Les seuils de perturbation humaine déterminent le rôle écologique d'un prédateur apical



Résumé

Le retour des grands carnivores dans des paysages dominés par l'homme complique la dynamique prédateur-proie. Si les effets des prédateurs et ceux liés à l'activité humaine sont bien documentés dans les écosystèmes intacts, leur interaction dans des paysages fragmentés reste peu étudiée. Nous avons cherché à déterminer si les prédateurs apicaux régulaient toujours les proies et les méso-prédateurs au sein de la communauté des grands mammifères des Hauts du Golan — une mosaïque de réserves naturelles, de terres agricoles et de zones militaires — où les loups (*Canis lupus*), les chacals dorés (*Canis aureus*) et les sangliers (*Sus scrofa*) font l'objet d'un **abattage de régulation** visant à atténuer les pertes agricoles et les conflits entre l'homme et la faune sauvage. À l'aide de 60 pièges photographiques et de données de régulation à haute résolution, nous avons quantifié les relations prédateur-proie et intraguilde, en identifiant les **seuils de protection** des terres à partir desquels ces relations évoluaient. Nous avons constaté que les gazelles des montagnes (*Gazella gazella*), une espèce menacée, étaient les plus actives dans les zones protégées (les 50% de sites les mieux protégés) présentant une activité de loups plus élevée et qu'elles évitaient systématiquement les chacals. L'abattage ciblé par espèce a accru l'activité des chacals mais a réduit celle des sangliers dans les zones non protégées (respectivement les 65% et 62% de sites les moins protégés), l'effet positif de **cette mesure** l'emportant sur les effets suppressifs des loups. Si l'abattage des chacals a légèrement profité aux gazelles dans les zones protégées, l'association positive entre les loups et les gazelles était sept fois plus forte. Ces résultats suggèrent que les prédateurs apicaux peuvent conserver leurs rôles écologiques dans des paysages fragmentés jusqu'à un certain seuil de perturbation humaine, au-delà duquel la régulation descendante s'affaiblit et le fonctionnement de l'écosystème se détériore.

INTRODUCTION

Les grands carnivores ont connu un déclin généralisé à l'échelle mondiale en raison de diverses pressions anthropiques, notamment la perte d'habitat, la chasse et les conflits avec les humains[1]. **Cependant**, les récentes améliorations apportées aux politiques de conservation et à la protection législative ont facilité leur rétablissement dans certains paysages dominés par l'homme[2,3]. Ces paysages — caractérisés par une modification

extensive des sols, la fragmentation des habitats et l'agriculture — couvrent désormais environ 75% des surfaces terrestres mondiales[4]. Les grands carnivores (c'est-à-dire ceux pesant plus de 15 kg) jouent le rôle de prédateurs apicaux dans les réseaux trophiques, exerçant des impacts écologiques de grande envergure tant par la prédation directe que par des effets indirects sur le comportement des proies et des concurrents[5–7]. **Deux** mécanismes clés sous-tendent ces effets : (**1**) le « **paysage de la peur** », dans lequel les proies et les méso-prédateurs modifient leurs schémas d'activité spatiaux et temporels en réponse au risque de prédation perçu[8–10], et (**2**) la « **libération des méso-prédateurs** », où la disparition ou la suppression des prédateurs apicaux permet aux carnivores de taille moyenne (<15 kg) de **proliférer**, ce qui entraîne souvent une prédation accrue sur leurs proies plus petites[11,12] Ensemble, ces processus constituent le fondement de la théorie des prédateurs apicaux (utilisée ci-après), qui décrit comment les prédateurs apicaux structurent les écosystèmes par le biais d'effets à la fois létaux et non létaux. Si ces dynamiques sont bien documentées dans des paysages relativement peu perturbés[6,13], leur applicabilité aux systèmes modifiés par l'homme reste moins explorée[14,15]. Alors que les grands carnivores recolonisent des habitats de plus en plus modifiés, des recherches sont nécessaires pour déterminer s'ils conservent leurs fonctions écologiques clés ou si les pressions humaines perturbent leurs rôles régulateurs dans ces environnements complexes[14,16]. Cette étude examine comment un prédateur apical interagit à la fois avec ses proies et avec les méso-prédateurs dans un paysage dominé par l'homme, en identifiant les seuils à partir desquels son rôle fonctionnel est maintenu ou diminué.

On s'attend à ce que les prédateurs apicaux régulent la dynamique prédateur-proie en contrôlant les populations de grands herbivores tels que le wapiti (*Cervus canadensis*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ou le sanglier (*Sus scrofa*), qui peuvent surexploiter la végétation indigène[5,17]. **De plus**, en exerçant une **pression descendante** sur les carnivores de taille intermédiaire, les prédateurs apicaux sont censés contrôler les populations de méso-prédateurs qui, sans cela, exerceraient une forte pression de prédation sur les espèces de proies plus petites[9,18,19]. **Cependant**, les habitats anthropisés favorisent souvent les méso-prédateurs hautement adaptables, en particulier ceux capables d'exploiter des ressources anthropiques telles que les déchets, les champs cultivés ou les déjections d'animaux domestiques. Cette plasticité en matière de ressources permet à des méso-prédateurs tels que les renards (*Vulpes sp.*), les ratons laveurs (*Procyon sp.*) et les chats sauvages (*Felis catus silvestris*) de prospérer et de se propager même en présence de carnivores de plus grande taille[11,18]. Un exemple frappant est l'expansion rapide actuelle du chacal doré (*Canis aureus*) à travers l'Europe, qui coïncide avec le rétablissement du loup gris continental (*Canis lupus*)[20] ; pourtant, les conséquences écologiques de cette expansion et la mesure dans laquelle le rétablissement du loup pourrait la réguler restent largement méconnues. Alors que certaines études menées dans des paysages dominés par l'homme suggèrent que les prédateurs apicaux limitent à la fois les herbivores et les méso-prédateurs, les perturbations humaines peuvent souvent brouiller ces dynamiques trophiques et entraver les efforts visant à les quantifier[21,22]. Dans des écosystèmes déjà mis à rude épreuve par les pressions humaines, il est essentiel de comprendre la capacité des prédateurs apicaux à remplir leurs rôles écologiques afin d'éclairer les stratégies de conservation et de gestion[23].

Même lorsque les prédateurs apicaux parviennent à recoloniser des zones dominées par

l'homme, ils sont confrontés à un large éventail de nouvelles pressions anthropiques[24]. La fragmentation de l'habitat, l'activité humaine dans les zones sauvages, l'épuisement des proies sauvages remplacées par des animaux domestiques et les conflits entre l'homme et la faune sauvage peuvent tous affecter la répartition et les schémas de comportement des prédateurs, ainsi que la manière dont ils interagissent avec les espèces situées à des niveaux trophiques inférieurs[25,26]. Parmi ces pressions, la gestion par l'abattage sélectif est un outil largement utilisé pour réduire les dégâts causés au bétail[27]. Si l'abattage sélectif s'est révélé relativement efficace chez les carnivores solitaires tels que l'ours noir d'Amérique (*Ursus americanus*) et le lynx Eurasien (*Lynx lynx*)[28,29], les espèces sociales adoptent souvent des comportements **compensatoires**, tels qu'une reproduction accrue ou une dispersion plus importante, ce qui rend difficile leur contrôle à long terme[30–32]. **De plus**, un abattage massif peut menacer la viabilité des populations lorsque certains seuils sont dépassés[33]. Au-delà des interventions directes, les changements importants dans l'utilisation des sols, tels que l'expansion agricole et le développement urbain, réduisent la disponibilité des habitats et perturbent les schémas spatio-temporels des interactions interspécifiques[22,26]. Prises dans leur ensemble, ces pressions qui se chevauchent remettent en cause la capacité des grands prédateurs à maintenir leurs rôles écologiques dans des paysages modifiés par l'homme.

À mesure que les pressions d'origine humaine s'intensifient, les interactions trophiques naturelles au sein des écosystèmes peuvent se rompre, perturbant ou faisant s'effondrer l'équilibre écologique[34,35]. Un écosystème **déséquilibré** révèle un **point de rupture** critique, c'est-à-dire un **seuil** au-delà duquel les écosystèmes perdent leur capacité de régulation naturelle[36,37]. Il convient de noter que ce **point de rupture** ne correspond pas nécessairement à l'extinction des prédateurs apicaux, mais marque la limite à partir de laquelle ceux-ci cessent de remplir leurs rôles écologiques, même dans des habitats apparemment adaptés[38]. Là où les prédateurs apicaux ont connu une **extinction fonctionnelle**, les humains peuvent les remplacer en tant que force régulatrice dominante, contrôlant directement et indirectement les populations de proies et de méso-prédateurs[24]. Par exemple, la chasse excessive des espèces proies peut réduire le nombre de prédateurs et affaiblir le contrôle descendant[39], tandis que les apports alimentaires d'origine anthropique, tels que les carcasses d'animaux d'élevage, les décharges et les excédents agricoles, peuvent éliminer la régulation naturelle **ascendante**, de sorte que les populations de méso-prédateurs ou de proies augmentent au-delà de la capacité de régulation du contrôle descendant naturel[40,41]. Dans certains cas, les prédateurs apicaux eux-mêmes peuvent devenir dépendants de ces ressources fournies par l'homme, ce qui affaiblit encore davantage leur rôle dans la structuration des communautés écologiques[12,42,43]. Si ces dynamiques mettent en évidence la complexité des interactions prédateur-proie dans les paysages anthropiques, les seuils à partir desquels les prédateurs apicaux perdent leur fonction régulatrice restent mal compris, en particulier dans les paysages fragmentés ou gérés activement. Un défi majeur consiste à distinguer les interactions trophiques naturelles des influences anthropiques affectant les schémas spatio-temporels des espèces au niveau de la communauté[32,44]. À mesure que les paysages se fragmentent de plus en plus et sont partagés entre les humains et la faune sauvage, il est crucial de quantifier les **points de rupture** des interactions prédateur-proie pour comprendre comment des facteurs tels que l'occupation des sols, la disponibilité des

ressources et l'activité humaine façonnent la capacité des prédateurs apicaux à maintenir l'équilibre écologique dans des paysages diversifiés à usages multiples[16,45].

Les hauteurs du Golan, au Moyen-Orient, constituent un système idéal pour étudier le rôle des prédateurs apicaux dans un paysage en mosaïque dominé par l'homme, car elles abritent une grande biodiversité au sein d'une matrice d'usages diversifiés des sols, notamment l'agriculture, les loisirs et les activités militaires (Fig. 1A). Au cours du dernier demi-siècle, les lois de protection de la faune sauvage et la disponibilité accrue de bétail et de cultures ont permis à la faune de cette région de se reconstituer de manière substantielle, ce qui a conduit à des densités parmi les plus élevées au monde de loups gris, de chacals dorés et de sangliers[46–48] ; il s'agit également d'un dernier bastion de la gazelle des montagnes (*Gazella gazella*), espèce menacée d'extinction[49,50]. Bien que toutes les espèces sauvages soient protégées par la loi, les populations de loups, de chacals et de sangliers font l'objet d'une gestion active par le biais de programmes d'abattage visant à limiter les attaques contre le bétail et les dégâts causés aux cultures[51] (Fig. 1B). Ce contexte unique — caractérisé par le rétablissement des prédateurs apicaux, des densités élevées de méso-prédateurs et l'intervention humaine — offre une occasion rare d'examiner comment les prédateurs conservent leurs rôles écologiques dans un paysage fragmenté. En exploitant des données de régulation à petite échelle couvrant plusieurs niveaux trophiques, nous pouvons évaluer les réponses au niveau de la communauté aux pressions tant naturelles qu'anthropiques, et identifier les seuils à partir desquels l'activité humaine perturbe la fonction des prédateurs apicaux.

Nous nous sommes demandé si la théorie des prédateurs apicaux tenait la route dans un paysage en mosaïque où les dynamiques prédateur-proie sont influencées à la fois par des facteurs naturels et par des facteurs d'origine humaine. Nous avons analysé les **réponses** au niveau des populations de gazelles, de sangliers, de chacals et de loups aux pressions combinées de la prédation, de l'abattage et de la gestion des terres. Nous avons émis les **hypothèses** suivantes : (**H1**) Les loups et les chacals, prédateurs sympatriques abondants des gazelles des montagnes, réduiraient l'activité des gazelles, reflétant un contrôle descendant additif[50,53] ; (**H2**) **par conséquent**, les zones soumises à un abattage intensif de loups et de chacals serviraient de refuges de conservation pour les gazelles, compte tenu du lien connu entre des populations denses de prédateurs et une mortalité accrue des faons[50] ; (**H3**) une activité accrue des loups réduirait celle des chacals et des sangliers, conformément aux théories de la « libération des méso-prédateurs » et du « paysage de la peur »[10,54–56], ainsi qu'à la dépendance connue des loups vis-à-vis des sangliers en tant que proies dans les paysages méditerranéens[57]. Cet effet démontrerait le rôle écologique des loups dans la régulation tant des méso-prédateurs que des proies ; (**H4**) **Enfin**, les pressions anthropiques, telles que l'abattage et le changement d'affectation des sols, l'emporteraient sur les interactions trophiques naturelles ou interagiraient avec celles-ci pour façonner la structure de la communauté des grands mammifères, comme observé dans d'autres paysages fragmentés où les activités humaines prennent souvent le pas sur les processus écologiques naturels[21,58].

Pour tester ces hypothèses, nous avons appliqué des modèles intégrés de N mélange et d'équations structurelles à des données systématiques issues de pièges photographiques, en

intégrant des registres d'abattage à haute résolution et des couches d'occupation des sols afin de quantifier les gradients de risque létal et de perturbation humaine pour les prédateurs apicaux, les méso-prédateurs et les proies. Nous avons utilisé des graphes acycliques dirigés a priori pour visualiser les relations hypothétiques entre les espèces, les dynamiques naturelles prédateur-proie et les pressions d'origine humaine (Fig. 2). Nos résultats révèlent que, même dans un paysage fragmenté et dominé par l'homme, les prédateurs apicaux conservent une importance **fonctionnelle** au sein des parcelles protégées restantes, amplifiant ainsi les bénéfices écologiques de ces zones. Nous avons également constaté que l'effet suppressif de l'abattage des méso-prédateurs était amplifié au sein des refuges, mais s'inversait en dehors de ceux-ci, ce qui **suggère** que le contrôle régulateur exercé par les prédateurs apicaux commence à se détériorer à mesure que la pression anthropique augmente.

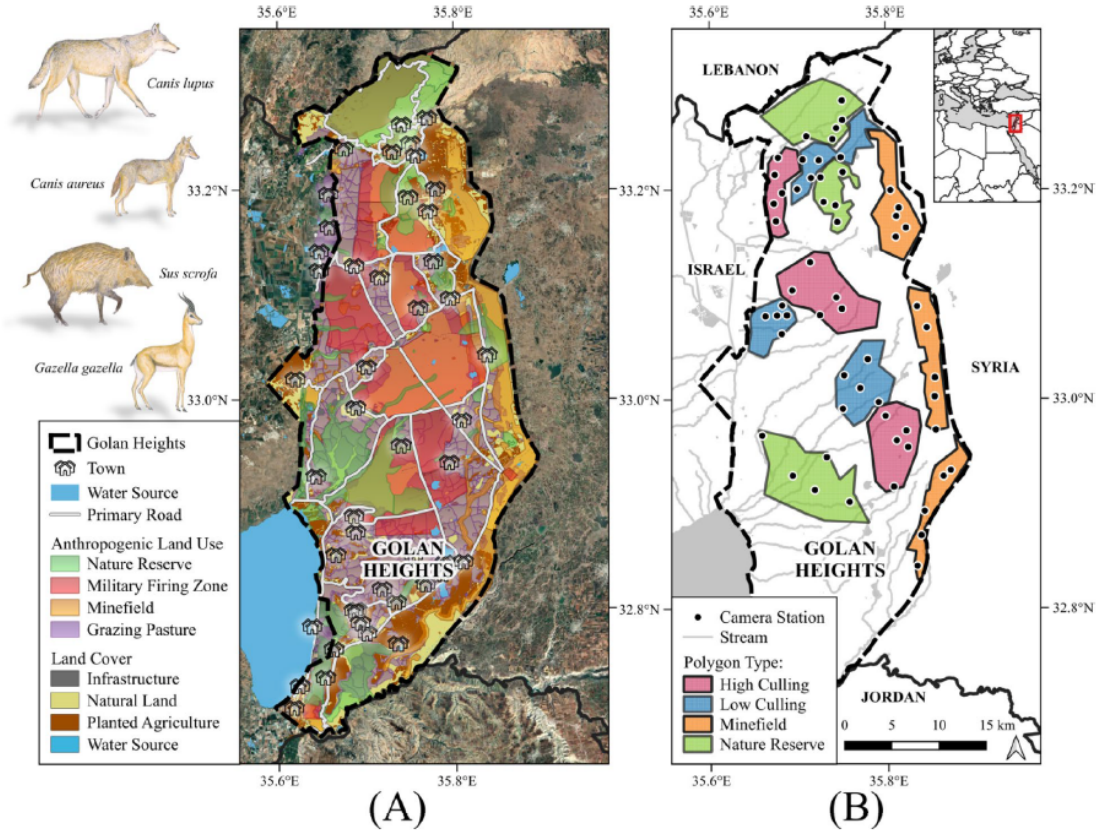


Fig. 1. Cartes des hauteurs du Golan représentant (A) la couverture végétale (couleurs de base) sur laquelle sont superposés des polygones semi-transparents indiquant l'occupation des sols et (B) la répartition spatiale des sites d'échantillonnage utilisés dans l'étude, classés en quatre catégories : zones à forte abattage, zones à faible abattage, réserves naturelles ou champs de mines. Les zones à taux d'abattage élevé ou faible ont été délimitées à partir de dix années de données spatialement explicites sur les abattages de loups et de chacals afin de représenter l'intensité relative des prélèvements (voir Méthodes) ; les emplacements exacts des abattages ne sont pas indiqués pour des raisons de confidentialité. Les réserves naturelles et les champs de mines constituent des zones sans abattage, ces dernières étant également exemptes de toute activité de loisirs. Cartes réalisées par les auteurs dans QGIS version 3.40 (http://qgis.org)[52]

RESULTATS

Nous avons enregistré 23 000 observations indépendantes des quatre espèces étudiées, dont 1 043 observations indépendantes de loups, 11 959 de chacals, 4 937 de sangliers et 5 061 de gazelles des montagnes (Tableau 1). Le taux d'occupation naïf, c'est-à-dire la proportion de

sites d'échantillonnage où des observations ont été enregistrées, était élevé pour les quatre espèces : 95% pour les loups, 100% pour les chacals, 97% pour les sangliers et 88% pour les gazelles. Les chacals constituaient l'espèce la plus abondante, avec une moyenne de 149,46 ± 67,54 écart-type d'observations par période de deux semaines et par site d'échantillonnage, suivis par les sangliers (129,1 ± 36,79 écart-type), les gazelles (112,61 ± 45,10 écart-type) et enfin les loups (26,08 ± 8,03 écart-type).

Notre meilleur modèle d'équations structurelles (SEM) associait trois modèles GLM spécifiques aux espèces (chacal, sanglier et gazelle), l'activité des loups étant modélisée de manière exogène (Tableau 2, Fig. 3). Cette structure s'est classée au-dessus d'autres modèles SEM qui incluaient un modèle GLM distinct pour les loups (voir le Tableau supplémentaire S1 pour le classement complet des modèles). Des modèles parallèles de N mélange ont produit des tendances cohérentes, mais ont montré un ajustement moins bon et des valeurs p moins stables (Tableau supplémentaire S2).

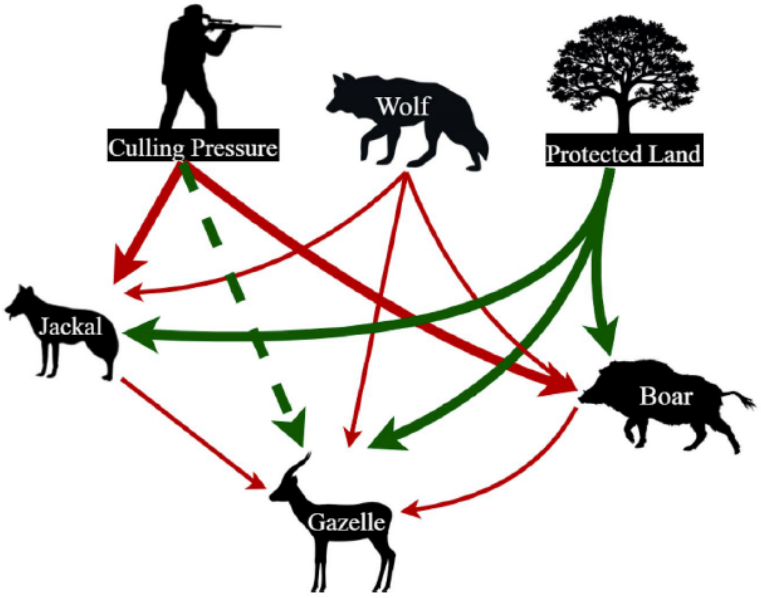


Fig. 2. Graphique acyclique orienté a priori illustrant nos hypothèses : (**H1**) les loups et les chacals limitent les populations de gazelles ; (**H2**) l'abattage des prédateurs favorise indirectement la conservation des gazelles ; (**H3**) les loups limitent les ravageurs agricoles en surnombre (à savoir les chacals et les sangliers) ; et (H4) les effets anthropiques l'emportent sur les interactions trophiques naturelles ou interagissent avec celles-ci. Les lignes vertes indiquent les relations positives hypothétiques, tandis que les lignes rouges indiquent les relations négatives hypothétiques. Les lignes pointillées représentent les effets indirects, et les flèches indiquent la direction hypothétique de chaque relation. La largeur des flèches traduit le poids conceptuel : les pressions anthropiques (abattage, utilisation des sols) sont représentées par des flèches plus épaisses que les liens trophiques naturels afin de refléter l'hypothèse **H4** ; les largeurs sont schématiques et ne sont pas proportionnelles à l'ampleur des effets

Effets inter-espèces

Les chemins inter-espèces de notre meilleur SEM ont révélé que l'activité des loups avait une interaction positive **forte** et statistiquement significative avec les réserves naturelles sur l'activité des **gazelles** ($\beta = 1{,}13$, $p = 0{,}0067$), mais de **faibles** effets négatifs non significatifs tant sur les chacals ($\beta = -0{,}15$, $p = 0{,}368$) que sur les sangliers ($\beta = -0{,}10$, $p = 0{,}48$). Les gazelles étaient les plus actives dans les zones des réserves naturelles où l'activité des loups était plus élevée (Fig. 3B). Les chacals ont montré une **corrélation positive** significative avec les schémas d'activité des sangliers ($\beta = 0{,}30$, $p = 0{,}032$), une relation qui ne faisait pas partie

de notre hypothèse causale initiale (Fig. 1). Les chacals ont toutefois montré une relation **négative** constante avec l'activité des gazelles, quel que soit l'usage du sol (β = −0,26, p = 0,035), ce qui représente la seule relation prédateur-proie significative qui soit restée indépendante du contexte d'usage du sol. Les effets indirects ou en cascade, calculés en multipliant les coefficients de cheminement[59], ont révélé que l'effet interactif de l'abattage des chacals s'est répercuté via la relation chacal-gazelle pour affecter indirectement les gazelles en fonction de l'occupation des sols (−0,629 × −0,26 = 0,164). Cela suggère que l'abattage des chacals a eu un faible effet indirect sur l'activité des gazelles, qui dépendait de l'occupation des sols : positif dans les zones plus protégées et négatif dans les zones moins protégées. Contrairement aux chacals, nos meilleurs modèles SEM n'ont indiqué aucun effet de l'activité des sangliers sur les gazelles.

Tableau 1. Synthèse des images capturées par les pièges photographiques et identifiées dans Camelot. Par période de deux semaines

Species name	Common name	% of sites	No. of images	Independent observations	Avg. site-level rel. abun. ± SD
Canis lupus	Grey Wolf	0.95	5488	1043	26.08 ± 8.03
Canis aureus	Golden Jackal	1.00	64,947	11,959	149.46 ± 67.54
Sus scrofa	Wild boar	0.97	32,177	4937	129.1 ± 36.79
Gazella gazella	Mountain gazelle	0.88	40,898	5061	112.61 ± 45.10

Model	Predictors	Effect size	SE	p-value
Jackal activity	Wolf abundance	−0.15	0.18	0.368
	Jackal culling	0.29	0.19	0.216
	Nature reserves	0.42	0.14	0.069
	Jackal culling × Nature reserves	**−0.63**	**0.39**	**0.015**
Boar activity	Wolf abundance	−0.10	0.09	0.480
	Nature reserves	−0.25	0.08	0.128
	Boar culling	**−0.55**	**0.12**	**0.007**
	Jackal abundance	**0.30**	**0.08**	**0.032**
	Boar culling × Nature reserves	**0.48**	**0.65**	**0.012**
Gazelle activity	Wolf abundance	−0.14	0.12	0.405
	Nature reserves	**−0.77**	**0.20**	**0.048**
	Jackal abundance	**−0.26**	**0.08**	**0.035**
	Wolf abundance × Nature reserves	**1.13**	**0.33**	**0.007**

Tableau 2. Principaux résultats du modèle d'équations structurelles (SEM), comprenant trois modèles GLM spécifiques à chaque espèce et reliés entre eux, quantifiant les réponses des méso-prédateurs et des proies à la pression d'abattage, à l'abondance des prédateurs et à la protection des terres. Dans le SEM, l'abondance des loups est traitée comme un prédicteur exogène (voir Méthodes). Il convient de noter que les chacals et les sangliers font l'objet d'un abattage dans ce système, contrairement aux gazelles (d'où l'absence de chemin direct « abattage → gazelle »). Les valeurs significatives sont indiquées en gras

Effets de l'abattage et de l'occupation des sols

L'abattage et l'utilisation des sols ont été les principaux facteurs déterminants de l'activité tant des chacals que des sangliers, avec des effets interactifs significatifs observés pour les deux espèces (Fig. 3A, C), ce qui concorde avec le fait que la protection des sols fonctionne comme un gradient inverse de subventions. Pour les chacals, l'abattage a réduit leur activité dans les zones naturelles à faible subvention mais l'a augmentée dans les zones aménagées à forte subvention (β = −0,629, p = 0,015). **En revanche**, cette interaction a eu un effet inverse sur l'activité des sangliers (β = 0,484, p = 0,012) : l'abattage a réduit leur activité dans les zones moins naturelles, mais n'a eu qu'un impact minime dans les zones protégées, où il

était rarement pratiqué (Fig. 2C, pente verte avec un large intervalle de confiance dans les zones protégées). Le test de séparation d de Shipley n'a révélé aucune relation significative entre l'abattage des loups, des chacals ou des sangliers et l'activité des gazelles, ce qui indique que l'abattage des prédateurs et des sangliers n'a eu aucun effet bénéfique direct sur les gazelles.

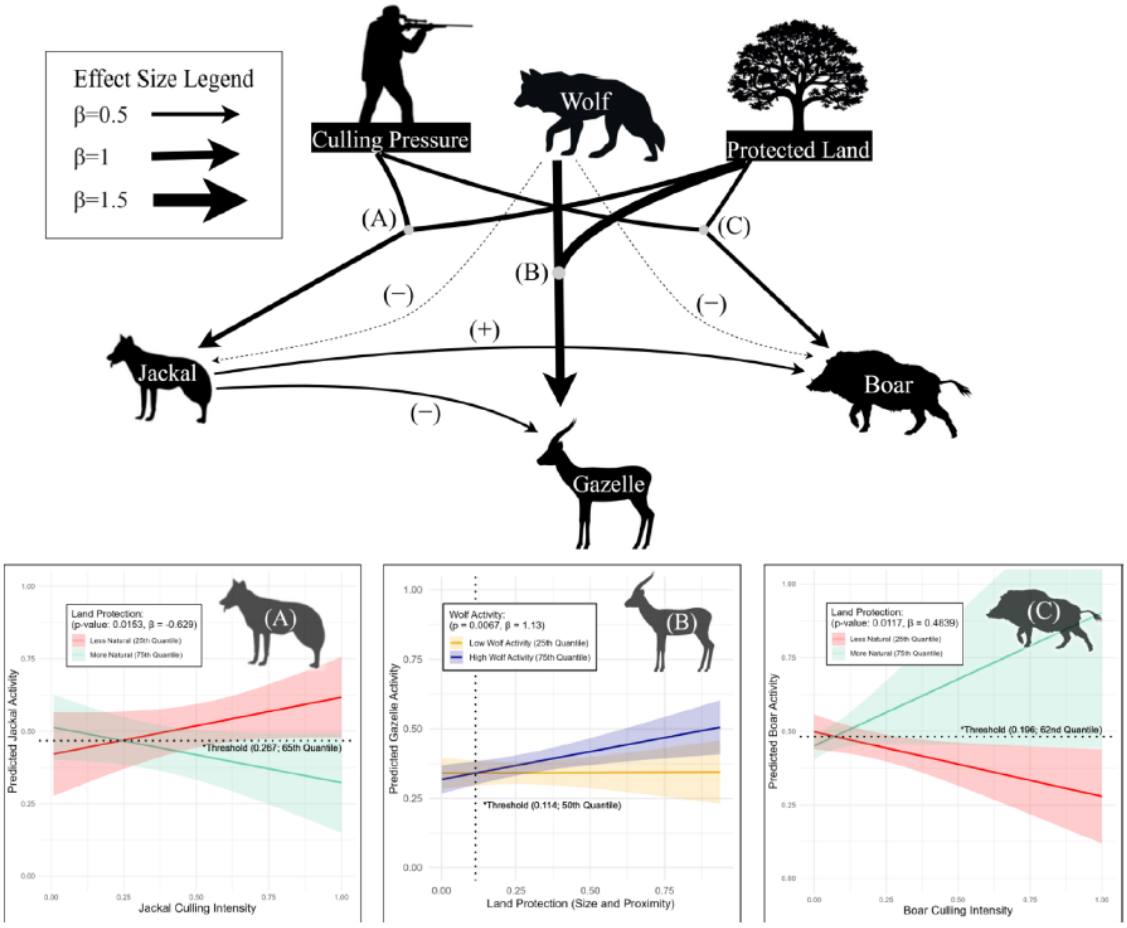


Fig. 3. Modèle d'équations structurelles (SEM) final illustrant les effets interactifs de l'abattage, des prédateurs et de la gestion des terres sur la communauté des grands mammifères dans les hauteurs du Golan. L'épaisseur des lignes représente l'ampleur de l'effet ; les lignes pleines indiquent des effets statistiquement significatifs ($P < 0,05$) et les lignes pointillées représentent des effets non significatifs inclus dans le SEM principal. Les effets interactifs sont indiqués par des lignes se fondant dans des cercles gris, les graphiques correspondants présentant ces interactions en détail : (**A**) l'interaction entre l'abattage et la protection des terres pour les chacals dorés ; (**B**) l'interaction entre l'activité des loups et la protection des terres pour les gazelles ; et (**C**) l'interaction entre l'abattage et la protection des terres pour les sangliers. Les lignes pointillées indiquent les valeurs seuils de protection des terres à partir desquelles la direction ou l'intensité des effets de l'abattage ou des prédateurs change : dans le panneau **B**, le seuil est représenté par une ligne verticale (0,114, 50ème quantile), tandis que dans les panneaux **A** et **C**, le seuil est représenté par une ligne horizontale où la pente de l'effet change (chacals : 0,267, 65ème quantile ; sangliers : 0,196, 62ème quantile). Ces valeurs seuils mettent en évidence la manière dont les réponses des espèces dépendent du degré de protection environnant et de la pression humaine

Réponses des espèces dépendantes d'un seuil

Les effets interactifs sur l'activité des espèces étaient marqués par des valeurs seuils distinctes, où le niveau d'une variable déterminait si l'effet d'une autre variable était absent, présent ou inversé. Pour les gazelles, la relation positive avec l'activité des loups a été détectée lorsque la protection des terres dépassait une valeur de 0,114 (Fig. 3B). Cette valeur correspond à 11,4% de terres protégées dans un rayon de 7 km, pondérée en fonction de la proximité afin

de privilégier les zones proches par rapport aux zones éloignées (voir Méthodes ; Shamoon et al.[60] pour l'approche par décroissance exponentielle). Bien que faible en termes absolus, ce chiffre représente le 50ème quantile du gradient de protection des terres, ce qui signifie que la moitié des sites échantillonnés se situait au-dessus de ce **seuil** et l'autre moitié en dessous. Des **seuils** similaires, dépendants du contexte, sont apparus pour les effets de l'abattage des chacals et des sangliers. Pour les chacals, le changement s'est produit à une valeur de protection des terres de 0,267 (65 ème quantile) : l'abattage augmentait l'activité des chacals en dessous de ce seuil, mais la réduisait au-dessus (Fig. 3A). Les sangliers ont présenté une tendance inverse : l'abattage réduisait leur activité en dessous d'un seuil de protection des terres de 0,196 (62 ème quantile), mais l'augmentait dans les zones davantage protégées (Fig. 3C).

DISCUSSION

Il a été avancé que tant le déclin que le rétablissement des prédateurs apicaux peuvent avoir des répercussions écologiques de grande envergure[34,55,56,61]. Dans les paysages dominés par l'homme, la faune sauvage doit s'adapter à des pressions anthropiques telles que la gestion de la faune, le changement d'affectation des sols et les conflits entre l'homme et la faune, ce qui complique les dynamiques trophiques et rend leur interprétation plus difficile[7,14]. Nous avons testé l'applicabilité de la **théorie** des prédateurs apicaux au paysage fragmenté et en mosaïque des Hauts du Golan en analysant des données à petite échelle spécifiques à chaque espèce concernant les abattages et l'activité des animaux. Cette approche nous a permis d'évaluer les réponses au niveau des populations de la communauté des grands mammifères face aux pressions croisées de la prédation, des abattages et de l'occupation des sols, et de mieux comprendre les interactions au niveau de la communauté au sein d'un système comportant plusieurs prédateurs et plusieurs proies. Nos résultats indiquent que les aires protégées ont facilité les interactions naturelles entre les espèces, avec une forte association positive entre l'activité des prédateurs apicaux et celle des ongulés menacés d'extinction dans ces aires. **Cependant**, **contrairement** aux prévisions d'un contrôle descendant additif (**H1**), seuls les chacals — et non les loups — ont freiné l'activité des gazelles. Il est important de noter que les gazelles semblaient tirer davantage profit d'une forte activité des prédateurs apicaux que des efforts d'abattage visant à réduire la surabondance des méso-prédateurs (**H2**). Nous avons également constaté que l'occupation des sols et l'abattage interagissaient pour influencer les schémas d'activité des méso-prédateurs plus fortement que l'activité des prédateurs apicaux, en particulier en dehors des zones protégées (**H3**). Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que les prédateurs apicaux peuvent conserver leurs rôles écologiques même dans des systèmes fortement fragmentés, mais **uniquement** jusqu'à un **seuil** de pression anthropique critique. Au-delà de ce **seuil**, **cependant**, en particulier dans les zones agricoles gérées de manière intensive et dans les régions où les abattages sont importants, la dynamique trophique s'est trouvée perturbée (**H4**). Nos résultats soulignent l'importance de préserver les zones protégées et de réguler les ressources alimentaires d'origine anthropique afin de permettre aux prédateurs apicaux de fournir les services écosystémiques descendants essentiels au bon fonctionnement des relations prédateur-proie et à l'équilibre des écosystèmes.

Relations entre les prédateurs apicaux et leurs proies

En fonction de la structure de la communauté, les prédateurs apicaux peuvent réguler les populations de proies en réduisant directement leur abondance et leur activité[17], tout en protégeant ces dernières d'autres prédateurs par le biais d'une concurrence par interférence[19,55]. Nous avions **initialement** émis l'hypothèse que les loups et les chacals réduiraient tous deux l'activité des gazelles ; **cependant**, nos résultats ont révélé des réponses contrastées à ces deux prédateurs sympatriques. L'activité des gazelles a atteint son maximum dans les zones protégées où l'activité des loups était élevée, mais a chuté de manière significative dans les zones où l'activité des chacals était élevée, quel que soit l'usage des sols. L'effet **négatif** des chacals sur les gazelles, observé dans d'autres paysages fragmentés[62], reflète probablement la densité surélevée de chacals sur les hauteurs du Golan[31]. **En revanche**, l'interaction positive entre les loups et la protection des terres suggère que les gazelles tirent le plus grand bénéfice des zones protégées où les loups sont présents — davantage que dans les zones protégées dépourvues de loups. Ce schéma concorde avec les modèles théoriques prédisant que les prédateurs apicaux peuvent protéger les proies contre les méso-prédateurs lorsque la densité de ces derniers reste inférieure à un **seuil** donné et lorsque le prédateur apical exerce un effet descendant plus fort sur les méso-prédateurs que sur les proies[12,53]. Comme les prédateurs apicaux sont généralement moins nombreux que les méso-prédateurs, leur présence peut réduire la pression de prédation globale sur les proies lorsque les conditions permettent une stabilité territoriale et une perturbation humaine réduite[1,54,63]. Dans notre système, cette dynamique apparaît particulièrement évidente dans les zones protégées, où les loups maintiennent des territoires stables et où les gazelles subissent moins de pression de la part des chacals, leur prédateur le plus abondant. Cela pourrait aider à expliquer pourquoi les proies tolèrent — voire privilégient — les zones où l'activité des prédateurs apicaux est plus élevée[45,55]. L'association positive entre les loups et les gazelles dans les zones protégées met en évidence les nuances de la dynamique prédateur-proie contemporaine dans des écosystèmes de plus en plus fragmentés, caractérisés par des populations de méso-prédateurs surabondantes. **Parallèlement**, bien que nous quantifiions les relations descendantes à l'aide d'indices d'activité contemporains, des processus bidirectionnels (par exemple, les loups traquant les gazelles) opèrent sans aucun doute en parallèle. **Néanmoins**, la biomasse du bétail dans le Golan dépasse celle des gazelles d'environ trois ordres de grandeur ($\sim 10^3\times$; voir la note complémentaire S1), ce qui fait des grands brouteurs et d'autres ressources anthropiques les attractifs énergétiques dominants pour les loups dans la plupart des contextes.

Contrairement aux gazelles, les **sangliers** n'ont montré qu'une réponse faible et non significative à la présence des loups, bien qu'ils constituent une proie principale des loups dans la région[46] et qu'ils soient présents en forte densité dans notre étude. Ce faible signal prédateur-proie correspond au profil de généralistes hyperabondants, dépendants des subventions, qui comptent fortement sur les ressources fournies par l'homme[40,41]. **Contrairement** aux gazelles, les **sangliers** sont également exposés à un risque de prédation moindre de la part des chacals, ce qui contribue à expliquer pourquoi leur utilisation de l'espace a été davantage façonnée par la répartition des **ressources** et les risques induits par l'homme que par l'activité des prédateurs (développé ci-dessous dans *Faible suppression par les mésoprédateurs, fortes subventions de ressources ascendantes*).

Les refuges pour les proies dépendent davantage de la protection que de l'élimination des prédateurs

Si les abattages de prédateurs sont généralement mis en œuvre pour atténuer les pertes de bétail, ils ont également été utilisés pour contribuer à la conservation d'espèces proies menacées. Des études menées dans d'autres systèmes ont abouti à des conclusions variées concernant l'efficacité de l'élimination des prédateurs dans la conservation des espèces proies, en particulier par rapport à l'atténuation d'autres menaces telles que la perte d'habitat, la fragmentation, le braconnage, les collisions et les maladies[64,65]. Dans la dynamique loup-caribou (*Rangifer tarandus*), par exemple, certaines études soutiennent que la régulation des prédateurs est inefficace car la perte d'habitat représente un défi bien plus important pour la survie du caribou[66], **tandis** que d'autres affirment que cette régulation est nécessaire pour empêcher un déclin supplémentaire des sous-populations de caribous[67]. Les **réactions** des proies peuvent également varier selon les espèces ; par exemple, l'élimination des coyotes a augmenté la survie des faons chez les antilocapres (*Antilocapra americana*), mais pas chez les cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*)[68]. En Alaska, même les éliminations de prédateurs à grande échelle (96% des ours et 75% des loups) ont eu moins d'impact sur la survie des orignaux nouveau-nés que la profondeur de la neige ou la température[69]. Dans notre système, la relation positive entre les loups et les gazelles dans les zones naturelles suggère qu'une gestion létale des loups ne créerait pas de refuges pour les gazelles. Si l'abattage des chacals a apporté certains avantages indirects aux gazelles, ceux-ci dépendaient de l'utilisation des terres — ils se limitaient aux mêmes zones protégées où l'activité des loups avait un effet positif bien plus fort, près de sept fois supérieur. Cela remet en cause l'idée selon laquelle les abattages de prédateurs constituent nécessairement des outils de conservation efficaces pour les proies, en particulier dans des paysages fragmentés où les espèces proies sont confrontées à de multiples autres pressions. **Au contraire**, nos résultats soulignent l'importance primordiale de la protection des terres, de la limitation des sources de nourriture anthropiques et du maintien des populations de prédateurs apicaux pour soutenir les espèces proies menacées.

Faible suppression des méso-prédateurs, forts apports de ressources ascendants

Alors que nous nous attendions à ce que les loups freinent l'activité des chacals et des sangliers, conformément aux théories de la libération des méso-prédateurs et du « paysage de la peur »[10,55,56], nos résultats n'ont révélé **aucun** effet significatif de l'activité des loups sur ces espèces. **Au contraire**, l'interaction entre la pression d'abattage et la protection des terres s'est avérée être le facteur déterminant le plus important de l'activité tant des chacals que des sangliers. Les chacals ont réagi à l'abattage et à l'occupation des sols de manière similaire aux loups[48], ce qui suggère une attirance commune pour les ressources issues du bétail. Les sangliers, en tant qu'omnivores généralistes et adaptables, dépendent également fortement des apports alimentaires anthropiques dans les paysages dominés par l'homme[40,41]. Dans nos modèles, ces apports sont représentés par les couches d'utilisation des sols pondérées en fonction de la proximité (terres cultivées, vergers et agglomérations ; voir Méthodes et Tableau 4), tandis que le gradient de réserve naturelle sert d'indice inverse de l'exposition aux apports, reflétant l'absence conjointe de ressources humaines. La répartition spatiale de ces apports alimentaires crée probablement un chevauchement des zones de recherche de nourriture entre les loups, les chacals et les sangliers, masquant potentiellement tout effet suppressif descendant que les loups pourraient autrement exercer. Cela suggère que dans les zones où les apports alimentaires anthropiques font grimper les

densités de méso-prédateurs, les prédateurs apicaux pourraient ne plus être en mesure de les réguler efficacement à l'échelle du paysage. Malgré une forte densité de loups sur les hauteurs du Golan, les chacals sont jusqu'à 100 fois plus nombreux qu'eux, ce qui rend improbable une suppression à grande échelle. L'influence des loups semble donc se limiter aux zones protégées, où ils sont à l'abri des abattages, subissent moins de perturbations humaines et peuvent maintenir des territoires de meute stables. **En dehors** de ces zones, les abattages et autres perturbations perturbent la structure sociale des meutes de loups précisément dans les zones où le bétail, les déchets et les cultures sont les plus abondants. Dans ces zones à haut risque et riches en ressources, les loups sont plus enclins à se nourrir seuls[48], ce qui affaiblit leur capacité à exercer une pression descendante sur les chacals et les sangliers surabondants. Ce rôle régulateur affaibli concorde avec des preuves de plus en plus nombreuses indiquant que l'activité des méso-prédateurs est souvent davantage déterminée par l'attraction vers les ressources alimentaires que par la fuite face aux prédateurs apicaux, même dans des paysages non perturbés[42,43,71]. Dans de tels systèmes dominés par l'homme, l'influence des prédateurs apicaux devient de plus en plus **dépendante du contexte**, avec des effets plus marqués dans les zones protégées où les apports alimentaires et les pressions d'abattage sont moindres[24,45]. **En fin de compte**, nos résultats renforcent le rôle des activités humaines en tant que force régulatrice dominante de la dynamique des méso-prédateurs, démontrant la nécessité à la fois de limiter les facteurs d'attraction ascendants et de préserver les forces régulatrices descendantes pour une gestion efficace des méso-prédateurs et le bon fonctionnement des écosystèmes[72].

Gradient des pressions anthropiques en interaction

Dans les paysages dominés par l'homme, les pressions anthropiques façonnent souvent l'abondance des espèces et leurs schémas d'activité plus fortement que les interactions trophiques naturelles[21,58]. **Cependant**, les réponses spécifiques à chaque espèce face à ces pressions se manifestent différemment : dans notre système, les chacals ont réduit leur activité sous une forte pression d'abattage dans les zones protégées, tandis que les sangliers ont réduit la leur sous une forte pression d'abattage dans les zones non protégées. Ces réponses divergentes démontrent que les effets de l'abattage sont spécifiques à chaque espèce et dépendent de la gestion du territoire. L'augmentation de l'activité des chacals dans les zones modifiées à haut risque suggère que ce n'est que là où les subventions ascendantes étaient affaiblies — dans les zones les plus protégées et les plus naturelles (plus de 26,7% de terres protégées, la valeur seuil) — que l'abattage intensif a supprimé leur activité. **En revanche**, le fait que les sangliers évitent l'abattage dans les zones agricoles peut refléter leur capacité à éviter les risques par **apprentissage**[73], ou les niveaux relativement faibles d'abattage des sangliers dans les zones protégées. Si ces résultats confirment le rôle prépondérant de l'homme en tant que **force** régulatrice dominante pour les méso-prédateurs dans ce système, les interactions trophiques entre prédateurs et proies sont restées un facteur clé de l'activité des proies, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des zones protégées. Les gazelles ont réagi plus fortement à leurs prédateurs naturels, les loups (de manière positive, $\beta = 1{,}13$) et les chacals (de manière négative, $\beta = -0{,}26$), qu'à la gestion des terres ou aux abattages de prédateurs. Cette variation spécifique à chaque espèce souligne que, même en présence de fortes influences anthropiques, les prédateurs apicaux continuent de jouer un rôle crucial dans la structuration des dynamiques trophiques au sein de systèmes fragmentés[14] — bien

que leur influence dépende du contexte humain environnant et de la configuration de l'occupation des sols.

Implications écologiques et de gestion

Nos résultats révèlent des **seuils** critiques à partir desquels, d'un côté, les prédateurs apicaux et les processus écosystémiques continuent de fonctionner comme prévu, mais, de l'autre, subissent de graves perturbations. Les seuils quantifiés de protection des terres — 11,4% pour les associations loup-gazelle, 19,6% pour la réponse des sangliers à l'abattage et 26,7% pour la réponse des chacals à l'abattage — étaient faibles en termes absolus mais élevés par rapport au paysage fragmenté des Hauts du Golan (50ème, 62 ème et 65 ème quantiles, respectivement). Dans ce système, les loups remplissaient certains aspects de leur rôle écologique et les dynamiques trophiques faisaient preuve d'une résilience remarquable dans les zones naturelles, mais pas dans les zones perturbées voisines, même à des distances de quelques centaines de mètres seulement, ce qui met en évidence le potentiel synergique entre les réserves à petite échelle et la fonction des prédateurs apicaux. Bien que les quatre espèces étudiées aient été largement répandues dans le paysage, leurs fonctions écologiques divergeaient fortement en fonction de l'occupation des sols, ce qui corrobore les preuves de plus en plus nombreuses selon lesquelles la présence de prédateurs apicaux ne suffit pas à elle seule à maintenir l'équilibre de l'écosystème. Ce constat fait écho à des résultats récents issus du parc national de Yellowstone, aux États-Unis, où les populations de grands carnivores ont été restaurées avec succès, mais où la restauration écologique complète dépendait de conditions supplémentaires permettant des processus plus larges, tels que la réduction du broutage par les ongulés et la recolonisation par les castors[74]. **De même**, nos résultats indiquent que la présence de prédateurs apicaux et la protection des terres doivent aller de pair pour maintenir les interactions régulatrices entre les espèces. Conjointement avec des études antérieures[16,75], nos conclusions soutiennent une applicabilité plus large de la théorie des prédateurs apicaux dans les paysages fortement fragmentés — bien que l'ampleur de la régulation descendante dépende probablement de seuils spécifiques au système et soit de plus en plus modulée par les pressions humaines cumulées.

Notre étude met en évidence à la fois le potentiel écologique et les limites des prédateurs apicaux dans le maintien des dynamiques trophiques au sein de paysages dominés par l'homme. Dans une région où les loups et les chacals dorés présentent certaines des densités les plus élevées au monde[31,46,48,70], nous apportons un nouvel éclairage sur l'expansion actuelle du chacal doré à travers les paysages de l'Ancien Monde, où il se retrouve de plus en plus en **chevauchement** avec des prédateurs apicaux en voie de rétablissement, des proies vulnérables et des pressions anthropiques[3]. La **résilience** des dynamiques prédateur-proie observée dans notre système — jusqu'à un point de rupture lié aux perturbations humaines — corrobore l'idée selon laquelle la coexistence avec les grands carnivores dans des régions fortement développées est possible, à condition que les politiques de gestion y soient favorables[76]. **Cependant**, ces résultats soulignent également la nécessité de nouvelles stratégies qui tiennent compte des seuils écosystémiques et s'attaquent aux impacts humains cumulés — tels que l'abattage sélectif, les subventions alimentaires et la dégradation des habitats — susceptibles de l'emporter sur la régulation naturelle et de pousser des systèmes résilients vers un déséquilibre écologique. Une conservation efficace dans des paysages fragmentés nécessite donc une approche intégrée allant au-delà du rétablissement des

prédateurs, intégrant des stratégies de gestion de l'utilisation des sols qui atténuent les pressions anthropiques et permettent aux grands prédateurs de remplir leur rôle. En tirant parti des rôles « descendants » des grands prédateurs tout en contrôlant les effets « ascendants » induits par l'homme, de telles approches pourraient réduire le recours à l'abattage des méso-prédateurs et offrir une voie plus durable pour la gestion de la faune sauvage et la résilience des écosystèmes. Les recherches futures devraient viser à affiner notre compréhension de la dynamique entre prédateurs apicaux et méso-prédateurs et à éclairer l'élaboration de stratégies conciliant la conservation de la biodiversité et l'utilisation des terres par l'homme dans des paysages de plus en plus multifonctionnels.

Méthodes

Zone d'étude

L'étude a été menée dans les Hauts Plateaux du Golan (33,0000° N 35,4500° E), un plateau principalement basaltique d'environ 1 200 km² situé au carrefour d'Israël, de la Syrie, du Liban et de la Jordanie[48]. La région a changé de mains à plusieurs reprises, passant de l'Empire Ottoman aux mandats Français et Britanniques, puis à la Syrie. Depuis 1967, Israël contrôle et administre les deux tiers occidentaux des Hauts du Golan. Bien que globalement stable, la zone reste militarisée, avec des zones d'entraînement actives et de vastes champs de mines couvrant environ 50% du territoire. Malgré les tensions géopolitiques, les Hauts du Golan sont devenus un refuge essentiel pour la biodiversité dans la région[70], principalement grâce aux lois Israéliennes de protection de la faune sauvage, à l'absence de chasse récréative et à une disponibilité alimentaire accrue issue de l'agriculture. Ces facteurs ont favorisé une augmentation significative des effectifs de certaines espèces sauvages, notamment la gazelle des montagnes (*Gazella gazella*), une espèce menacée à l'échelle mondiale et faisant l'objet de préoccupations en matière de conservation[49,50]. **Cependant**, ce rétablissement de la faune a également entraîné une augmentation des pertes agricoles et déclenché des conflits entre les agriculteurs et les initiatives de conservation[46,77].

Le Golan s'étend sur des altitudes comprises entre 150 et 1 500 m et présente un climat méditerranéen, avec des étés chauds et secs et des hivers froids et humides (400 à 800 mm de précipitations annuelles). L'habitat dominant est constitué de prairies entrecoupées de sources et de cours d'eau saisonniers, ainsi que de poches de forêts de chênes protégées. La population humaine du Golan s'élève à environ 52 000 personnes, réparties entre 36 villes et des implantations agricoles (données fournies par le Bureau central des statistiques d'Israël, 2021). L'utilisation dominante des terres est le pâturage du bétail (~ 400 à 600 km²), entourant des réserves naturelles plus petites (~ 295 km²), de vastes zones de tir militaires fermées (~ 380 km²) et des champs de mines clôturés (~ 160 km²). Le bétail, qui compte environ 25 000 têtes[78], est généralement élevé en liberté, avec un recours limité aux chiens de garde[79], et les enclos de protection restent coûteux à entretenir et souvent inefficaces[80]. Parmi les espèces de petits mammifères courantes, on trouve le renard roux (*Vulpes vulpes*), le blaireau Européen (*Meles meles*), le lièvre du Cap (*Lepus capensis*), la mangouste d'Égypte (*Herpestes ichneumon*) et le porc-épic à crête Indien (*Hystrix indica*).

Espèces phares

La communauté des grands mammifères sauvages (poids corporel moyen à l'âge adulte > 10 kg) des Hauts du Golan comprend quatre espèces clés, largement répandues :

1. Le loup gris (*Canis lupus*) : la population de loups du Golan ne comptait que 8 à 15 individus lors d'un recensement de 1976, mais elle s'est depuis considérablement rétablie[46]. Aujourd'hui, elle présente l'une des plus fortes densités de loups jamais enregistrées dans le monde (~ 100 loups/1 000 km²), avec une expansion vers les zones adjacentes[81].
2. Le chacal doré (*Canis aureus*) : les chacals se sont également multipliés, atteignant 12 à 24 individus/km² — l'une des densités les plus élevées au monde[70,82]. Malgré d'importants efforts d'abattage visant à contrôler leurs effectifs, les densités de chacals restent élevées en raison de l'abondance de ressources alimentaires d'origine anthropique, telles que les carcasses de bétail et les excédents agricoles[31].
3. Sanglier (*Sus scrofa*) : Les sangliers sont présents en forte densité ; ils servent à la fois de proies à certaines meutes de loups[46] et constituent un ravageur agricole majeur[47]. En tant qu'omnivores généralistes dotés d'un rôle trophique très flexible, les sangliers se nourrissent également de charognes et sont connus pour s'attaquer aux nouveau-nés d'ongulés[41].
4. Gazelle des montagnes (*Gazella gazella*) : Avant 1967, les hauteurs du Golan comptaient peu de gazelles. Au début des années 1970, environ 400 gazelles ont été transférées depuis une population stable du nord d'Israël, située à environ 50 km de là, ce qui a entraîné un boom démographique (environ 6 000 individus dans les années 1980) et une campagne d'abattage qui s'en est suivie en raison des dégâts causés aux cultures[50]. L'abattage, les maladies, la prédation, le braconnage et les collisions avec des véhicules ont ensuite entraîné des déclins drastiques dans les années 1990, mais des recensements récents montrent un redressement modéré, avec une population estimée à 750 gazelles dans le sud et le centre du Golan[83].

Pressions anthropiques sur la faune sauvage du Golan

Dans les hauteurs du Golan, les pertes de bétail causées par les loups et les chacals constituent un problème persistant depuis leur rétablissement[77,81,84], tandis que les sangliers causent également d'importants dégâts agricoles[47]. Jusqu'au milieu des années 1990, les attaques contre les veaux étaient principalement attribuées aux chacals[77], mais à mesure que la densité des loups atteignait son pic à la fin des années 1990, les attaques de loups sur le bétail sont devenues plus fréquentes, finissant par dépasser celles des chacals[46,81] (Figure supplémentaire S1). Afin d'endiguer les abattages en représailles et l'appâtage illégal au poison, susceptibles de nuire à d'autres espèces sauvages, l'Autorité Israélienne de la nature et des parcs (INPA), l'agence gouvernementale chargée de la gestion des réserves naturelles et des populations d'animaux sauvages, a mis en place un programme d'abattage des prédateurs au début des années 2000[84]. Ce programme vise à maintenir les populations de loups et de chacals à des densités tolérables pour les éleveurs de bétail locaux, tout en préservant l'écosystème dans son ensemble[51]. Depuis sa mise en œuvre, environ 30 loups (*environ* 25% de la population) et 1 000 chacals sont abattus chaque année dans et autour des pâturages où paissent le bétail[51]. Des recherches récentes indiquent que cette gestion létale n'a pas dissuadé les loups ni les chacals de fréquenter les pâturages[31,48]. Des autorisations d'abattage de sangliers sont également délivrées par l'INPA à la suite d'attaques de cultures, avec environ 1 400 sangliers abattus chaque année par les gardes forestiers de l'INPA et les agriculteurs locaux afin d'éviter de nouveaux dégâts. (A. Reichmann, communication personnelle). Les programmes d'abattage exigeant une documentation exhaustive de chaque intervention, l'INPA est en mesure de fournir des ensembles de données à long terme sur

les abattages qui sont plus détaillés que la plupart des politiques de gestion ou de chasse mises en œuvre dans d'autres régions du monde.

Conception des pièges photographiques…
Traitement des images…
Génération de prédicteurs spatiaux…
Analyse statistique…
Estimation de l'activité au niveau du site…
Modèles intégrés de mélange N…
Modèles d'équations structurelles (SEM)…
Sélection des modèles…
Estimation des seuils écologiques…
Disponibilité des données…

References

1. Ripple, W. J. et al. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* **343** (2014).
2. Chapron, G. et al. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* **346**, 1517–1519 (2014).
3. Bernardi, C. D. et al. Continuing recovery of wolves in Europe. *PLOS Sustain. Transform.* **4**, e0000158 (2025).
4. Venter, O. et al. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nat. Commun.* 7, 12558 (2016).
5. Callan, R., Nibbelink, N. P., Rooney, T. P., Wiedenhoeft, J. E. & Wydeven, A. P. Recolonizing wolves trigger a trophic cascade in Wisconsin (USA). *J. Ecol.* **101**, 837–845 (2013).
6. Newsome, T. M. & Ripple, W. J. A continental scale trophic cascade from wolves through coyotes to foxes. *J. Anim. Ecol.* **84**, 49–59 (2015).
7. Kuijper, D. P. J. et al. Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. *J. Appl. Ecol.* **61**, 906–921 (2024).
8. Laundré, J. W., Hernández, L. & Altendorf, K. B. Wolves, elk, and bison: Reestablishing the 'landscape of fear' in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* **79**, 1401–1409 (2001).
9. Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., Roberts, D. & Zanette, L. Y. Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nat. Commun.* 7, 10698 (2016).
10. Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E. & Brashares, J. S. Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol. Evol.* **34**, 355–368 (2019).
11. Prugh, L. R. et al. The rise of the mesopredator. *Bioscience* **59**, 779–791 (2009).
12. Ritchie, E. G. & Johnson, C. N. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* **12**, 982–998 (2009).
13. Wegge, P., Odden, M., Pokharel, CPd. & Storaas, T. Predator–prey relationships and responses of ungulates and their predators to the establishment of protected areas: A case study of tigers, leopards and their prey in Bardia National Park, Nepal. *Biol. Conserv.* **142**, 189–202 (2009).
14. Gerber, N. et al. Do recolonising wolves trigger non-consumptive effects in European ecosystems? A review of evidence. *Wildl. Biol.* https://doi.org/10.1002/wlb3.01229 (2024).
15. Magioli, M. et al. Human-modified landscapes alter mammal resource and habitat use and trophic structure. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **116**, 18466–18472 (2019).
16. Ausilio, G., Sand, H., Månsson, J., Mathisen, K. M. & Wikenros, C. Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: The potential for trophic cascades is context-dependent. *Front. Ecol. Evol.* **8**, 577963 (2021).
17. Hernández, L. & Laundré, J. W. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison Bison bison. *Wildl. Biol.* **11**, 215–220 (2005).

18. Gordon, C. E., Feit, A., Grüber, J. & Letnic, M. Mesopredator suppression by an apex predator alleviates the risk of predation perceived by small prey. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **282**, 20142870 (2015).
19. Cunningham, C. X., Johnson, C. N. & Jones, M. E. A native apex predator limits an invasive mesopredator and protects native prey: Tasmanian devils protecting bandicoots from cats. *Ecol. Lett.* **23**, 711–721 (2020).
20. Krofel, M., Giannatos, G., Ćirovič, D., Stoyanov, S. & Newsome, T. M. Golden jackal expansion in Europe: A case of mesopredator release triggered by continent-wide wolf persecution?. *Hystrix Ital. J. Mammal.* **28**, 9–15 (2017).
21. Dorresteijn, I. et al. Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: Predator—prey interactions in a human-dominated landscape. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **282**, 20151602 (2015).
22. Ordiz, A. et al. Effects of human disturbance on terrestrial apex predators. *Diversity* **13**, 68 (2021).
23. Guiden, P. W., Bartel, S. L., Byer, N. W., Shipley, A. A. & Orrock, J. L. Predator-prey interactions in the anthropocene: Reconciling multiple aspects of novelty. *Trends Ecol. Evol.* **34**, 616–627 (2019).
24. Oriol-Cotterill, A., Valeix, M., Frank, L. G., Riginos, C. & Macdonald, D. W. Landscapes of Coexistence for terrestrial carnivores: The ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. *Oikos* **124**, 1263–1273 (2015).
25. Layman, C. A., Quattrochi, J. P., Peyer, C. M. & Allgeier, J. E. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol. Lett.* **10**, 937–944 (2007).
26. Lee, S. X. T., Amir, Z., Moore, J. H., Gaynor, K. M. & Luskin, M. S. Effects of human disturbances on wildlife behaviour and consequences for predator-prey overlap in Southeast Asia. *Nat. Commun.* **15**, 1521 (2024).
27. van Eeden, L. M. et al. Managing conflict between large carnivores and livestock. *Conserv. Biol.* **32**, 26–34 (2018).
28. Garshelis, D. L., Noyce, K. V. & St-Louis, V. Population reduction by hunting helps control human-wildlife conflicts for a species that is a conservation success story. *PLoS ONE* **15**, 1–20 (2020).
29. Herfindal, I. et al. Does recreational hunting of lynx reduce depredation losses of domestic sheep?. *J. Wildl. Manag.* **69**, 1034–1042 (2005).
30. Musiani, M. et al. Seasonality and reoccurrence of depredation and wolf control in western North America. *Wildl. Soc. Bull.* **33**, 876–887 (2005).
31. Dolev, A., Kapota, D., Talmon, I. & Reichmann, A. Jackal over population interface—from theory to reality. *Isr. J. Ecol. Evol.* **7**, 137–144 (2016).
32. Treves, A., Krofel, M. & McManus, J. Predator control should not be a shot in the dark. *Front. Ecol. Environ.* **14**, 380–388 (2016).
33. Creel, S. & Rotella, J. J. Meta-analysis of relationships between human offtake, total mortality and population dynamics of gray wolves (*Canis lupus*). *PLoS ONE* **5**, e12918 (2010).
34. Estes, J. A. et al. Trophic downgrading of planet earth. *Science* **333**, 301–306 (2011).
35. Faria, D. et al. The breakdown of ecosystem functionality driven by deforestation in a global biodiversity hotspot. *Biol. Conserv.* **283**, 110126 (2023).
36. Samhouri, J. F., Levin, P. S. & Ainsworth, C. H. identifying thresholds for ecosystem-based management. *PLoS ONE* **5**, e8907 (2010).
37. Banks-Leite, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* **345**, 1041–1045 (2014).
38. Johnson, C. N., Isaac, J. L. & Fisher, D. O. Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 341–346 (2006).
39. Wolf, C. & Ripple, W. J. Prey depletion as a threat to the world's large carnivores. *R. Soc. Open Sci.* **3**, 160252 (2016).
40. Luskin, M. S. et al. Cross-boundary subsidy cascades from oil palm degrade distant tropical forests. *Nat. Commun.* **8**, 2231 (2017).
41. Moore, J. H. et al. The rise of hyperabundant native generalists threatens both humans and nature. *Biol. Rev.* **98**, 1829–1844 (2023).
42. Newsome, T. M. et al. The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **24**, 1–11 (2015).
43. Ciucci, P., Mancinelli, S., Boitani, L., Gallo, O. & Grottoli, L. Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: Insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *Glob. Ecol. Conserv.* **21**, e00841 (2020).
44. Ethier, C. A., Barnas, A. F., Boucher, N. P., Baillie-David, K. & Fisher, J. T. Lethal wolf control elicits change in moose habitat selection in unexpected ways. *J. Wildl. Manag.* https://doi.org/10.1002/jwmg.22620 (2024).
45. Kuijper, D. P. J. et al. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **283**, 20161625 (2016).
46. Reichmann, A. & Saltz, D. The Golan wolves: The dynamics, behavioral ecology, and management of an endangered pest. *Isr. J. Zool.* **51**, 87–133 (2005).
47. Davidson, A., Malkinson, D. & Shanas, U. Wild boar foraging and risk perception-variation among urban, natural, and agricultural areas. *J. Mammal.* **103**, 945–955 (2022).
48. Preiss-Bloom, S., Shamon, H., Ben-Ami, D. & Dayan, T. Landscape of risk: Responses of grey wolves to lethal control in a mosaic landscape. *Eur. J. Wildl. Res.* **71**, 24 (2025).
49. IUCN SSC Antelope Specialist Group. *Gazella gazella, Mountain Gazelle. IUCN Red List Threat. Species 2017* e.T8989A50 (2017).
50. Yom-Tov, Y., Balaban, A., Hadad, E., Weil, G. & Roll, U. The plight of the Endangered mountain gazelle *Gazella gazella*. *Oryx* **55**, 771–778 (2021).
51. Reichmann, A. & Dolev, A. *Wolf Management in Northern Israel—2020* 1–7 (Israel Nature and Parks Authority, 2020).
52. QGIS Development Team. *QGIS Geographic Information System* (QGIS Association). at <https://www.qgis.org>
53. Takimoto, G. & Nishijima, S. A simple theory for the mesopredator release effect: When does an apex predator protect their shared prey from a mesopredator?. *Oikos* **2022**, 1–8 (2022).
54. Berger, K. M. & Gese, E. M. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes?. *J. Anim. Ecol.* **76**, 1075–1085 (2007).
55. Berger, K. M. & Conner, M. M. Recolonizing wolves and mesopredator suppression of coyotes: Impacts on pronghorn population dynamics. *Ecol. Appl.* **18**, 599–612 (2008).
56. Ripple, W. J., Wirsing, A. J., Wilmers, C. C. & Letnic, M. Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biol. Conserv.* **160**, 70–79 (2013).
57. Mori, E., Benatti, L., Lovari, S. & Ferretti, F. What does the wild boar mean to the wolf?. *Eur. J. Wildl. Res.* **63**, 1–5 (2017).
58. van Beeck Calkoen, S. T. S. et al. Numerical top-down effects on red deer (*Cervus elaphus*) are mainly shaped by humans rather than large carnivores across Europe. *J. Appl. Ecol.* **60**, 2625–2635 (2023).
59. Lefcheck, J. S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol. Evol.* **7**, 573–579 (2016).
60. Shamoon, H., Saltz, D. & Dayan, T. Fine-scale temporal and spatial population fluctuations of medium sized carnivores in a Mediterranean agricultural matrix. *Landsc. Ecol.* **32**, 1243–1256 (2017).
61. Brogi, R. et al. Intra-guild competition and ecosystem services of mammal scavengers in a new colonized wolf landscape. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **79**, 20 (2025).
62. Arnon, A., Wronski, T., Malkinson, D., Izhaki, I. & Davis, M. Cascading effects of anthropogenic excess food for predators on a Peri-urban population of an endangered ungulate. *Anim. Conserv.* https://doi.org/10.1111/acv.13014 (2025).
63. Jiménez, J. et al. Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biol. Conserv.* **238**, 108234 (2019).

64. Schneider, M. F. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. *J. Appl. Ecol.* **38**, 720–735 (2001).
65. Johnson, C. J., Ray, J. C. & St-Laurent, M.-H. Efficacy and ethics of intensive predator management to save endangered caribou. *Conserv. Sci. Pract.* **4**, e12729 (2022).
66. Gerling, L. The impact of wolf predation on western Canada boreal woodland caribou populations: A critical review of the evidence. *Can. Wildl. Biol. Manag.* (2017). https://cwbm.ca/the-impact-of-wolf-predation-on-western-canada-boreal-woodland-caribou-populations-a-critical-review-of-the-evidence/.
67. Lamb, C. T. et al. Effectiveness of population-based recovery actions for threatened southern mountain caribou. *Ecol. Appl.* **34**, e2965 (2024).
68. Brown, D. E. & Conover, M. R. Effects of large-scale removal of coyotes on pronghorn and mule deer productivity and abundance. *J. Wildl. Manag.* **75**, 876–882 (2011).
69. Keech, M. A. et al. Effects of predator treatments, individual traits, and environment on moose survival in Alaska. *J. Wildl. Manag.* **75**, 1361–1380 (2011).
70. Barash, A. et al. Possible origins and implications of atypical morphologies and domestication-like traits in wild golden jackals (*Canis aureus*). *Sci. Rep.* **13**, 1–15 (2023).
71. Bassing, S. B. et al. Mammalian predator co-occurrence affected by prey and habitat more than competitor presence at multiple time scales. *Ecol. Monogr.* **95**, e1648 (2025).
72. Elmhagen, B. & Rushton, S. P. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: Top-down or bottom-up?. *Ecol. Lett.* **10**, 197–206 (2007).
73. Brogi, R., Apollonio, M., Brivio, F., Merli, E. & Grignolio, S. Behavioural syndromes going wild: Individual risk-taking behaviours of free-ranging wild boar. *Anim. Behav.* **194**, 79–88 (2022).
74. Hobbs, N. T., Johnston, D. B., Marshall, K. N., Wolf, E. C. & Cooper, D. J. Does restoring apex predators to food webs restore ecosystems? Large carnivores in Yellowstone as a model system. *Ecol. Monogr.* **94**, e1598 (2024).
75. Stier, A. C. et al. Ecosystem context and historical contingency in apex predator recoveries. *Sci. Adv.* **2**, e1501769 (2016).
76. Linnell, J. D. C., Swenson, J. E. & Andersen, R. Predators and people: Conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Anim. Conserv.* **4**, 345–349 (2001).
77. Yom-Tov, Y., Ashkenazi, S. & Viner, O. Cattle predation by the golden jackal Canis aureus in the Golan Heights. *Israel. Biol. Conserv.* **73**, 19–22 (1995).
78. Israel Central Bureau of Statistics. *National Agricultural Census 2017—Livestock*. (2021). https://www.cbs.gov.il/he/publications/doclib/2021/%D7%9E%D7%A4%D7%95%D7%AA-%D7%A9%D7%A0%D7%AA%D7%95%D7%9F/cattle_census2017.xls https://www.cbs.gov.il/he/publications/doclib/2021/%D7%9E%D7%A4%D7%95%D7%AA-%D7%A9%D7%A0%D7%AA%D7%95%D7%9F/sheep_census2017.xls
79. Gavagnach, C. & Ben-Ami, D. Management and behavior of livestock guarding dogs in a multiuse rural landscape in Northern Israel. *Rangel. Ecol. Manag.* **88**, 85–99 (2023).
80. Kopler, I. & Malkinson, D. Differential response of mammals to agricultural fences—The effects of species vagility and body size. *Basic Appl. Ecol.* **33**, 79–88 (2018).
81. Reichmann, A. & Dolev, A. *Wolf Monitoring and Management in Northern Israel—2021 Summary* (Israel Nature and Parks Authority, 2022).
82. Singh, A., Mukherjee, A., Dookia, S. & Kumara, H. N. High resource availability and lack of competition have increased population of a meso-carnivore—A case study of Golden Jackal in Keoladeo National Park, India. *Mammal Res.* **61**, 209–219 (2016).
83. Dolev, A., Sinai, I., Federman, R., Goldstein, C. & Shapira, O. *Gazelle Counts in Northern Israel—2024 Summary*. (Israel Nature and Parks Authority, 2024). https://naturescience.parks.org.il/article.asp?num=29
84. Nemtzov, S. C. & King, R. Management of wild canids (fox, jackal and wolf) in Israel, with respect to their damage to agriculture, and to the spread of rabies. *Adv. Vertebr. Pest Manag. Ii* 219–230 (2001).
85. Beery, S., Morris, D. & Yang, S. Efficient pipeline for camera trap image review. (2019). Preprint at http://arxiv.org/abs/1907.06772
86. Hendry, H. & Mann, C. Camelot—Intuitive software for camera-trap data management. *Oryx* **52**, 15–15 (2018).
87. Ben-Moshe, N. & Renan, I. *State of Nature Report 2022—Trends and Threats*. (Hamaarag—Israel's National Ecosystem Assessment Program, Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, 2022). https://hamaarag.org.il/en/report/the-state-of-nature-report-2022-trends-and-threats-volume-2/.
88. Richmond, O. M. W., Hines, J. E. & Beissinger, S. R. Two-species occupancy models: A new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecol. Appl.* **20**, 2036–2046 (2010).
89. Blanchet, F. G., Cazelles, K. & Gravel, D. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecol. Lett.* **23**, 1050–1063 (2020).
90. Amir, Z., Sovie, A. & Luskin, M. S. Inferring predator–prey interactions from camera traps: A Bayesian co-abundance modeling approach. *Ecol. Evol.* **12**, 1–15 (2022).
91. Royle, J. A. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* **60**, 108–115 (2004).
92. Link, W. A., Schofield, M. R., Barker, R. J. & Sauer, J. R. On the robustness of N-mixture models. *Ecology* **99**, 1547–1551 (2018).
93. Burnham, K. P. & Anderson, D. R. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* **33**, 261–304 (2004).
94. Fiske, I. J. & Chandler, R. B. Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *J. Stat. Softw.* **43**, 1–23 (2011).
95. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. (R Foundation for Statistical Computing, 2025). https://www.R-project.org/.
96. Fan, Y. et al. Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecol. Process.* **5**, 19 (2016).
97. Grace, J. B. et al. Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. *Ecosphere* **3**, art73 (2012).
98. Shipley, B. A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Struct. Equ. Model. Multidiscip. J.* **7**, 206–218 (2000).
99. Shipley, B. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* **90**, 363–368 (2009).
100. Banks-Leite, C., Larrosa, C., Carrasco, L. R., Tambosi, L. R. & Milner-Gulland, E. J. The suggestion that landscapes should contain 40% of forest cover lacks evidence and is problematic. *Ecol. Lett.* **24**, 1112–1113 (2021).
101. Spake, R. et al. Detecting thresholds of ecological change in the anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* **47**, 797–821 (2022).