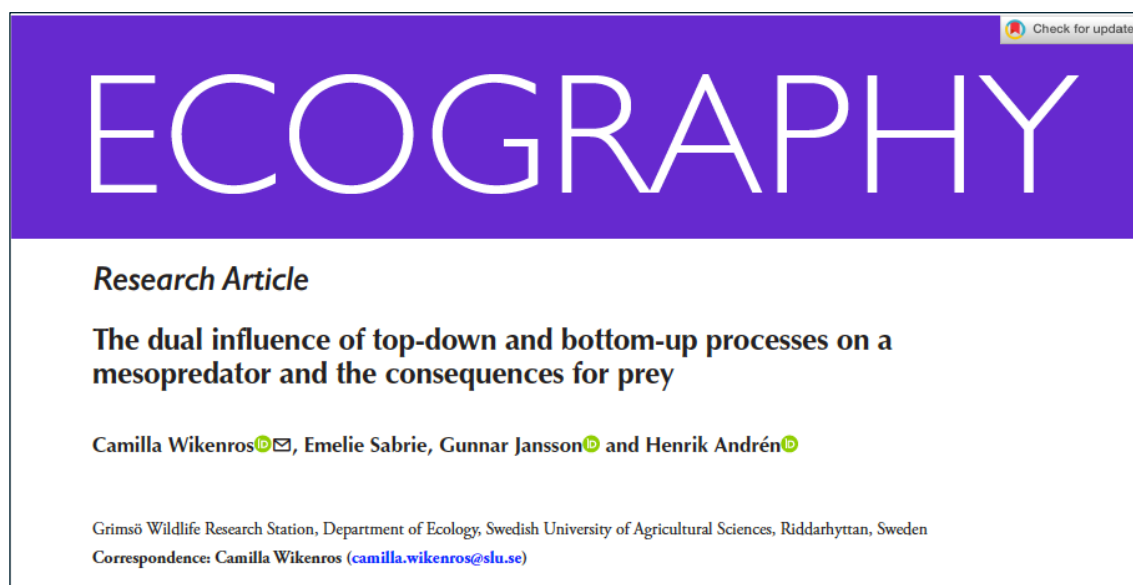


La double influence des processus descendants et ascendants sur un mésoprédateur et ses conséquences pour les proies



Ecography, 2026 : e08663, doi: 10.1002/ecog.08663

Résumé

La dynamique des écosystèmes est façonnée par l'interaction de **processus descendants et ascendants**, mais leur importance relative peut varier dans le temps à la suite de perturbations telles que des épidémies ou des changements au sein des communautés de prédateurs apicaux. À partir d'une série chronologique couvrant **52 ans** dans le centre-sud de la Suède, nous avons examiné comment les maladies, les prédateurs apicaux et la disponibilité des proies influencent conjointement un mésoprédateur, le renard roux (*Vulpes vulpes*), et comment ces dynamiques se répercutent sur les **proies secondaires**. Les facteurs potentiels influant sur la dynamique du renard (nombre de portées) étaient l'abondance des campagnols *Clethrionomys glareolus* et *Microtus agrestis*, les épidémies de gale sarcoptique, ainsi que le rétablissement du lynx Eurasien (*Lynx lynx*) et du loup (*Canis lupus*) ; nous avons évalué les **effets potentiels** qui en découlent sur les densités du lièvre européen (*Lepus europaeus*) et du lièvre variable (*L. timidus*), ainsi que du tétras lyre (*Lyrurus tetrix*) et du grand tétras (*Tetrao urogallus*). Le nombre de portées de renards était positivement associé à l'abondance des campagnols tout au long de la période d'étude, ce qui indique une **régulation ascendante persistante**. En revanche, des effets « de haut en bas » ont été mis en évidence par la diminution du nombre de portées de renards lors des épidémies de gale sarcoptique et à la suite de la présence simultanée du lynx et des loups. Le soutien à l'hypothèse de la « libération des mésoprédateurs » dépendait du contexte : les densités de proies secondaires ont augmenté pendant l'épidémie de gale, mais ont diminué après le rétablissement des prédateurs apicaux, malgré la réduction du nombre de portées de renards. **De plus**, la synchronie caractéristique entre les campagnols et les proies secondaires s'est affaiblie après le retour des prédateurs apicaux, suggérant des effets directs et indirects allant au-delà de la suppression des mésoprédateurs. Nos résultats démontrent que la reproduction du renard est régulée par des processus concomitants descendants et

ascendants, et que le rétablissement des prédateurs apicaux peut modifier les relations trophiques et ne se limite pas à inverser la libération des mésoprédateurs.

Mots-clés : lynx Eurasien, compétition interspécifique, prédation intragilde, renard roux, loup

INTRODUCTION

Les écosystèmes sont régulés par des processus ascendants et descendants, qui peuvent agir **simultanément** au sein d'un même système (Fretwell et Barach 1977, Hunter et Price 1992, Elmhagen et Rushton 2007). Dans les modèles classiques prédateur-proie tels que celui de Lotka-Volterra, ces processus sont fondamentaux (Rosenzweig et MacArthur 1963, Oksanen et al. 2001). **Cependant**, l'importance relative des forces descendantes et ascendantes peut évoluer, notamment à la suite d'événements tels que des épizooties (Wilmers et al. 2006) ou des fluctuations des populations de prédateurs apicaux (Elmhagen et al. 2010). En raison de la nature complexe des interactions au sein du réseau trophique, les changements écologiques se manifestent souvent avec un décalage temporel, ne devenant parfois évidents qu'après le déclin ou la disparition des prédateurs apicaux (Estes et al. 2011).

L'hypothèse de la libération des mésoprédateurs suggère que la disparition des prédateurs apicaux peut entraîner une augmentation du nombre de mésoprédateurs en raison de la réduction de la prédation et de la concurrence (Ritchie et Johnson 2009). **Cependant**, la libération des mésoprédateurs **dépend du contexte**. Par exemple, en Australie, l'absence de dingos (*Canis lupus dingo*) n'a pas systématiquement entraîné d'augmentation des populations de renards roux (*Vulpes vulpes*) (ci-après « renard »), mais les chats sauvages (*Felis catus*) en ont parfois davantage profité (Rees et al. 2023). **De même**, si les renards peuvent éviter les zones où les loups (*Canis lupus*) sont présents, il s'agit davantage d'un changement de comportement que d'une évolution démographique (Haswell et al. 2018). **De plus**, des **facteurs ascendants** tels que la disponibilité alimentaire et la fragmentation de l'habitat ont souvent un impact plus significatif sur la dynamique des mésoprédateurs que la seule présence de prédateurs apicaux (Feit et al. 2019). Ces résultats suggèrent que, si les prédateurs apicaux peuvent influencer les populations de mésoprédateurs, les conséquences varient selon les régions géographiques et les guildes de prédateurs (Jachowski et al. 2020 ; van Schaik et al. 2025). **Ainsi**, le rôle des prédateurs apicaux dans le contrôle des mésoprédateurs tels que le renard n'est pas univoque.

Les renards peuvent être influencés à la fois par des forces descendantes et ascendantes (Elmhagen et Rushton 2007, Elmhagen et al. 2010). Leur répartition mondiale s'explique probablement par le fait que les renards sont à la fois des généralistes alimentaires (Lindström 1983) et des généralistes en matière d'habitat (Weber et Meia 1996), leur présence étant documentée depuis les zones alpines jusqu'aux environnements urbains (Walton et al. 2017, Scholz et al. 2020). La gale sarcoptique (*Sarcoptes scabiei*) exerce une forte pression descendante sur les populations de renards lors des premières épidémies (Lindström et Mörner 1985, Danell et Hörnfeldt 1987), bien qu'une résistance soit susceptible de se développer avec le temps (Willebrand et al. 2022). On s'attend à ce que les prédateurs apicaux régulent les populations de mésoprédateurs tels que les renards par le biais d'une prédation intra-gilde (Palomares et Caro 1999), généralement sans consommation (Sunde et al. 1999). Ces interactions sont déterminées par la taille corporelle relative (Donadio et Buskirk 2006).

Historiquement, en Suède, les effectifs de renards ont augmenté à la suite du déclin des loups et du lynx Eurasien (*Lynx lynx*), ce qui corrobore l'hypothèse de la libération des mésoprédateurs (Elmhagen et Rushton 2007). **Cependant**, l'intensité du contrôle descendant varie en fonction de la productivité ; dans les habitats plus productifs, les renards sont régulés par un contrôle descendant, tandis que dans les régions moins productives, ce sont les forces ascendantes qui prédominent (Elmhagen et Rushton 2007).

La libération des mésoprédateurs peut avoir des effets significatifs sur les espèces proies (Soulé et al. 1988, Sovada et al. 1995). **L'augmentation des populations de renards entraîne souvent une pression de prédation accrue sur les proies de petite taille, telles que les oiseaux nichant au sol et les petits mammifères, ce qui se traduit par un déclin de certaines populations de proies** (Feit et al. 2019). **Ainsi**, l'intensité de ces effets varie. Dans certains écosystèmes, les espèces proies peuvent s'adapter en modifiant leur comportement ou leur utilisation de l'habitat, réduisant ainsi l'impact de la prédation (Haswell et al. 2018). **De plus**, la fragmentation de l'habitat et les apports de ressources peuvent amplifier les effets de la libération des mésoprédateurs, exacerbant ainsi la pression exercée sur les proies (Rees et al. 2023). **Globalement**, l'impact sur les espèces proies est influencé par toute une série de facteurs écologiques et anthropiques, ce qui rend les conséquences de la libération des mésoprédateurs variables d'un système à l'autre (van Schaik et al. 2025).

En Suède, les renards se nourrissent principalement de campagnols (*Clethrionomys glareolus* et *Microtus agrestis*), mais consomment également des chevreuils (*Capreolus capreolus*), surtout des faons, des lièvres (lièvre des montagnes *Lepus timidus* et lièvre européen *L. europaeus*), diverses espèces d'oiseaux, par exemple les tétras des bois (tétras lyre *Lyrurus tetrrix* et grand tétras *Tetrao urogallus*), ainsi que des charognes d'ongulés (Englund 1965, Lindström 1994, Kjellander et Nordström 2003). Les populations de lièvres et de tétras des bois fluctuent de manière synchrone, avec un décalage d'un an par rapport aux cycles de 3 à 4 ans des campagnols, ce qui corrobore l'hypothèse des proies alternatives, selon laquelle les renards roux et autres prédateurs alternent entre les campagnols et d'autres proies (Lindström 1983, Angelstam et al. 1984).

Ces cycles de population synchronisés sont plus marqués dans le nord de la Suède (Angelstam et al. 1985, Lindström et Hörnfeldt 1994). **Cependant**, les effets de l'implantation du lynx et du loup sur les populations de lièvres et de tétras des bois ne sont pas clairement établis. Le lynx et le loup tuent tous deux des renards, et ils se nourrissent également de lièvres et de tétras des bois (Odden et al. 2006, Wikenros et al. 2023). Cette prédation partagée, c'est-à-dire cette interaction triangulaire, peut influencer les effets en cascade au sein de l'écosystème (Prugh et al. 2009). **De plus**, la réapparition du loup a accru la disponibilité des charognes au cours des dernières décennies, en particulier celles d'élans (*Alces alces*), stabilisant ainsi l'accès à la nourriture tout au long des saisons, ce qui est particulièrement important au printemps, lorsque les renards font face à des besoins énergétiques accrus pendant la reproduction et l'élevage des petits (Lindström 1988, Wikenros et al. 2013).

Nous étudions les facteurs déterminants de la dynamique des populations de renards et leurs conséquences sur leurs espèces proies sur une période de 52 ans dans la zone de recherche faunique de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède, avant, pendant et après une épidémie de

gale sarcoptique ainsi que l'établissement de prédateurs apicaux. Sur la base de recherches antérieures, les prédictions suivantes ont été formulées : 1) en cas de régulation par le haut, les épidémies de gale sarcoptique entraîneront des baisses significatives de la reproduction des renards en raison d'une survie réduite des adultes (Lindström et Mörner 1985, Willebrand et al. 2022), et 2) la reproduction des renards diminuera suite au rétablissement du lynx et du loup, l'impact le plus fort étant attendu après le retour du lynx (Wikenros et al. 2017) ; 3) en cas de ressources limitées, la reproduction des renards présentera une corrélation positive avec l'abondance des campagnols (Lindström 1988) ; et 4) si les processus descendants et ascendants opèrent simultanément, la reproduction des renards sera corrélée à l'abondance des proies (campagnols, lièvres et téttras) dans toutes les conditions, mais à des niveaux plus faibles en présence de la gale sarcoptique ou de prédateurs apicaux (Hunter et Price 1992). Les effets sur les **proies secondaires** (lièvres et téttras) pourraient soit **5a)** correspondre à un effet inverse de « libération des mésoprédateurs » après le rétablissement du lynx et des loups, avec une augmentation des densités de proies secondaires (Lindström et al. 1994), soit **5b)** à une diminution des densités de proies secondaires due à une augmentation de la densité des renards résultant de la mise à disposition de charognes par les loups (Wikenros et al. 2013), et/ou à une prédation accrue sur les proies secondaires par le lynx et le loup, c'est-à-dire **des interactions triangulaires** (Prugh et al. 2009).

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

La zone de recherche sur la faune de Grimsö (ci-après GWRA, 135 km²) est située dans le centre-sud de la Suède (59,73° N, 15,47° E), au sein de la zone boronémorale, une région de transition à productivité intermédiaire. Le relief est plat, avec des altitudes comprises entre 100 et 150 m au-dessus du niveau de la mer, et des crêtes plates entrecoupées de tourbières. La forêt domine la zone (72%), et des pratiques de gestion intensive façonnent la composition du peuplement forestier. Les essences dominantes sont le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et l'épicéa commun (*Picea abies*), accompagnés de quelques bouleaux (*Betula pubescens* et *B. pendula*) et de peupliers faux-trembles (*Populus tremula*) (Rönnegard et al. 2008). Les terres arables ne représentent qu'une petite partie du paysage (3%), tandis que les zones humides, notamment les tourbières et les marécages (18%), ainsi que les lacs et les cours d'eau (7%), constituent des éléments marquants dans toute la région. Nous n'avons inclus aucune variable liée à l'habitat dans cette étude, bien que la proportion de terres arables ait un rôle reconnu dans l'influence du nombre de portées de renards (Wikenros et al. 2017), car les terres arables ne constituent qu'une part mineure de la zone d'étude et leur évolution au fil du temps est négligeable. La densité de population humaine est d'environ 1,5 habitant par km² (Rönnegard et al. 2008).

Portées de renards et gale sarcoptique

Les données sur la reproduction des renards ont été obtenues grâce au suivi annuel des portées de renards mené par la GWRA depuis 1973 (<https://data.fieldsites.se/portal>). Les relevés ont été effectués chaque année en mai-juin en inspectant tous les terriers connus (entre 120 et 210 selon les années). La présence d'usure à l'entrée des terriers, d'excréments de renardeaux ou de restes de proies a permis de confirmer l'activité reproductive (Lindström et al. 1994). Afin d'évaluer la validité du décompte des portées en tant qu'indice de la taille de la population, nous l'avons comparé à des mesures indépendantes de l'évolution de la

population. Le nombre de portées de renards était fortement corrélé aux indices issus de questionnaires portant sur les variations annuelles de la population de renards dans la même région (Lindström et al. 1994) pendant la période d'étude (informations complémentaires). La gale sarcoptique a été signalée pour la première fois en Suède en 1972.

Une grave épidémie nationale s'en est suivie au début des années 1980 (Lindström et Mörner 1985). À GWRA, la gale sarcoptique a été prévalente principalement entre 1983 et 1989, période associée à un déclin local de la population de renards (Lindström et al. 1994). La gale sarcoptique n'a pas disparu après 1989, mais sa prévalence était nettement plus faible. Les données issues des registres de chasse indiquent que les populations de renards se sont rétablies à l'échelle nationale à la fin des années 1980 et au début des années 1990 (Willebrand et al. 2022). **Par conséquent**, nous considérons que la gale sarcoptique était présente entre 1983 et 1989 et absente au cours des périodes ultérieures, lorsque l'on ne s'attendait plus à ce qu'elle ait un effet descendant important sur la taille de la population de renards.

Présence du lynx et du loup

La population de lynx en Suède a diminué pour atteindre moins de 100 individus en 1920, avant de bénéficier d'une protection en 1928 (Curry-Lindahl 1951, Spong et Hellborg 2002). Au cours de l'hiver 2023-2024, la population de lynx en Suède a été estimée à 1 276 individus (IC à 95% : 1 076-1 477) (Tovmo et Frank 2024). La réintroduction du lynx dans la GWRA a eu lieu durant l'hiver 1995-1996, et la première reproduction de lynx dans la région a été observée au printemps 1996 (Andrén et Liberg 2015).

La population de loups Scandinaves a subi une persécution massive au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, son effectif ayant chuté à environ 10 individus en 1965 (Wabakken et al. 2001). Bien qu'une protection légale ait été mise en place en 1966, la population était considérée comme fonctionnellement éteinte. La réapparition a commencé avec des individus migrants issus de la population Finno-Russe, marquant le début du rétablissement (Wabakken et al. 2001). Au cours de l'hiver 2023-2024, la partie Suédoise de la population Scandinave de loups était estimée à 375 individus (IC à 95% : 296-487) (Wabakken et al. 2024). Les loups se sont réimplantés avec un territoire couvrant entièrement la GWRA durant l'hiver 2003-2004 (Wabakken et al. 2004, Sand et al. 2021).

La présence du lynx et du loup a été constatée respectivement à partir de 1996 et de 2004. Ainsi, depuis 2004, le lynx et le loup sont tous deux présents dans la zone d'étude.

Indice de densité des campagnols

Les estimations de l'indice de densité des campagnols reposaient sur des relevés semestriels à l'aide de pièges à ressort ciblant les campagnols des rives et les campagnols des champs, menés dans la GWRA depuis 1973 (données de [https://. fieldsites.se/portal](https://.fieldsites.se/portal)). Depuis 1973, mille pièges répartis sur 20 sites d'échantillonnage couvrant chacun 1 ha, regroupés en 10 groupes de 5 pièges, ont été posés chaque année pendant trois nuits au printemps et à l'automne au GWRA (Lindström et al. 1994). L'indice de densité des campagnols a été exprimé en nombre de prises pour 100 nuits-pièges, et les mêmes sites ont été utilisés chaque année.

Indice de densité des lièvres et indice de densité des tétras

La présence de crottes de lièvres (lièvre variable et lièvre brun) et de tétras des bois (grand tétras, tétras lyre et gélinotte des bois, *Tetrastes bonasia*) a été surveillée de fin avril à mi-mai sur des parcelles permanentes de 10 m² qui avaient été préalablement débroussaillées à la fin de l'automne de l'année précédente. Entre 1977 et 1996, le suivi a été effectué sur une superficie de 25 km² de la zone d'étude (le quadrant sud-est). Les parcelles (environ 500 par an) mesuraient 10 × 1 m et étaient espacées de 100 m le long de transects orientés nord-sud. Entre 1997 et 2024, le suivi a couvert l'ensemble de la zone d'étude (<https://data.fieldsites.se/portal>), avec trente-deux carrés (1 × 1 km) répartis de manière systématique à l'intérieur de celle-ci. Quatre parcelles circulaires de 10 m² (rayon de 1,78 m) ont été surveillées tous les 200 m le long du périmètre de chaque carré (soit environ 2 400 parcelles chaque année). Pour les deux périodes (1977-1996 et 1997-2024), l'indice de densité a été exprimé sous forme de proportion de parcelles présentant respectivement des excréments de lièvres et de tétras. Nous avons utilisé un ensemble de données réduit (n = 48) lorsque les indices de densité des lièvres et des tétras ont été inclus dans les modèles, car le suivi de ces espèces n'a débuté qu'en 1977.

La méthode de suivi (début 1977-1996 et fin 1997-2024) est totalement confondue avec la présence du lynx (1996-2024) et partiellement avec la présence à la fois du lynx et du loup (2004-2024). **Par conséquent, nous ne pouvons pas ajouter la méthode de suivi en tant que facteur aléatoire dans les analyses.** Nous avons plutôt vérifié si l'indice de densité des lièvres et celui des tétras dans le quadrant sud-est étaient corrélés à ceux des autres quadrants (sud-ouest, nord-est et nord-ouest), et ils ne présentaient pas de différence significative (informations complémentaires). Cela indique que le quadrant sud-est présente la même évolution temporelle que les autres quadrants.

Analyse statistique

Des modèles linéaires généralisés avec une distribution de Poisson et une fonction de liaison logarithmique ont été utilisés pour modéliser le nombre de portées de renards en fonction de l'indice de densité des campagnols, de la présence de la gale sarcoptique, de la présence du lynx, ainsi que de la présence à la fois du lynx et des loups (package « lm4 » ; Bates et al. 2015) sur l'ensemble de la période d'étude (1973-2024). L'indice de densité des campagnols et la gale sarcoptique ont été inclus dans tous les modèles, à l'exception du modèle comportant uniquement l'ordonnée à l'origine (**Tableau 1**). Nous avons également inclus les interactions entre l'indice de densité des campagnols et la présence de la gale sarcoptique, entre l'indice de densité des campagnols et la présence du lynx, ainsi qu'entre l'indice de densité des campagnols et la présence à la fois du lynx et des loups. Nous avons également pris en compte la variable « Lynx (seul) » pour représenter la période 1996-2003, durant laquelle le lynx était présent dans la zone d'étude mais avant l'établissement des loups. Cette variable a été incluse lorsque la variable « présence à la fois du lynx et du loup » (« Lynx-Loup ») figurait dans le modèle. Nous avons vérifié si le nombre de portées de renards était influencé par l'indice de densité des lièvres et l'indice de densité des tétras en ajoutant ces variables au modèle sélectionné dans les analyses ci-dessus (à l'aide de l'ensemble de données réduit : 1977-2024).

Des modèles linéaires généralisés avec une distribution bêta et une fonction logit ont été utilisés pour modéliser l'indice de densité des lièvres (proportion de parcelles présentant des

excréments de lièvres) et l'indice de densité des tétras (proportion de parcelles présentant des excréments de tétras) en fonction de l'indice de densité des campagnols, de la présence de la gale sarcoptique, de la présence du lynx, de la présence du lynx et des loups, le nombre de portées de renards, ainsi que les mêmes interactions que celles décrites ci-dessus (package « glmmTMB », McGillicuddy et al. 2025 ; et package « arm », Gelman et Su 2024). L'effet de l'indice de densité des campagnols sur les indices de densité des lièvres et des tétras a été modélisé avec un décalage temporel d'un an, c'est-à-dire à partir de l'année précédente ($t-1$), en utilisant l'ensemble de données réduit (1977-2024).

Tableau 1. Modèles linéaires généralisés (MLG) évaluant les variables influençant le nombre de portées de renards roux dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1973-2024). Les variables étaient l'indice de densité des campagnols (Vole), la présence de la gale sarcoptique (Mange), la présence du lynx (Lynx), la présence du lynx uniquement (Lynx(only)) et la présence à la fois du lynx et du loup (Lynx-Wolf). Les modèles sont classés selon le R^2 de Nagelkerke et évalués à l'aide de la taille des effets des paramètres. Le modèle sélectionné est indiqué en gras. ^aL'IC à 95% des estimations des paramètres pour Vole $\times$ Mange ($0,223 \pm 0,188$ SE, IC à 95% : $-0,145-0,591$) et Vole $\times$ Lynx-Wolf ($0,117 \pm 0,139$ SE, IC à 95% : $-0,155-0,389$) chevauchaient largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. Toutes les estimations des paramètres sont fournies dans les informations complémentaires. ^bL'IC à 95% des estimations des paramètres pour le lynx (seul) ($0,101 \pm 0,170$ SE, IC à 95% : $-0,232-0,434$) chevauchait largement zéro ; la fiabilité du modèle était donc faible pour ce cas. ^cL'IC à 95 % des estimations des paramètres pour le campagnol $\times$ la gale ($0,205 \pm 0,189$ SE, IC à 95% : $-0,165-0,575$) et pour le couplage « Campagnol $\times$ Lynx » ($-0,050 \pm 0,130$ SE, IC à 95% : $-0,305-0,205$) chevauchaient largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. ^dLes estimations des paramètres sont fournies dans les informations complémentaires

Models	Nagelkerke's R^2
1) Vole + Mange + Lynx-Wolf + Vole $\times$ Mange ^a + Vole $\times$ Lynx-Wolf ^b	0.532
2) Vole + Mange + Lynx(only) ^b + Lynx-Wolf	0.499
3) Vole + Mange + Lynx-Wolf	0.492
4) Vole + Mange + Lynx + Vole $\times$ Mange ^c + Vole $\times$ Lynx ^c	0.388
5) Vole + Mange + Lynx ^d	0.353
6) Vole + Mange	0.287
7) Vole	0.103
8) Intercept only	0

Nous avons commencé par des modèles complexes incluant plusieurs interactions et avons évalué les performances des modèles à l'aide des tailles d'effet des paramètres, en combinaison avec le R^2 de Nagelkerke pour la régression de Poisson et le R^2 de Ferrari pour la régression bêta (package « performance », Lüdecke et al. 2021). Nous avons réduit la complexité des modèles en supprimant les paramètres présentant de faibles tailles d'effet. Les modèles finalement retenus ne comprenaient que des paramètres présentant des tailles d'effet importantes et un R^2 de Nagelkerke ou un R^2 de Ferrari élevés. Les termes des modèles ont également été vérifiés quant à leur colinéarité (package « performance », Lüdecke et al. 2021), à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF), une valeur supérieure à quatre indiquant une colinéarité élevée. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide de R, version 4.5.0 (www.r-project.org).

RESULTATS

Facteurs influençant le nombre de portées de renards

De 1973 à 2024, le nombre de portées de renards observées à la GWRA a varié entre 1 et 10 portées par an (Fig. 1). Le nombre moyen de portées pendant la période antérieure à la gale sarcoptique (1973-1982) était de 6,6. **En revanche**, pendant la période où la gale sarcoptique a affecté la population de renards (1983-1989), le nombre moyen de portées de renards a chuté à 3,6, la valeur la plus basse jamais enregistrée ayant été observée au cours de cette

période. Après la réapparition du lynx et du loup (1996-2024), le nombre moyen de portées de renards s'est établi à 5,4 (Fig. 1).

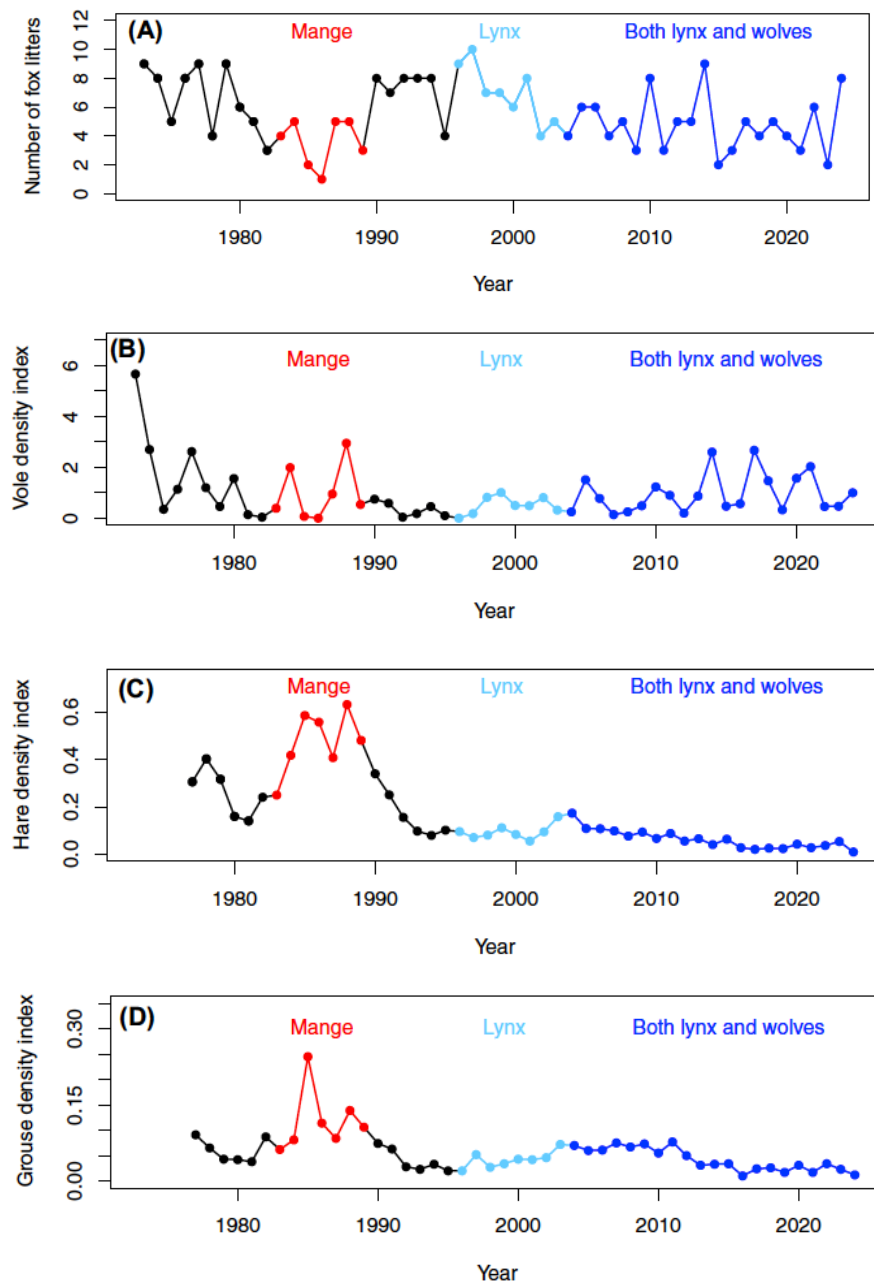


Figure 1. (A) Nombre de portées de renards roux (1973-2024, $n = 52$), (B) indice de densité des campagnols (1973-2024, $n = 52$), (C) indice de densité des lièvres (1977-2024, $n = 48$) et (D) indice de densité des tétras (1977-2024, $n = 48$) dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède. Les points noirs représentent la période durant laquelle ni la gale sarcoptique, ni le lynx, ni les loups n'étaient présents (1973-1982 et 1990-1995, $n = 16$ pour l'indice des campagnols, et $n = 12$ pour les indices des lièvres et des tétras, le suivi des lièvres et des tétras ayant débuté en 1977). Les points rouges représentent la période 1983-1989 ($n = 7$), durant laquelle la gale sarcoptique était présente. Les points bleu clair représentent la période durant laquelle le lynx était présent (1996-2003, $n = 8$). Les points bleus représentent la période 2004-2024, durant laquelle le lynx et le loup étaient tous deux présents ($n = 21$)

Le modèle retenu pour expliquer le nombre de portées de renards sur l'ensemble des données (1973-2024) comprenait les variables suivantes : indice de densité des campagnols, présence de la gale sarcoptique et présence à la fois du lynx et du loup (modèle 3, Tableau 1). La présence de la gale sarcoptique ainsi que celle du lynx et du loup ont eu une influence négative

significative sur le nombre de portées de renards, la gale sarcoptique présentant l'effet le plus marqué (Tableau 2, Fig. 2). De plus, le nombre de portées de renards était positivement corrélé à l'indice de densité des campagnols (Tableau 2, Fig. 2). Une valeur aberrante n'a pas influencé les résultats (informations complémentaires, également illustrées à la Fig. 2). Le modèle 5 (Tableau 1), qui tenait compte de la présence du lynx (au lieu de celle du lynx et du loup), était écologiquement similaire au modèle sélectionné, mais les ampleurs d'effet étaient plus faibles (informations complémentaires).

Tableau 2. Variables influençant le nombre de portées de renards roux dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1973–2024, n = 52). Estimations des paramètres (avec erreurs-types), valeurs z et valeurs p pour le modèle sélectionné (modèle 3, Tableau 1). Les variables étaient l'indice de densité des campagnols (Vole), la présence de la gale sarcoptique (Mange) et la présence à la fois du lynx et du loup (Lynx–Wolf). Aucun signe de multicolinéarité n'a été observé, le VIF étant $\leq 1,05$

Parameter	Estimate $\pm$ SE	z-values	p-values
Intercept	1.83 $\pm$ 0.0943	19.4	< 0.0001
Vole	0.0948 $\pm$ 0.0490	1.94	0.05
Mange	−0.658 $\pm$ 0.215	3.07	0.002
Lynx–Wolf	−0.366 $\pm$ 0.127	2.89	0.004

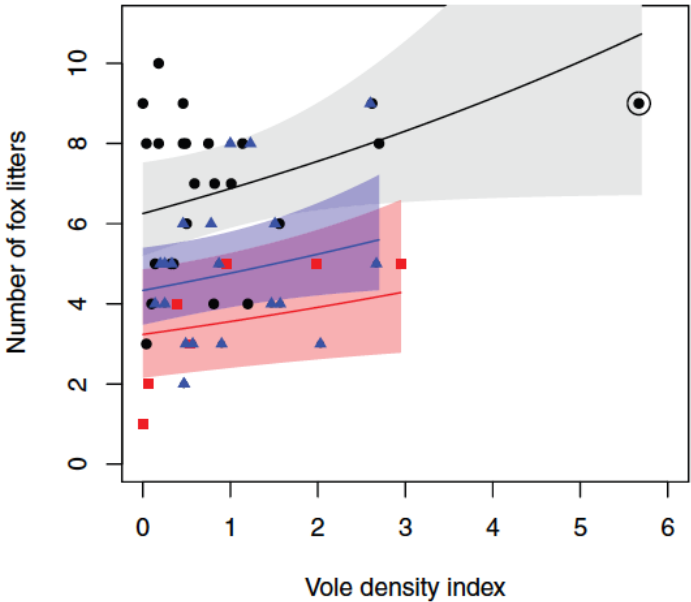


Figure 2. Relation entre le nombre de portées de renards roux et l'indice de densité des campagnols au printemps dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1973–2024, n = 52). **Trois périodes** sont mises en évidence en fonction de la présence ou de l'absence de gale sarcoptique, de lynx et de loups. La **ligne noire** et les points noirs représentent la période durant laquelle ni la gale sarcoptique, ni le lynx, ni les loups n'étaient présents (1973–1982 et 1990–2003, n = 24). La **ligne rouge** avec les carrés rouges représente la période 1983–1989 (n = 7), durant laquelle la gale sarcoptique était présente. La **ligne bleue** accompagnée de triangles bleus représente la période 2004–2024 (n = 21), durant laquelle le lynx et le loup étaient tous deux présents. Une valeur aberrante est représentée par un cercle autour du point noir ; l'exclusion de cette valeur aberrante n'a pas influencé les résultats (informations complémentaires). Les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance à 95%

Aucun indice n'a permis de mettre en évidence un effet d'interaction entre l'indice de densité des campagnols et la présence de la gale sarcoptique, ni entre l'indice de densité des campagnols et la présence à la fois du lynx et des loups sur le nombre de portées de renards (modèle 1, Tableau 1). Les estimations des paramètres pour l'interaction entre l'indice de densité des campagnols et la présence de la gale sarcoptique, ainsi qu'entre l'indice de densité

des campagnols et la présence à la fois du lynx et des loups sur le nombre de portées de renards, se situaient en grande partie autour de zéro. La fiabilité de ce modèle était donc faible (Tableau 1, informations complémentaires). Ainsi, la relation positive entre le nombre de portées de renards et l'indice de densité des campagnols est restée similaire tout au long de la période, indépendamment de la présence de la gale sarcoptique et de celle du lynx et du loup (Fig. 2).

Rien n'indiquait que le nombre de portées de renards était influencé par les densités de lièvres et de tétras, telles qu'exprimées par les indices respectifs. L'ajout de l'indice de densité des lièvres ou de celui des tétras au modèle sélectionné a révélé des effets négatifs faibles et non significatifs (informations complémentaires). Rien n'indiquait que les résidus étaient autocorrélés dans le modèle sélectionné (informations complémentaires).

Tableau 3. Modèles linéaires généralisés (MLG) évaluant les variables influençant l'indice de densité des lièvres dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1977–2024). Les variables étaient l'indice de densité des campagnols au cours de l'année précédente (t–1, Campagnol), la présence de la gale sarcoptique (Gale), la présence du lynx (Lynx), la présence à la fois du lynx et du loup (Lynx–Loup), et le nombre de portées de renards roux au cours de l'année précédente (t–1, Renard). Les modèles sont classés selon le R² de Ferrari et évalués à l'aide des tailles d'effet des paramètres. Le modèle sélectionné est indiqué en gras. ^aL'IC à 95% des estimations des paramètres pour Vole × Mange (–0,316 ± 0,206 SE, IC à 95% : –0,720–0,088) chevauchait largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. Toutes les estimations des paramètres sont fournies dans les informations complémentaires. ^bL'IC à 95% des estimations des paramètres pour le renard (0,0188 ± 0,0415 SE, IC à 95 % : –0,0625–0,100) chevauchait largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. ^cLes estimations des paramètres sont fournies dans les informations complémentaires

Models	Ferrari's R ²
1) Vole + Mange + Lynx + Vole × Mange ^a + Vole × Lynx	0.734
2) Vole + Mange + Lynx + Fox ^b + Vole × Lynx	0.734
3) Vole + Mange + Lynx + Vole × Lynx	0.727
4) Vole + Mange + Lynx–Wolf + Vole × Mange + Vole × Lynx–Wolf ^c	0.725
5) Vole + Mange + Lynx(only) + Lynx–Wolf	0.719
6) Vole + Mange + Lynx–Wolf + Vole × Lynx–Wolf ^c	0.711
7) Vole + Mange + Lynx	0.682
8) Vole + Mange + Lynx–Wolf	0.666
9) Vole + Lynx + Vole × Lynx + Fox	0.599
10) Vole + Mange	0.457
11) Vole + Fox	0.005
12) Vole	0.003
13) Fox	0.002
14) Intercept only	0.000

Facteurs influençant l'indice de densité des lièvres

Le modèle sélectionné pour expliquer l'indice de densité des lièvres comprenait les variables « indice de densité des campagnols (t–1) », « présence de la gale sarcoptique » et « présence du lynx », ainsi que l'interaction entre l'indice de densité des campagnols (t–1) et la présence du lynx (modèle 3, Tableau 3). L'indice de densité des lièvres était positivement corrélé à l'indice de densité des campagnols en présence de la gale sarcoptique et en l'absence de lynx. Cependant, cette relation avec l'indice de densité des campagnols disparaissait en présence du lynx (Fig. 3, Tableau 4). L'indice de densité des lièvres atteignait également son niveau le plus élevé en présence de la gale sarcoptique (Fig. 3). Un autre modèle pertinent incluait également l'interaction entre l'indice de densité des campagnols (t–1) et la présence de la gale sarcoptique (modèle 1, Tableau 3). Dans ce modèle, l'indice de densité des lièvres restait positivement corrélé à l'indice de densité des campagnols en présence de la gale sarcoptique (Informations complémentaires). Le modèle 4 était similaire au modèle 1 (Tableau 3) et l'indice de densité des lièvres était positivement corrélé à l'indice de densité des campagnols

en présence de la gale sarcoptique (Informations complémentaires). Le modèle 6 (Tableau 3), qui tenait compte de la présence à la fois du lynx et du loup (au lieu du seul lynx), était écologiquement similaire au modèle sélectionné, mais les ampleurs d'effet étaient plus faibles (informations complémentaires). Une faible autocorrélation des résidus avec un décalage temporel de deux ans a été observée dans le modèle sélectionné (informations complémentaires).

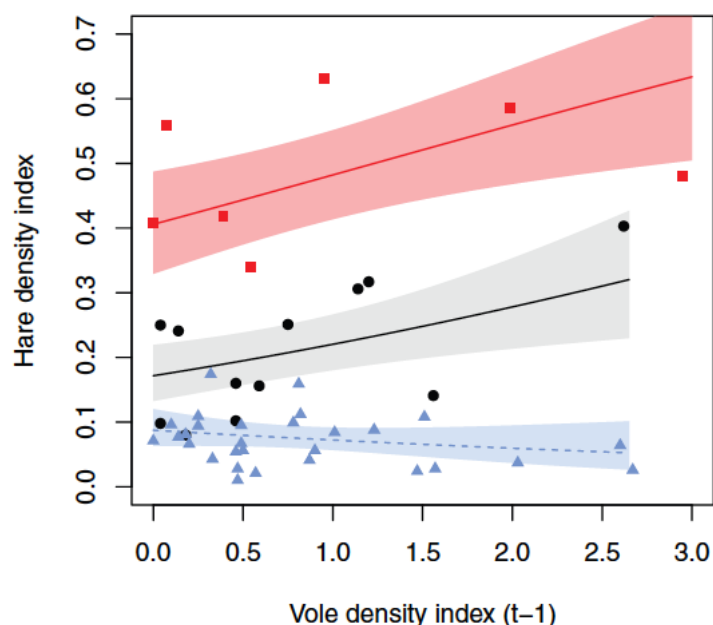


Figure 3. Relation entre l'indice de densité des lièvres et l'indice de densité des campagnols un an auparavant ($t-1$) au printemps, dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1977–2024, $n = 48$). Trois périodes sont mises en évidence en fonction de la présence ou de l'absence de gale sarcoptique et de lynx. La **ligne noire** et les points noirs représentent la période durant laquelle ni la gale sarcoptique ni le lynx n'étaient présents (1977–1982 et 1990–1995, $n = 12$). La **ligne rouge** avec des carrés rouges représente la période 1983–1989 ($n = 7$), durant laquelle la gale sarcoptique était présente. La **ligne pointillée bleu clair** accompagnée de triangles bleu clair représente la période 1996–2024 ($n = 29$), durant laquelle le lynx était présent ; cette période comprend 8 années où seul le lynx était présent (1996–2003) et 21 années où le lynx et le loup coexistaient (2004–2024). La ligne pointillée indique une relation non significative. Les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance à 95%

Facteurs influençant l'indice de densité des tétras

Le modèle sélectionné expliquant l'indice de densité des tétras comprenait les variables suivantes : indice de densité des campagnols ($t-1$), présence de la gale sarcoptique, présence à la fois du lynx et des loups, ainsi que l'interaction entre l'indice de densité des campagnols ($t-1$) et la présence à la fois du lynx et des loups (modèle 2, Tableau 5). Dans ce modèle, l'indice de densité des tétras était positivement corrélé à l'indice de densité des campagnols en présence de la gale sarcoptique et en l'absence du lynx et du loup. Cependant, cette corrélation avec l'indice de densité des campagnols disparaissait lorsque le lynx et le loup étaient tous deux présents (Tableau 6, Fig. 4). Le modèle 5 (Tableau 5), qui tenait compte de la présence du lynx (au lieu de celle du lynx et du loup), était écologiquement similaire au modèle retenu, mais les ampleurs des effets étaient plus faibles (informations complémentaires). Le modèle retenu présentait de fortes autocorrélations dans les résidus avec un décalage temporel de trois ans (informations complémentaires). Cela suggère l'existence d'une certaine variation temporelle que le modèle actuel n'a pas pu saisir.

Tableau 4. Variables influençant l'indice de densité des lièvres dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1977–2024, n = 48). Estimations des paramètres (avec erreurs-types), valeurs z et valeurs p pour le modèle sélectionné (modèle 3, Tableau 3). Les variables étaient l'indice de densité des campagnols de l'année précédente (t–1, Vole), la présence de la gale sarcoptique (Mange), la présence du lynx (Lynx) et l'interaction entre l'indice de densité des campagnols de l'année précédente (t–1) et la présence du lynx (Vole × Lynx). Aucun signe de multicollinéarité élevée n'a été observé, le VIF étant inférieur ou égal à 2,38

Parameter	Estimate ± SE	z-values	p-values
Intercept	–1.57 ± 0.155	10.15	< 0.0001
Vole	0.310 ± 0.108	2.88	0.003
Mange	1.19 ± 0.189	6.30	< 0.001
Lynx	–0.772 ± 0.236	3.27	0.001
Vole × Lynx	–0.517 ± 0.209	2.47	0.01
Slope for Vole with presence of Lynx			
–0.207 = 0.310 + (–0.517)	–0.207 ± 0.179	1.16	0.25

Tableau 5. Modèles linéaires généralisés (MLG) évaluant les variables influençant l'indice de densité des tétras dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1977–2024). Les variables étaient l'indice de densité des campagnols l'année précédente (t–1, Campagnol), la présence de la gale sarcoptique (Gale), la présence du lynx (Lynx), la présence à la fois du lynx et du loup (Lynx–Loup), et le nombre de portées de renards roux l'année précédente (t–1, Renard). Les modèles sont classés selon le R² de Ferrari et évalués à l'aide des tailles d'effet des paramètres. Le modèle sélectionné est indiqué en gras. ^aL'IC à 95% des estimations des paramètres pour Fox (0,0340 ± 0,0353 SE, IC à 95% : –0,035–0,103) chevauchait largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. ^b L'IC à 95% des estimations des paramètres pour le modèle Campagnol × Mange (–0,343 ± 0,223 SE, IC à 95% : –0,780–0,094) chevauchait largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. ^cL'IC à 95% des estimations des paramètres pour le modèle « Campagnol × Gale » (0,00895 ± 0,209 SE, IC à 95% : –0,408–0,419) chevauchait largement zéro ; la fiabilité de ce modèle était donc faible. ^dLes estimations des paramètres sont fournies dans les informations complémentaires

Models	Ferrari's R ²
1) Vole + Mange + Lynx + Fox ^a + Vole × Lynx	0.407
2) Vole + Mange + Lynx–Wolf + Vole × Lynx–Wolf	0.402
3) Vole + Mange + Lynx–Wolf + Vole × Mange ^b + Vole × Lynx–Wolf	0.402
4) Vole + Mange + Lynx + Vole × Mange ^c + Vole × Lynx	0.390
5) Vole + Mange + Lynx + Vole × Lynx ^d	0.390
6) Vole + Mange + Lynx(only) + Lynx–Wolf	0.358
7) Vole + Mange + Lynx–Wolf	0.355
8) Vole + Mange + Lynx	0.353
9) Vole + Mange	0.336
10) Vole + Lynx + Lynx × Vole + Fox	0.222
11) Vole + Fox	0.012
12) Vole	0.011
13) Fox	0.001
14) Intercept only	0.0

DISCUSSION

L'analyse de données à long terme couvrant cinq décennies révèle que des facteurs tant « descendants » que « ascendants » influencent le nombre de portées de renards dans la zone de gestion de la faune sauvage de GWRA. Les résultats ont confirmé la plupart des prévisions. La complexité des processus tant « descendants » « qu'ascendants » est toutefois apparue clairement dans la détermination de la dynamique du nombre de portées de renards et de ses effets subséquents sur les populations de proies. En particulier, la présence de la gale sarcoptique ainsi que celle du lynx et du loup ont eu un impact négatif sur le nombre de portées de renards, ce qui confirme les prédictions 1 et 2 et s'inscrit dans la lignée des recherches antérieures sur les rôles régulateurs des maladies et des grands prédateurs dans les populations de mésoprédateurs (Lindström et al. 1994, Cavallini 1996, Sunde et al. 1999, Elmhagen et al. 2010, Pasanen-Mortensen et al. 2013).

Tableau 6. Variables influençant l'indice de densité des tétras dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède (1977–2024, n = 48). Estimations des paramètres (avec erreurs-types), valeurs z et valeurs p pour le modèle sélectionné (modèle 2, Tableau 5). Les variables étaient l'indice de densité des campagnols de l'année précédente (t–1, Vole), la présence de la gale sarcoptique (Mange), la présence à la fois du lynx et du loup (Lynx–Wolf), ainsi que l'interaction entre l'indice de densité des campagnols de l'année précédente (t–1) et la présence à la fois du lynx et du loup (Vole × Lynx–Wolf). Aucun signe de multicollinéarité élevée n'a été observé, le VIF étant inférieur ou égal à 2,61

Parameter	Estimate ± SE	z-values	p-values
Intercept	–3.12 ± 0.128	24.35	< 0.0001
Vole	0.212 ± 0.0881	2.40	0.02
Mange	0.885 ± 0.170	5.21	< 0.001
Lynx–Wolf	0.0816 ± 0.218	0.37	0.70
Vole × Lynx–Wolf	–0.325 ± 0.179	1.81	0.07
Slope for Vole with presence of Lynx–Wolf –0.113 = 0.212 + (–0.325)	–0.113 ± 0.156	0.72	0.47

Plusieurs études ont démontré que le lynx exerce un impact négatif sur les renards (Stephenson et al. 1991, Elmhagen et Rushton 2007, Elmhagen et al. 2010). Par exemple, dans la région de GWRA, Helldin et al. (2006) ont observé une baisse du nombre de portées de renards et d'observations de ces derniers à la suite de l'implantation du lynx, bien avant l'arrivée des loups. La prédation intraguilde, confirmée par le suivi radio et le pistage dans la neige, a suggéré un **effet additif** de la prédation du lynx sur les renards (Helldin et al. 2006). **Cependant**, les résultats de notre étude n'ont montré une moyenne plus faible du nombre de portées de renards que lorsque le lynx et les loups étaient tous deux présents, c'est-à-dire huit ans après la réintroduction du lynx. Le déclin des portées de renards a commencé à partir d'un nombre élevé lorsque le lynx s'est établi en 1996 (Fig. 1A), et il y a eu un décalage dans le temps avant que le nombre moyen de portées de renards ne soit plus faible (à partir de 2002). Une étude menée dans la même région, mais ne disposant pas de données sur la période d'établissement du lynx, a mis en évidence une relation positive entre l'abondance des renards et celle des lynx (sur la base de suivis dans la neige), contrairement aux prévisions de suppression par les mésoprédateurs (Wikenros et al. 2017).

Les auteurs ont suggéré que cette tendance pourrait refléter des réponses comportementales des renards à la présence du lynx (attraction vers les charognes tuées par le lynx ou ségrégation spatio-temporelle à petite échelle) plutôt que des effets démographiques positifs. Cela souligne que les interactions renard-lynx peuvent varier selon les échelles spatiales et impliquer à la fois des effets prédateurs létaux et non létaux. **De plus**, dans cette même étude, l'abondance des renards était influencée par le temps écoulé depuis l'établissement des loups, l'effet négatif le plus marqué étant observé un à deux ans après la formation de la meute, et diminuait également avec l'augmentation de la taille de la meute. **Cependant**, l'étude ne portait que sur des données recueillies pendant trois années consécutives.

La suppression des mésoprédateurs semble être plus forte au cœur des territoires des prédateurs apicaux et plus faible à la périphérie, ce qui souligne encore davantage la variation spatiale du contrôle descendant (Newsome et al. 2017). Dans la GWRA, différentes meutes de loups et différents groupes familiaux de lynx sont présents chaque année depuis la réapparition de ces prédateurs apicaux, mais leurs zones centrales sont, dans la plupart des cas, inconnues. Le chevauchement temporel entre les lynx et les loups dans la GWRA suggère toutefois que l'effet cumulatif de ces deux prédateurs pourrait avoir contribué au déclin observé du nombre de portées de renards.

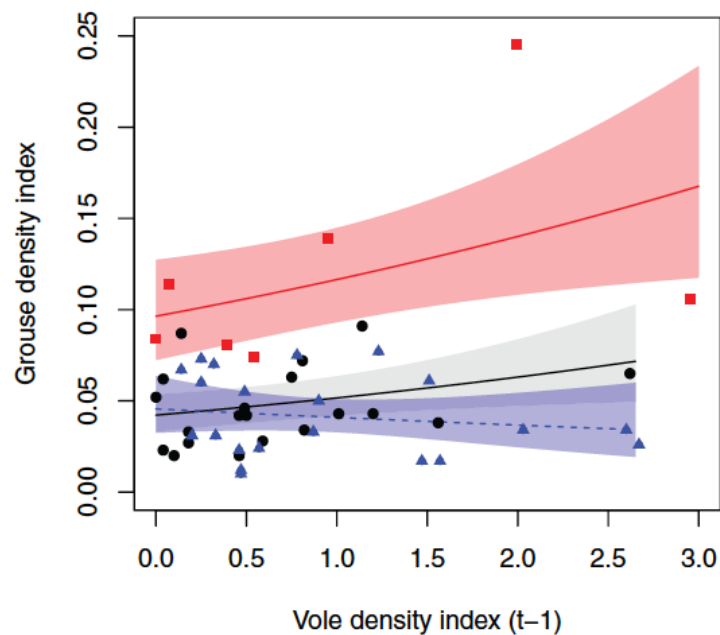


Figure 4. Relation entre l'indice de densité des tétras et l'indice de densité des campagnols un an auparavant ($t-1$) au printemps, dans la zone de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, dans le centre-sud de la Suède, 1977–2024 ($n = 48$). **Trois périodes** sont mises en évidence en fonction de la présence ou de l'absence de gale sarcoptique, ainsi que de la présence ou de l'absence à la fois du lynx et du loup. **La ligne noire** et les points noirs représentent la période durant laquelle ni la gale sarcoptique, ni le lynx, ni le loup n'étaient présents (1977–1982 et 1990–2003, $n = 20$). **La ligne rouge** avec des carrés rouges représente la période 1983–1989 ($n = 7$), durant laquelle la gale sarcoptique était présente. **La ligne pointillée bleue** avec des triangles bleus représente la période 2004–2024 ($n = 21$), durant laquelle le lynx et le loup étaient tous deux présents. La ligne pointillée indique une relation non significative. Les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance à 95%.

Nous avons constaté une corrélation positive entre l'abondance des campagnols et le nombre de portées de renards, ce qui corrobore la prédiction n°3. Cette relation a été largement documentée, l'abondance des campagnols influençant la taille des portées de renards (Lindström et Möner 1985, Lindström 1988, Kjellander et Nordström 2003). Des études antérieures ont également identifié la **rigueur de l'hiver** comme un facteur clé influençant la densité de population des renards en Eurasie ainsi que celle de leurs proies (Barton et Zalewski 2007). L'épaisseur de la neige limite l'accessibilité aux proies et peut offrir aux campagnols une protection accrue (Lindström et Hörnfeldt 1994). Nous n'avons pas eu accès à des données locales sur la rigueur de l'hiver au cours de la période d'étude de 52 ans, ce qui nous a empêchés d'inclure des variables climatiques dans notre analyse.

Quant à savoir si le nombre de portées de renards est principalement influencé par des processus descendants, ascendants ou les deux, les résultats corroborent cette dernière hypothèse. La relation entre le nombre de portées de renards et l'indice de densité des campagnols est restée positive tant en présence qu'en l'absence de gale sarcoptique et de prédateurs apicaux, bien qu'avec une diminution marquée du nombre de portées de renards. Ces résultats suggèrent que le nombre de portées de renards est régulé à la fois par des forces ascendantes et descendantes, comme le propose la prédiction 4.

Les résultats ont **partiellement** corroboré l'hypothèse de la libération des mésoprédateurs (Prédiction 5a), avec une augmentation des densités des espèces proies secondaires du renard lors de l'épidémie d'une maladie, et ont montré que cet effet diminuait après le rétablissement

des prédateurs apicaux, conformément aux **interactions triangulaires** (Prédiction 5b). Les proies secondaires ont diminué après le rétablissement du lynx et des loups. Ainsi, l'effet des renards sur les proies secondaires pendant l'épidémie de gale sarcoptique et lors du rétablissement des prédateurs apicaux s'est avéré plus complexe. Ces proies ont continué à fluctuer en synchronie, avec un décalage d'un an, par rapport aux campagnols pendant l'épidémie de gale sarcoptique et avec des densités de population plus élevées. Cette synchronie a disparu lorsque les lynx et les loups se sont réimplantés et que la densité de population a diminué. La différence d'évolution observée chez les proies secondaires lors de l'épidémie de gale sarcoptique et lors de la réintroduction des prédateurs apicaux s'explique probablement par le fait que le lynx et le loup se nourrissent également de ces proies secondaires (Odden et al. 2006, Wikenros et al. 2023), alors que celles-ci ne sont pas elles-mêmes affectées par la maladie (la gale sarcoptique). Cet effet s'est avéré plus marqué chez les lièvres que chez les tétras des bois, probablement parce que les lièvres constituent une proie plus importante tant pour le lynx (Odden et al. 2006) que pour le loup (Wikenros et al. 2023) que les tétras des bois. La réapparition du lynx et du loup a perturbé les fluctuations synchrones entre les campagnols, les lièvres et les tétras des bois, dans lesquelles le renard constitue un maillon important, et a entraîné une diminution tant du nombre de portées de renards que de la densité des proies secondaires, **contrairement** à l'hypothèse de la libération des mésoprédateurs. Nos résultats ne corroborent donc pas l'idée selon laquelle les renards tireraient profit de la disponibilité accrue de charognes d'élans (Wikenros et al. 2013) et influenceraient ainsi les schémas de prédation sur les espèces proies secondaires.

Cette étude bénéficie de l'accès à un ensemble de données à long terme sur les prédateurs apicaux, les mésoprédateurs et les proies, un atout rare dans la recherche écologique portant sur une même zone (Beschta et Ripple 2009, Ritchie et Johnson 2009). **De plus**, la portée temporelle, englobant des données antérieures, concomitantes et postérieures à l'arrivée des prédateurs apicaux ainsi qu'à la période d'épidémie, offre une « expérience naturelle » permettant une inférence plus précise des effets écologiques (Estes et al. 2011). L'inclusion de variables à la fois descendantes et ascendantes a fourni un cadre complet pour comprendre la dynamique des écosystèmes ; **par conséquent**, omettre une telle approche aurait conduit à une interprétation incomplète des relations prédateur-proie (Ritchie et Johnson 2009).

Malgré la complexité écologique inhérente aux systèmes naturels, notamment la présence de multiples facteurs potentiels de confusion et de masquage tels que la variation des types et de la qualité des habitats, ainsi que les interactions impliquant des espèces de prédateurs et de proies non explicitement incluses dans les analyses, des décennies de données soulignent l'importance d'adopter une perspective intégrée lors de l'examen de la régulation des populations.

References

- Andrén, H. and Liberg, O. 2015. Large impact of Eurasian lynx predation on roe deer population dynamics. – PLoS One 10: e0120570.
- Angelstam, P., Lindström, E. and Widén, P. 1984. Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. – Oecologia 62: 199–208.

- Angelstam, P., Lindström, E. and Widén, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia – occurrence and distribution. – *Ecography* 8: 285–298.
- Bartoni, K. A. and Zalewski, A. 2007. Winter severity limits red fox populations in Eurasia. – *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 281–289.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. and Walker, S. C. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. – *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Beschta, R. L. and Ripple, W. J. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. – *Biol. Conserv.* 142: 2401–2414.
- Cavallini, P. 1996. Variation in the social system of the red fox. – *Ethol. Ecol. Evol.* 8: 323–342.
- Curry-Lindahl, K. 1951. Lons (*Lynx lynx*) historia och nuvarande förekomst i Sverige och övriga Europa. – *Sveriges Nat.* 42: 122–146.
- Danell, K. and Hörnfeldt, B. 1987. Numerical responses by populations of red fox and mountain hare during an outbreak of sarcoptic mange. – *Oecologia* 73: 533–536.
- Donadio, E. and Buskirk, S. W. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. – *Am. Nat.* 167: 524–536.
- Elmhagen, B. and Rushton, S. P. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? – *Ecol. Lett.* 10: 197–206.
- Elmhagen, B., Ludwig, G., Rushton, S. P., Helle, P. and Lindén, H. 2010. Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. – *J. Anim. Ecol.* 79: 785–794.
- Englund, J. 1965. Studies on food ecology of the red fox (*Vulpes u.*) in Sweden. – *Viltrevy* 3: 377–485.
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. and Marquis, R. J. 2011. Trophic downgrading of planet earth. – *Science* 333: 301–306.
- Feit, B., Feit, A. and Letnic, M. 2019. Apex predators decouple population dynamics between mesopredators and their prey. – *Ecosystems* 22: 1606–1617.
- Fretwell, S. and Barach, A. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. – *Perspect. Biol. Med.* 20: 169–185.
- Gelman, A. and Su, Y. 2024. arm: data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. – R package ver. 1.15-3, <https://cran.r-project.org/web/packages/arm/arm.pdf>.
- Haswell, P. M., Jones, K. A., Kusak, J. and Hayward, M. W. 2018. Fear, foraging and olfaction: how mesopredators avoid costly interactions with apex predators. – *Oecologia* 187: 573–583.
- Helldin, J. O., Liberg, O. and Glöersen, G. 2006. Lynx (*Lynx lynx*) killing red foxes (*Vulpes vulpes*) in boreal Sweden – frequency and population effects. – *J. Zool.* 270: 657–663.
- Hunter, M. and Price, P. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. – *Ecology* 73: 742–732.
- Jachowski, D., Butler, A., Eng, R., Gigliotti, L., Harris, S. and Williams, A. 2020. Identifying mesopredator release in multi-predator systems: a review of evidence from North America. – *Mamm. Rev.* 50: 367–381.
- Kjellander, P. and Nordström, J. 2003. Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics – a test of the alternative prey hypothesis. – *Oikos* 101: 338–344.
- Lindström, E. 1983. Condition and growth and red foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply. – *J. Zool.* 199: 117–122.

- Lindström, E. 1988. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. – *Oikos* 52: 115–119.
- Lindström, E. R. 1994. Large prey for small cubs – on crucial resources of a boreal red fox population. – *Ecography* 17: 17–22.
- Lindström, E. and Mörner, T. 1985. The spreading of sarcoptic mange among Swedish red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in relation to fox population dynamics. – *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 40: 211–216.
- Lindström, E. and Hörnfeldt, B. 1994. Vole cycles, snow depth and fox predation. – *Oikos* 70: 156–160.
- Lindström, E. R., Andrén, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Jäderberg, L., Lemnell, P., Martinsson, B., Sköld, K. and Swenson, J. E. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. – *Ecology* 75: 1042–1049.
- Lüdtke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P. and Makowski, D. 2021. performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. – *J. Open Source Softw.* 6: 3139.
- McGillcuddy, M., Popovic, G., Bolker, B. M. and Warton, D. I. 2025. Parsimoniously fitting large multivariate random effects in glmmTMB. – *J. Stat. Softw.* 112: 1–19.
- Newsome, T. M., Greenville, A. C., Čirović, D., Dickman, C. R., Johnson, C. N., Krofel, M., Letnic, M., Ripple, W. J., Ritchie, E. G., Stoyanov, S. and Wirsing, A. J. 2017. Top predators constrain mesopredator distributions. – *Nat. Commun.* 8: 1–7.
- Odden, J., Linnell, J. D. C. and Andersen, R. 2006. Diet of Eurasian lynx, *Lynx lynx*, in the boreal forest of southeastern Norway: the relative importance of livestock and hares at low roe deer density. – *Eur. J. Wildl. Res.* 52: 237–244.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Schneider, M. and Aunapuu, M. 2001. Regulation, cycles and stability in northern carnivore–herbivore systems: back to first principles. – *Oikos* 94: 101–117.
- Palomares, F. and Caro, T. M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. – *Am. Nat.* 153: 492–508.
- Pasanen-Mortensen, M., Pykönen, M., Elmhagen, B. 2013. Where lynx prevail, foxes will fail – limitation of a mesopredator in Eurasia. – *Global Ecol. Biogeogr.* 22: 868–877.
- Prugh, L. R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, W. J., Laliberte, A. S. and Brashares, J. S. 2009. The rise of the mesopredator. – *Bioscience* 59: 779–791.
- Rees, M. W., Pascoe, J. H., Le Pla, M., Robley, A., Birnbaum, E. K., Wintle, B. A. and Hradsky, B. A. 2023. Mesopredator release among invasive predators: controlling red foxes can increase feral cat density and alter their behaviour. – *J. Appl. Ecol.* 60: 1100–1114.
- Ritchie, E. G. and Johnson, C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. – *Ecol. Lett.* 12: 982–998.
- Rönnegård, L., Sand, H., Andrén, H., Månsson, J. and Pehrson, Å. 2008. Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. – *Wildl. Biol.* 14: 358–371.
- Rosenzweig, M. and MacArthur, R. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions. – *Am. Nat.* 97: 209–223.
- Sand, H., Jamieson, M., Andrén, H., Wikenros, C., Crooms, J. and Månsson, J. 2021. Behavioral effects of wolf presence on moose habitat selection: testing the landscape of fear hypothesis in an anthropogenic landscape. – *Oecologia* 197: 101–116.
- Scholz, C., Firozpoor, J., Kramer-Schadt, S., Gras, P., Schulze, C., Kimmig, S. E., Voigt, C. C. and Ortmann, S. 2020. Individual dietary specialization in a generalist predator: a stable isotope analysis of urban and rural red foxes. – *Ecol. Evol.* 10: 8855–8870.
- Soulé, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wrights, J., Soric, M. and Hill, S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. – *Conserv. Biol.* 2: 75–92.
- Sovada, M., Sargeant, A. and Grier, J. 1995. Differential effects of coyotes and red foxes on duck nest success. – *J. Wildl. Manage.* 59: 1–9.
- Spong, G. and Hellborg, L. 2002. A near-extinction event in lynx: do microsatellite data tell the tale? – *Cons. Ecol.* 6: 15.
- Stephenson, R. O., Grangaard, D. V. and Burch, J. 1991. Lynx, *Felis lynx*, predation on red foxes, *Vulpes vulpes*, caribou, *Rangifer tarandus*, and dall sheep, *Ovis dalli*, in Alaska. – *Can. Field-Nat.* 105: 255–262.
- Sunde, P., Overskaug, K. and Kvam, T. 1999. Intraguild predation of lynxes on foxes: evidence of interference competition? – *Ecography* 22: 521–523.
- Tovmo, M. and Frank, J. 2024. Bestandsövervakning av gaupe 2024. – Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. 2.
- van Schaik, T., van Kuijk, M. and Sterck, E. H. M. 2025. Understanding mesopredator responses to changes in apex predator populations in Europe: implications for the mesopredator release hypothesis. – *Mamm. Rev.* 55: 1–15.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. and Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. – *Can. J. Zool.* 79: 710–725.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Strømseth, T. and Kojola, I. 2004. Ulv i Skandinavia: statusrapport for vinteren 2003–2004. – Høgskolen i Hedmark, Oppdragsrapport. 4.
- Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Nordli, K., Flagstad, Ø., Danielsson, A., Cardoso Palacios, C. and Åkesson, M. 2024. Inventering av varg vinteren 2023–2024. Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien. 1.
- Walton, Z., Samelius, G., Odden, M. and Willebrand, T. 2017. Variation in home range size of red foxes *Vulpes vulpes* along a gradient of productivity and human landscape alteration. – *PLoS One* 12: 1–14.
- Weber, J. and Meia, J. 1996. Habitat use by the red fox *Vulpes vulpes* in a mountainous area. – *Ethol. Ecol. Evol.* 8: 223–232.
- Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P. and Liberg, O. 2013. Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. – *PLoS One* 8: e77373.
- Wikenros, C., Aronsson, M., Liberg, O., Jarnemo, A., Hansson, J., Wallgren, M., Sand, H. and Bergström, R. 2017. Fear or food – abundance of red fox in relation to occurrence of lynx and wolf. – *Sci. Rep.* 7: 9059.
- Wikenros, C., Di Bernardi, C., Zimmermann, B., Åkesson, M., Demski, M., Flagstad, Ø., Mattisson, J., Tallian, A., Wabakken, P. and Sand, H. 2023. Scavenging patterns of an inbred wolf population in a landscape with a pulse of human-provided carrion. – *Ecol. Evol.* 13: e10236.
- Wikenros, C., Sabrie, E., Jansson, G. and Andrén, H. 2026. Data from: The dual influence of top-down and bottom-up processes on a mesopredator and the consequences for prey. – Dryad Digital Repository, <https://doi.org/10.5061/dryad.x0k6djj0k>.
- Willebrand, T., Samelius, G., Walton, Z., Odden, M. and Englund, J. 2022. Declining survival rates of red foxes *Vulpes vulpes* during the first outbreak of sarcoptic mange in Sweden. – *Wildl. Biol.* 2022: e01014.
- Wilmsers, C., Post, E., Peterson, R. and Vucetich, J. 2006. Predator disease out-break modulates top-down, bottom-up and climatic effect on herbivore population dynamics. – *Ecol. Lett.* 9: 383–389.