissement et avec des triangles en dehors des territoires de loups (catégorie de loups III et IV dans la Fig. 2a). La raison pour laquelle nous n'avons pas observé d'effet négatif ou positif pendant l'année d'établissement pourrait être que la meute ne comprenait que le couple qui s'est établi, c'est-à-dire la plus petite taille de meute possible, et/ou que le couple s'est formé tard dans l'hiver. Par conséquent, nous suggérons que l'effet négatif prononcé sur l'abondance des renards au cours des années suivant immédiatement l'établissement des loups était dû à une réaction d'évitement des renards face à la nouveauté de la présence des loups qui s'estompait avec le temps, ou à la mortalité accrue des renards naïfs. Nous suggérons qu'un effet démographique est moins probable qu'un effet comportemental car les analyses des excréments de loups indiquent que la prédation intra-gilde par les loups sur les renards est faible en Scandinavie (<0,2% des excréments de loups ($n = 2091$) contenaient des poils de renard)^{50, 51}. Cependant, si les loups tuent les renards principalement pour réduire la compétition (c'est-à-dire que les renards ne sont pas consommés), l'analyse des excréments de loups pourrait sous-estimer la prédation intra-gilde. Mais des études sur la prédation par les loups en Scandinavie montrent que peu de renards tués par les loups sont trouvés à proximité des restes d'ongulés tués par les loups^{52, 53}, ce qui indique également une faible prédation intra-gilde.

Nous soutenons que la compétition alimentaire n'est pas une cause plausible de l'effet négatif des loups sur l'abondance des renards. La présence de loups entraîne une augmentation de la disponibilité de charognes, une source de nourriture fréquemment utilisée par les renards dans notre zone d'étude³⁴. Bien que les loups tuent occasionnellement des espèces de proies plus petites (lièvres (*Lepus timidus*, *Lepus europeus*) et tétras des forêts (*Tetrao tetrix*, *Tetrao urogallus*))⁵³, qui sont également des proies pour les renards, la prédation des loups sur ces espèces n'est probablement pas assez élevée pour affecter leur abondance. Après trois ans ou plus depuis l'établissement du territoire des loups, l'abondance des renards a rebondi. Malheureusement, notre ensemble de données ne nous a pas permis d'évaluer si ou quand l'abondance des renards a rebondi pour revenir aux chiffres d'avant l'arrivée du loup. Nous n'avons pas pu effectuer une analyse similaire des effets temporels possibles sur la réponse des renards au lynx, puisque le lynx s'était déjà établi dans la région plusieurs années avant le début de notre étude¹³. Il est possible que la population de renards ait subi un processus d'apprentissage, comparable à ce qui semble s'être produit avec les loups, qui leur a permis de coexister avec les lynx. Ce processus est probablement plus avancé avec la population de lynx par rapport aux populations de loups, en raison de la plus longue période de coexistence entre le renard et le lynx dans notre zone d'étude.

Dans notre étude, les renards ont été positivement affectés par l'abondance du lynx, tandis que la présence du loup a eu un effet temporel négatif sur l'abondance du renard, bien que le soutien pour ce dernier effet soit faible. La réponse observée des renards à ces deux espèces de prédateurs supérieurs contredit les résultats de Pasanen-Mortensen et al.⁴³ et Pasanen-Mortensen &

Elmhagen²⁸, qui ont trouvé un fort effet négatif du lynx, et aucun effet du loup, sur l'abondance des renards à l'échelle Eurasienne. Ceci est d'autant plus surprenant que les loups, qui s'attaquent principalement aux élan, laissent probablement plus de charognes que les lynx, qui se nourrissent principalement de chevreuils plus petits^{34, 41}. De plus, le risque de prédation intra-groupe étant plus important lorsque deux espèces sont de taille similaire, le risque pour les renards devrait être plus important dans les zones à lynx que dans les zones à loups⁴⁸. Cependant, l'étendue du **contrôle descendant** peut dépendre de la densité des grands prédateurs^{11, 54}. Malheureusement, une comparaison entre la densité des grands prédateurs dans notre étude à court terme et à petite échelle (population de lynx stable ou en légère diminution et population de loups en recolonisation) et les études précédentes menées en Scandinavie n'est pas simple en raison des différentes mesures de l'occurrence des grands prédateurs (présence/absence^{28, 43}, statistiques de récolte⁸), et des variations dans les échelles spatiales (pays^{8, 9}, continent^{28, 43}), la durée (long terme⁹), et la phase de la population (population de lynx en recolonisation⁹). **Notre étude suggère que la relation entre le renard, le lynx et le loup pourrait être plus complexe que celle observée à une plus grande échelle, ou en utilisant uniquement des données de présence/absence.** En fait, Guillaumet et al.⁵⁵ ont trouvé qu'en réduisant l'échelle spatiale d'analyse, il y avait une synchronisation positive entre le nombre de lynx Canadiens et de coyotes (*Canis latrans*), contrairement au modèle négatif observé à une plus grande échelle spatiale. En outre, la participation temporelle de l'activité peut faciliter la coexistence des renards et des grands prédateurs⁵⁶. L'importance de l'échelle spatio-temporelle est illustrée par nos résultats qui montrent qu'à une plus grande échelle spatiale (le niveau du paysage), l'abondance des renards et la présence des loups ne sont pas corrélées (cf. Pasanen-Mortensen et al.⁴³), alors qu'à une plus petite échelle spatiale (le niveau du territoire du loup), nous avons trouvé un effet temporel négatif de la présence du loup sur l'abondance des renards. Nos résultats soulignent l'importance de considérer plusieurs échelles spatio-temporelles lors de l'étude des interactions entre espèces. D'autres études à une échelle encore plus petite que celle utilisée dans notre étude (par exemple, la localisation des traces dans l'espace et dans le temps au sein de triangles de vie sauvage ou l'utilisation d'individus munis d'un collier GPS) sont justifiées pour mieux comprendre l'impact du lynx et du loup sur le renard, et déterminer comment cet impact est influencé par l'habitat.

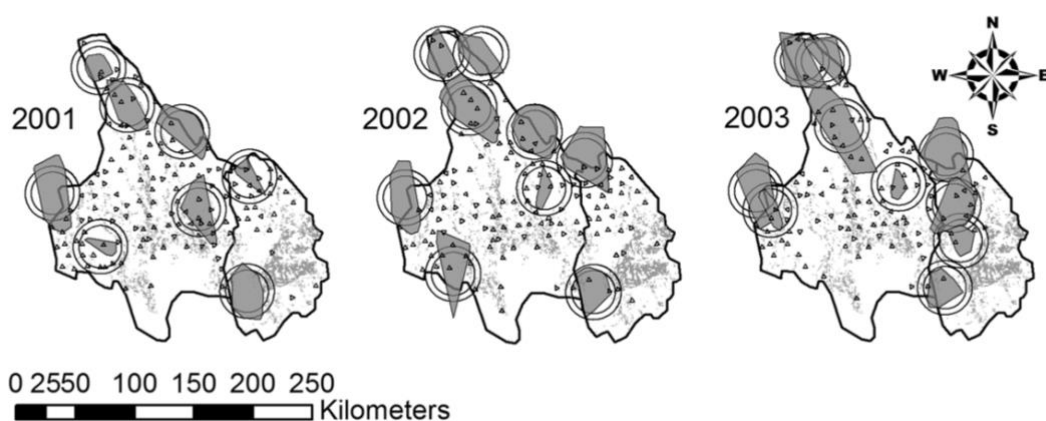


Figure 4. Emplacement des triangles de vie sauvage dans le centre-sud de la Suède (comté de Värmland à gauche et comté d'Örebro à droite) où l'abondance du renard roux, du lynx et du loup a été étudiée par suivi de la neige de 2001 à 2003, en relation avec les terres arables (en gris, source des données sur l'utilisation des terres : 2.1 Terres arables et 2.3 Pâturages, Corine Land Cover (CLC) 2006, version 18.5 (<http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/clc-2006-raster>)). Les triangles ont été classés selon une catégorie de loup à 4 niveaux : (I) à l'intérieur d'un territoire de loup observé (polygones gris selon les données de suivi⁶³⁻⁶⁵), (II) à l'intérieur d'un territoire de loup moyen (cercles les plus petits), (III) à l'intérieur d'un territoire de loup maximum (cercles les plus grands) et (IV) à l'extérieur d'un territoire de loup (s'il n'est pas inclus dans les catégories I-III). Cartes créées avec ArcGIS 10.4 (<http://support.esri.com/Products/Desktop/arcgis-desktop/arcmap/10-4>)