



**HAL**  
open science

## Suivi à long-terme de la réponse numérique des prédateurs aux grandes variations d'abondance de campagnols prairiaux dans le Val d'Usiers, Massif du Jura

Patrick Giraudoux, Aurélien Levret, Eve Afonso, Michael Coeurdassier,  
Geoffroy Couval

### ► To cite this version:

Patrick Giraudoux, Aurélien Levret, Eve Afonso, Michael Coeurdassier, Geoffroy Couval. Suivi à long-terme de la réponse numérique des prédateurs aux grandes variations d'abondance de campagnols prairiaux dans le Val d'Usiers, Massif du Jura. *Bourgogne-Franche-Comté Nature*, 2020, 32, pp.151-168. hal-04454453

**HAL Id: hal-04454453**

**<https://hal.science/hal-04454453v1>**

Submitted on 13 Feb 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

**Photographie 1.** Renard « mulotant ». Moins que de mulots, le renard est un prédateur redoutable des campagnols des champs.

Antoine Dabouis



# Suivi à long-terme de la réponse numérique des prédateurs aux grandes variations d'abondance de campagnols prairiaux dans le Val d'Usiers, Massif du Jura \*

Patrick GIRAUDOUX<sup>1,3</sup>, Aurélien LEVRET<sup>2</sup>, Eve AFONSO<sup>1</sup>, Michael COEURDASSIER<sup>1</sup>, Geoffroy COUVAL<sup>1,2</sup>

## Résumé

Les campagnols prairiaux peuvent atteindre des densités élevées avec des fluctuations de population pluriannuelles de grande amplitude, et ils sont à la base de communautés de prédateurs dans le nord de l'Eurasie et en Amérique du Nord. Ce statut les place au cœur des conflits de gestion où les préoccupations de protection des cultures et de santé sont souvent mises en opposition avec les problèmes de conservation. Ici, un suivi de 20 ans décrit les effets des grandes variations des populations de campagnols prairiaux sur les densités et les besoins alimentaires théoriques quotidiens (TFI) des prédateurs de campagnols. Nos résultats montrent comment la communauté des prédateurs a réagi aux variations d'abondance de campagnols et comment elle s'est réorganisée avec l'augmentation d'un prédateur dominant, ici le renard roux. Cette augmentation est concomitante du déclin des populations de lièvre, de chat forestier et de chat domestique. Elle n'a pas conduit à une augmentation du nombre moyen de prédateurs présents dans la zone d'étude, suggérant des compensations parmi les espèces résidentes. Les grandes variations du nombre de prédateurs peuvent être clairement attribuées à l'augmentation temporaire des populations d'oiseaux de proie mobiles en réponse aux pullulations de campagnols prairiaux. Cette étude fournit un ensemble de données visant un dialogue factuel et constructif sur les objectifs et les options de gestion entre toutes les parties prenantes de ces socio-écosystèmes.

**Mots-clés** : renard, lièvre, campagnol terrestre, campagnol des champs, prédation.

## Long-term monitoring of the numerical response of predators to large variations of grassland vole abundance in the Val d'Usiers, Jura Massif

### Abstract

Grassland voles can reach high densities with multi-annual population fluctuations of large amplitude, and they are at the base of predator communities in Northern Eurasia and Northern America. This status places them at the heart of management conflicts wherein crop protection and health concerns are often raised against conservation issues. Here, a 20-year survey describes the effects of large variations in grassland vole populations on the densities and the daily theoretical food intakes (TFI) of vole predators. Our results show how the predator community responded to prey variations of large amplitude and how it reorganized with the increase in a dominant predator, here the red fox. This population increase is concomitant with the decrease in hare, wildcat and domestic cat populations. It did not lead to an increase in the average number of predators present in the study area, suggesting compensations among resident species. Large variations in vole predator number could be clearly attributed to the temporary increase in the populations of mobile birds of prey in response to grassland vole outbreaks. Our study provides empirical support for evidence-based and constructive dialogue about management targets and options between all stakeholders of such socio-ecosystems.

**Key words** : fox, hare, montane water vole, common vole, predation.

<sup>1</sup> Chrono-environnement, Université de Bourgogne Franche-Comté/CNRS usc INRA - 25030 Besançon Cedex, France.

<sup>2</sup> FREDON Bourgogne Franche-Comté - 12 rue de Franche-Comté - 25480 Ecole-Valentin, France.

<sup>3</sup> patrick.giraudoux@univ-fcomte.fr

## 1. Introduction

De longue date, les rongeurs ont été souvent perçus comme des agents destructeurs pour les cultures et un réservoir de maladies. Parmi eux, les campagnols peuvent atteindre des densités élevées avec des fluctuations de population pluriannuelles de grande

\* Cet article est dérivé de la publication suivante, dans laquelle le lecteur pourra trouver plus de détails : GIRAUDOUX P., LEVRET A., AFONSO E., COEURDASSIER M. & COUVAL G. 2020. Numerical response of predators to large variations of grassland vole abundance and long-term community changes. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.7020>

amplitude, et ils sont souvent considérés comme des ravageurs dans de nombreux agrosystèmes tempérés (KREBS, 2013). Bien que persécutés pour cette raison, leurs effets sur la biodiversité sont cependant cruciaux (DELIBES-MATEOS *et al.*, 2011). Ils sont à la base des réseaux trophiques qui maintiennent les communautés de prédateurs dans le nord de l'Eurasie et en Amérique du Nord, ainsi que de la modification du cycle des nutriments, de l'aération du sol, et des communautés végétales (NICOD *et al.*, 2020). Ce statut les place au cœur des conflits de gestion où la protection des cultures et la santé se heurtent par exemple à des questions de conservation. De plus, l'utilisation de produits chimiques pour lutter contre les rongeurs peut, par intoxication secondaire, déprimer les populations de prédateurs qui contribuent pourtant à la régulation des populations (JACQUOT *et al.*, 2013 ; COEURDASSIER *et al.*, 2014).

Les parties prenantes de ces systèmes sont souvent les protagonistes de débats interminables sur l'adoption de réglementations et de décisions de gestion, chacun préconisant de mettre en priorité un parmi les nombreux objectifs de gestion possibles (agriculture, chasse, protection de certaines espèces, santé). C'est le cas dans les montagnes du Jura où des pullulations massives d'une espèce de campagnol prairial, le campagnol terrestre, *Arvicola amphibius* (anciennement *Arvicola terrestris* (CHEVRET *et al.*, 2020)), se produisent avec des cycles de 5 à 6 ans et des densités de population dépassant 500-1 000 individus par hectare. Ces pics de densité élevée se propagent à l'échelle du massif à travers les prairies sous la forme d'une onde appelée « vague voyageuse » (GIRAUDOUX *et al.*, 1997 ; BERTHIER *et al.*, 2014). Des pullulations de campagnol des champs, *Microtus arvalis*, un autre campagnol prairial, se produisent également jusqu'à atteindre plusieurs milliers d'individus par hectares, cependant, elles ne sont pas cycliques dans cette zone (GIRAUDOUX *et al.*, 2019). Des études antérieures ont montré que la dynamique des populations des deux espèces est façonnée par les caractéristiques du paysage. Les réseaux de haies et les parcelles boisées amortissent la dynamique des populations dans les prairies environnantes et, par contre, les paysages de prairies ouvertes l'amplifient (DELATTRE & GIRAUDOUX, 2009). Ces pullulations fournissent régulièrement des quantités massives de proies dans les prairies (jusqu'à  $> 80 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) pour de nombreuses espèces de mammifères carnivores et d'oiseaux de proies. Par ailleurs, dans ces systèmes, coexistent de faibles densités de proies alternatives, moins accessibles du fait de la hauteur de la végétation et/ou de leur comportement anti-prédation, comme les petits mammifères des



**Photographie 2.** La densité du campagnol terrestre peut dépasser plusieurs centaines d'individus par hectares.



**Photographie 3.** Le renard roux consomme plusieurs milliers de campagnols chaque année.



**Photographie 4.** L'abondance du milan royal est largement déterminée par l'abondance de ses proies, ici les campagnols de prairie, mais il quitte généralement les plateaux du Jura l'hiver, quand la neige y est trop abondante.

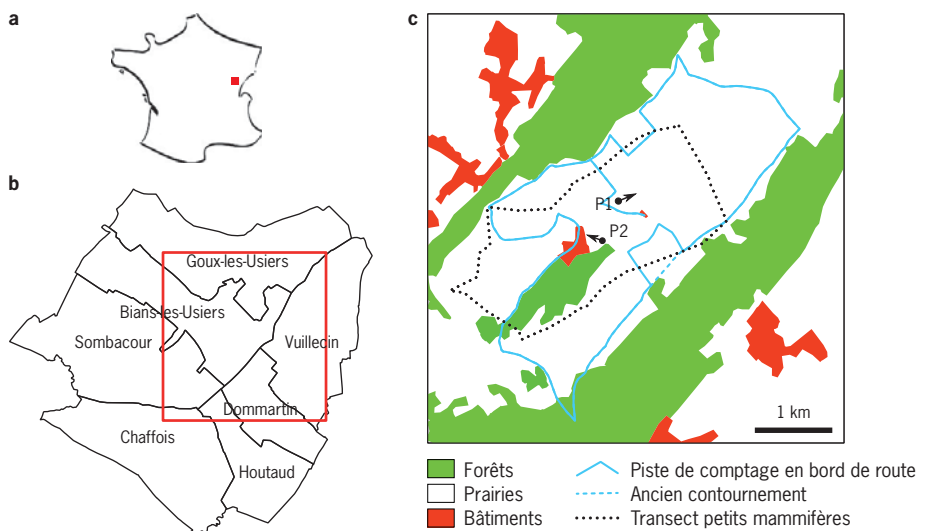
forêts, des marais et des friches (environ 3 kg.ha<sup>-1</sup> au maximum) (par ex. campagnol roussâtre, *Myodes glareolus*, Campagnol agreste, *Microtus agrestis*, mulots, *Apodemus* sp., campagnol souterrain, *Microtus subterraneus*, etc.) (GIRAUDOUX *et al.*, 1994) ou le lièvre, *Lepus europeus*.

Les variations de la structure des communautés de prédateurs en réponse à l'abondance des proies n'avaient jamais été documentées dans ce système. Cette carence limitait les comparaisons avec les écosystèmes analogues décrits dans d'autres parties du monde où des variations d'abondance de petits mammifères se produisent, et était problématique pour raisonner la gestion d'un tel système sur une base factuelle. De plus, une expérience involontaire à grande échelle était offerte par le fait que le contrôle chimique des populations de campagnols terrestres dans les années 1990, avait conduit à une diminution spectaculaire de la population de renards, et à son rétablissement progressif les années suivantes après un changement dans les pratiques de contrôle des campagnols (JACQUOT *et al.*, 2013).

Le but de cette étude de 20 ans est de décrire les effets des grandes variations des populations de campagnols des prairies sur leurs communautés de prédateurs et de l'augmentation à long terme de la population de renards dans un tel système. Les objectifs étaient de (i) décrire comment une communauté de prédateurs réagit aux variations de proies de grande amplitude, (ii) décrire comment cette communauté se réorganise sur le long terme avec l'augmentation d'un prédateur dominant, ici le renard roux, (iii) tenter de quantifier la consommation de proies de cette communauté de prédateurs.

## 2. Matériel et méthodes

L'étude a été réalisée autour du hameau de Pissenavache (46,95 ° N, 6,29 ° E) près du val d'Usiers dans le Doubs, sur une superficie de 3425 ha (2646 ha de terres agricoles, 1094 ha de forêt, 167 ha de bâtiments), à une altitude moyenne de 850 à 900 m (figures 1 et 2), dans la ZELAC. La ZELAC ou Zone expérimentale de lutte anti-campagnols, est un espace géré par un groupement d'éleveurs, avec l'appui de la FREDON de Bourgogne Franche-Comté et du laboratoire Chrono-environnement, pour y expérimenter des méthodes intégrées et respectueuses de l'environnement de contrôle des populations de rongeurs. Près de 100 % des terres agricoles sont des prairies permanentes utilisées pour les pâturages et la fauche.



**Figure 1.** Localisation de la zone d'étude. a, emplacement général ; b, zone d'étude (carré rouge) et communes ; c, occupation du sol, itinéraire des dénombrements en bordure de route et des transect de petits mammifères, P1 et P2 indiquent les directions des photos de la figure 2. Les limites des communes sont dérivées d'OpenStreetMap et l'occupation du sol de « BD Cartho » fournie gratuitement pour la recherche par l'Institut Géographique National, modifiées sur la base d'observations de terrain.



Patrick GIRAUDOUX

**Figure 2.** Vues générales de la zone d'étude. En haut, à partir de l'itinéraire de comptage en bordure de route à P1 (voir la figure 1) ; en bas, à P2 avec le hameau de Pissenavache, un tronçon de la route de comptage en bord de route est visible en arrière-plan (clichés en date du 20 février 2020).

Pour l'essentiel, les populations de prédateurs et de lièvres (*Lepus europeus*) ont été suivies de juin 1999 à septembre 2018 (20 ans) par comptages nocturnes et diurnes en bordure de route. Chaque événement d'échantillonnage consistait à conduire une voiture avec 4 personnes (le conducteur, un enregistreur de données et deux observateurs) le long d'un parcours fixe de près de 20 km, à moins de 20 km/h. Les observations étaient effectuées à l'aide de projecteurs de 100 W la nuit et de jumelles pour l'identification des espèces. L'échantillonnage appelé « session » était effectué 3 nuits consécutives après le coucher du soleil. Le même parcours était réalisé de jour tôt le matin. Un indice d'abondance kilométrique (IKA) a été calculé pour chaque session comme le nombre maximum d'animaux enregistrés par km (fournissant ainsi une limite inférieure pour le nombre d'animaux présents). Pour convertir les IKA en densité, la distance des observations à l'itinéraire a été analysée en utilisant la méthode dite du *distance sampling*, avec une distance de troncature incluant au minimum 90 % des observations pour chaque espèce (THOMAS *et al.*, 2010). Les besoins alimentaires quotidiens théoriques (TFI, *Theoretical food intake*) par espèce de prédateur ont été calculés selon la méthode de CROCKER *et al.* (2002).

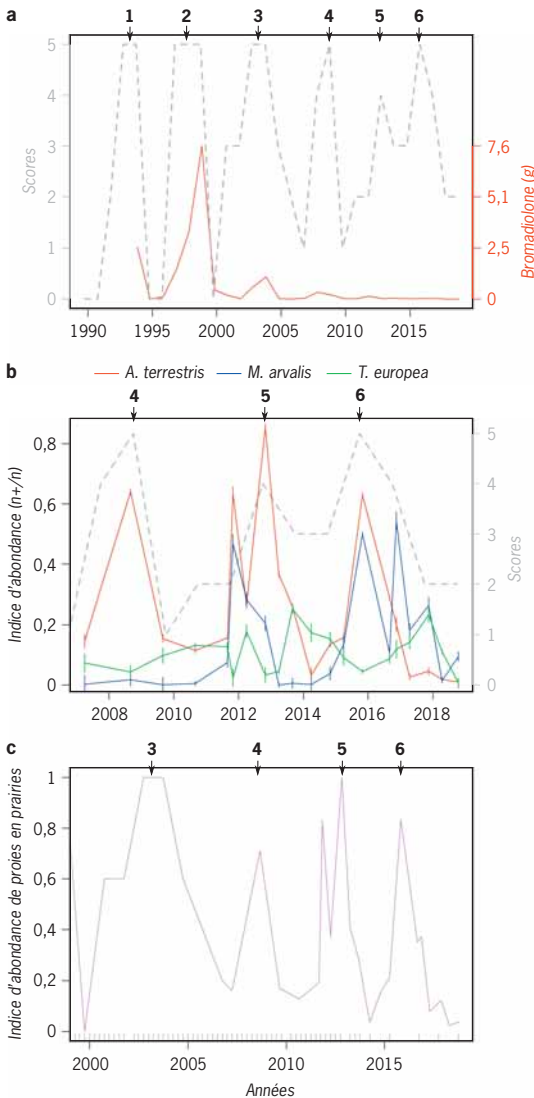
L'abondance relative des petits mammifères (*A. amphibius*, *M. arvalis* et *Talpa europea*) a été évaluée d'avril 2007 à octobre 2018 à l'aide d'une méthode de transect adaptée de DELATTRE *et al.* (1990) et GIRAUDOUX *et al.* (1995) ; un parcours de 5 m de large à travers la zone d'étude a été divisé en intervalles de 10 m de long et la proportion d'intervalles positifs pour les indices frais (tumuli, taupinière, piste, fèces, herbe coupée dans les trous) a été considérée comme un indice d'abondance. La longueur totale du parcours était de 11,6 km (figure 1). Pour obtenir des évaluations d'abondance à plus grande échelle spatio-temporelle, l'abondance a également été évaluée une fois par an, à l'automne, à l'échelle de la commune, par des techniciens de la FREDON de Bourgogne Franche-Comté, dans les 7 communes traversées par l'itinéraire de comptage (figure 1). La dynamique de l'abondance des ressources en proies dans les prairies a été estimée (i) sur la période de temps où les transects ont été effectués, en additionnant l'abondance

relative d'*A. amphibius* et *M. arvalis* divisée par quatre, divisée par le maximum de cette somme sur la série et (ii) avant ce laps de temps, en l'absence de transect, en divisant le score FREDON par le score le plus élevé enregistré au cours de l'étude (5). Cette méthode prend en compte le fait que la masse corporelle de *M. arvalis* est quatre fois plus petite que celle d'*A. amphibius* en moyenne. Elle permet de mieux visualiser la variation des populations de rongeurs des prairies à la même échelle et de combler le vide lorsque les données de transect faisaient défaut. L'amplitude de la phase de haute densité est biaisée à un degré inconnu avec cette méthode (par la sommation arbitraire

des abondances relatives pondérées, enchaînées avec des scores FREDON standardisés), mais pas les emplacements temporels des phases de faible densité. Ainsi, l'alternance entre phases de haute densité et de basse densité, toujours très importantes (allant de 0 à plusieurs centaines de campagnols/ha), a été représentée de manière robuste et correcte sur la série chronologique comme un indice d'abondance, de la meilleure façon possible compte tenu de la qualité des données.

Les données concernant l'usage de rodenticides (bromadiolone) dans les 7 communes concernées, pour le contrôle des populations de campagnol terrestre, ont été fournies par la FREDON de Bourgogne Franche-Comté.

Pour modéliser les éventuels liens entre un comptage et les variables du milieu, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés avec une distribution d'erreur de Poisson de la forme :  $n = a_0 + a_1 \ln(x_1) + a_2 x_2 + a_3 x_3 + a_4 x_4 + \epsilon$ , avec  $n$ , le nombre d'observations d'une espèce donnée,  $x_1$ , la longueur de l'itinéraire,  $x_2$ , le temps,  $x_3$ , la saison,  $x_4$ , l'indice d'abondance des proies,  $a_i$ , les coefficients du modèle, et  $\epsilon$ , les résidus. Comme il s'agit de séries chronologiques possiblement auto-corrélées, l'inférence statistique a été calculée à l'aide de tests de permutation.



**Figure 3.** Dynamique des populations de petits mammifères. Les nombres avec des flèches indiquent des pics de forte densité ; a, ligne grise en pointillé, scores FREDON d'*A. amphibius* ; ligne rouge et échelle rouge, quantité de bromadiolone (g) appliquée pour la lutte contre *A. amphibius* dans les communes de l'étude ; b, indice d'abondance basé sur les transects, les barres verticales sont des intervalles de confiance à 95 % (l'échelle grise et la ligne pointillée sont liées aux scores FREDON d'*A. amphibius*) ; c, variations estimées de la ressource de proies en prairies, les barres verticales sur l'axe des x représentent les sessions de dénombrement en bordure de route.

## 3. Résultats

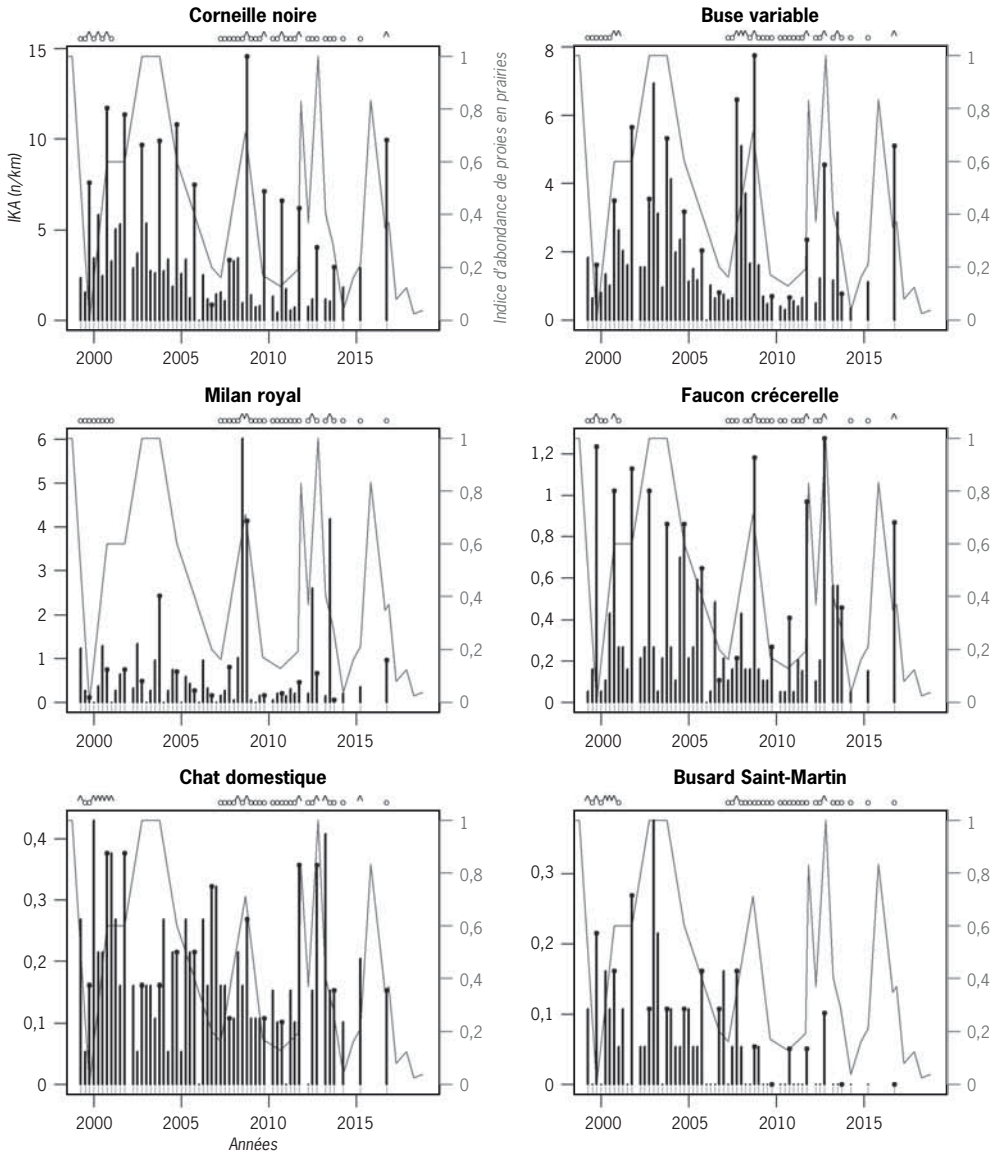
### 3.1. Variations des ressources en proies prairiales

La figure 3a montre les variations cycliques du campagnol terrestre de 1989 à 2018. Les communautés de prédateurs ont été suivies au cours des quatre derniers cycles, mais la dynamique des populations locales de petits mammifères l'a été au cours des trois derniers cycles seulement (figure 3b). Dans l'ensemble, cinq périodes de faible densité ont pu être identifiées (1999, 2007, 2010-2011, 2014 et 2017) en alternance avec quatre pics de populations atteignant des centaines à des milliers de campagnols par hectare localement (figure 3c).

## 3.2. Réponses numériques aux variations des proies prairiales et abondance relative du lièvre

### 3.2.1. Variations temporelles

Vingt-sept espèces ont été observées pour les dénombrements de jour et 24 pour la nuit, correspondant respectivement à 19010 et 7355 observations individuelles, et à 58 séances pour chaque type de dénombrement ( $\approx 348$  dénombrements de nuit ou de jour au total). Parmi elles, les espèces suivantes ont été à la fois observées assez fréquemment et considérées comme d'intérêt pour cette étude : pour les comptages diurnes, la corneille noire (*Corvus corone*), la buse variable (*Buteo buteo*), le milan royal (*Milvus milvus*), la crécerelle (*Falco tinnunculus*), le chat domestique (*Felis silvestris*)

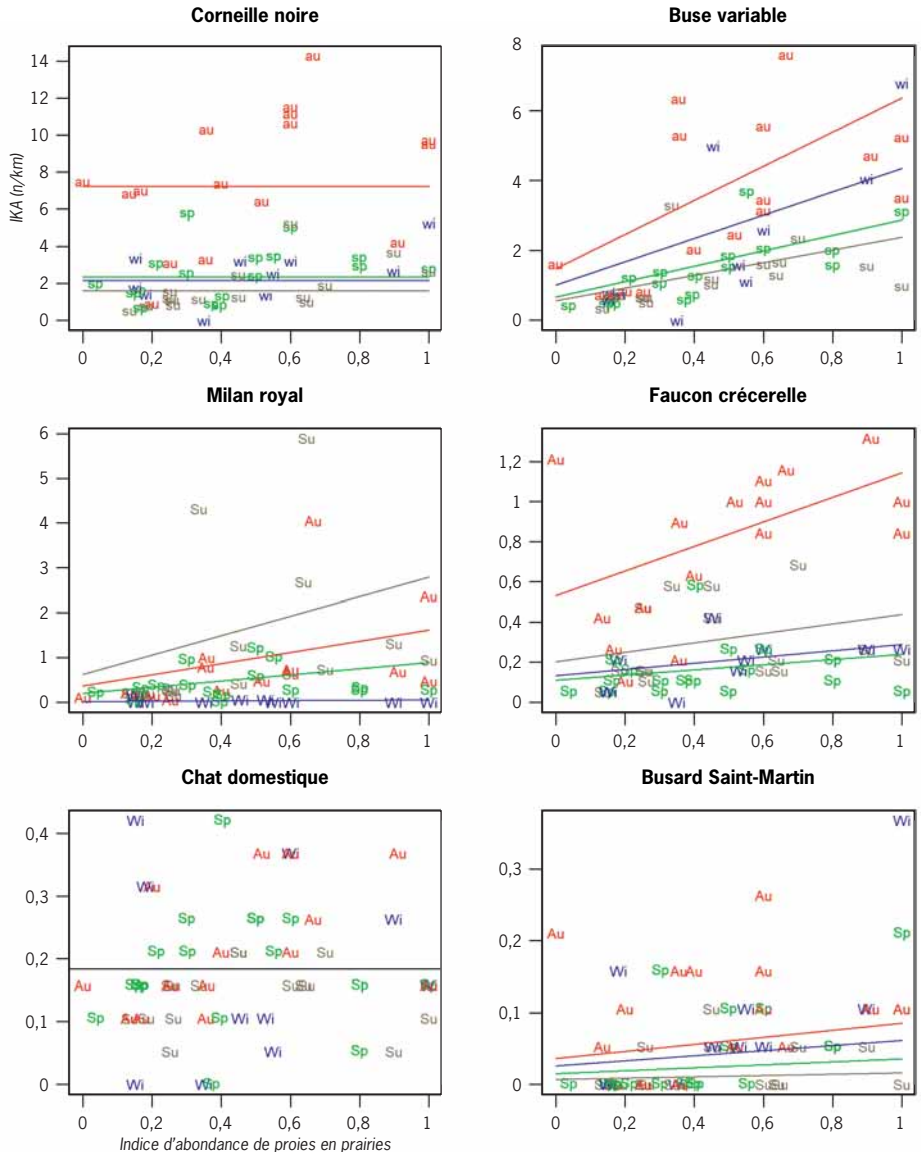


**Figure 4.** Comptages diurnes. Les cercles noirs en haut d'une barre identifient les comptes d'automne. La ligne grise à l'arrière-plan montre les variations d'abondance des proies prairiales. Les lettres au-dessus des graphes identifient les sessions sélectionnées pour estimer les densités en fonction de l'échantillonnage à distance pendant la période d'abondance élevée (^) ou faible (o).



*catus*), le busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*) ; pour les comptages nocturnes, le lièvre européen (*Lepus europeus*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), le chat domestique (*Felis silvestris catus*), le chat forestier (*Felis silvestris silvestris*), le hibou des marais (*Asio otus*), le blaireau (*Meles meles*). Certains étaient des visiteurs occasionnels et jouent probablement un rôle marginal sur les populations de campagnols. Par exemple, des hérons cendrés (*Ardea cinerea*) étaient régulièrement observés en train de s'attaquer à des campagnols dans les prairies. D'autres, comme certains mustélidés (l'hermine (*Mustela erminea*), la belette (*M. nivalis*), la fouine (*Martes foina*), la martre des pins (*M. martes*)) ne sont pas efficacement détectées par les comptages en bord de route.

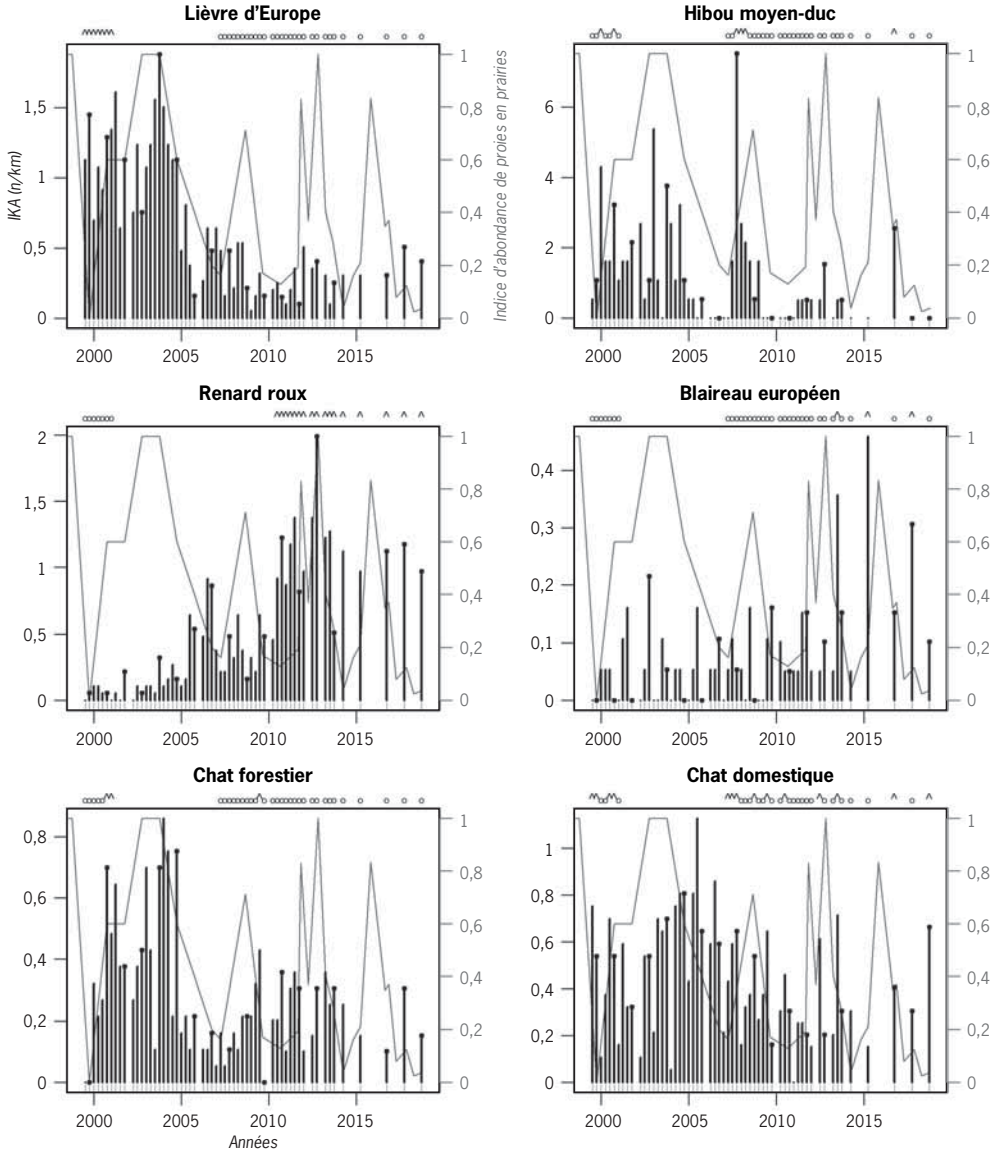
La figure 4 montre la dynamique des espèces diurnes. Pour chaque espèce, à l'exception du chat domestique, les différences de IKA étaient statistiquement significatives entre les saisons (figure 5).



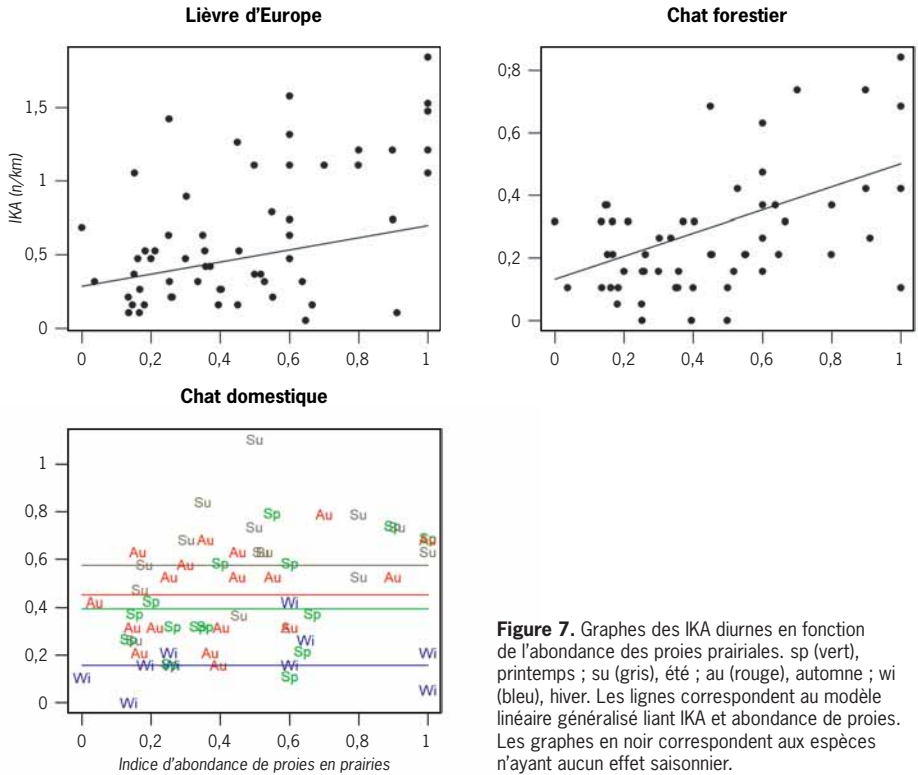
**Figure 5.** Graphes des IKA diurnes en fonction de l'abondance des proies prairiales. sp (vert), printemps ; su (gris), été ; au (rouge), automne ; wi (bleu), hiver. Les lignes correspondent au modèle linéaire généralisé liant IKA et abondance de proies.

Par exemple, le IKA de la buse variable était fortement corrélé à l'abondance des campagnols prairiaux, avec un IKA 2,2 fois plus élevé en automne qu'au printemps. Au printemps, pendant la saison de reproduction, le IKA était 4,3 fois plus élevé pendant le pic de densité des populations de campagnols prairiaux que pendant la phase de faible densité.

La figure 6 montre la dynamique des espèces nocturnes. Nous n'avons pas détecté de corrélation statistiquement significative entre l'abondance du renard roux, du blaireau et du hibou moyen-duc et l'abondance de campagnols prairiaux et les saisons. L'abondance du chat domestique n'était pas corrélée à l'abondance de campagnols prairiaux, mais aux saisons, avec des valeurs plus faibles en hiver. Les IKA du lièvre et du chat forestier étaient significativement corrélés à l'abondance des campagnols prairiaux, mais aucune variation saisonnière n'a pu être détectée (figure 7). Les IKA du renard et du lièvre étaient fortement et négativement corrélés l'un à l'autre.



**Figure 6.** Comptages nocturnes. Les cercles noirs en haut d'une barre identifient les comptes d'automne. La ligne grise à l'arrière-plan montre les variations d'abondance des proies prairiales. Les lettres au-dessus des graphes identifient les sessions sélectionnées pour estimer les densités en fonction de l'échantillonnage à distance pendant la période d'abondance élevée (^) ou faible (o).

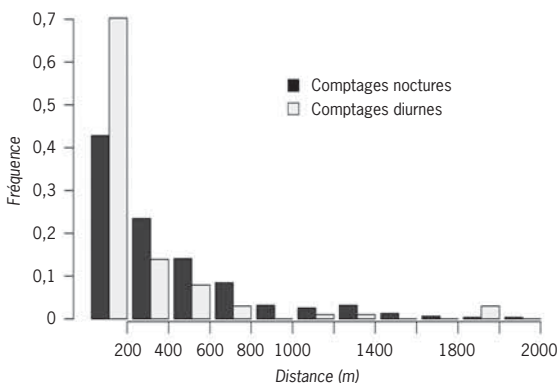


**Figure 7.** Graphes des IKA diurnes en fonction de l'abondance des proies prairiales. sp (vert), printemps ; su (gris), été ; au (rouge), automne ; wi (bleu), hiver. Les lignes correspondent au modèle linéaire généralisé liant IKA et abondance de proies. Les graphes en noir correspondent aux espèces n'ayant aucun effet saisonnier.

Le renard roux et le blaireau ont montré une abondance significativement plus élevée en moyenne dans la deuxième moitié de la période d'étude, et le lièvre, le chat forestier et domestique, le hibou moyen-duc et le busard Saint-Martin significativement plus faible (figures 4 et 6).

### 3.2.2. Variations spatiales

Les observations ont été tronquées à une distance de 300 m et 350 m du parcours pour les comptages nocturnes et diurnes, respectivement, représentant 92 % et 93 % du total des observations. Parmi toutes les espèces le long de l'itinéraire, seules les distributions de la buse variable vis-à-vis de la forêt et des bâtiments, et du renard roux vis-à-vis des bâtiments correspondaient à une distribution au hasard. La corneille noire, le milan royal, la crécerelle et le lièvre ont été observés à une plus grande distance de la forêt qu'attendue sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire ; le busard Saint-Martin, le renard roux, le chat forestier, le hibou moyen-duc, le blaireau à une plus petite distance ; le chat forestier, le hibou des marais et le blaireau à une plus grande distance des bâtiments ; la corneille noire, le milan royal, la crécerelle, le chat domestique, le busard Saint-Martin à une distance plus petite. Soixante-quinze pour cent des observations de chats domestiques ont été effectuées à moins de 500 m des bâtiments la nuit et à moins de 250 m le jour (figure 8). Aucun changement dans aucun de ces modèles de distribution spatiale n'a été observé entre la première et la seconde moitié de l'étude.



**Figure 8.** Distance aux bâtiments des chats domestiques (nombre d'observations = 320 et 101, de nuit et de jour respectivement).

### 3.3. Variations de la densité des populations de prédateurs et apport alimentaire quotidien

Sur la base de l'examen visuel de leur dynamique, pour chaque espèce, nous avons identifié des périodes où les valeurs d'IKA pouvaient être considérées comme similaires, et les avons catégorisées comme des sous-échantillons de densités « faibles » ou « élevées » (voir figures 4 et 6). Le tableau I montre pour chaque espèce les coefficients de conversion d'IKA en densité, présente la valeur maximale des densités observées et résume les estimations obtenues par catégories de densité (« faible » ou « élevée »). Compte tenu de l'agrégation relative du chat domestique à proximité des bâtiments, nous fournissons une estimation de densité pour l'ensemble de la zone d'étude et une autre pour une zone tampon de 300 m (nuit) ou 250 m (jour) autour des bâtiments.

**Tableau I.** Estimations de densité (n.km<sup>2</sup>) à partir de la méthode de distance sampling. Les densités inférieures et supérieures correspondent à des estimations pendant une période de densité faible ou élevée (voir figures 4 et 6) ; IC95 %, intervalle de confiance à 95 % ; coef., coefficient de conversion de IKA (n. km<sup>-1</sup>) en densité (n. km<sup>2</sup>) ; max (D), densité maximale observée ; n, nombre de sessions ; D, estimation de la densité. Densités des chats domestiques dans une zone tampon de 250 m (jour) \* ou 500 m (nuit) \*\* autour des bâtiments (incluant 75 % des observations de chats domestiques, voir les résultats).

Comptage	Espèce	coef	max(D)	basses densités				hautes densités			
				n	D	IC95 %		n	D	IC95 %	
						limite basse	limite haute			limite basse	limite haute
diurne	Corneille	2,0	28,2	27	3,3	2,6	4,2	8	16,4	12,0	22,5
	Buse variable	2,1	15,7	25	1,6	1,3	2,0	10	8,5	6,0	12,0
	Milan royal	2,1	9,2	31	0,6	0,4	0,9	4	7,4	5,4	10,1
	Crécerelle	2,3	3,0	23	0,3	0,2	0,4	6	2,4	2,1	2,9
	Chat domestique	3,3	1,4	23	0,4	0,3	0,5	12	1,0	0,8	1,3
	Chat domestique*	-	18,8	-	3,4	2,5	4,5	-	9,1	6,8	12
	Busard Saint-Martin	1,9	0,3	28	0,03	0,01	0,1	7	0,2	0,1	0,3
nocturne	Lièvre	2,4	3,2	29	0,7	0,5	0,8	7	2,0	1,3	3,0
	Renard roux	2,5	4,8	7	0,1	0,01	0,3	17	2,6	2,2	3,2
	Chat domestique	2,9	2,1	22	0,7	0,6	0,9	14	1,7	1,4	2,0
	Chat domestique**	-	7,4	-	2,4	1,9	3,1	-	5,9	4,9	7,0
	Chat forestier	2,3	1,1	33	0,4	0,3	0,5	3	0,9	0,7	1,2
	Hibou moyen-duc	2,5	1,9	30	0,1	0,07	0,2	6	0,8	0,4	1,7
	Blaireau	2,3	0,9	33	0,1	0,1	0,2	3	0,8	0,6	1,1

La figure 9 montre les variations des densités de population de chaque espèce de prédateur pendant la période d'étude. Les graphes montrant les variations de la biomasse et du TFI sont fournis dans GIRAUDOUX *et al.* (2020).

Un tableau complet des besoins alimentaires journaliers est fourni dans GIRAUDOUX *et al.* (2020). L'importance de la corneille noire (entre 4,4 et 56,9 % du TFI total) de la buse variable (entre 4,7 et 48,6 % du TFI total) et du milan royal (0-54,5 % du TFI total) est constatée sur l'ensemble de la période, ainsi que l'augmentation progressive du renard roux de 1999 à 2010 (figure 9). Trois périodes clés ont pu être identifiées : (i) 1999-2004 avec une densité de renard roux extrêmement faible ne dépassant pas 0,2 ind.km<sup>-2</sup>, période pendant laquelle la communauté était numériquement dominée par les chats (domestique et forestier) et les buses, (ii) 2005-2009 avec une densité croissante de renards, et (iii) 2010-2016 avec des densités de renards plus élevées stabilisées à une moyenne de 2,7 ind.km<sup>-2</sup>. Les renards ne représentaient que 5,5 % de la biomasse des prédateurs (2,8 % du TFI total) en 1999-2004 mais ont atteint 29,5 % (31,4 % du TFI) en 2010-2016. Le TFI moyen total dans les trois périodes était proche de 4 (3,8-4,2) kg.km<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup>. Les plus fortes densités de prédateurs ont été atteintes lors des pics de forte densité des populations de campagnols prairiaux, avec un maximum observé à l'automne 2008, avec 60 ind.km<sup>-2</sup> (la corneille noire représentant 48 % de ce total) et un TFI quotidien de 10,7 kg.km<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup> (la corneille noire en représentant

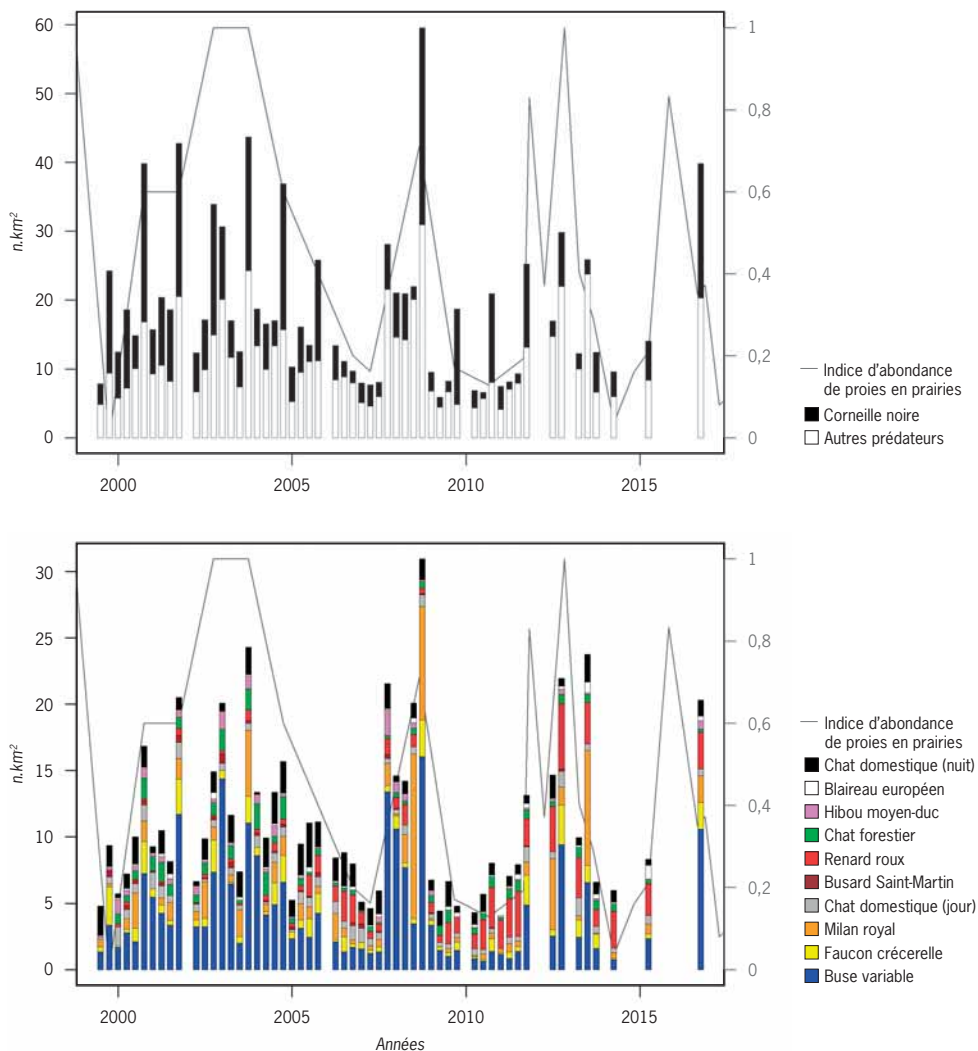


Figure 9. Variations des densités pour chaque espèce (n.km<sup>2</sup>)

39,3 %). Ainsi, le TFI a varié de 1,5 à 2,7 kg.km<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup> dans les phases de faible densité de campagnols prairiaux et de 6,9 à 10,7 kg.km<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup> dans les pics de haute densité. Le TFI a donc été multiplié par 7,1 au maximum, tandis que la biomasse de la population de petits mammifères des prairies était multipliée par des centaines voire des milliers.

## 4. Discussion

### 4.1. Réponses aux variations de densité de campagnols prairiaux

Parmi les 11 espèces suivies, 5 ont montré une réponse numérique aux grandes variations de campagnols prairiaux observées au cours des 20 années de suivi, à savoir la buse variable, le milan royal, le chat forestier, la crécerelle et le lièvre. Cependant, ces réponses ont été modulées par des tendances démographiques à plus grande échelle. C'est le cas pour le busard Saint-Martin et le hibou moyen-duc, les populations diminuant avec le temps dans la zone d'étude, reflétant la diminution générale de ces espèces constatée en Franche-Comté et en Suisse voisine (LPO Franche-Comté, 2018).

Ces variations étaient également saisonnières, avec des populations généralement plus importantes en automne, ou en été pour le milan royal, correspondant à la dispersion de post-reproduction. La corrélation positive entre l'abondance du lièvre, un herbivore, et les densités de population des campagnols prairiaux est plus surprenante (mais voir la section suivante). Un schéma similaire a été observé à proximité à 30 km de la zone d'étude, de 1976 à 1995, pour le tétras (*Tetrao urogallus*), dans le Massif du Risoux, où le nombre de jeunes envolés par poule était positivement corrélé à l'abondance cyclique des populations de campagnol terrestre (LECLERCQ *et al.*, 1997). Cette réponse a été interprétée sous forme d'hypothèse, comme étant le résultat possible de reports de prédation pendant la phase de déclin des campagnols, avec relaxation de la pression de prédation sur le grand tétras pendant le pic de haute densité, un phénomène bien documenté par exemple dans les écosystèmes scandinaves (ANGELSTAM *et al.*, 1985 ; LINDSTRÖM *et al.*, 1994 ; MARCSTRÖM *et al.*, 1988).

Les variations des populations d'autres espèces étaient indépendantes des populations de campagnol prairiaux au cours de la période d'étude.

## 4.2. Changements à long terme de la structure de la communauté de prédateurs

Une caractéristique frappante de la dynamique des populations observée est l'augmentation de la population de renards du début de l'étude à l'automne 2010, indépendamment des variations des populations de campagnol. Cette augmentation peut être attribuée à des changements dans les pratiques de contrôle du campagnol terrestre par les agriculteurs qui, au début des années 2000, sont passés d'une lutte chimique tardive dans le cycle de pullulation, à une lutte intégrée précoce (GIRAUDOUX *et al.*, 2017), divisant par plus de quarante-quatre la quantité de rodenticide anticoagulant utilisée pendant la période 2010-2018 par rapport à 1996-2000 (figure 3a). L'utilisation massive de rodenticides, ici la bromadiolone, est connue pour ses effets secondaires délétères sur les prédateurs des campagnols (COEURDASSIER *et al.*, 2014), avec une sensibilité des canidés plus de 3 fois supérieure à celle des félinés (ERICKSON & URBAN, 2004). Il a été prouvé que cet effet avait considérablement réduit la population de renards dans la région à la fin des années 1990 (JACQUOT *et al.*, 2013) jusqu'au début de notre étude.

JACQUOT *et al.* (2013) ont montré comment la population de renards s'est rétablie à l'échelle régionale après le changement des pratiques de lutte contre les rongeurs. Dans notre zone d'étude, la communauté des prédateurs est passée d'une très faible densité de renards de 0,1 ind.km<sup>-2</sup> (IC95 % 0,01-0,3) se nourrissant dans les prairies, à une abondance de renards beaucoup plus grande de 2,6 ind.km<sup>-2</sup> (IC95 % 2,2- 3.2), avec un pic à 4,9 ind.km<sup>-2</sup> à l'automne 2012 (suivi d'une stabilisation ou d'une légère baisse avec une épidémie de gale sarcoptique toujours en cours à la fin de l'étude). Cette valeur est l'une des densités de population les plus élevées signalées dans les paysages ruraux d'Europe (DEMIRBAŞ, 2015 ; RUETTE *et al.*, 2015). Cette augmentation a été concomitante d'une diminution soudaine et importante de la population de lièvres pendant une phase de faible densité des populations de campagnols, et avec une diminution de l'abondance des chats forestier et domestique. Ce résultat suggère fortement que ces déclinés pourraient être les conséquences de l'augmentation de la population de renards, éventuellement par prédation directe ou en créant un « paysage de la peur » (BLEICHER, 2017 ; LAUNDRE *et al.*, 2010), limitant alors la présence des espèces de proies aux zones refuges (maisons, forêt et autres habitats boisés, etc.), où elles ne peuvent pas être détectées par des comptages en bordure de route, ou les deux. En Australie, des expériences d'élimination des renards ont montré dans une étude que les chats se nourrissaient davantage dans des habitats ouverts (MOLSHER *et al.*, 2017) et dans deux autres qu'ils étaient plus abondants (MARLOW *et al.*, 2015 ; READ & BOWEN, 2001), là où les renards étaient éliminés. En outre, la population de lièvres avait une densité 1,7 fois plus élevée après l'élimination des renards au cours de la même année, dans l'ouest de la Pologne (PANEK *et al.*, 2006). Elle a aussi augmenté pendant une épidémie de gale sarcoptique qui avait déprimé la population de renards en Scandinavie (LINDSTRÖM *et al.*, 1994). Nous n'avons pas observé de changements dans la répartition spatiale des espèces entre la première et la seconde moitié de l'étude, ce qui rend l'hypothèse du « paysage de la peur » moins probable ici, suggérant ainsi un rôle majeur de la prédation directe.



**Photographie 5.** La buse variable est le rapace numériquement le plus important dans la zone d'étude.

L'augmentation à long terme de la population de blaireaux depuis la vaccination contre la rage au début des années 80 a été bien documentée en Europe (HOLMALA & KAUHALA, 2006 ; MACDONALD & NEWMAN, 2002 ; SOBRINO *et al.*, 2009). Dans notre étude, l'augmentation soudaine depuis l'été 2013 reste inexpliquée.

Mis à part la stabilité d'une population de corneille noire numériquement importante, une caractéristique frappante de notre système est le changement dans la structure de la communauté des prédateurs au cours de la période d'étude. Au début des années 2000, la communauté était numériquement dominée par la buse variable et les chats domestique et forestier, et, avec l'augmentation de la population de renards, elle est devenue numériquement dominée par le renard lui-même. Cependant, les renards n'ont pas ajouté leur nombre aux autres prédateurs et cette augmentation de la population n'a pas conduit à une augmentation du nombre moyen de prédateurs présents dans la zone d'étude. Les grandes variations du nombre de prédateurs de campagnols peuvent être clairement attribuées à l'augmentation temporaire des populations d'oiseaux de proie mobiles (buse variable, milan royal, etc.) en réponse aux pullulations de campagnols prairiaux. Cette stabilité du nombre moyen de prédateurs (par exemple dans les phases de faible densité des populations de campagnols) suggère des compensations parmi les espèces résidentes en raison de la prédation ou d'une compétition intra-gilde. Une compensation similaire a déjà été observée en Fennoscandie, où l'élimination expérimentale des prédateurs aviaires pour comprendre leur rôle dans la régulation de la population de campagnols a conduit à une augmentation de la densité des belettes (NORRDAHL & KORPIMAKI, 1995). Dans notre étude, le manque de données concernant les petits et moyens mustélidés (belette, hermine, fouine, etc.) ne nous permet pas de déterminer si ces compensations dans le sous-ensemble observé de la communauté de prédateurs, s'étendent à la totalité de la communauté des prédateurs de campagnols. LATHAM (1952) rapporte que les renards nord-américains sont susceptibles de contrôler les populations de trois espèces du genre *Mustela* dont la taille sur ce continent s'échelonne de celle de la belette à celle de l'hermine. Dans le paléarctique, les mustélidés constituent en effet une petite proportion du régime alimentaire des renards (0 % à 10 %)

mais leur prélèvement par le renard et d'autres méso-prédateurs peut représenter une partie importante de leur population (LAMBIN, 2018).

### 4.3. Consommation par les prédateurs et impact sur les populations de campagnols

Il s'agit de la première étude, à notre connaissance, à fournir des données sur les variations des densités de population et du TFI quotidien d'une communauté de prédateurs de campagnols dans un écosystème tempéré, en réponse à de grandes variations cycliques de campagnols prairiaux sur 20 ans (quatre cycles de campagnol terrestre). La réponse fonctionnelle de chaque espèce (les variations alimentaires en fonction des ressources alimentaires disponibles) n'a pas été étudiée parallèlement aux variations des densités de population, limitant ainsi l'interprétation des variations du TFI journalier et l'évaluation de son impact sur les populations de proies.

#### 4.3.1. Au sujet des régimes alimentaires

La corneille noire est pleinement opportuniste. Elle se nourrit principalement d'invertébrés, de graines mais aussi de petits vertébrés, d'œufs d'oiseaux et de charognes, dans des proportions variées selon le lieu et la saison. Leur comportement n'a pas été systématiquement étudié dans notre région et l'importance des petits mammifères dans leur alimentation n'est pas connue. Cependant le ramassage d'animaux morts, la chasse aux campagnols et le cleptoparasitisme des rapaces ont été observés (MONTAZ *et al.*, 2014). On peut cependant difficilement en déduire l'impact d'une telle espèce opportuniste dans cet écosystème, par exemple sur la régulation des campagnols. Mécaniquement, toutefois, le nombre important de corneilles pourrait avoir un impact chronique sur les espèces vulnérables à la prédation, comme le petit gibier et les nids d'oiseaux.



**Photographie 6.** L'absence de données sur le régime alimentaire de la corneille noire en fonction des variations d'abondance de campagnols limite l'évaluation de son impact dans l'écosystème.

Les autres espèces sont plus spécialisées envers les petits mammifères. Le régime alimentaire détaillé du chat domestique est inconnu dans notre région. Cependant, dans une zone rurale similaire des Ardennes, les rongeurs constituent 55,9 % des items alimentaires trouvés dans 267 crottes de chats domestiques (6 % oiseaux, 36,7 % d'aliments d'origine humaine), avec peu de différences entre les chats laissés libres au dehors appartenant à des personnes autres que les agriculteurs et les chats de ferme (FORIN-WIART, 2014). Les rongeurs (Muridés et Cricéidés) constituent les proies principales des chats forestiers, et ils peuvent représenter 97 % de la composition du régime alimentaire (CONDÉ *et al.*, 1972), tandis que les lagomorphes et les oiseaux apparaissent généralement comme des proies alternatives. Cependant, lorsque la disponibilité des lagomorphes augmente, les chats forestiers peuvent modifier considérablement leur régime alimentaire dans leur direction (MALO *et al.*, 2004).

Dans la zone d'étude, la réponse alimentaire du renard roux aux variations des densités relatives des campagnols prairiaux diffère entre campagnol des champs (pas de réponse) et campagnol terrestre (type III de Holling) (RAOUL *et al.*, 2010). Dans cette étude, le campagnol des champs pouvait constituer jusqu'à 60 % des proies identifiées dans les fèces même à de très faibles densités, et le campagnol terrestre montrait une augmentation sigmoïde qui atteint rapidement un plateau où il représentait en moyenne 40 % des items alimentaires (et jusqu'à 80 %). La description de la réponse alimentaire dans ce contexte où les abondances des deux proies principales varient parmi plusieurs autres ressources alimentaires alternatives est assez complexe (GIRAUDOUX, 1991 ;



WEBER & AUBRY, 1993 ; DUPUY *et al.*, 2009 ; BERNARD *et al.*, 2010). Des comparaisons de modèles de réponse fonctionnelle multi-espèces avec des données de terrain sur le renard roux et l'effraie des clochers (*Tyto alba*) ont montré que le passage d'une proie à l'autre dépend de la proportion de proies disponibles parmi les autres proies (dépendance à la fréquence), comme on le pense généralement, mais aussi de la quantité totale de proies (dépendance à la densité), avec une fréquence non linéaire et des interactions dépendant de la densité (BAUDROT *et al.*, 2016).

### 4.3.2. Impact de la prédation

Dans notre zone d'étude, les populations de campagnol terrestre varient entre 0 et jusqu'à environ 1000 ind.ha<sup>-1</sup> localement, sur une étendue de dizaines de km<sup>2</sup> (GIRAUDOUX *et al.*, 1997 ; BERTHIER *et al.*, 2014). Une amplitude similaire a été observée pour le campagnol des champs (GIRAUDOUX *et al.*, 1994, 2019). Cet écosystème offre donc périodiquement une biomasse incroyable de plusieurs dizaines de kg.ha<sup>-1</sup> de campagnols facilement accessibles en prairie, à un grand nombre d'espèces prédatrices, mais le TFI a été multiplié par 7,1 à son maximum, tandis que la biomasse de la population de campagnols prairiaux a été multipliée par des centaines voire des milliers. Bien que nous n'ayons pas pu suivre les mustélidés et certaines espèces de chouettes comme l'effraie des clochers (mais voir BERNARD *et al.* (2010)) et la chouette hulotte, *Strix aluco*, ces chiffres soulèvent la question de l'ampleur de l'impact de ce sous-ensemble de la communauté des prédateurs sur l'abondance et le déclin des populations de campagnols. Il n'est pas facile de répondre à cette question dans des systèmes incomplètement décrits et aussi variés et complexes, mais les chiffres obtenus ici associés à un modèle simple de simulation indiquent que cette communauté de prédateurs peut contrôler les densités de campagnols quand elles sont basses, mais de façon de plus en plus marginale au-delà d'un certain seuil (estimé à 70-100 campagnols/ha dans un milieu très productif comme l'est par exemple une prairie de fauche). Le lecteur intéressé peut se reporter à la vidéo présentant le principe du modèle et des simulations, disponibles à cette adresse : <https://zaaj.univ-fcomte.fr/spip.php?article118>.

De plus, notre étude a documenté que les populations de chat domestique pouvaient atteindre des densités très élevées, de 2,4 à 9,1 ind.km<sup>2</sup> jusqu'à plus de 18 ind.km<sup>2</sup> dans un rayon de 250 à 500 m autour des villages, sauf pendant les nuits d'hiver où elles préfèrent rester au chaud à la maison. Cela peut entraîner une hétérogénéité spatiale de la pression de prédation. Par exemple, pendant les phases de faible densité des petits mammifères, leur proportion variait entre 5,9 % (automne 2010) et 23,4 % (printemps 2007) du nombre total de prédateurs dénombrés. Dans le centre-sud de la Suède, HANSSON (1988) a observé que les chats domestiques, alimentés en continu, étaient capables d'amortir les fluctuations de population du campagnol des champs, par rapport à des zones plus ou moins sans chats. Dans les villages à quelques kilomètres de notre zone d'étude, DELATTRE *et al.* (1996, 1999) ont signalé une diminution systématique de l'abondance des colonies de campagnols des champs autour des villages lors de fluctuations similaires de l'abondance des campagnols, dans une zone de 300 à 400 m de rayon. Ils ont ensuite émis l'hypothèse que cette densité plus faible de campagnols pourrait être le résultat de la prédation des chats autour des villages. Nos observations fournissent la preuve de densités très élevées de chat domestique dans et autour des villages dans un rayon du même ordre, ce qui corrobore cette hypothèse.

## 5. Conclusion

Dans l'ensemble, nos résultats indiquent que dans un tel écosystème avec de grandes variations de proies dans les prairies, au cours d'un cycle de rongeurs, la structure de la communauté des prédateurs peut changer à long terme sans changer son modèle global de variation de TFI. Le rôle des populations de petits et moyens mustélidés demeure inconnu. Les densités de prédateurs plus élevées observées pendant le pic de rongeurs prairiaux étaient principalement attribuables aux oiseaux de proie mobiles qui ont suivi l'augmentation des populations de campagnols. Dans un tel système, la corneille noire était numériquement la plus grande population avec le plus grand TFI, mais ses impacts sur l'écosystème n'ont pas pu être clairement évalués. Après un changement dans les pratiques de lutte contre les rongeurs et une utilisation beaucoup plus modérée

de rodenticides anticoagulants, la population de renards roux s'est rétablie puis s'est stabilisée à des densités beaucoup plus importantes, ce qui a probablement eu un impact négatif sur les populations de lièvre, de chat forestier et de chat domestique. La population de chat domestique était regroupée près des bâtiments, avec une zone tampon de 400 m où la population de campagnols était généralement plus faible.

D'un point de vue appliqué, dans un tel système de prairies hautement productives et connectives, tout moyen visant à augmenter les populations de prédateurs pendant la phase de faible densité (ex : réseaux de haies, gîtes, chats autour des villages, etc.) devrait conduire à un meilleur contrôle des populations de campagnols prairiaux (en ralentissant la phase de croissance) (voir aussi PAZ *et al.* (2013)). Cependant, les impacts sur la faune sauvage autre que campagnols, de grandes densités de chats autour des villages (WOODS *et al.*, 2003 ; LOSS *et al.*, 2013) et les conséquences d'une transmission plus intense d'organismes pathogènes qui en découle (par exemple *Toxoplasma gondii*) (LÉLU *et al.*, 2010 ; GOTTELAND *et al.*, 2014) doivent être considérés. De plus, dans de tels systèmes et en raison de reports de prédation inévitables, certaines populations telles que le lièvre peuvent être prises dans un puits de prédation, et donc ne se maintenir qu'à faible densité. Les options de gestion visant à accroître ces populations vulnérables en « régulant » les prédateurs (par exemple le renard roux, etc.) entreraient en conflit avec les intérêts d'autres parties prenantes intéressées par la lutte contre les petits mammifères. Les coûts prohibitifs de prélèvement d'un effectif de prédateurs suffisant pour être effectif, sur le long terme, et les considérations éthiques associées à une telle gestion, devraient empêcher cette approche, qui s'est le plus souvent révélée infructueuse (MORTERS *et al.*, 2014 ; COMTE *et al.*, 2017 ; LETTY *et al.*, 2017 ; JIGUET, 2020) et non acceptée socialement (DELIBES-MATEOS *et al.*, 2015). D'autres tactiques doivent être recherchées, y compris des plans de chasse adaptatifs et la modification des habitats et des paysages favorisant d'autres équilibres dans la communauté, ce qui implique un dialogue factuel et constructif sur les objectifs et les options de gestion entre toutes les parties prenantes de ces socio-écosystèmes (BRETAGNOLLE *et al.*, 2019).



**Patrick GIRAUDOUX**

Professeur émérite d'écologie au laboratoire Chrono-environnement, Université de Bourgogne-Franche-Comté/CNRS..



**Aurélien LEVRET**

Chargé de projet et conseiller en lutte collective au Pôle Vertébrés & GDON de la FREDON Bourgogne Franche-Comté.



**Eve AFONSO**

Maître de conférences au laboratoire Chrono-environnement, Université de Bourgogne-Franche-Comté/CNRS.



**Michael COEURDASSIER**

Maître de conférences au laboratoire Chrono-environnement, Université de Bourgogne-Franche-Comté/CNRS.



**Geoffroy COUVAL**

Ingénieur responsable du pôle Vertébrés à la FREDON de Bourgogne Franche-Comté et au laboratoire Chrono-environnement, Université de Bourgogne-Franche-Comté/CNRS.

## Bibliographie

- ANGELSTAM P., LINDSTRÖM E. & WIDÉN P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia - occurrence and distribution. *Ecography* 8: 285-298. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1985.tb01181.x>
- BAUDROT V., PERASSO A., FRITSCH C., GIRAUDOUX P. & RAOUL F. 2016. The adaptation of generalist predators' diet in a multi-prey context: insights from new functional responses. *Ecology* 97: 1832-1841. <https://doi.org/10.1890/15-0427.1>
- BERNARD N., MICHELAT D., RAOUL F., QUIÈRE J.P., DELATTRE P. & GIRAUDOUX P. 2010. Dietary response of Barn Owls (*Tyto alba*) to large variations in populations of common voles (*Microtus arvalis*) and European water voles (*Arvicola terrestris*). *Canadian Journal of Zoology* 88: 416-426. <https://doi.org/10.1139/z10-011>
- BERTHIER K., PIRY S., COSSON J.F., GIRAUDOUX P., FOLTETE J.C., DEFAUT R., TRUCHETET D. & LAMBIN X. 2014. Dispersal, landscape and travelling waves in cyclic vole populations. *Ecology Letters* 17: 53-64. <https://doi.org/10.1111/ele.12207>
- BLEICHER S.S. 2017. The landscape of fear conceptual framework: definition and review of current applications and misuses. *PeerJ* 5, e3772. <https://doi.org/10.7717/peerj.3772>
- BRETAGNOLLE V., BENOIT M., BONNEFOND M., BRETON V., CHURCH J., GABA S., GILBERT D., GILLET F., GLATRON S., GUERBOIS C., LAMOUREUX N., LEBOUVIER M., MAZÉ C., MOUCHEL J.-M., QUIN A., PAYS O., PISCART C., RAGUENEAU O., SERVAIN S., SPIEGELBERGER T. & FRITZ H. 2019. Action-orientated research and framework: insights from the French long-term social-ecological research network. *Ecology and Society* 24, 10. <https://doi.org/10.5751/ES-10989-240310>

- CHEVRET P., RENAUD S., HELVACI Z., ÜLRIK R.G., QUÉRÉ J.-P. & MICHAUX J.R. 2020. Genetic structure, ecological versatility, and skull shape differentiation in *Arvicola* water voles (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* n/a. <https://doi.org/10.1111/jzs.12384>
- COEURDASSIER M., RIOLS R., DECORS A., MIONNET A., DAVID F., QUINTAINE T., TRUCHETET D., SCHEIFLER R. & GIRAUDOUX P. 2014. Unintentional wildlife poisoning and proposals for sustainable management of rodents. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* 28: 315-21. <https://doi.org/10.1111/cobi.12230>
- COMTE S., UMHANG G., RATON V., RAOUL F., GIRAUDOUX P., COMBES B. & BOUE F. 2017. *Echinococcus multilocularis* management by fox culling: An inappropriate paradigm. *Preventive veterinary medicine* 147: 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2017.09.010>
- CONDÉ B., NGUYEN-THI-THU-CUC, VAILLANT F. & SCHAUBENBERG P. 1972. Le régime alimentaire du chat forestier (*F. silvestris* Schr.) en France. *Mammalia* 36: 112-119. <https://doi.org/10.1515/mamm.1972.36.1.112>
- CROCKER D., HART A., GURNEY J., MCCOY C., CENTRAL SCIENCE LABORATORY 2002. Project PN0908: methods for estimating daily food intake of wild birds and mammals. Department for Environment, Food and Rural Affairs, York.
- DELATTRE P., DE SOUSA B., FICHET E., QUÉRÉ J.P. & GIRAUDOUX P. 1999. Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape Ecology* 14: 401-412.
- DELATTRE P. & GIRAUDOUX P. (coord.) 2009. Le campagnol terrestre. Prévention et contrôle des pullulations. QUAÉ, Versailles, 304 p.
- DELATTRE P., GIRAUDOUX P., BAUDRY J., QUÉRÉ J.P. & FICHET E. 1996. Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology* 11: 279-288.
- DELATTRE P., GIRAUDOUX P., DAMANGE J.P. & QUÉRÉ J.P. 1990. Recherche d'un indicateur de la cinétique démographique des populations du Campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 45: 375-384.
- DELIBES-MATEOS M., MOUGEOT F., ARROYO B. & LAMBIN X. 2015. Hunted predators: Charisma confounds. *Science* 349: 1294. <https://doi.org/10.1126/science.349.6254.1294-a>
- DELIBES-MATEOS M., SMITH A.T., SLOBODCHIKOFF C.N. & SWENSON J.E. 2011. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biological Conservation* 144: 1335-1346. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.012>
- DEMİRBAŞ Y. 2015. Density of European Hare and Red Fox in Different Habitats of Kirikkale Province (Central Anatolia), with a Low Level in Hare Number and an Expected Correlation in Spring. *Acta Zoologica Bulgarica* 67: 515-520.
- DUPIY G., GIRAUDOUX P. & DELATTRE P. 2009. Numerical and dietary responses of a predator community in a temperate zone of Europe. *Ecography* 32: 277-290. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.04930.x>
- ERICKSON W.A. & URBAN D.J. 2004. Potential risks of nine rodenticides to birds and non target mammals: a comparative approach. US Environmental Protection Agency, Office of Prevention, Pesticides and Toxic Substances, Washington.
- FORIN-WIART M.-A. 2014. Identification des facteurs de variation de la prédation exercée par les chats domestiques (*Felis silvestris catus*) en milieu rural (thesis). Reims.
- GIRAUDOUX P. 1991. Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire (*Echinococcus multilocularis*): conséquences épidémiologiques. Université de Bourgogne, Dijon.
- GIRAUDOUX P., COUVAL G., LEVRETT A., MOUGIN D. & DELAVELLE A. 2017. Suivi à long terme d'une zone de pullulation cyclique de campagnols terrestres: le contrôle raisonné des populations est possible! *Fourrages* 230: 169-176.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., HABERT M., QUÉRÉ J.P., DEBLAY S., DEFAUT R., DUHAMEL R., MOISSENET M.F., SALVI D. & TRUCHETET D. 1997. Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land usage and landscape perspective. *Agriculture Ecosystems and Environment* 66: 47-60.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., QUÉRÉ J.P. & DAMANGE J.P. 1994. Structure and kinetics of rodent populations in a region under agricultural land abandonment. *Acta Oecologica* 15: 385-400.
- GIRAUDOUX P., LEVRETT A., AFONSO E., COEURDASSIER M. & COUVAL G. 2020. Numerical response of predators to large variations of grassland vole abundance and long-term community changes. *Ecology and Evolution* n/a. <https://doi.org/10.1002/ece3.7020>
- GIRAUDOUX P., PRADIER B., DELATTRE P., DEBLAY S., SALVI D. & DEFAUT R. 1995. Estimation of water vole abundance by using surface indices. *Acta theriologica* 40: 77-96.
- GIRAUDOUX P., VILLETTE P., QUÉRÉ J.-P., DAMANGE J.-P. & DELATTRE P. 2019. Weather influences *M. arvalis* reproduction but not population dynamics in a 17-year time series. *Scientific Reports* 9, 13942. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50438-z>
- GOTTELAND C., GILOT-FROMONT E., AUBERT D., POUILLE M.-L., DUPUIS E., DARDÉ M.-L., FORIN-WIART M.-A., RABILLLOUD M., RICHE B. & VILLENA I. 2014. Spatial distribution of *Toxoplasma gondii* oocysts in soil in a rural area: Influence of cats and land use. *Veterinary Parasitology* 205: 629-637. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2014.08.003>
- HANSSON L. 1988. The domestic cat as a possible modifier of vole dynamics. *Mammalia* 52: 159-164. <https://doi.org/10.1515/mamm.1988.52.2.159>
- HOLMALA K. & KAUHALA K. 2006. Ecology of wildlife rabies in Europe. *Mammal Review* 36: 17-36. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00078.x>
- JACQUOT M., COEURDASSIER M., COUVAL G., RENAUD R., PLEYDELL D., TRUCHETET D., RAOUL F. & GIRAUDOUX P. 2013. Using long-term monitoring of red fox populations to assess changes in rodent control practices. *Journal of Applied Ecology* 50: 1406-1414. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12151>
- JIGUET F. 2020. The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biological Conservation* 248: 108693. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108693>
- KREBS C.J. 2013. Population fluctuations in rodents. The University of Chicago Press, Chicago and London, 320 p.
- LAMBIN X. 2018. The population dynamics of bite-sized predators: Prey dependence, territoriality, and mobility. In: MACDONALD D.W., NEWMAN C. & HARRINGTON L.A. (ed.) *Biology and conservation of Musteloids*. Oxford University Press, Oxford, UK: 129-148.
- LATHAM R.M. 1952. The fox as a factor in the control of weasel populations. *Journal of Wildlife Management* 16: 516-517.
- LAUNDRÉ J.W., HERNANDEZ L. & RIPPLE W.J. 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *The Open Ecology Journal* 3.
- LECLERCQ B., DESBROSSES R. & GIRAUDOUX P. 1997. Cycles démographiques du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*), et reproduction et cinétique des Tetraonidae du massif du Risoux, Jura, France. *Gibier et Faune Sauvage* 14: 31-47.
- LÉLU M., LANGLAIS M., POUILLE M.-L. & GILOT-FROMONT E. 2010. Transmission dynamics of *Toxoplasma gondii* along an urban-rural gradient. *Theoretical Population Biology* 78: 139-147. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2010.05.005>
- LETTY J., SOUCHAY G., BAUDOUX B., BRAY Y., LÉONARD Y., MAUVY B., MENDOZA T., PÉROUX R., RUETTE S., URBANIAK C. & GUITTON J.-S. 2017. Quel impact du renard sur la démographie du lièvre d'Europe? Distinguer les effets de la prédation par le renard des autres facteurs de l'environnement. *Faune Sauvage* 317: 78-82.

- LINDSTRÖM E.R., ANDREN H., ANGELSTAM P., CEDERLUND G., HORNFELDT B., JADERBERG L., LEMNELL P.A., MARTINSSON B., SKOLD K. & SWENSSON J.E. 1994. Disease reveals the predator: Sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75: 1042-1049.
- LOSS S.R., WILL T. & MARRA P.P. 2013. The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nat Commun* 4, 1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms2380>
- LPO Franche-Comté (collectif) 2018. Les oiseaux de Franche-Comté. Répartition, tendances et conservation. Biotope, Méze, 480 p.
- MACDONALD D.W. & NEWMAN C. 2002. Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, U.K.: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. *Journal of Zoology* 256: 121-138. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000158>
- MALO A.F., LOZANO J., HUERTAS D.L. & VIRGÓS E. 2004. A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology* 263: 401-407. <https://doi.org/10.1017/S0952836904005448>
- MARCSTRÖM V., KENWARD R.E. & ENGREN E. 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles : an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 57: 859-872.
- MARLOW N.J., THOMAS N.D., WILLIAMS A.A.E., MACMAHON B., LAWSON J., HITCHEN Y., ANGUS J. & BERRY O. 2015. Cats (*Felis catus*) are more abundant and are the dominant predator of woylies (*Bettongia penicillata*) after sustained fox (*Vulpes vulpes*) control. *Aust. J. Zool.* 63: 18-27. <https://doi.org/10.1071/ZO14024>
- MOLSHER R., NEWSOME A.E., NEWSOME T.M. & DICKMAN C.R. 2017. Meso-predator Management: Effects of Red Fox Control on the Abundance, Diet and Use of Space by Feral Cats. *PLoS One* 12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168460>
- MONTAZ J., JACQUOT M. & COEURDASSIER M. 2014. Scavenging of rodent carcasses following simulated mortality due to field applications of anticoagulant rodenticide. *Ecotoxicology* 23: 1671-1680. <https://doi.org/10.1007/s10646-014-1306-7>
- MORTERS M.K., RESTIF O., HAMPSON K., CLEAVELAND S., WOOD J.L.N. & CONLAN A.J.K. 2014. Evidence-based control of canine rabies: a critical review of population density reduction. *Journal of Animal Ecology* 82(1): 6-14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02033.x>
- NICOD C., COUVAL G., GIRAUDOUX P. & GILLET F. 2020. Vole disturbances and plant community diversity in a productive hay meadow. *Acta Oecologica* 106, 103585. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103585>
- NORRDAHL K. & KORPIMAKI E. 1995. Effects of predator removal on vertebrate prey populations: Birds of prey and small mammals. *Oecologia* 103: 241-248.
- PANEK M., KAMIENIARZ R. & BRESIŃSKI W. 2006. The effect of experimental removal of red foxes *Vulpes vulpes* on spring density of brown hares *Lepus europaeus* in western Poland. *Acta Theriol* 51: 187-193. <https://doi.org/10.1007/BF03192670>
- PAZ A., JARENO D., ARROYO L., VINJELA J., ARROYO B., MOUGEOT F., LÚQUE-LARENA J.J. & FARGALLO J.A. 2013. Avian predators as a biological control system of common vole (*Microtus arvalis*) populations in north-western Spain: experimental set-up and preliminary results. *Pest Management Science* 69: 444-450. <https://doi.org/10.1002/ps.3289>
- RAOUL F., DEPLAZES P., RIEFFEL D., LAMBERT J.C. & GIRAUDOUX P. 2010. Predator dietary response to prey density variation and consequences for cestode transmission. *Oecologia* 164: 129-139.
- READ J. & BOWEN Z. 2001. Population dynamics, diet and aspects of the biology of feral cats and foxes in arid South Australia. *Wildl. Res.* 28: 195-203. <https://doi.org/10.1071/wr99065>
- RUETTE S., LIEURY N., ALBARET M., ARNAUDUC J.-P. & DEVILLARD S. 2015. Evolution des populations de renards en France. Analyse des suivis réalisés par comptage nocturne (2004-2013). *Faune sauvage* 306: 37-42.
- SOBRINO R., ACEVEDO P., ESCUDERO M.A., MARCO J. & GORTÁZAR C. 2009. Carnivore population trends in Spanish agrosystems after the reduction in food availability due to rabbit decline by rabbit haemorrhagic disease and improved waste management. *Eur J Wildl Res* 55: 161-165. <https://doi.org/10.1007/s10344-008-0230-7>
- THOMAS L., BUCKLAND S.T., REXSTAD E.A., LAAKE J.L., STRINDBERG S., HEDLEY S.L., BISHOP J.R.B., MARQUES T.A. & BURNHAM K.P. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology* 47: 5-14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01737.x>
- WEBER J.M., AUBRY S. 1993. Predation by foxes, *Vulpes vulpes*, on the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris scherman*, in western Switzerland. *Journal of Zoology* 229(4): 553-559.
- WOODS M., MCDONALD R. & RIS S. 2003. Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review Blackwell Science* 33: 174-188. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00017.x>