
Impacts de la présence du loup (*Canis lupus*) sur les populations de ses espèces proies dans les Hautes Fagnes

Auteur : Lenoir, Lisa

Promoteur(s) : Licoppe, Alain; 25010

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/21628>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

IMPACTS DE LA PRÉSENCE DU LOUP (*CANIS LUPUS*) SUR LES POPULATIONS DE SES ESPÈCES PROIES DANS LES HAUTES FAGNES

LISA LENOIR

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024

CO-PROMOTEURS : ALAIN LICOPPE ET QUENTIN WATTHEZ

"Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech."

"Le présent document n'engage que son auteur."

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le promoteur membre du personnel enseignant de GxABT.

IMPACTS DE LA PRÉSENCE DU LOUP (*CANIS LUPUS*) SUR LES POPULATIONS DE SES ESPÈCES PROIES DANS LES HAUTES FAGNES

LISA LENOIR

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024

CO-PROMOTEURS : ALAIN LICOPPE ET QUENTIN WATTHEZ

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mes promoteurs, Alain Licoppe et Quentin Watthez, sans qui la réalisation de ce travail n'aurait pas été possible. Je les remercie également pour leur réactivité, la qualité de leur encadrement et leurs conseils qui m'ont été précieux.

Je remercie également les autres membres du personnel du DEMNA qui, grâce à leur travail, ont permis à ce sujet passionnant d'exister. Plus particulièrement, je remercie chaleureusement Valérie de Waele et Thibault Herrin, pour leur aide extrêmement précieuse et leurs enseignements.

Merci également à Simon Lhoest et Sarah Tossens, dont l'expertise m'a beaucoup apporté pour la réalisation de ce travail. Leurs conseils m'ont permis d'explorer de nouvelles pistes et d'améliorer celui-ci.

Je tiens également à remercier mes amis gembloutois pour leur soutien, leur écoute et leur aide pendant ce travail. Merci d'avoir égayé mes journées.

Je remercie également du plus profond de mon cœur ma famille pour leur confiance et leur soutien tout au long de ces années. Sans eux, je ne serais jamais arrivée jusqu'ici.

RÉSUMÉ

Le retour du loup dans les Hautes Fagnes soulève de nombreuses questions, notamment quant à son impact sur ses proies. L'objectif de ce travail est de déterminer si le loup a un impact sur les populations de cerf, de chevreuil, de sanglier et de renard dans les Hautes Fagnes. Pour ce faire, les rythmes d'activité des différentes espèces ont été analysés ainsi que les recouvrements entre le rythme d'activité du loup et celui des autres espèces. Les indicateurs d'abondance relative ont également été calculés par année et un modèle d'occupation spatial multi-espèces et multi-saisons a été ajusté sur le jeu de données. Les données proviennent de 11 pièges photographiques en activité de début 2020 à fin 2023 répartis sur une surface de 1300 ha.

L'analyse des rythmes d'activité par saison montre des différences significatives au cours du temps. Cependant, aucune tendance claire ne s'en dégage. Le recouvrement entre le rythme d'activité du loup et des différentes espèces ne permet pas de conclure à une diminution de celui-ci au cours du temps chez les espèces en réponse à la présence du loup. Les indices d'abondance relative restent plutôt stables en ce qui concerne le cerf et le sanglier. Le RAI du chevreuil est quasiment multiplié par deux sur la période d'étude. Le loup et le renard observent une forte augmentation de leur RAI dans des proportions comparables. Concernant le modèle d'occupation, les covariables de détection qui y ont été introduites sont l'effort des pièges photographiques ainsi que la position sur ou en dehors des sentiers. La covariable d'occurrence qui a permis de maximiser la performance du modèle est l'altitude. Les résultats montrent un manque d'ajustement du modèle pour le cerf, le chevreuil et le sanglier tandis que le modèle explique de manière satisfaisante les données concernant le loup et le renard. Les prédictions montrent que l'occurrence des deux espèces augmente au cours du temps, ce qui est en accord avec l'augmentation de leur indice d'abondance. Il est possible qu'une relation de facilitation existe entre le renard et loup, le premier profitant potentiellement des carcasses laissées par le loup. La mise en place d'un réseau de pièges photographiques à plus grande échelle pourrait permettre d'obtenir des résultats plus robustes.

Mots-clés : *Canis lupus*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, modèle d'occupation, pièges photographiques, RAI, rythmes d'activité, *Sus scrofa*, *Vulpes vulpes*.

ABSTRACT

The return of the wolf to the Hautes Fagnes raises many questions, particularly as regards its impact on its prey. The aim of this study is to determine whether the wolf is having an impact on red deer, roe deer, wild boar and red fox populations in the Hautes Fagnes. To do so, the activity patterns of the various species were analyzed, as well as the overlaps between the wolf's activity and those of the other species. Relative abundance index were also calculated by year, and a multi-species, multi-season spatial occupancy model was fitted to the dataset. The data comes from 11 camera traps active from early 2020 to late 2023, spread over an area of 1,300 ha.

Analysis of activity patterns by season shows significant differences over time. However, no clear trend emerges. The overlap between the wolf's activity patterns and those of the different species does not allow us to conclude that there has been a decrease in the activity overlap of these species over time in response to wolf's presence. Relative abundance index remain relatively stable for red deer and wild boar. The RAI for roe deer almost doubled over the study period. For wolf and fox, the RAI has risen sharply in comparable proportions. As regards the occupancy model, the detection covariates introduced were camera trap effort and position on or off trails. The occurrence covariate that maximized the model's performance is elevation. The results show a lack of model fit for red deer, roe deer and wild boar, while the model satisfactorily explains the data for wolf and fox. Predictions show that the occurrence of both species increases over time, which is consistent with the increase in their abundance index. It is possible that a facilitative relationship exists between fox and wolf, with the former potentially benefiting from carcasses left behind by wolf. The implementation of a larger-scale camera trap network could provide more robust results.

Keywords : *Canis lupus*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, occupancy model, camera traps, RAI, activity patterns, *Sus scrofa*, *Vulpes vulpes*.

TABLE DES MATIÈRES

I.	Introduction.....	1
II.	État de l'art.....	2
1.	Description des espèces.....	2
1.1.	Le loup.....	2
1.2.	Le cerf.....	4
1.3.	Le chevreuil.....	5
1.4.	Le sanglier.....	5
1.5.	Le renard.....	6
2.	Impacts de la présence de grands prédateurs.....	7
2.1.	Prédation.....	7
2.2.	Modification des rythmes d'activité.....	8
2.3.	Modification de la taille des groupes.....	8
2.4.	Modification de la répartition spatiale.....	9
2.5.	Augmentation du niveau de vigilance.....	9
2.6.	Paysage de la peur et cascades trophiques.....	10
2.7.	Influence de la présence humaine.....	11
III.	Matériel et méthode.....	13
1.	Présentation de la zone d'étude.....	13
1.1.	Site des Hautes Fagnes.....	13
1.2.	Site de Saint-Michel-Freyr.....	15
2.	Période d'étude.....	17
3.	Installation des pièges photographiques.....	17
4.	Encodage des observations.....	18
5.	Préparation des données.....	18
6.	Analyses des données.....	18
6.1.	Rythmes d'activité des espèces.....	19
6.2.	Recouvrement entre l'activité du loup et des autres espèces.....	20
6.3.	RAI.....	21
6.4.	Occupation.....	22

IV. Résultats	25
1. Rythmes d'activité des espèces	25
1.1. Hautes Fagnes	25
1.2. Comparaison entre les Hautes Fagnes et Saint-Michel-Freyr	30
2. Recouvrement temporel entre l'activité du loup et celle de chaque espèce.....	34
3. RAI	38
4. Occupation	39
V. Discussion	41
1. Rythmes d'activité.....	41
2. Recouvrement	42
3. RAI	43
4. Occupation spatiale.....	43
VI. Description de la contribution personnelle de l'étudiant.....	45
VII. Conclusion et recommandations	46
VIII. Bibliographie	47
IX. Annexes	52

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Fréquence d'occurrence relative des espèces proies dans le régime alimentaire de la meute des Hautes Fagnes (laissées = 105 ; proies = 191). Source : Schockert et al., in prep.	3
Figure 2 : Fréquence d'occurrence des espèces proies dans le régime alimentaire de la meute des Hautes Fagnes en fonction des saisons. Source : Schockert et al., in prep.	3
Figure 3 : Représentation de la zone d'étude située dans les Hautes Fagnes. Source : SPW DEMNA.	13
Figure 4 : Répartition et composition des trois meutes présentes en Wallonie le 18.04.2024. Source : Portail de la biodiversité en Wallonie.	14
Figure 6 : Emplacement des pièges photographiques à Saint-Michel-Freyr.	16
Figure 6 : Emplacement des pièges photographiques dans les Hautes Fagnes.	16
Figure 7 : Rythmes d'activité du cerf par saison et par an.	25
Figure 8 : Rythmes d'activité du chevreuil par saison et par an.	27
Figure 9 : Rythmes d'activité du sanglier par saison et par an.	28
Figure 10 : Rythmes d'activité du renard par année.	29
Figure 11 : Rythmes d'activité du loup par année.	29
Figure 12 : Comparaison entre les rythmes d'activité du cerf dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel Freyr par saison et par an de l'été 2020 au printemps 2022.	30
Figure 13 : Comparaison entre les rythmes d'activité du chevreuil dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel Freyr par saison et par an de l'été 2020 au printemps 2022.	31
Figure 14 : Comparaison entre les rythmes d'activité du sanglier dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel Freyr par saison et par an de l'été 2020 au printemps 2022.	32
Figure 15 : Comparaison entre les rythmes d'activité du renard dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel-Freyr entre l'été 2020 et le printemps 2022. La période 1 s'étend de l'été 2020 au printemps 2021 compris. La période 2 s'étend de l'été 2021 au printemps 2022.	33
Figure 16 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du cerf pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).	34
Figure 17 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du chevreuil pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).	35
Figure 18 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du sanglier pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).	36
Figure 19 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du sanglier pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).	37

Figure 20 : Probabilités d'occurrence du loup lors des hivers 2020 (gauche) et 2023 (droite).	40
Figure 21 : Probabilités d'occurrence du renard lors des hivers 2020 (gauche) et 2023 (droite).	40
Figure 22 : Cartes de la probabilité d'occurrence du loup par saison en 2020 et 2021.	55
Figure 23 : Cartes des probabilités d'occurrence du loup par saison en 2022 et 2023.	56
Figure 24 : Cartes des probabilités d'occurrence du renard par saison en 2020 et 2021.	57
Figure 25 : Cartes des probabilités d'occurrence du renard par saison en 2022 et 2023.	58

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Valeurs du RAI par espèce et par an.....	38
Tableau 2 : WAIC des modèles testés avec différentes covariables d'occurrence.....	39
Tableau 3 : P-valeurs bayésiennes globales (sur l'entièreté de la période d'étude) du modèle le plus performant par espèce.	39
Tableau 4 : P-valeurs relatives aux rythmes d'activité d'une même saison pour le cerf.....	52
Tableau 5 : P-valeurs relatives aux rythmes d'activité d'une même saison pour le chevreuil.	53
Tableau 6 : P-valeurs relatives aux rythmes d'activité d'une même saison pour le sanglier. .	53
Tableau 7 : P-valeurs relatives aux courbes d'activité des deux sites d'étude pour une même période.	54
Tableau 8 : P-valeurs des courbes d'activité utilisées pour calculer le recouvrement le loup.	54

I. INTRODUCTION

Le loup (*Canis lupus*) est une espèce emblématique autrefois présente dans la majeure partie de l'Europe. Son aire de répartition a ensuite été drastiquement réduite au milieu du 20^e siècle. Ce prédateur a cependant fait son retour dans certaines des régions desquelles il avait disparu. En effet, au cours des 50 dernières années, le loup a recolonisé de nombreux espaces, si bien qu'il est actuellement présent dans tous les pays d'Europe continentale (Conseil de l'Europe, 2022). En 2022, l'effectif total au sein de l'Union Européenne a été estimé à 19 000 individus. Aujourd'hui, il s'agit d'une espèce protégée dans la plupart des pays européens (Conseil de l'Europe, 2022). En Belgique, un premier signalement officiel date d'août 2016 pour la Wallonie et janvier 2018 pour la Flandre (Portail de la biodiversité en Wallonie).

Dans ce contexte de retour du loup, des inquiétudes apparaissent et des questions se posent quant à son impact sur les populations de ses proies, y compris les mésocarnivores. Plus particulièrement, les conséquences sur le gibier soulèvent des questionnements car elles sont susceptibles de mener à des ajustements en matière de chasse. Par ailleurs, le loup, de par sa prédation sur le bétail, occasionne des préjudices aux éleveurs. Pour ces différentes raisons, une meilleure compréhension des interactions entre le loup et ses proies est nécessaire.

Le présent travail s'inscrit donc dans ce cadre et a pour objectif principal de déterminer si le loup a un impact sur les populations de ses proies dans les Hautes Fagnes et, le cas échéant, quelle est l'ampleur de cet impact. Pour ce faire, trois axes et leur évolution au cours du temps ont été étudiés, à savoir : les rythmes d'activité des espèces, les indices d'abondance relative et la modélisation de l'occupation spatiale de la zone d'intérêt par les différentes espèces.

Ce travail a été réalisé au sein du Département de l'Étude du milieu naturel et agricole (DEMNA). Les données qui ont été utilisées pour ce travail sont issues de pièges photographiques installés par le DEMNA et en activité de 2020 à 2023 inclus.

II. ÉTAT DE L'ART

1. Description des espèces

1.1. Le loup

A. Régime alimentaire

Le loup est une espèce opportuniste dont le régime alimentaire dépend fortement des proies en présence ainsi que de leur abondance (Schockert et al., 2020). En outre, la période de reproduction des proies a également un impact sur le régime alimentaire du loup. En effet, à la période de mise bas chez les sangliers, les loups vont consommer des marcassins, augmentant ainsi la proportion de sanglier dans leur régime alimentaire à cette période (Anceau et al., 2015). Le loup semble en effet avoir une préférence pour la classe d'âge des juvéniles (Ciucii et al., 2018). La facilité des proies à être capturées, c'est-à-dire leur vulnérabilité, entre également en jeu dans la prédation (Duchamp, 2014). En outre, il existe également des différences en termes de préférence pour les proies entre les meutes (Ciucci et al., 2018 ; Duchamp, 2014) et les saisons (Ciucci et al., 2018). Les techniques d'élevage utilisées influencent également la prédation du loup sur le bétail (Ciucci et al., 2018), et donc son régime alimentaire.

Dans les Fagnes, l'analyse des laissées montre que les trois espèces les plus consommées par le loup sont tout d'abord le chevreuil, suivi par le cerf et le sanglier (Figure 1). La variabilité du régime alimentaire en fonction de la saison se vérifie dans la meute des Hautes Fagnes, avec notamment une diminution de la part de cerf dans le régime alimentaire du printemps à l'hiver (Figure 2).

Proies secondaires : lièvre, rongeurs, quelques oiseaux (grues...), castor, martre

- Capreolus capreolus
- Cervus elaphus
- Sus scrofa
- Myodes glareolus
- Rattus sp.
- Martes martes
- Grus grus
- Ardea cinerea
- Ovis aries
- Lepus europaeus
- Microtus agrestis/sp
- Castor fiber
- Colombus palumbus

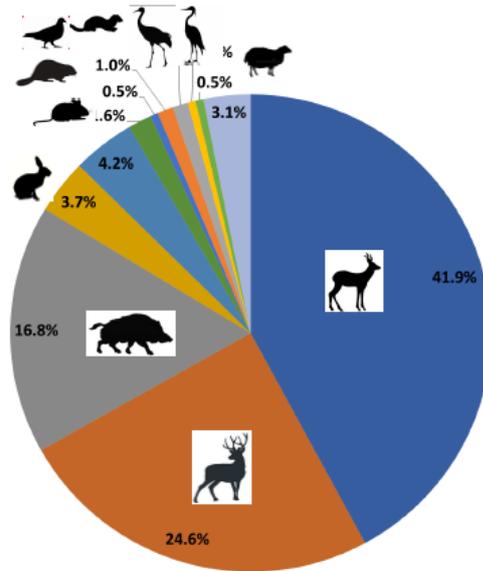


Figure 1 : Fréquence d'occurrence relative des espèces proies dans le régime alimentaire de la meute des Hautes Fagnes (laissées = 105 ; proies = 191). Source : Schockert et al., in prep.

Saisonnalité ($n_{\text{laissées}} = 105$; $n_{\text{proies}} = 191$)

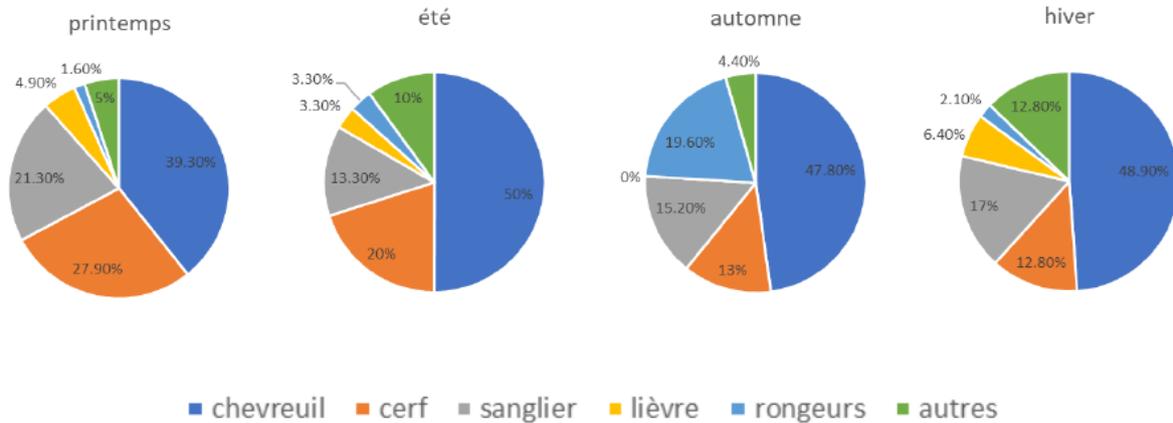


Figure 2 : Fréquence d'occurrence des espèces proies dans le régime alimentaire de la meute des Hautes Fagnes en fonction des saisons. Source : Schockert et al., in prep.

B. Comportement

La colonisation d'un nouveau territoire se fait à partir d'un individu en dispersion qui s'installe dans un territoire. Lorsque cet individu rencontre un autre loup dispersant du sexe opposé, un couple peut se former et par la suite, donner naissance à des louveteaux. Ces derniers vont grandir pour ensuite quitter la meute parentale lorsqu'ils auront entre 1.5 et 3 ans en général. Ils entrent alors à leur tour en phase de dispersion, à la recherche de leur futur territoire. Celui-ci peut être situé dans le voisinage de la meute dont ils sont issus comme à plusieurs centaines de kilomètres de là. La distance qu'ils peuvent parcourir lors de cette phase s'élève à environ 30 km par jour (Réseau loup, 2022).

Il est important de noter que les territoires des meutes ne sont pas utilisés de manière homogène (Anceau et al., 2015 ; Duchamp, 2014). Un territoire ne se résume donc pas simplement à des zones de présence ou d'absence du loup mais plutôt à un ensemble de zones plus ou moins utilisées par le loup.

Les sites de mise à mort utilisés par le loup sont influencés par une diversité de facteurs. Ainsi, Kaufman et al (2007) ont montré que le modèle qui explique le mieux les sites de mise à mort des loups est celui qui prend non seulement en compte les distributions du cerf et du loup mais aussi les variables du paysage, à savoir l'ouverture du milieu, la proximité aux routes et aux rivières ainsi que la pente et la neige. Il s'avère donc que les relations proies-prédateurs sont complexes et dépendent, entre autres, de l'hétérogénéité du paysage.

1.2. Le cerf

Le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) est un mammifère appartenant à la famille des Cervidés (*Cervidae*, Goldfuss, 1820). Il s'agit du plus grand mammifère sauvage présent en Belgique (Portail de la biodiversité en Wallonie).

La taille moyenne du domaine vital natal a été estimée à 5.29 km² dans le sud de la Belgique (Prévot & Licoppe, 2013). Cependant, l'étendue du domaine vital du cerf est dépendante des conditions environnementales : le domaine vital sera d'autant plus grand si la nourriture et le couvert sont peu abondants et mal répartis, et si la quiétude est peu présente (Licoppe et Herman, 2012). Par ailleurs, les domaines vitaux des non-boisés sont de plus petite taille et présentent une variabilité beaucoup moins importante que ceux des cerfs boisés (Licoppe et Herman, 2012). Les mâles subadultes montrent en effet une propension plus importante à la dispersion que les femelles et les juvéniles (Prévot & Licoppe, 2013).

Du côté de la reproduction, la période de rut s'étend de mi-septembre à mi-octobre. La naissance des faons a lieu entre mi-mai et mi-juin. A noter que les biches ne donnent généralement naissance qu'à un seul faon par an (Licoppe, 2023).

En ce qui concerne le comportement social des individus, les cerfs non-boisés (soit les femelles et les faons des deux sexes) s'organisent en trios matriarcaux, qui constituent les cellules de base. Un trio matriarcal se compose d'une biche, de son dague ou de sa bichette (jeune de l'année précédente) et de son faon (jeune de l'année). Ces cellules se regroupent en hardes. Du côté des boisés, ceux-ci se regroupent généralement, même si certains d'entre eux sont solitaires (Licoppe, 2023).

1.3. Le chevreuil

Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est un mammifère appartenant également à la famille des Cervidés (*Cervidae*, Goldfuss, 1820).

Il possède un domaine vital nettement plus petit que celui du cerf. Celui-ci peut varier entre 15 et 30 ha en forêt et s'étendre sur 100 à 150 ha en milieu agricole (OFB, 2022). Le comportement du chevreuil est territorial : au sein du domaine vital, le brocard défend ainsi un territoire de mars à août (Licoppe, 2023). Dans des milieux pauvres comme celui des hauts plateaux ardennais, le chevreuil agrandit son domaine vital au-delà de 100 ha (Licoppe, données non publiées). La période de rut des chevreuils s'étend de mi-juillet à mi-août et les naissances ont lieu aux mois de mai et de juin (OFB, 2022).

Concernant leur organisation sociale, les chevreuils sont solitaires mais peuvent se regrouper en hiver lorsque les ressources alimentaires se font rares. En période de rut, des couples mâles-femelles se forment. Les cellules matriarcales sont composées de la femelle et de ses jeunes de l'année (Licoppe, 2023).

1.4. Le sanglier

Le sanglier (*Sus scrofa*) est un mammifère qui appartient à la famille des Suidés (*Suidae*, Gray, 1821).

Son domaine vital varie en fonction du milieu et de l'individu (OFB, 2022). Pour les laies, il est en moyenne de 500 à 1000 ha tandis que sa taille est en moyenne de 1000 à 2000 ha pour les mâles (OFB, 2022). Cela se vérifie en Wallonie, où le domaine vital des laies a été estimé à 623 ha (Prévoit et Licoppe, 2013). À l'instar du cerf, les juvéniles et les femelles ont moins tendance

à se disperser que les mâles (Prévot et Licoppe, 2013). La reproduction a lieu entre novembre et juin et la naissance des marcassins s'étend de février à octobre (OFB, 2022).

Les sangliers vivent en compagnies, composées de femelles adultes et subadultes et de leurs marcassins. Les mâles subadultes peuvent être observés en groupes tandis que les mâles adultes sont solitaires (Licoppe, 2023).

1.5. Le renard

Le renard (*Vulpes vulpes*) est un mammifère appartenant à la famille des Canidés (*Canidae*, Fischer, 1817).

Il s'agit d'une espèce opportuniste : son régime alimentaire varie selon la disponibilité des ressources. Il peut se nourrir d'aliments d'origine animale comme de végétaux (OFB, s. d.). Concernant la reproduction, le renard s'accouple en janvier ou février et donne naissance à en moyenne 4 à 5 renardeaux au printemps (OFB, s.d.), qui partiront à la recherche d'un nouveau territoire lorsqu'ils seront âgés de minimum cinq mois (ONCFS, 2015). En ce qui concerne son organisation sociale, elle est assez variable : le renard peut être solitaire, comme vivre en couple ou en groupe (OFB, s.d.). Il possède un domaine vital qui peut s'étendre de 50 à plus de 1000 ha pour les milieux les moins productifs (Gilles & Mery, 2017).

2. Impacts de la présence de grands prédateurs

La présence de grands prédateurs tels que le loup peut avoir différentes conséquences pour les espèces avec lesquelles ils cohabitent. Dans cette partie sont repris les principaux impacts pouvant être induits par les grands prédateurs.

2.1. Prédation

L'impact le plus direct de la présence de grands prédateurs tels que le loup sur les populations d'ongulés est la prédation. L'intensité de celle-ci est influencée par différents facteurs. Parmi eux se trouve la taille des meutes. En effet, il s'avère que les meutes de plus grande taille montrent une préférence pour les proies de plus grande taille par rapport aux meutes plus petites (Jedrzejewski et al., 2002).

Cependant, la pression de prédation peut également agir en combinaison avec des facteurs externes tels que les conditions météorologiques. Ainsi, la présence d'une couverture neigeuse semble avoir un réel impact sur la façon dont la prédation du loup va s'exercer sur ses proies (Anceau et al., 2015 ; Huggard, 1993 ; Jedrzejewski et al., 2002). De fait, une étude menée en France a montré que la survie des chevreuils était similaire en présence et en absence du loup lorsque l'hiver n'était pas rigoureux, tandis que, lors des années où l'enneigement était conséquent, la mortalité des chevreuils était bien plus importante dans le site occupé par le loup (Anceau et al., 2015). Huggard (1993) a également constaté que les wapitis (*Cervus elaphus canadensis*) étaient davantage touchés par la prédation du loup en présence de neige. Pareillement, une augmentation du taux de mortalité chez les cerfs avec la profondeur de la couverture neigeuse a également été mise en évidence en Pologne (Jedrzejewski et al., 2002). Cela pourrait s'expliquer par le fait que le déplacement des ongulés est rendu difficile par la neige profonde (Kauffmann et al., 2007). Dans l'étude menée en Pologne, la condition des juvéniles s'est avérée plus faible à la fin de l'hiver, allant de pair avec l'augmentation des proies tuées par le loup, ce qui peut également expliquer la prédation accrue (Jedrzejewski et al., 2002). Cependant, le taux de mortalité des sangliers n'était lui pas influencé par la présence de neige (Jedzerewski et al., 2002).

Néanmoins, il est important de ne pas surestimer l'impact de la présence du loup sur le taux de croissance des populations. Il existe en effet deux types de mortalité. La première est dite additive et touche des individus qui auraient pu contribuer à la croissance de la population s'ils n'avaient pas été tués, comme des femelles adultes. La seconde est dite compensatoire et concerne des individus destinés à mourir d'autres causes, comme des individus affaiblis (Duchamp, 2014).

2.2. Modification des rythmes d'activité

En réponse à la présence de prédateurs, les espèces peuvent également modifier leur rythme d'activité. L'évitement temporel a déjà été observé à plusieurs reprises. C'est le cas du daim européen dont le recouvrement avec l'activité du loup diminue dans les zones de forte activité du loup (Rossa et al., 2021).

La présence de prédateurs peut également induire des réponses au risque de prédation différentes selon le sexe, augmentant ainsi l'hétérogénéité dans les rythmes d'activité au sein de la population (Crawford et al., 2021).

Dans une étude concernant la prédation du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) par le coyote (*Canis latrans*), Crawford et al. (2021) ont ainsi montré que les rythmes d'activité des groupes des mâles, des femelles et des groupes contenant au moins un faon, pris deux à deux, montraient tous un recouvrement plus faible en présence du prédateur. Par ailleurs, l'analyse des recouvrements entre l'activité d'un même groupe dans les deux zones (risque de prédation élevé et faible) a mis en évidence une activité journalière diurne plus prononcée en présence du prédateur pour les groupes contenant un faon, tandis que les mâles et les femelles ont, au contraire, une activité diurne plus importante lorsqu'ils ne sont pas soumis au risque de prédation. Bien que le résultat concernant les mâles et les femelles puisse sembler contre-intuitifs, Crawford et al. (2021) ont suggéré une explication intéressante : les adultes soumis au risque de prédation se sentiraient plus vulnérables pendant la journée, même si l'activité du coyote y est moins importante.

2.3. Modification de la taille des groupes

La modification de la taille des groupes formés par les proies en réponse à la présence d'un prédateur peut prendre deux formes : l'augmentation ou, au contraire, la diminution du nombre d'individus par groupe.

La première stratégie est appelée effet de dilution et désigne le regroupement qui peut avoir lieu chez certains individus face à la prédation. Ce phénomène est mis en place car il diminue la probabilité de chaque individu du groupe d'être tué par ses prédateurs. Par ailleurs, plus il y a d'individus en état de vigilance, plus les chances de repérer le prédateur sont élevées (Réseau Herbivorie, 2008 cité par Ailloud, 2012). Le regroupement des individus permet également que le comportement de vigilance individuel requis pour repérer un prédateur soit réduit (Pulliam & Caraco, 1984 cité par Hebblewhite & Pletscher, 2002). L'inconvénient de cet effet de dilution est que, du fait de ce regroupement, moins de ressources par individu sont disponibles (Réseau Herbivorie, 2008 cité par Ailloud, 2012).

Cependant, la stratégie opposée, à savoir la formation de groupes de plus petite taille, est également possible. En réalité, les deux stratégies peuvent coexister en même temps. Ainsi, il a été observé que des wapitis adoptaient les deux stratégies face à la prédation du loup : soit les individus formaient des grands groupes (effet de dilution), soit ils s'organisaient au contraire en petits groupes, dont les risques de rencontrer des loups étaient moins élevés (Hebblewhite & Pletscher, 2002).

Dans cette étude, il est apparu que le risque de prédation individuel était le plus élevé dans les groupes comportant entre 13 et 30 wapitis, tandis qu'il était plus faible dans les plus grands et les plus petits groupes. Les groupes de taille intermédiaire sembleraient donc les plus vulnérables face à la prédation du loup (Hebblewhite & Pletscher, 2002).

Par ailleurs, une relation linéaire existe entre la taille des groupes et la densité de wapitis (Hebblewhite & Pletscher, 2002) : plus la densité est importante, plus la taille moyenne des groupes et leur nombre augmentent.

2.4. Modification de la répartition spatiale

La présence de prédateurs peut également être à l'origine de modifications dans la distribution des autres espèces. Ce phénomène a déjà été observé chez le renard en réponse à la réintroduction du lynx ibérique : le mésocarnivore a davantage été observé en dehors de la zone occupée par le lynx qu'à l'intérieur de celle-ci (Jiménez et al., 2019). De plus, la populations de lapins de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), qui étaient en déclin, a continué à diminuer dans les zones dépourvues de lynx et s'est stabilisée ou a augmenté dans les zones occupées par ce dernier après sa réintroduction (Jimenez et al., 2019).

2.5. Augmentation du niveau de vigilance

La présence de grands prédateurs peut également induire diverses modifications de comportement chez les proies. Ces dernières peuvent par exemple augmenter leur niveau de vigilance. C'est ce qui a été observé par Anceau et al. (2015), en France, où les niveaux de vigilance des populations de chamois et mouflons étaient plus élevés en présence d'une meute établie depuis plusieurs années que lorsque le risque de prédation était faible (visite de un ou deux loups). Laundré et al. (2001) ont par ailleurs mis en évidence un niveau de vigilance plus élevé chez les femelles wapitis sans petit après la réintroduction du loup dans le parc du Yellowstone comparé à celles qui ne vivaient pas en présence du prédateur. Cette augmentation de la vigilance après la réintroduction du loup était encore plus marquée pour les femelles possédant un jeune. Plusieurs études ont démontré que cet effet était associé à une diminution du temps passé dans la recherche de nourriture, ce qui représente un coût pour les individus (Laundré et al., 2001 ; Winnie & Creel, 2007). C'est pourquoi l'augmentation

de la vigilance ne s'observe pas dans tous les cas : certains individus, notamment les plus faibles, ne peuvent pas se permettre de supporter le coût qui y est associé (Winnie & Creel, 2007). Par ailleurs, des niveaux de vigilance plus importants peuvent être observés chez des individus soumis de manière intermittente à la prédation du loup par rapport à ceux qui y sont soumis fréquemment (Creel et al., 2008). Cela s'explique grâce à l'*hypothèse d'allocation du risque* (Lima & Bednekoff, 1999). Selon cette hypothèse, les comportements anti-prédateurs sont étroitement liés à la manière dont le risque de prédation varie au cours du temps. Il est attendu que les comportements anti-prédateurs soient à leur niveau le plus élevé lors des périodes de haut risque brèves et peu fréquentes et que le temps alloué à l'alimentation soit plus important lors des périodes de faible risque. Cependant, lorsque les périodes de haut risque surviennent plus fréquemment et sont plus longues, l'hypothèse d'allocation du risque prédit une diminution de ces comportements anti-prédateurs en raison de la nécessité qu'ont les individus de satisfaire leurs besoins énergétiques (Lima & Bednekoff, 1999).

2.6. Paysage de la peur et cascades trophiques

Tous les impacts de la présence de grands prédateurs évoqués précédemment sont alimentés par la crainte de ceux-ci et s'inscrivent donc dans un concept plus large, celui de paysage de la peur. Bleicher (2017) définit le paysage de la peur comme une "mesure à court terme de la manière dont un animal perçoit son environnement basée sur l'analyse coût-bénéfice du compromis entre nourriture et sécurité associé à la recherche de nourriture dans des zones spécifiques de l'habitat dont il dispose". Il s'agit d'une représentation des niveaux de peur associés au risque de prédation dans l'espace utilisé par les proies (Laundré et al., 2010).

Différents facteurs jouent un rôle dans le paysage de la peur d'un individu ou d'une population. Parmi eux se trouve le risque de prédation (Bleicher, 2017). Celui-ci dépend des caractéristiques du paysage (Gervasi et al., 2013) et peut être influencé par le caractère ouvert ou fermé du paysage ou encore par l'altitude (Lyhne, 2021). Ainsi, les milieux ouverts présenteraient un risque de prédation par le loup plus élevé que les milieux fermés (Creel et al., 2005 ; Gervasi et al., 2013).

Par ailleurs, les conditions environnementales peuvent également influencer le paysage de la peur. En effet, des événements tels que des sécheresses ou la présence de maladies peuvent, de par le stress qu'ils occasionnent chez les individus, pousser ces derniers à prendre des risques plus importants pour se nourrir (Bleicher, 2017). En outre, le fitness et les comportements qui y sont liés ont également leur importance. En effet, le besoin en ressources ainsi que les risques que sont prêts à prendre les individus sont influencés par le soin aux jeunes et la compétition pour un partenaire (Bleicher, 2017). Par ailleurs, la compétition interspécifique a elle aussi un impact sur le paysage de la peur : les espèces les moins compétitrices vont avoir tendance à prendre plus de risques pour se nourrir (Bleicher, 2017). Ainsi, le paysage de la peur d'une population n'est pas identique à celui de cette même

population selon qu'elle soit ou non en présence d'une ou plusieurs autres populations avec lesquelles elle est en compétition pour les mêmes ressources (Bleicher, 2017). C'est le cas chez nous entre le chevreuil et le cerf (Richard et al., 2010). Enfin, le paysage de la peur des populations est également influencé par le passé évolutif des espèces du système proie-prédateurs, qui a un pouvoir sur la perception du risque par les proies (Bleicher, 2017).

Ce concept permet en outre d'expliquer des phénomènes tels que les cascades trophiques (Laundré et al., 2010). Les cascades trophiques désignent les « interactions indirectes entre espèces qui prennent leur origine chez les prédateurs et se propagent vers le bas à travers les réseaux trophiques » (Ripple et al., 2016). En effet, dans un contexte de paysage de la peur, les conséquences peuvent se répercuter sur les chaînes trophiques inférieures, jusqu'à modifier la production primaire, cette dernière dépendant en effet de la présence et de l'abondance des herbivores (Lyhne, 2021). La peur induite par un prédateur peut donc modifier le paysage.

Les concepts de paysage de la peur et de cascade trophique sont très bien illustrés par l'étude de Suraci et al. (2016), dans laquelle un paysage de la peur a été recréé dans un environnement où vivait le raton laveur, en diffusant des enregistrements vocaux de prédateurs et de non prédateurs. Il en a résulté que les enregistrements de prédateurs réduisaient le temps passé par les rats laveurs à la recherche de nourriture. Suite à la diffusion d'enregistrements courts de 10 sec, les rats laveurs quittaient la zone intertidale dans laquelle ils étaient en train de rechercher de la nourriture ou augmentaient leur vigilance au détriment de la recherche de nourriture. Lorsque les vocalisations étaient diffusées sur une durée d'un mois, des conséquences ont également été observées : les rats exposés aux vocalisations de prédateurs ont passé moins de temps dans la zone intertidale que ceux étant exposés aux vocalisations de non-prédateurs. Par ailleurs, lorsqu'ils se rendaient dans cette zone, ils ont consacré moins de temps à chercher de la nourriture. Il en a résulté un effet en cascade : une augmentation de certaines de leurs proies a été observée, de même qu'une diminution d'une proie de leur proie. Ainsi, une cascade trophique peut être engendrée par la seule crainte des prédateurs (Suraci et al., 2016).

2.7. Influence de la présence humaine

Les perturbations dues à la présence humaine ont également un rôle dans toute une série d'éléments liés aux relations proies-prédateurs. Ainsi, elles peuvent influencer la sélection de l'habitat (Theuerkauf & Rouys, 2008) et le comportement des proies face aux prédateurs (Ciuti et al., 2012).

Parmi les conséquences des activités humaines se trouve la modification des rythmes d'activité des animaux. Ainsi, il a été démontré que l'activité nocturne des mammifères

augmente avec l'activité humaine (Gaynor et al., 2018), notamment celle des loups (Sunde et al., 2024).

Le réseau routier influence également la distribution des espèces. Par exemple, dans un territoire danois soumis à la prédation du loup, la distance à la route la plus proche faisait partie des facteurs permettant d'expliquer au mieux les observations de cerfs, dont le nombre augmentait avec cette distance (Lyhne, 2021). La chasse fait également partie des activités humaines perturbant la faune. Elle peut même avoir un impact plus important sur les densités d'ongulés sauvages que la présence de grands carnivores (Van Beeck Calkoen et al., 2023).

Par ailleurs, il ne faut pas considérer la présence humaine comme un facteur qui s'ajoute simplement à la prédation exercée par les grands prédateurs mais plutôt comme deux éléments qui agissent en interaction l'un avec l'autre. Ainsi, les activités humaines peuvent entrer en conflit avec l'action des grands carnivores. Il s'avère d'ailleurs que le rôle écologique des grands prédateurs est souvent amoindri par les activités humaines (Kuijper et al., 2016). Par exemple, il a été constaté que ces derniers exercent une pression moins importante sur les populations de cerfs lorsque les activités humaines d'utilisation du sol sont plus prononcées (Van Beeck Calkoen et al., 2023).

III. MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. Présentation de la zone d'étude

Les deux sites sont situés en Wallonie dans les régions comparables au niveau climatique (Haute et Moyenne Ardenne). Ils présentent tous les deux des populations de cerfs, chevreuils et sangliers.

1.1. Site des Hautes Fagnes

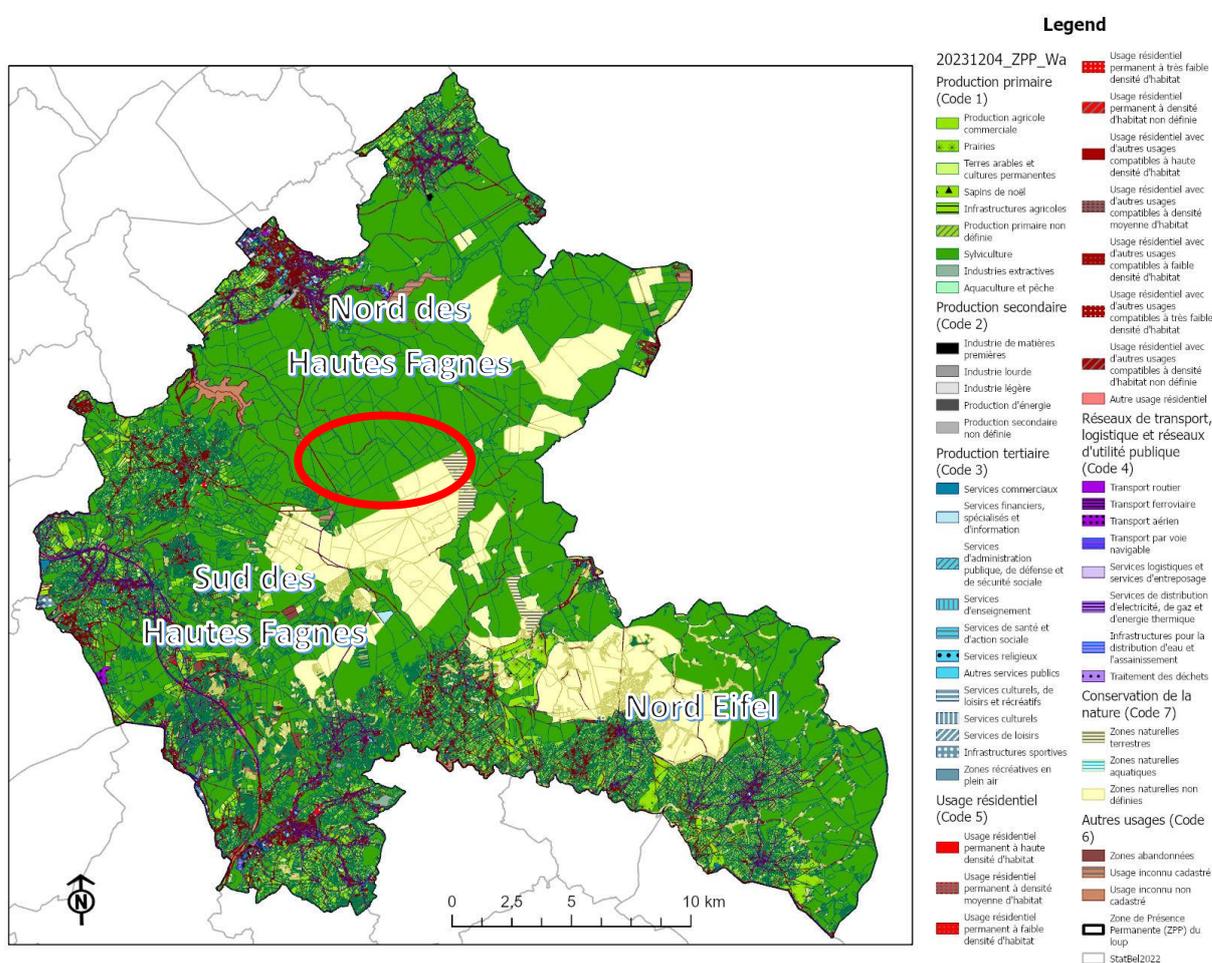


Figure 3 : Représentation de la zone d'étude située dans les Hautes Fagnes. Source : SPW DEMNA.

Dans la zone des Hautes Fagnes, la première observation de loup depuis sa réapparition en Europe remonte à juin 2018. Il s'agissait d'un mâle de lignée germano-polonaise, nommé "Akela" (Schockert et al., 2020). Il est à l'origine de la meute du Nord des Hautes-Fagnes suite à l'arrivée en décembre 2020 d'une louve dispersante de lignée germano-polonaise elle aussi.

Le couple de la meute du Nord des Hautes Fagnes, composé d'Akela et Maxima, a donné naissance à une première portée en 2021. Celle-ci comportait au minimum quatre louveteaux. En 2022, le couple a eu une seconde portée de cinq louveteaux mâles, dont un fût tué lors d'une collision avec une voiture. Une troisième portée a ensuite vu le jour en 2023, composée de deux mâles et trois femelles. Enfin, le 27 mars 2024, la louve Maxima a été retrouvée sans vie. Elle est probablement morte d'une collision avec une voiture (Portail de la biodiversité en Wallonie). Les jeunes des différentes portées dispersent à l'âge subadulte pour créer leur propre territoire. Ainsi, deux nouveaux territoires sont créés à proximité avec des jeunes de 2021 de la meute du Nord des Hautes Fagnes comme reproducteurs. Les autres jeunes sont soit morts (notamment un individu écrasé en Normandie), soit établis à bonne distance (Rhénanie du Nord).

À ce jour, trois territoires de loups sont contigus au sein d'une seule zone de présence permanente (ZPP) : la meute du Nord des Hautes Fagnes, celle du Sud des Hautes Fagnes et celle du Nord Eifel (Portail de la biodiversité en Wallonie). Les trois territoires ainsi que la localisation de la zone d'étude sont représentés sur la figure 3. La composition des trois meutes et leur localisation sont visibles sur la figure 4.

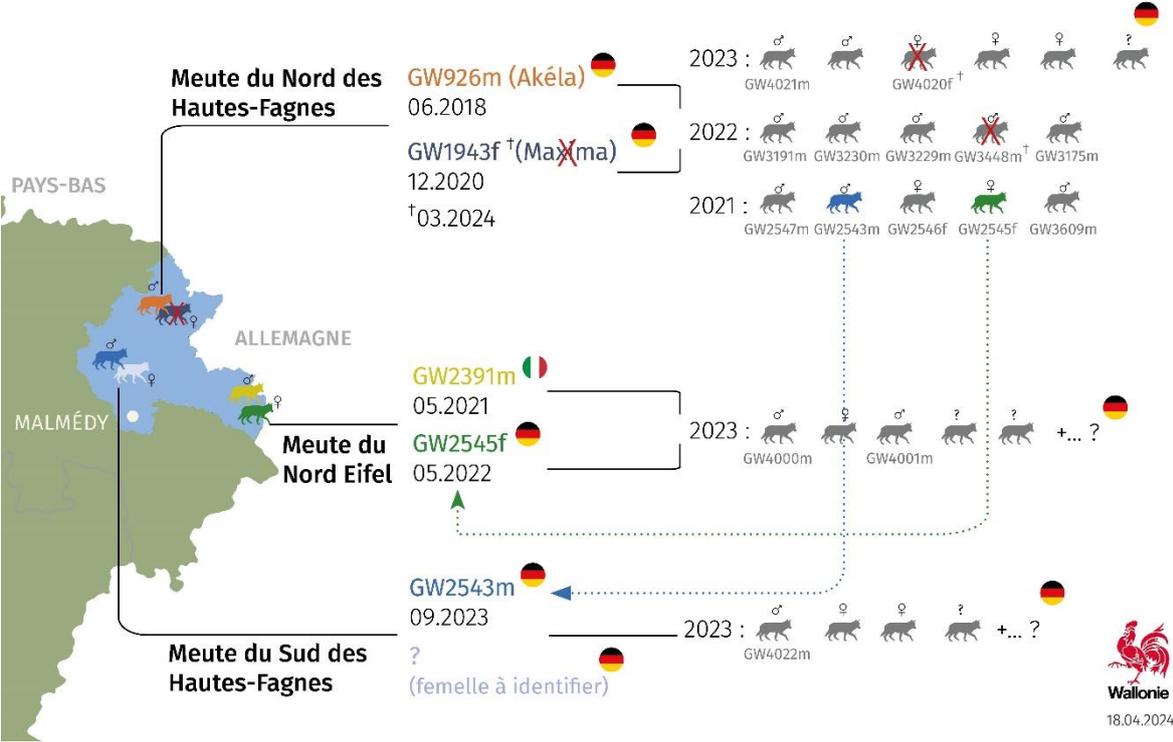


Figure 4 : Répartition et composition des trois meutes présentes en Wallonie le 18.04.2024. Source : Portail de la biodiversité en Wallonie.

Concernant les activités humaines, il est important de mentionner que la zone d'étude est une zone soumise à la chasse, à l'exception des réserves naturelles. Ainsi, le cerf, le chevreuil et le sanglier y sont chassés (Portail de la biodiversité en Wallonie). Par ailleurs, des sentiers de randonnée sont présents sur le site, rendu assez touristique par la proximité des réserves naturelles et la présence de neige en hiver.

La zone d'étude de 1300 ha (Figure 5) est située au cœur du territoire du nord des Hautes Fagnes, soit le secteur ayant connu le plus long historique de présence du loup.

1.2. Site de Saint-Michel-Freyr

En parallèle, une seconde zone d'étude a été définie, à des fins de comparaisons. Elle est située à Saint-Michel Freyr. Cette zone d'étude de 2500 ha diffère de la première par son milieu, une proportion plus importante de peuplements feuillus, et par l'absence de loups qui y sont installés durablement. Les densités de grands gibiers y sont plus importantes, en particulier celle de sangliers (Figure 6).

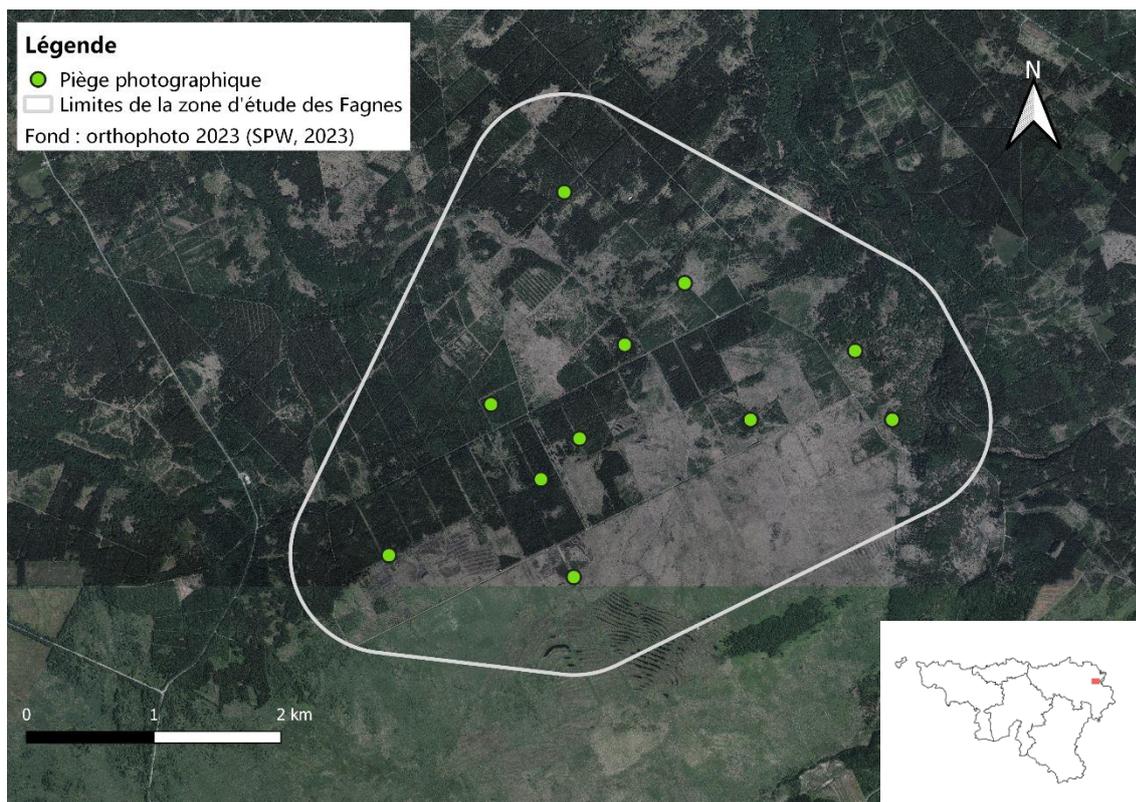


Figure 6 : Emplacement des pièges photographiques dans les Hauts Fagnes.

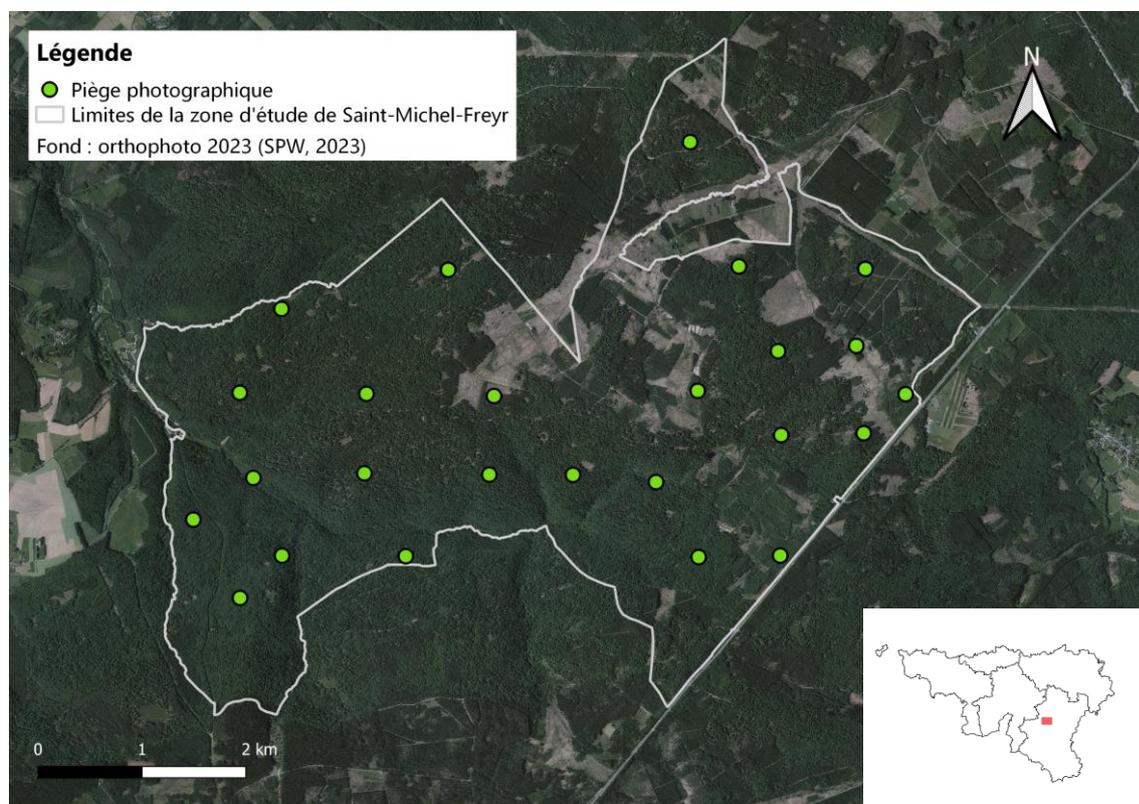


Figure 6 : Emplacement des pièges photographiques à Saint-Michel-Freyr.

2. Période d'étude

Dans les Hautes Fagnes, la période d'étude s'étend de janvier 2020 au premier janvier 2024. Pour le site de Saint-Michel Freyr, les analyses seront restreintes à la période située entre le 15 juin 2020 et le 12 juin 2022 car il s'agit de la période pendant laquelle toute une série de pièges photographiques ont été maintenus au même emplacement. En dehors de cette période, les pièges ont été régulièrement déplacés : inclure ces données dans les analyses apporterait un biais considérable. C'est pourquoi il a été décidé de ne travailler qu'avec les caméras ayant fonctionné de manière presque continue au même emplacement. Une courte interruption dans la collecte des données par ces caméras est néanmoins à noter pendant l'automne 2021, ce qui explique l'absence d'analyses relatives à l'automne 2021.

3. Installation des pièges photographiques

Dans les Hautes-Fagnes, les pièges photographiques ont été installés par des membres du DEMNA au cours de la période d'étude et ont été disposés à des emplacements constituant des endroits de passage pour la faune. Il ne s'agit donc pas d'un échantillonnage aléatoire mais d'une disposition visant à maximiser les observations de faune, et notamment de loups, contrairement au réseau de caméras de Saint-Michel-Freyr. La disposition des pièges photographiques dans les deux sites est visible sur les figures 5 et 6. Les marques et modèles utilisés sont les suivants : Dörr, Reconix Hyper Fire HD, Maginon WK-4hdw, Bushnell 24 MP Prime Low Glow (Herman, communication personnelle).

4. Encodage des observations

L'encodage des observations a été réalisé à l'aide de la plateforme Agouti (Wageningen University & INBO, 2023). Les observations étant espacées dans le temps de moins de deux minutes (valeur par défaut) sont automatiquement rassemblées sur la plateforme, et leur est assigné un seul "timestamp", celui de la première observation.

Pour chaque observation, l'espèce, le sexe, le stade (juvénile, subadulte et adulte) et le nombre d'individus ont été identifiés si possible et encodés. Lorsqu'il n'a pas été réalisable de déterminer un de ces trois niveaux, ce dernier a été marqué comme "inconnu". La qualité des images ainsi que les conditions climatiques (notamment la brume) présentes dans les Hautes Fagnes ont parfois rendu l'identification de l'espèce, du stade ou du sexe impossible. La date de l'observation ainsi que l'identité de la personne qui a effectué l'identification ont également été enregistrées. À chaque observation ont été associés la localisation de la caméra, ses coordonnées géographiques ainsi que le déploiement auquel elle appartient.

5. Préparation des données

Il a été constaté que l'emplacement de certaines observations était erroné. Cela a été corrigé. Par ailleurs, les observations ont été encodées dans deux fuseaux horaires différents : UTC et UTC+1. Une conversion de l'ensemble du jeu de données dans le fuseau horaire UTC a donc été effectuée avant l'analyse des données.

Dans les 11 emplacements qui ont fait l'objet du nettoyage de données, il a été constaté que certains pièges photographiques avaient été déplacés au cours de leur période d'activité. Lorsque ce déplacement était minime (quelques mètres) et sans changement drastique de la nature du milieu (ouvert ou fermé), les données ont été laissées en l'état. Quand l'emplacement du piège photographique était complètement différent et passait d'un milieu fermé à ouvert ou inversement, les données concernées ont été supprimées du jeu de données. Certaines aberrations temporelles ont été observées et ont été corrigées.

6. Analyses des données

Les analyses statistiques ont été menées à l'aide de la version 4.3.2 du logiciel R (R Core Team, 2023). Les analyses relatives au site situé dans les Hautes Fagnes concernent une série de 11 pièges photographiques en fonction entre 2020 et 2024. En ce qui concerne les analyses à Saint-Michel Freyr, elles portent sur une série de 25 caméras en fonction entre juin 2020 et juin 2022.

6.1. Rythmes d'activité des espèces

L'analyse des rythmes d'activité des différentes espèces a été réalisée au moyen du package `activity` de R (Rowcliffe et al., 2014). Conformément à ce qui est fortement préconisé par Peral et al. (2022), l'analyse des rythmes d'activité a été réalisée sur le jeu de données brutes, et non sur un jeu d'observations indépendantes. L'application d'un temps d'indépendance sur les données entraîne en effet une perte de données et peut mener à des résultats différents, particulièrement lorsque peu de données sont disponibles pour une espèce (Peral et al., 2022).

Afin de produire les courbes d'activité, les heures des observations ont tout d'abord été transformées en radians. Cette transformation a été réalisée selon la méthode nommée "average anchoring method". Cette méthode se base sur l'ajustement des données par rapport à des points d'ancrage, plus précisément par rapport à leur moyenne (Vazquez et al., 2019). Dans le cas présent, les points d'ancrage sont les heures de lever et de coucher du soleil. Une moyenne de celles-ci est donc calculée sur base des heures de lever et de coucher de soleil des observations. Cette transformation permet de prendre en compte la variation de la longueur du jour au cours de la période d'étude et est préconisée lorsque la latitude dépasse 20° (Vazquez et al., 2019).

Après cette transformation, des fonctions de densité à noyau (kernel density functions) ont été ajustées à partir des données au moyen de la fonction `fitact()` du package `Activity`. Ces fonctions ont été générées avec 1000 bootstraps. Des graphiques ont ensuite été produits sur base de ces fonctions de densité. Ils représentent des distributions de probabilité d'activité.

Pour l'analyse des rythmes d'activité, chaque année a été divisée en quatre périodes : janvier à mars (hiver), avril à juin (printemps), juillet à septembre (été) et octobre à décembre (automne). Les courbes des mêmes saisons ont ensuite été placées sur le même graphique, afin de pouvoir comparer l'évolution des rythmes d'activité des espèces au cours du temps à la même période de l'année. Cependant, ces analyses par saison n'ont pas été réalisées pour le loup et le renard car ces deux espèces présentaient un nombre d'observations par saison très faible, diminuant ainsi leur fiabilité. Pour ces espèces, les données ont donc été regroupées sur des périodes de un an.

La fonction `compareCkern()` prise en compte par le package `Activity` a ensuite été utilisée pour calculer des p-valeurs correspondants à la probabilité que deux courbes d'activité soient originaires de la même distribution (Rowcliffe et al., 2023). Ce test a été réalisé avec 1000 itérations bootstraps.

6.2. Recouvrement entre l'activité du loup et des autres espèces

Le recouvrement entre l'activité du loup et de chacune des autres espèces d'intérêt a été analysé. Pour ce faire, le coefficient de recouvrement (Δ) a été calculé au moyen du package `Overlap` (Meredith & Ridout, 2024). Il correspond à l'aire commune entre deux courbes de densité (Meredith & Ridout, 2024) et est compris entre 0 et 1. $\Delta = 0$ correspond à un chevauchement nul entre les activités des deux espèces tandis qu'un coefficient de recouvrement égal à 1 survient lorsque les deux espèces ont des schémas d'activités similaires.

Le coefficient de recouvrement est défini par la formule suivante :

$$\Delta(f, g) = \int \min\{f(x), g(x)\} dx,$$

où $f(x)$ et $g(x)$ sont les courbes de densité (Meredith & Ridout, 2024).

Cependant, ne connaissant pas les densités de distributions réelles mais possédant des échantillons de celles-ci, le coefficient de recouvrement Δ a été estimé au moyen d'estimateurs (Meredith & Ridout, 2024). Comme recommandé par Meredith & Ridout (2024), l'estimateur Dhat 4 ($\hat{\Delta}_4$) a été utilisé lorsque le plus petit des deux échantillons comportait plus de 75 observations tandis que l'estimateur Dhat 1 ($\hat{\Delta}_1$) a été utilisé dans les autres cas. $\hat{\Delta}_1$ et $\hat{\Delta}_4$ sont définis par les formules suivantes :

$$\hat{\Delta}_1 = \int_0^1 \min\{\hat{f}(t), \hat{g}(t)\} dt$$

$$\hat{\Delta}_4 = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \min \left\{ 1, \frac{\hat{g}(x_i)}{\hat{f}(x_i)} \right\} + \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \min \left\{ 1, \frac{\hat{f}(y_j)}{\hat{g}(y_j)} \right\} \right)$$

où $f(x)$ et $g(x)$ sont les fonctions de densité de probabilités, n le nombre d'observations de l'espèce 1, m le nombre d'observations de l'espèce 2, et x_1, \dots, x_n et y_1, \dots, y_m sont les deux séries de temps des échantillons (Ridout & Linkie, 2009).

Les intervalles de confiance (à 95%) correspondants ont également été calculés, sur base de 1000 échantillons bootstraps. De plus, les p-valeurs correspondantes ont également été calculées à l'aide du test `compareKern` (1000 échantillons bootstraps).

6.3. RAI

L'indicateur d'abondance relative (Relative Abundance Index ou RAI) a été calculé comme étant le rapport entre le nombre d'événements indépendants et le nombre de caméras jours (Lhoest & Fonteyn, 2023). Deux événements sont considérés comme indépendants lorsqu'ils sont espacés d'un laps de temps minimum, appelé temps d'indépendance. Ce temps d'indépendance a été fixé arbitrairement à 15 minutes dans le cadre de ce travail (de Harlez de Deulin, 2023).

Pour calculer le nombre de caméras-jours, les dates de début et de fin de déploiement ont été utilisées. Cependant, des incohérences concernant ces dates ont été constatées. En effet, il s'avère que les dates de certains déploiements se chevauchent : ainsi, certains commencent à une date située dans la période d'un autre déploiement. Ces anomalies sont peut-être dues à des erreurs lors du chargement des données. Ne disposant pas d'autre moyen de connaître les moments pendant lesquels les caméras étaient actives ou non et étant donné le fait que, dans la plupart des cas, elles n'étaient hors fonction que pour des courtes durées, les dates de début et de fin des déploiements ont tout de même été utilisées pour calculer le nombre de caméras-jours, en considérant le fait qu'il se peut que ce dernier soit par conséquent légèrement surestimé.

6.4. Occupation

La modélisation de l'occupation des espèces a été réalisée au moyen du package `spOccupancy` (Doser et al., 2022a). Le modèle qui a été utilisé est un modèle spatial multi espèces et multi saisons.

A. Transformation des données en matrice de présence/absence

Les modèles d'occupation nécessitent que les données y soient introduites sous forme de matrice de présence/absence. Dans une telle matrice, la valeur de 1 est attribuée lorsque l'espèce est détectée et la valeur de 0 dans le cas contraire. Dans les modèles d'occupation, la présence d'une espèce est évaluée à chaque site lors d'une période déterminée. Plusieurs relevés peuvent être réalisés durant cette période, constituant alors des réplifications. À chaque relevé, appelé « occasion d'échantillonnage », est associée une valeur de détection (1) ou de non-détection (0) de l'espèce. Dans le cas de données provenant de pièges photographiques, la présence/absence des espèces est évaluée de manière continue ou presque continue. Il est alors nécessaire de fixer la durée d'une « occasion d'échantillonnage », également appelée fenêtre de détection. Il a été décidé de regrouper les données sur plusieurs jours car cela permet de réduire l'hétérogénéité des données (Tobler et al., 2015). La durée d'une occasion d'échantillonnage a été fixée à sept jours. Il s'agit d'une fenêtre de détection communément utilisée dans la littérature (Goldstein et al., 2024). Ainsi, les données ont été agrégées par semaine, la semaine 1 commençant le premier dimanche de l'année.

Les quatre années d'échantillonnage ont été divisées en 16 périodes de 13 semaines. Chaque année comporte donc quatre périodes, qui s'apparentent aux quatre saisons. Chaque période étant constituée de 13 semaines et une occasion d'échantillonnage correspondant à une semaine, cela signifie que chaque période possède 13 réplifications.

Dans le cas d'un modèle multi espèces et multi saisons, la matrice de détection comprend 4 dimensions. La première dimension correspond au nombre d'espèces, la deuxième au nombre de sites, la troisième au nombre de saisons et la quatrième au nombre de réplifications. Ainsi, dans le cas présent, la matrice de détection est une matrice de dimensions $5 \times 11 \times 16 \times 13$.

B. Choix des covariables

Il existe deux types de variables : les covariables relatives à la détection et celles expliquant l'occurrence des espèces. Deux covariables de détection ont été introduites dans le modèle. La première est l'effort des pièges photographiques. Certaines semaines présentent en effet un effort d'échantillonnage inférieur à sept jours, car les caméras n'ont pas été actives tous

les jours, notamment lors du changement des cartes SD. L'effort d'échantillonnage n'est donc pas équivalent pour toutes les semaines, ce qui influence la probabilité de détection des espèces. C'est pourquoi l'effort a été ajouté comme variable du modèle, sous la forme d'une matrice à 3 dimensions (nombre de sites*nombre de périodes*nombre de répliques). La seconde covariable de détection qui a été utilisée est l'emplacement de la caméra sur ou en dehors d'un sentier car il se peut que les espèces montrent une préférence ou un évitement des sentiers (Tobler et al., 2015).

Concernant les variables d'occurrence, plusieurs ont été introduites dans le modèle à tour de rôle et leur WAIC (Widely Applicable Information Criterion) (Watanabe, 2010) a été comparé. Il s'agit d'un critère recommandé dans le cas des modèles d'occupation (Doser et al., 2022a). Il permet de comparer la performance de différents modèles : plus le WAIC est faible, plus le modèle est performant (Doser et al., 2022b). Pour obtenir le modèle le plus performant, les covariables permettant de réduire le WAIC ont été identifiées puis testées ensemble, et les meilleurs résultats ont été conservés.

Les différentes variables d'occurrence qui ont été testées dans le modèle sont le pourcentage de forêt à partir du masque forestier (Forestimator), l'altitude (Forestimator) et la pente (WalonMap). L'effet de la saison (au nombre de 16) a également été introduit. Les 16 saisons étudiées ont donc été numérotées de 1 à 16 et introduites dans le modèle.

C. Ajout des coordonnées spatiales

Le modèle choisi étant un modèle spatial, il est nécessaire d'y introduire les coordonnées spatiales des pièges photographiques. Ces coordonnées ont dû être converties en coordonnées projetées x et y avant de les introduire dans le modèle.

D. Modèle

La matrice de détection, les différentes variables ainsi que les coordonnées spatiales ont été rassemblées en un seul objet, qui a été introduit dans le modèle. La fonction `stMsPGOcc()` permettant d'ajuster un modèle spatial multi-espèces et multi-saisons prenant en compte les corrélations entre espèces a été appliquée sur cet objet. Ce modèle repose sur un processus gaussien des plus proches voisins (Doser et al., 2024). Par ailleurs, le modèle utilise des variables latentes Polya-Gamma et est ajusté à l'aide de la méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (Doser et al., 2024).

E. Prédiction

Pour prédire les valeurs de l'occupation à de nouveaux sites, il est nécessaire d'avoir connaissance des covariables liées à l'occurrence aux nouveaux emplacements. Pour ce faire, la valeur des covariables d'occurrence retenues a été extraite à une résolution de 50*50 m pour chaque cellule sur l'ensemble de la zone d'application du modèle.

La fonction `predict()` du package `spOccupancy` (Doser et al., 2022a) a été utilisée afin de générer des probabilités d'occurrence des différentes espèces dans la zone d'application du modèle pour chacune des 16 périodes définies.

IV. RÉSULTATS

1. Rythmes d'activité des espèces

1.1. Hautes Fagnes

A. Le cerf

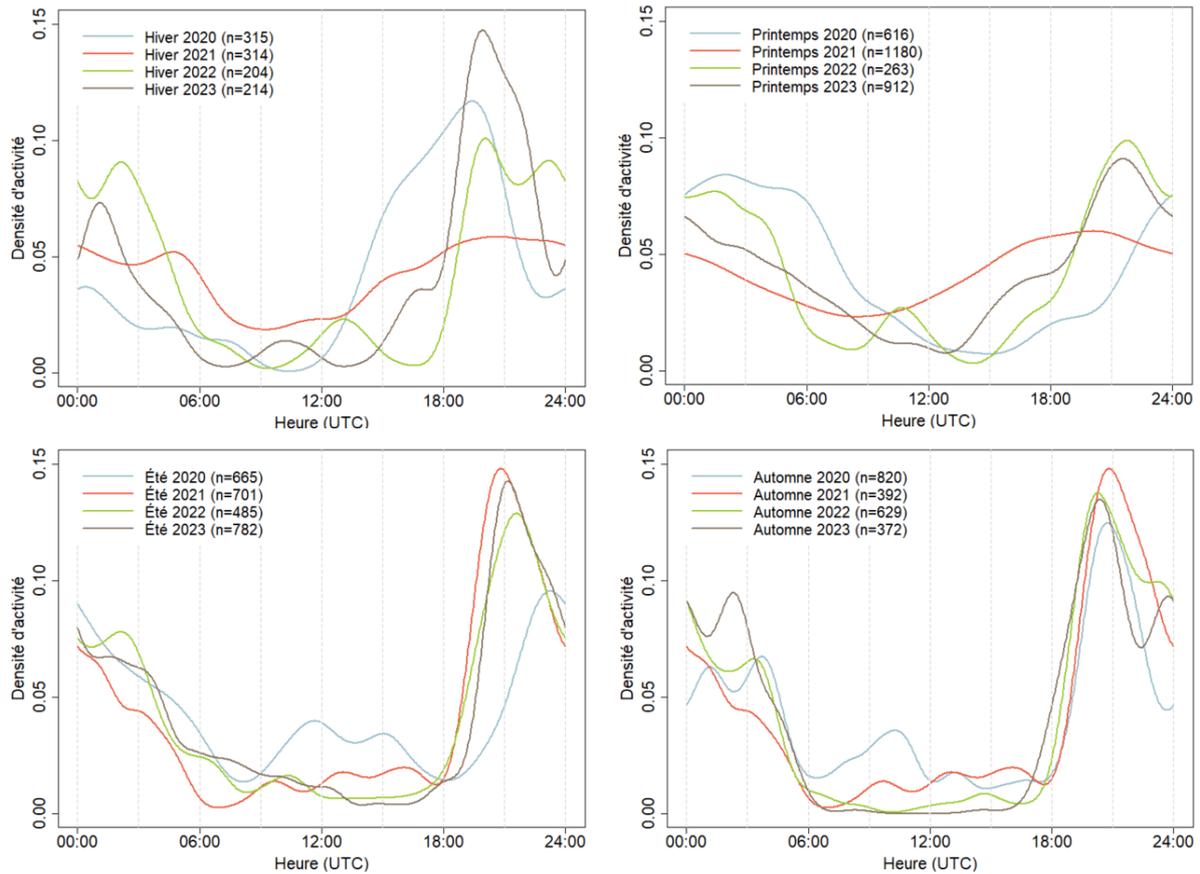


Figure 7 : Rythmes d'activité du cerf par saison et par an.

Les rythmes d'activité du cerf montrent que son pic d'activité est dans la plupart des cas situé aux alentours de 21h (Figure 7). Globalement, aucune tendance claire n'émerge au cours du temps. Lors de l'hiver 2021, l'activité diurne est plus importante que celles des autres hivers. De plus, les courbes d'activité de l'hiver et du printemps 2021 sont aplaties par rapport aux mêmes saisons des années 2020, 2022 et 2023. En été, la densité d'activité est maximale aux alentours de 23h en 2020, tandis que le pic d'activité se situe aux alentours de 21h les années suivantes. Les années 2022 et 2023 se caractérisent par une activité diurne réduite par rapport aux années précédentes, en particulier en automne.

Les résultats montrent également des tendances différentes entre saisons. Le printemps se démarque des autres saisons par une variation moins importante des densités d'activité au cours de la journée, ne dépassant pas 0.10.

Toutes les courbes relatives aux hivers sont significativement différentes les unes des autres ($p < 0.05$). Il en est de même pour celles correspondant aux printemps et aux automnes (voir annexes). Concernant les étés, toutes les distributions sont significativement différentes entre elles, à l'exception de celles des étés 2022 et 2023.

B. Le chevreuil

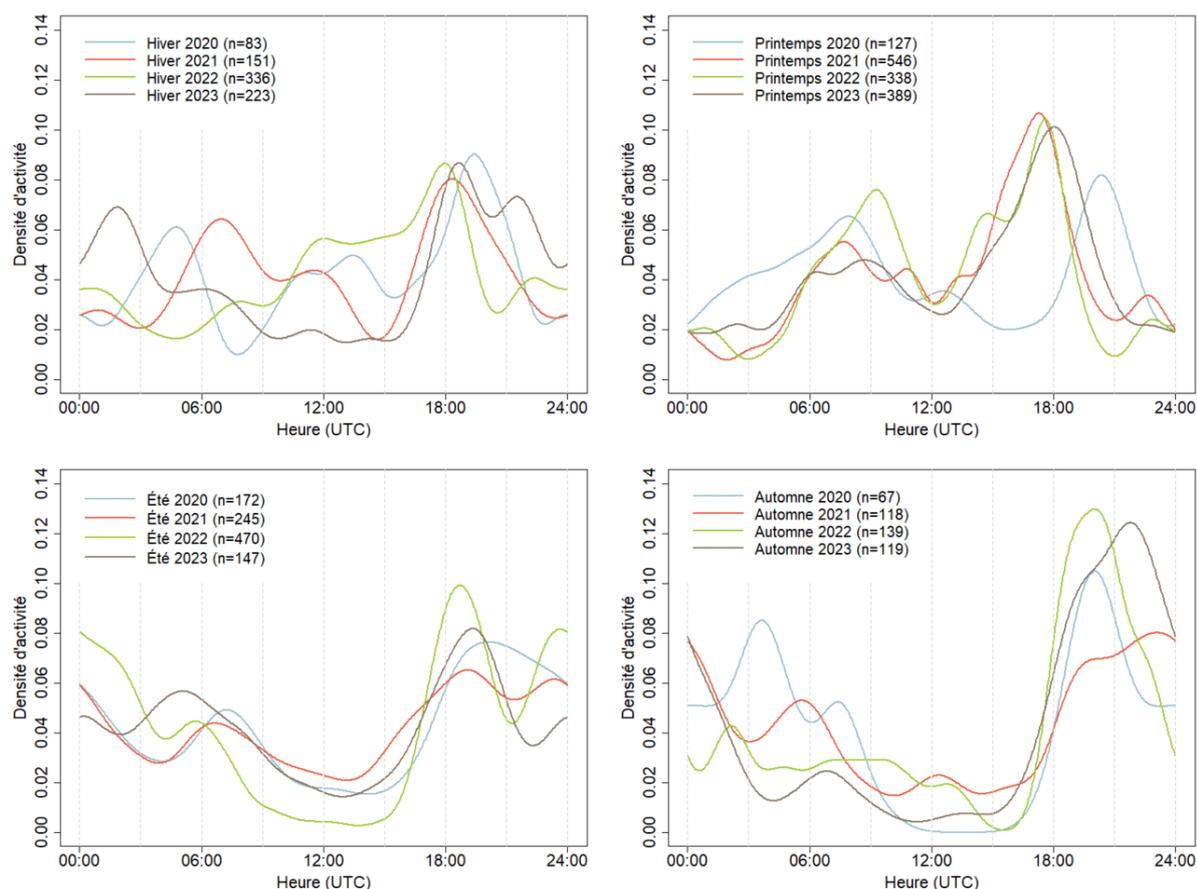


Figure 8 : Rythmes d'activité du chevreuil par saison et par an.

Les courbes d'activité du chevreuil montrent une variabilité assez importante entre les saisons et les années (Figure 8). Le graphique représentant les hivers montre des différences entre les années, mais aucune tendance claire d'évolution de l'activité au cours du temps. Les pics d'activité autour des coucher et lever du soleil sont faiblement marqués. Au printemps, le pic d'activité qui se situe aux alentours de 20h en 2020 est déplacé aux alentours de 18h pour les autres années. L'activité entre 9h et 15h est plus faible lors de l'été 2022 que pour les autres années et est proche de 0. Le rythme d'activité de l'été 2021 semble présenter des variations moins importantes que ceux des années 2020, 2022 et 2023. Cependant, cette variation moins prononcée dans les densités d'activité en 2021 se retrouve également en automne.

Toutes les distributions des hivers prises deux à deux sont significativement différentes entre elles, à l'exception de celles de 2020 et 2021 (voir annexes). Concernant les printemps, seules les courbes des printemps 2021 et 2022 ne sont pas significativement différentes. Concernant l'été, les similitudes sont plus importantes puisque les courbes de 2020 et 2021, 2020 et 2023 et de 2021 et 2023 possèdent des p-valeurs supérieures à 0,05 et ne sont ainsi pas significativement différentes. En ce qui concerne les automnes, les distributions qui y sont associées sont toutes significativement différentes entre elles.

C. Le sanglier

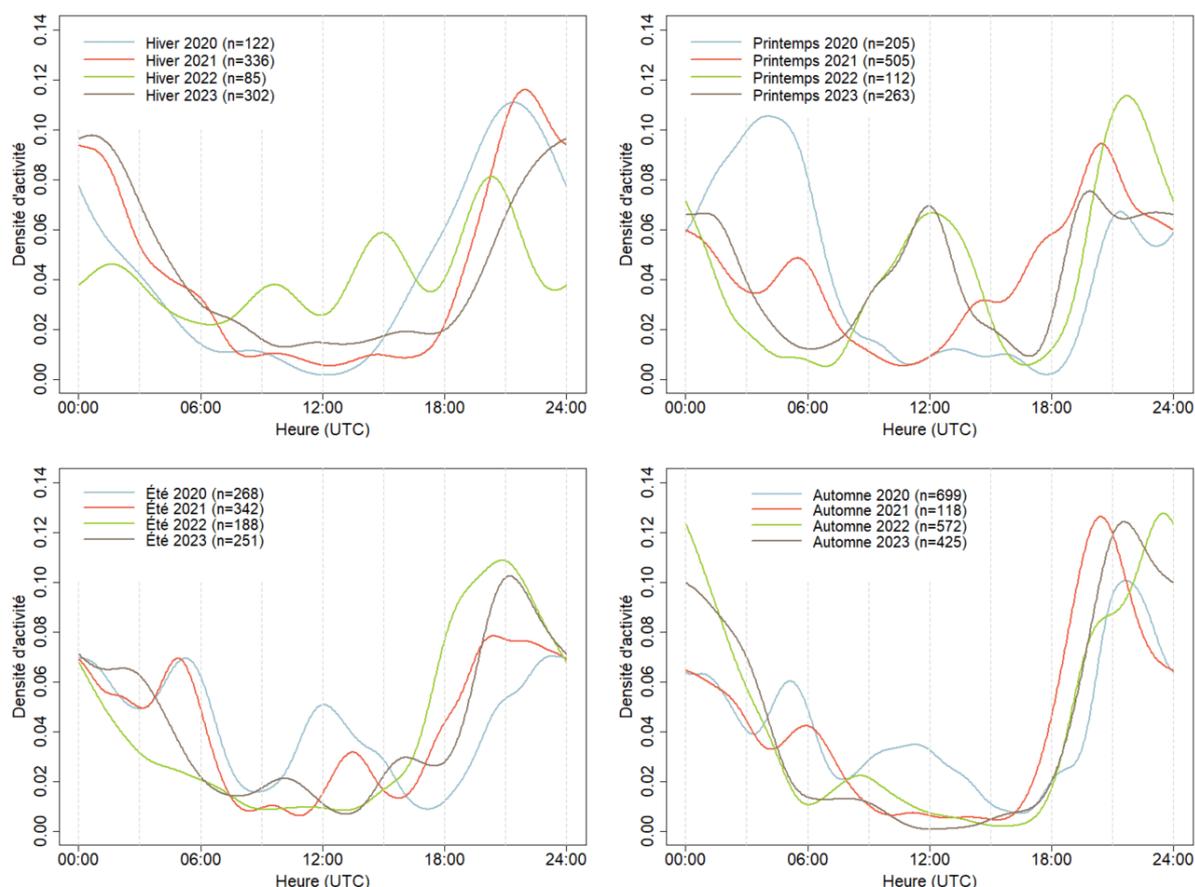


Figure 9 : Rythmes d'activité du sanglier par saison et par an.

En ce qui concerne le sanglier, les différentes distributions relatives à une même saison présentent toutes des p-valeurs inférieures à 0.05 entre elles, indiquant que les distributions sont significativement différentes. En hiver, le pic d'activité se situe vers 21h pour les années 2021 et 2022, avant de se décaler vers minuit en 2023. Les courbes relatives aux printemps 2022 et 2023 se démarquent de celles des années précédentes par la présence d'un pic d'activité aux alentours de midi (Figure 9).

Les courbes d'activité du sanglier au printemps montrent l'apparition d'un pic d'activité aux alentours de 12h à partir de 2022, cette période de la journée correspondant à une activité minimale en 2020 et 2021.

D. Le renard

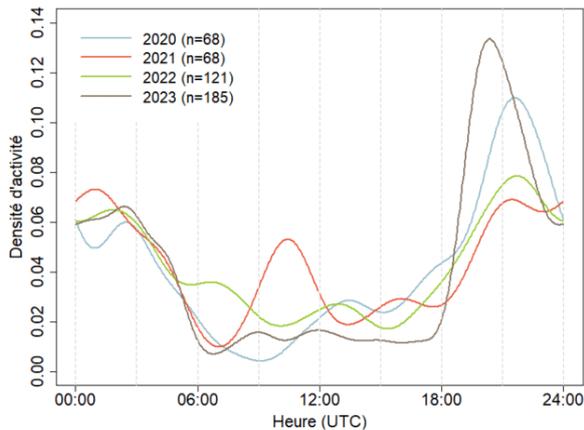


Figure 10 : Rythmes d'activité du renard par année.

L'activité du renard est caractérisée par un pic en soirée (Figure 10). Pour les années 2020, 2022 et 2023, celui-ci est situé vers 21h tandis qu'en 2021, l'activité est maximale après minuit. De plus, l'année 2021 se démarque par une augmentation de l'activité entre 9h et 12h, ce qui ne s'observe pas pour les autres années.

E. Le loup

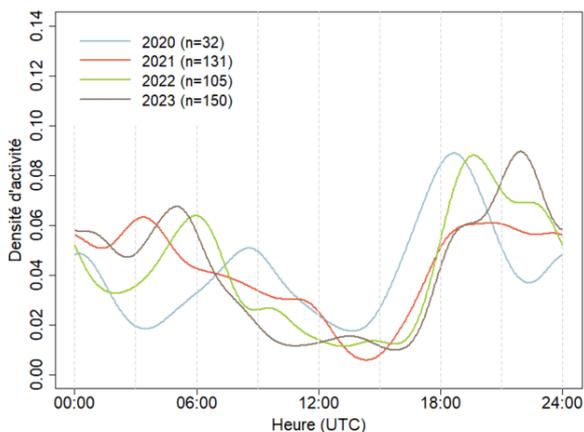


Figure 11 : Rythmes d'activité du loup par année.

Le loup présente des rythmes d'activité assez variables selon les années (Figure 11). Son activité est plus faible en journée.

1.2. Comparaison entre les Hautes Fagnes et Saint-Michel-Freyr

A. Le cerf

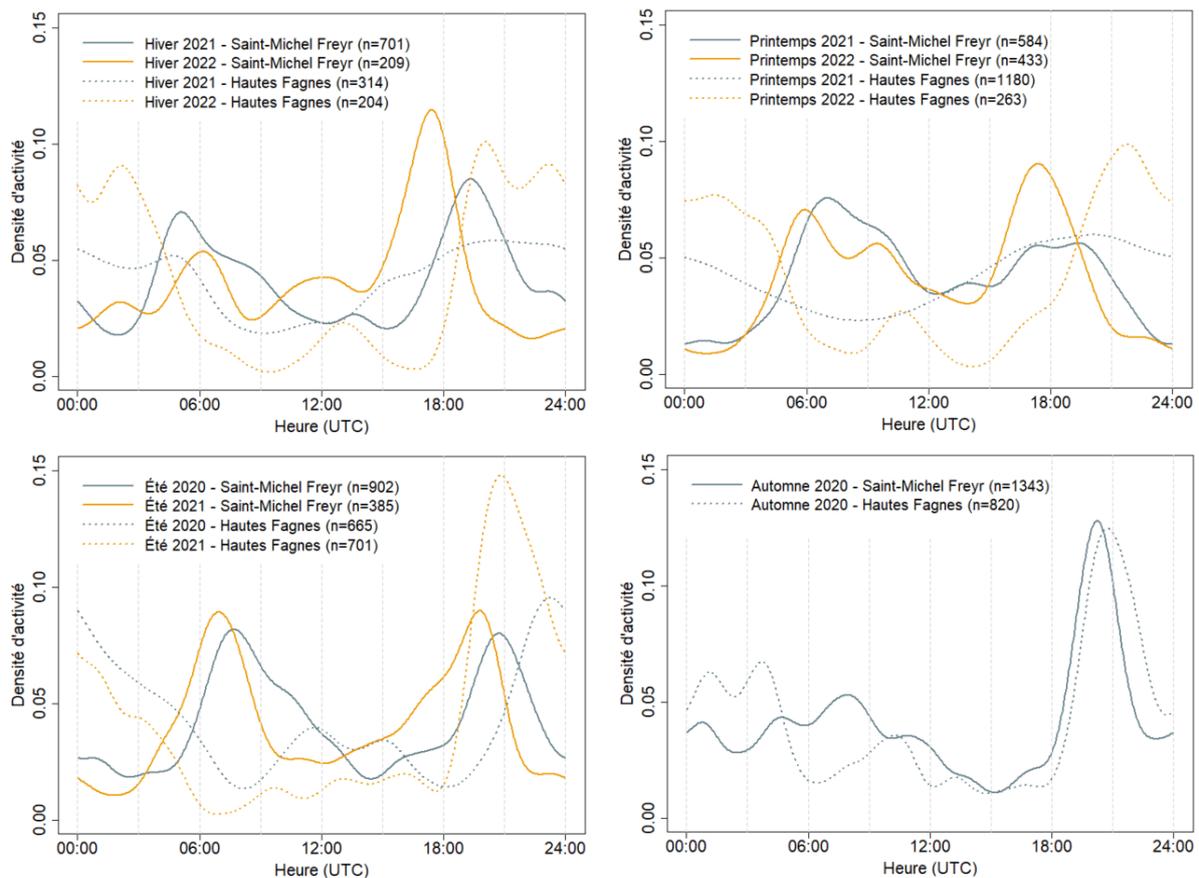


Figure 12 : Comparaison entre les rythmes d'activité du cerf dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel Freyr par saison et par an de l'été 2020 au printemps 2022.

Les courbes relatives au printemps 2022 montrent une activité du cerf plus diurne à Saint-Michel Freyr que dans les Fagnes (Figure 12). Le pic d'activité à Saint-Michel correspond en outre à des baisses d'activité dans les Hautes Fagnes. Les courbes d'activité des étés montrent un pic d'activité à Saint-Michel-Freyr survenant entre 6h et 9h et absent dans les Hautes Fagnes. L'activité du cerf est assez semblable entre les deux sites pour l'automne 2020. En ce qui concerne l'hiver, les densités d'activité pendant la journée sont plus élevées à Saint-Michel-Freyr. Pour une même période, toutes les courbes d'activité des deux sites sont significativement différentes.

B. Le chevreuil

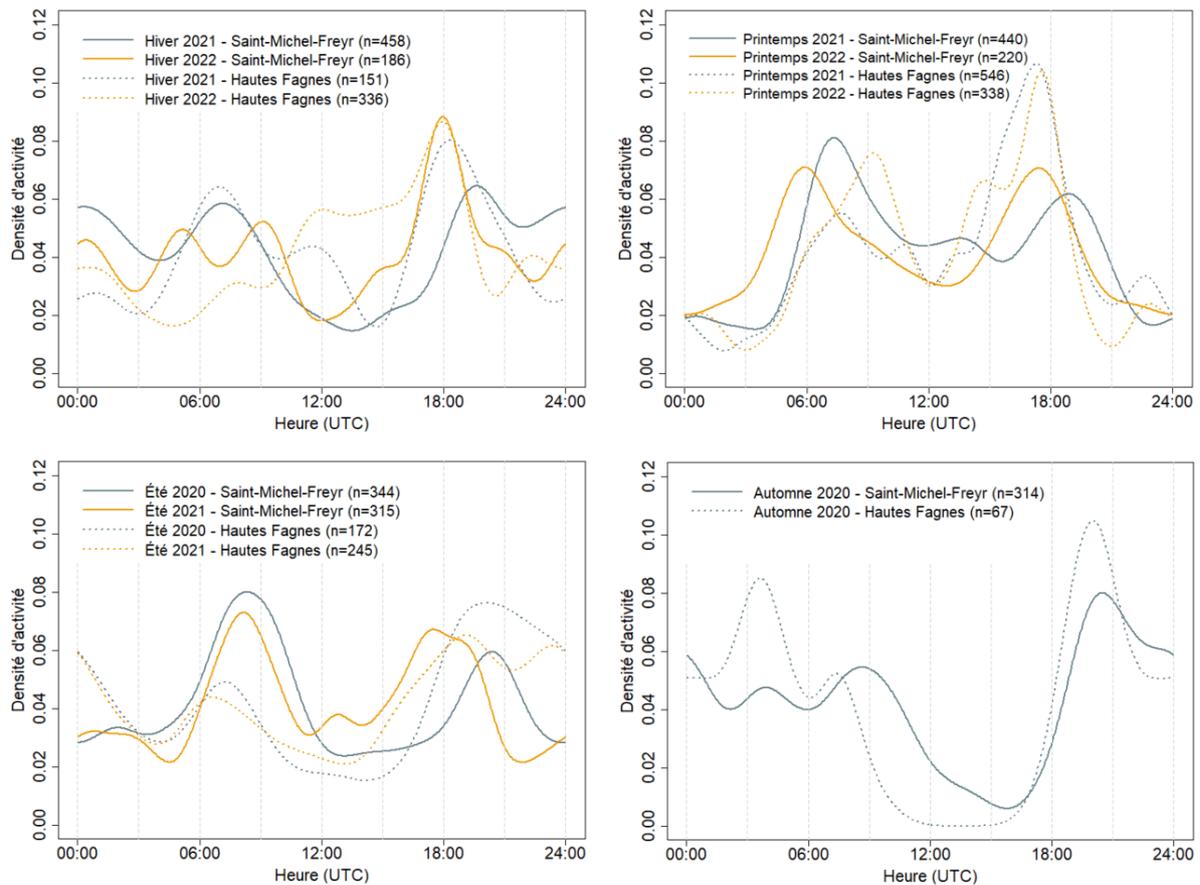


Figure 13 : Comparaison entre les rythmes d'activité du chevreuil dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel-Freyr par saison et par an de l'été 2020 au printemps 2022.

Pour chaque période, la différence entre les courbes d'activité du chevreuil des Hautes Fagnes et de Saint-Michel-Freyr s'avère significative (voir annexes). Néanmoins, aucune différence claire n'émerge entre les rythmes d'activité des deux sites d'étude. À Saint-Michel-Freyr, des pics d'activités sont observables entre 6h et 12h en été (Figure 13). Ceux-ci sont beaucoup moins prononcés dans les Hautes Fagnes.

C. Le sanglier

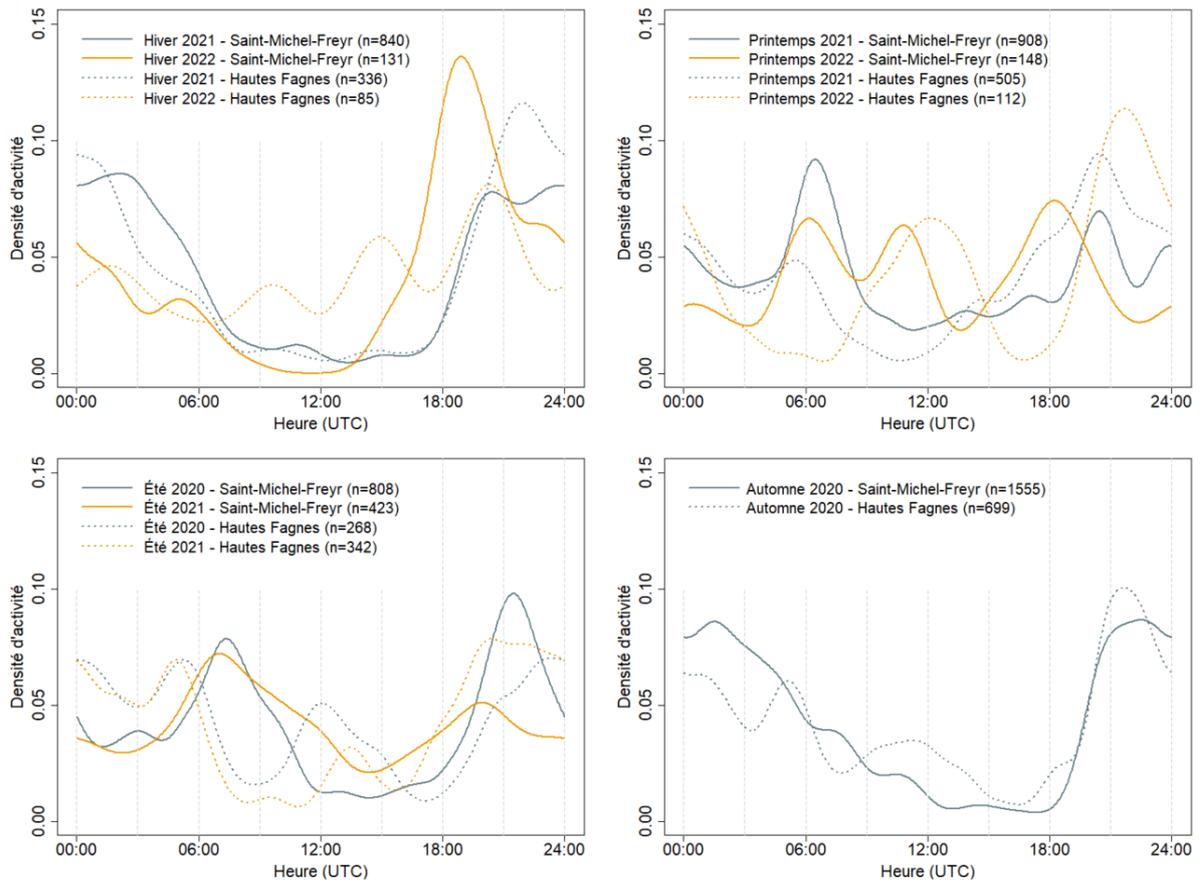


Figure 14 : Comparaison entre les rythmes d'activité du sanglier dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel Freyr par saison et par an de l'été 2020 au printemps 2022.

Les résultats montrent que les rythmes d'activité des sangliers sont très variables entre saisons et années (Figure 14). Pour une même période, toutes les p-valeurs entre les courbes de Saint-Michel-Freyr et des Hautes Fagnes sont inférieures à 0.05 (voir annexes), indiquant une différence significative entre celles-ci.

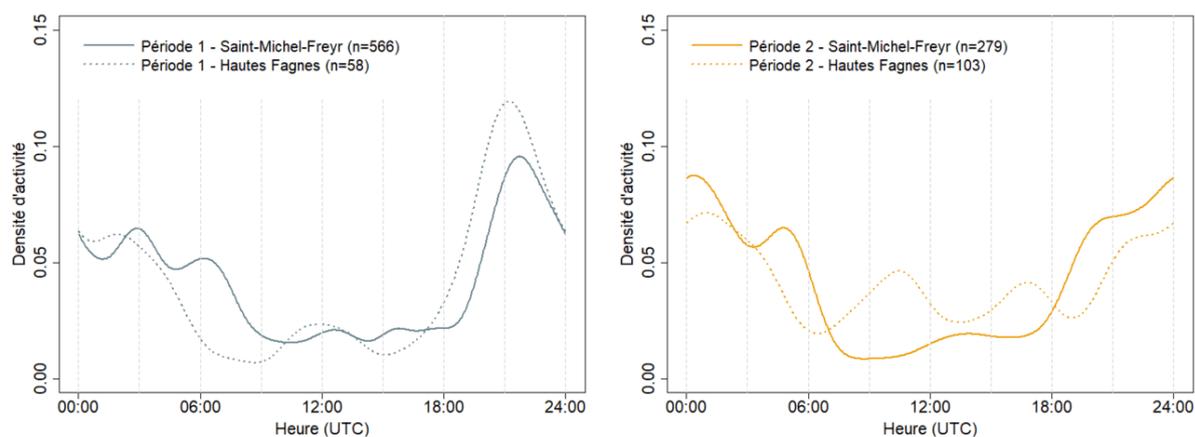


Figure 15 : Comparaison entre les rythmes d'activité du renard dans les Hautes Fagnes et à Saint-Michel-Freyr entre l'été 2020 et le printemps 2022. La période 1 s'étend de l'été 2020 au printemps 2021 compris. La période 2 s'étend de l'été 2021 au printemps 2022.

La figure 15 montre que les rythmes d'activité du renard sont relativement similaires lors des deux périodes. La p-valeur produite par le test compareCkern s'élève d'ailleurs à 0.213 pour la première période, indiquant l'absence de différence significative entre les rythmes des deux sites (voir annexes). Pour la seconde période, la différence est significative. Pour la première période, le rythme d'activité du renard montre un pic vers 21h tant dans les Hautes Fagnes qu'à Saint-Michel-Freyr. Lors de la seconde période, l'activité du renard est maximale aux alentours de minuit. Son activité est réduite en journée pour les deux périodes.

2. Recouvrement temporel entre l'activité du loup et celle de chaque espèce

A. Recouvrement loup-cerf

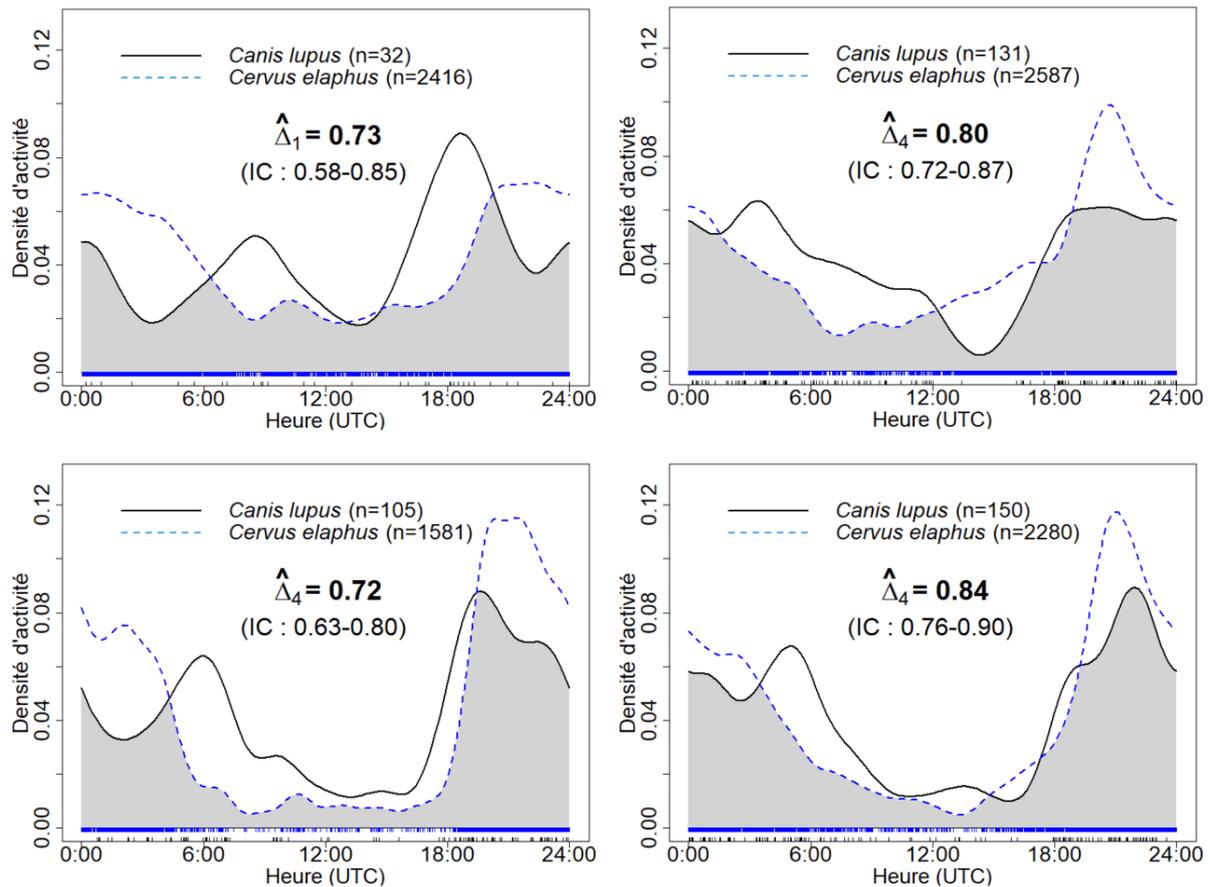


Figure 16 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du cerf pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).

La valeur de recouvrement la plus importante est observée pour l'année 2023 (Figure 16). Les années 2021 et 2023 se caractérisent par un recouvrement important tandis qu'il est modéré en 2020 et 2022. Ainsi, le recouvrement augmente en 2021, pour ensuite diminuer en 2022 et enfin augmenter à nouveau en 2023. Cependant, les intervalles de confiance ne permettent pas de conclure à une différence significative entre les valeurs de recouvrement. Seule la p-valeur relative à l'année 2020 est supérieure à 0.05 (voir annexe), indiquant que les distributions du cerf et du loup ne sont pas significativement différentes pour cette année. Il s'agit de la seule année pendant laquelle un seul loup était installé dans la zone.

B. Recouvrement loup-chevreuil

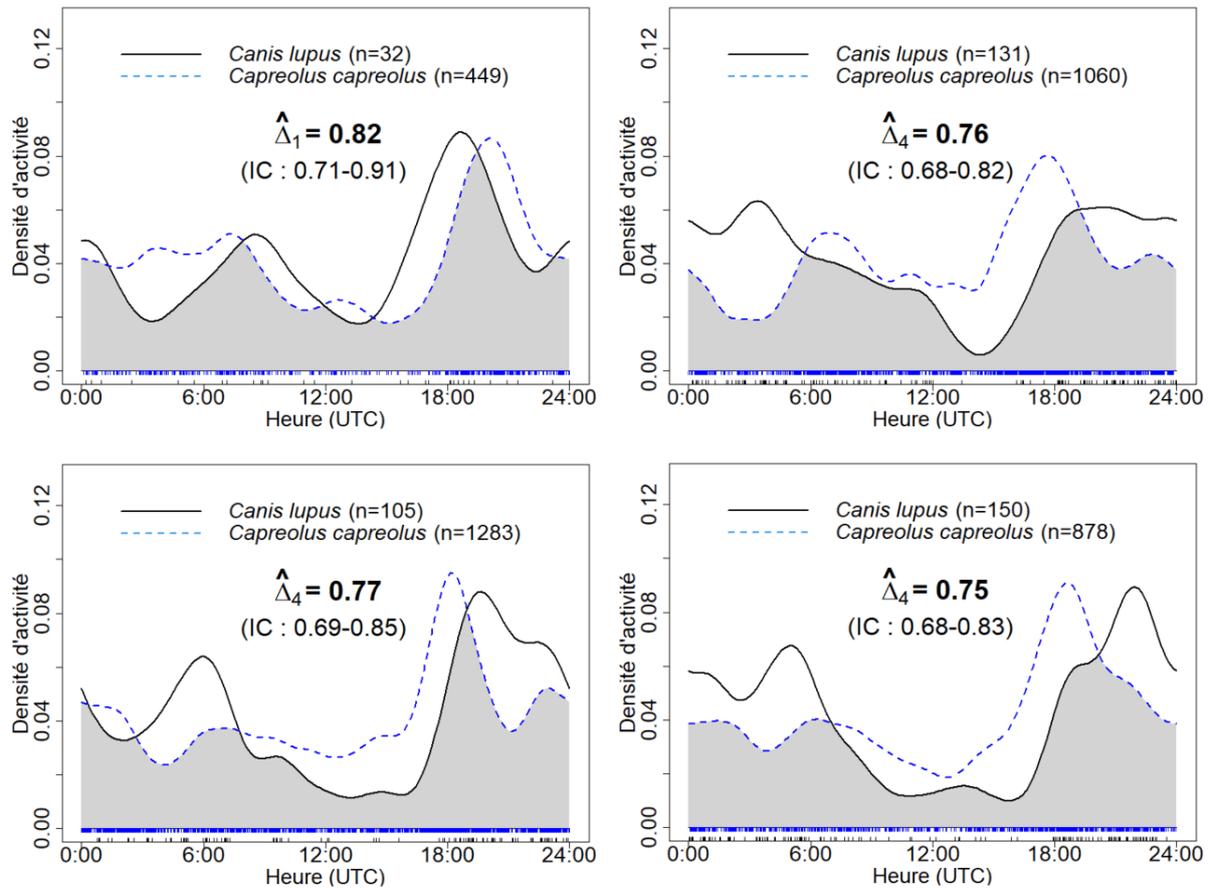


Figure 17 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du chevreuil pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).

Les estimateurs montrent un recouvrement élevé entre l'activité du loup et du chevreuil en 2020, tandis qu'il est modéré pour les autres années (Figure 17). Les valeurs les plus extrêmes sont observées en 2020 et 2024, tandis que les valeurs sont plus faibles et ne varient que peu pour les trois dernières années étudiées. Cela semble suggérer une diminution du recouvrement après 2020, bien que les intervalles de confiance ne permettent pas de l'affirmer. Les paires de distributions sont toutes significativement différentes ($p < 0.05$), à l'exception de celle relative à l'année 2020 (voir annexes).

C. Recouvrement loup-sanglier

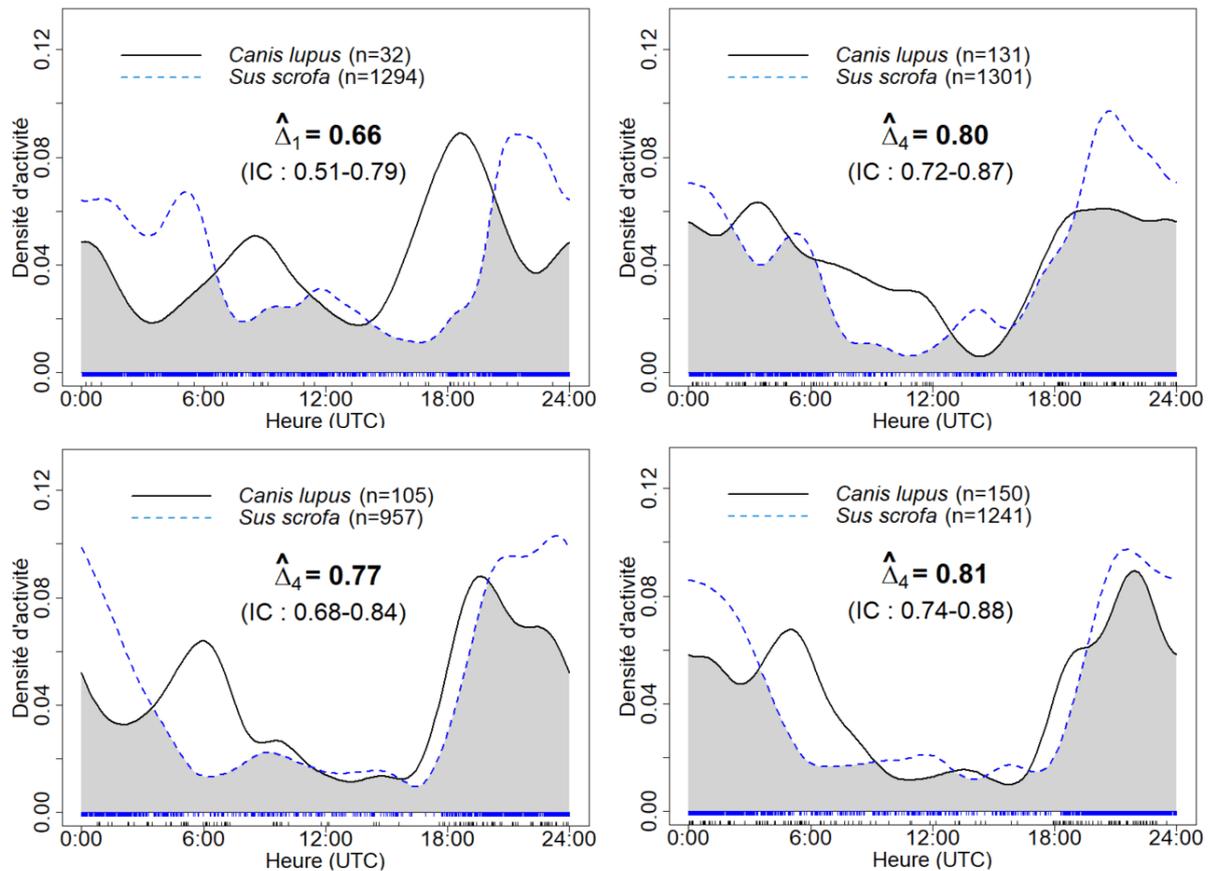


Figure 18 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du sanglier pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).

Les valeurs de recouvrement entre les distributions du sanglier et du loup varient entre 0.66 (IC : 0.51-0.79) et 0.81 (IC : 0.74-0.88) (Figure 18). Toutes les paires de distributions sont significativement différentes (voir annexes). Concernant son rythme d'activité, le sanglier montre une augmentation de son activité aux alentours de 6h en 2020 (densité d'activité supérieure à 0.06), qui diminue ensuite en 2021, pour finalement s'effacer en 2022 et 2023 (densité d'activité inférieure à 0.02). Cette diminution de l'activité aux alentours de 6h correspond à une recrudescence de celle du loup, particulièrement visible en 2022 et 2023.

D. Recouvrement loup-renard

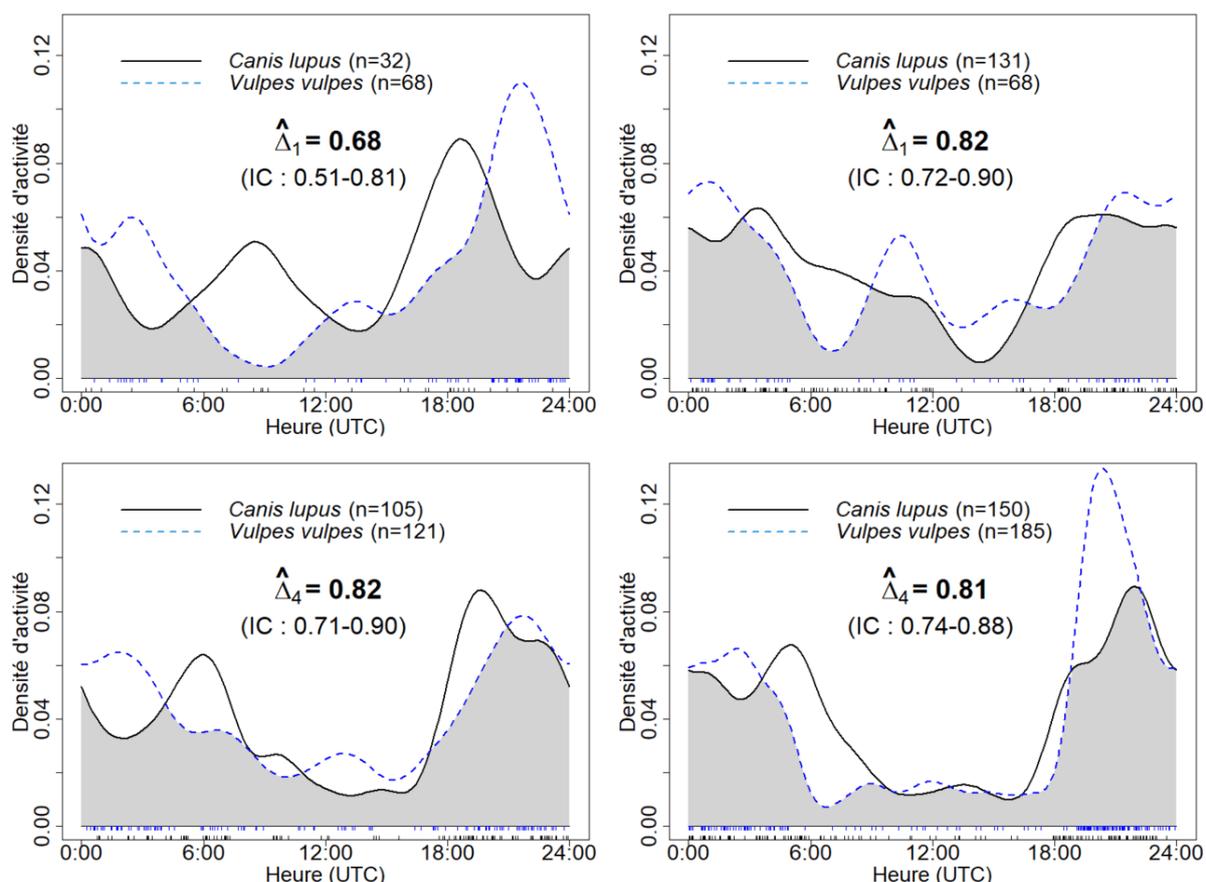


Figure 19 : Recouvrement temporel entre l'activité du loup et du sanglier pour les années 2020 (en haut à gauche), 2021 (en haut à droite), 2022 (en bas à gauche) et 2023 (en bas à droite).

Les valeurs de recouvrement entre le renard et le loup sont élevées pour toutes les années à l'exception de 2020 (Figure 19). Cependant, le faible nombre d'observations pour l'année 2020 rend l'interprétation de l'estimateur $\hat{\Delta}_1$ a été difficile du fait de la largeur importante de l'intervalle de confiance. Les résultats montrent que les valeurs de recouvrement sont relativement stables de 2021 à 2023. L'analyse des p-valeurs montre que toutes les paires de distributions sont significativement différentes (p-valeur < 0.05, présentées en annexe), à l'exception de celle relative à l'année 2021. Les rythmes d'activité du renard en 2020 et 2021 sont basés sur un nombre d'observations faible (< 100), les rendant moins fiables. Concernant les années 2022 et 2023, le renard montre un pic d'activité entre 18h et minuit, particulièrement marqué en 2023.

3. RAI

Tableau 1 : Valeurs du RAI par espèce et par an.

	2020	2021	2022	2023
<i>Cervus elaphus</i>	0.492	0.511	0.354	0.482
<i>Capreolus capreolus</i>	0.114	0.243	0.313	0.225
<i>Sus scrofa</i>	0.268	0.278	0.230	0.260
<i>Vulpes vulpes</i>	0.019	0.018	0.037	0.051
<i>Canis lupus</i>	0.009	0.031	0.030	0.040

L'analyse des RAI du cerf ne montre pas de tendance particulièrement marquée au cours temps (Tableau 1). Les valeurs du RAI de 2020 et 2024 sont en effet relativement proches (respectivement 0.492 et 0.482). Concernant le chevreuil, son RAI augmente entre 2020 et 2022 pour ensuite diminuer en 2023. Son indice d'abondance en 2020 est néanmoins presque deux fois moins élevé que celui de l'année 2023. Le sanglier présente quant à lui des RAI relativement stables au cours de la période d'étude. Les RAI du renard se caractérisent par des valeurs très faibles par rapport à celles des ongulés. Les résultats montrent par ailleurs une forte augmentation de l'indice d'abondance à l'échelle de la période de l'étude, avec une valeur plus de deux fois plus élevée entre 2020 et 2023. Concernant le loup, son indice d'abondance augmente également : il triple quasiment entre 2020 et 2021, pour ensuite se stabiliser entre 2021 et 2022, avant d'augmenter à nouveau. À l'échelle de la période d'étude, il monte en flèche, quadruplant presque en 4 ans.

4. Occupation

Tableau 2 : WAIC des modèles testés avec différentes covariables d'occurrence.

Covariables d'occurrence	WAIC
Saison + altitude	10014.24813
Saison + % forêt (500 m) + altitude	10021.8353
Saison	10022.24576
Saison + % forêt (500 m)	10027.45536
Aucune covariable	10028.51935
Saison + pente	10033.3958

Le modèle possédant le WAIC le plus faible est celui qui prend en compte la saison et l'altitude (Tableau 2). C'est donc avec ce modèle que les prédictions ont été réalisées.

Tableau 3 : P-valeurs bayésiennes globales (sur l'entièreté de la période d'étude) du modèle le plus performant par espèce.

	GRUPE : SITE	GRUPE : RÉPLICATIONS
CERVUS ELAPHUS	0.0086	0.3372
CAPREOLUS CAPREOLUS	0.0146	0.1784
SUS SCROFA	0.0142	0.3242
VULPES VULPES	0.2581	0.4346
CANIS LUPUS	0.2878	0.4124

Les résultats de la vérification prédictive a posteriori sont répartis en deux parties : la première a été effectuée sur les données groupées par site et la seconde sur les données groupées par réplication (Doser et al., 2022b). Lorsque les données sont groupées par site, les résultats montrent des valeurs inférieures à 0.1 pour le cerf, le chevreuil et le sanglier (Tableau 3). Cela indique une mauvaise capacité du modèle à expliquer la variation de probabilité de détection et d'occurrence des espèces dans l'espace (Doser et al., 2022b). Pour le renard et le loup, les valeurs sont comprises entre 0.1 et 0.9 et indiquent donc un ajustement satisfaisant du modèle (Hobbs et Hooten, 2015 cités par Doser et al., 2022b).

Lorsque les données sont regroupées par répétition, les valeurs sont plus élevées. Cela signifie que la capacité du modèle à expliquer la variation dans la probabilité de détection entre les différentes répétitions est acceptable (Doser et al., 2022b).

Le modèle expliquant mal les données de présence/absence du cerf, du chevreuil et du sanglier, les cartes de prédiction pour ces espèces ne sont pas présentées. Pour le loup et le renard, la prédiction des probabilités d'occurrence des deux espèces est représentée sur les

figures 19 et 20 pour le premier et le dernier hiver de la période d'étude (hiver 2020 et hiver 2023). Les résultats des 16 périodes sont présentés en annexe.

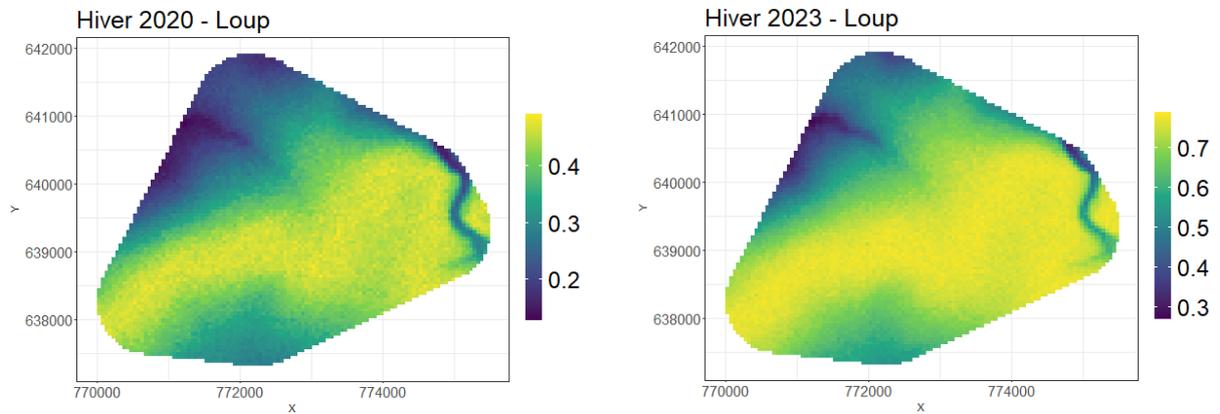


Figure 20 : Probabilités d'occurrence du loup lors des hivers 2020 (gauche) et 2023 (droite).

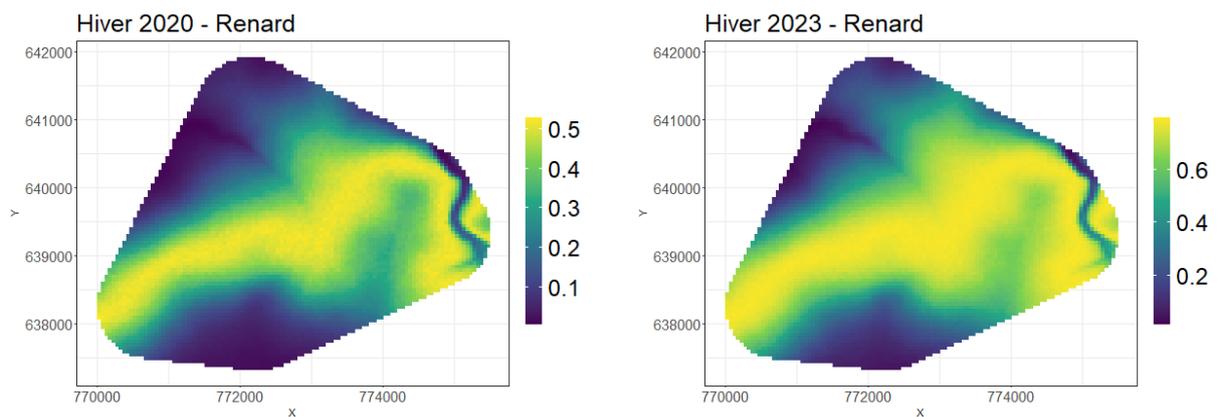


Figure 21 : Probabilités d'occurrence du renard lors des hivers 2020 (gauche) et 2023 (droite).

Les résultats montrent pour les deux espèces une augmentation de l'occupation de la zone d'étude (Figures 20 et 21). Les zones de fortes probabilités d'occurrence sont assez similaires entre les deux espèces. Le loup utilise la zone de manière plus homogène que le renard, qui est moins présent dans le nord et dans le sud de la zone.

V. DISCUSSION

1. Rythmes d'activité

De manière générale, les rythmes d'activité des différentes espèces ne montrent pas de tendance claire.

Concernant le cerf dans les Hautes Fagnes, les résultats montrent des variations moins importantes du rythme d'activité au cours de la journée pour l'hiver et le printemps 2021, en fort contraste avec les rythmes l'été et l'automne de la même année. Par ailleurs, la comparaison avec le site de Saint-Michel-Freyr est intéressante car elle montre que le cerf y est globalement plus diurne que dans les Hautes Fagnes. Il se pourrait que le cerf soit moins actif en journée dans les Hautes Fagnes car il se sent plus vulnérable à ce moment, comme cela a déjà été observé avec le cerf de Virginie et le coyote (Crawford et al., 2021).

Pour le chevreuil, les rythmes d'activité ne montrent pas de tendance d'évolution temporelle particulière. L'analyse des rythmes estivaux montre d'ailleurs que seul l'été 2022 se distingue des autres étés, notamment par une activité en journée plus faible. La comparaison avec Saint-Michel-Freyr ne permet pas d'observer des modifications des rythmes d'activité récurrentes d'une année à l'autre.

De même, l'évolution des rythmes d'activité du sanglier au cours des années ne suit pas de tendance particulière. La présence de pics d'activité vers 12h aux printemps 2022 et 2023 peut néanmoins être soulignée. La comparaison avec le site de Saint-Michel-Freyr ne permet pas non plus de mettre en évidence de réels éléments pouvant découler de la présence du loup dans les Hautes Fagnes.

Les rythmes d'activité du renard montrent un pic d'activité située vers 21h. Celui-ci est moins prononcé en 2021. Cela rejoint les observations constatées la première moitié de la même année pour le cerf. Cependant, le nombre d'observations très faible pour le renard rend les courbes des rythmes d'activité moins solides.

Bien que ces analyses ne montrent pas un changement net dans les rythmes d'activité des espèces en réponse à la présence du loup, il est possible que la réponse des espèces se soit exprimée d'une ou plusieurs autres manières. Ainsi, l'évitement spatial n'est pas à exclure. Il se peut également que la réponse des espèces à la présence du loup se manifeste via d'autres moyens tels que l'augmentation du niveau de vigilance. En ce qui concerne le cerf, aucune distinction n'est faite ici entre cerfs boisés et non-boisés, biches suitées ou non suitées, alors que la littérature évoque des réactions différentes en fonction du statut de l'animal par rapport à la prédation.

2. Recouvrement

Les valeurs de recouvrement entre le cerf et le loup montrent un recouvrement modéré à élevé. La valeur la plus élevée (0.84) correspond à l'année 2023, ce qui est contraire à ce qui était attendu. Les résultats ne permettent donc pas de mettre en évidence en évitement temporel du cerf envers le loup. Au contraire, ces résultats indiqueraient que le prédateur adapte son rythme d'activité à celui du cerf.

Concernant le chevreuil, les valeurs de recouvrement sont relativement stables entre 2021 et 2023 (respectivement 0.76, 0.77 et 0.75) et inférieures au recouvrement en 2020 (0.82). Cependant, le faible nombre d'observations de loup en 2020 rend l'estimation moins robuste. Il n'est donc pas possible de conclure à une diminution certaine du recouvrement entre le chevreuil et loup après 2020, même si les résultats ne permettent pas d'exclure cette option.

Le recouvrement entre l'activité du loup et du sanglier ne montre pas de variations importantes entre 2021 et 2023, avec des valeurs qui varient entre 0.77 et 0.81. Ces valeurs sont plus élevées que celles obtenues par Rossa et al. (2021), qui rapportent des valeurs de recouvrement entre le prédateur et le sanglier s'élevant à 0.72 et 0.74. Bien que l'analyse des valeurs de recouvrement ne permette pas de mettre en évidence un effet de la présence du loup, l'analyse visuelle des graphes montre qu'à partir de 2022, une baisse de l'activité aux alentours de 6h apparaît, heure à laquelle le loup présente un pic d'activité. Ainsi, il est possible que cette modification soit une réponse du sanglier à la prédation du loup.

Concernant le renard, Rossa et al. (2021) ont constaté qu'il présentait un chevauchement plus important dans les sites où le loup était très actif que dans les zones où son activité était faible (0.9 contre 0.81). Dans ce travail, il apparaît que son recouvrement avec le loup reste relativement stable entre 2021 et 2023. Le renard ne semble pas modifier son rythme d'activité en réponse à la présence du loup et montre un chevauchement temporel assez important avec l'activité du loup. Ferretti et al. (2021) ont montré que le renard augmentait la part de grands mammifères dans son régime alimentaire avec l'apparition du loup dans la zone. Le renard bénéficierait en réalité de la présence du prédateur car il peut profiter des restes de nourriture laissés par le loup (Ferretti et al., 2021). Il se peut que cette relation existe également entre ces deux espèces dans le cas présent. Afin de déterminer s'il existe également une relation de facilitation entre le renard et le loup dans les Fagnes, il serait intéressant de comparer le régime alimentaire du renard dans et en dehors de la zone de présence permanente du loup. Le renard pourrait ainsi profiter indirectement de la présence du loup en tant que charognard. L'augmentation de son abondance relative au cours des années pourrait en être la conséquence.

3. RAI

Les indices d'abondance du cerf et du sanglier ne montrent pas de variations conséquentes au cours de la période d'étude. Cependant, il est important de préciser que l'analyse des indices d'abondance dans le cas de ces deux espèces n'est pas aussi pertinente que pour les autres. En effet, la zone d'étude s'étend sur 1300 ha, ce qui est largement inférieur à la taille des domaines vitaux du cerf et du sanglier : il est fort probable que les observations concernent souvent les mêmes individus.

L'analyse du RAI a donc plus de pertinence pour le chevreuil car l'étendue de son territoire est inférieure à celle de la zone d'étude. Le RAI de ce dernier montre une augmentation entre 2020 et 2023, alors que le chevreuil est l'espèce la plus consommée selon l'analyse du régime alimentaire de la meute du Nord des Hautes-Fagnes. Une baisse de la compétition avec le cerf, lui-même impacté par le loup, ainsi qu'une pression de prédation plus élevée sur une espèce densité-dépendante, peut résulter en un taux de reproduction plus élevé chez cette espèce. Concernant le RAI du renard et du loup, ils montent tous les deux en flèche au cours de la période d'étude. Pour le loup, ces résultats sont attendus étant donné les reproductions en 2021, 2022 et 2023 au sein de ce territoire. Ainsi, au minimum le couple reproducteur et les jeunes de l'année sont présents, ainsi que certains subadultes qui tardent à quitter le territoire. De plus, l'augmentation conjointe des indices d'abondance du renard et du loup corrobore les constatations effectuées en Pologne et en Italie, où les taux de détection des deux espèces étaient positivement corrélés (Lazzeri et al., 2024).

Cependant, l'utilisation du RAI, bien qu'elle puisse se révéler utile, présente des limitations. La principale concerne l'incapacité du RAI à prendre en compte la détection imparfaite des espèces : la détection des espèces est en effet considérée comme constante au cours du temps, au sein des espèces et dans l'espace (Lhoest & Fonteyn, 2023).

4. Occupation spatiale

Le modèle n'a pas réussi à expliquer les données de présence/absence du cerf, du chevreuil et du sanglier. En ce qui concerne le loup et le renard, bien que les valeurs du test réalisé à posteriori sur les données soient acceptables, elles ne se basent que sur une seule covariable : l'altitude. Il faut donc considérer les prédictions avec précaution. Les résultats des prédictions sont néanmoins en accord avec ceux du RAI puisque les probabilités d'occupation des espèces sont plus élevées à la fin de la période d'étude.

Diverses raisons peuvent expliquer le manque d'ajustement du modèle pour le cerf, le chevreuil et le sanglier. Tout d'abord, la zone d'étude possède une faible superficie. Il est

possible que la zone présente des caractéristiques du paysage trop homogènes pour que le modèle puisse identifier adéquatement les covariables influençant l'occurrence des espèces. De plus, il se peut que ces trois espèces présentent des probabilités d'occurrence très homogène sur la zone, ce qui pourrait empêcher le modèle de trouver un lien entre la faible variation de la probabilité d'occurrence des espèces et les covariables.

Par ailleurs, la performance du modèle repose entre autres sur le choix des covariables. La performance dans certains cas plus que médiocre du modèle s'explique peut-être par le fait que d'autres variables que celles introduites dans le modèle ont une influence marquée sur les dynamiques d'occupation des espèces. Ainsi, la complexification du modèle avec l'ajout d'autres covariables permettrait peut-être de produire un modèle plus performant.

De plus, il ne faut pas oublier que le design du plan d'échantillonnage n'a pas été pensé et mis en place dans le but d'ajuster un modèle d'occupation sur les données. L'échantillonnage de la zone d'étude n'est pas aléatoire. Il serait donc intéressant de réitérer les analyses avec un réseau de pièges photographiques disposés aléatoirement et d'agrandir la zone d'étude.

Par ailleurs, la mise en place du modèle d'occupation a reposé sur des critères arbitraires. Premièrement, le choix de la durée d'une fenêtre de détection (c'est-à-dire une « sampling occasion ») a été fixé à sept jours. Cependant, la longueur des fenêtres de détection utilisées dans la littérature est très variable. Les fenêtres de détection les plus communément utilisées dans les études utilisant des pièges photographiques sont de 1, 5 ou 7 jours (Goldstein et al., 2024). Cependant, l'agrégation des données par période de 60 jours a déjà été observée. Or, la performance du modèle est influencée par la longueur de la fenêtre de détection choisie (Goldstein et al., 2014). Bien que l'augmentation de la fenêtre de détection puisse augmenter l'incertitude, elle permet de réduire les biais dans l'estimation de l'occupation présents lorsque les données sont autocorrélées (Goldstein et al., 2024). Ainsi, il pourrait être intéressant de tester d'autres fenêtres de détection sur les données utilisées.

Deuxièmement, il n'existe pas de consensus dans la littérature concernant la durée d'échantillonnage à utiliser. Dans le cadre de ce travail, l'échantillonnage total s'étend sur quatre années et il a été choisi de scinder cette période en 16 périodes (appelées « saisons » dans le langage de l'occupation) de 13 semaines. Dans la littérature, certaines études utilisent des durées d'échantillonnage de quelques jours tandis que d'autres s'étendent sur plusieurs années (Goldstein et al., 2024). Il serait donc intéressant de faire varier la durée d'une saison et donc le nombre de saisons introduites dans le modèle.

VI. DESCRIPTION DE LA CONTRIBUTION PERSONNELLE DE L'ÉTUDIANT

J'ai participé à l'identification des espèces au moyen de la plateforme Agouti (Wageningen & INBO, 2023). J'ai procédé à l'encodage des différentes observations pour chaque séquence d'images du jeu de données n'ayant pas encore fait l'objet d'une classification.

J'ai ensuite passé en revue les images des déploiements des Fagnes afin de détecter les anomalies telles que les déplacements de caméras, les anomalies de date ou d'emplacement.

J'ai également examiné la littérature scientifique afin de rédiger l'état de l'art et de m'informer sur la méthodologie à adopter pour mes analyses.

J'ai ensuite chargé les données sur R et ai procédé aux manipulations nécessaires afin que les données soient prêtes à être analysées. J'ai également réalisé seule toutes les analyses présentées dans ce travail. J'ai aussi exploré d'autres pistes et réalisé d'autres manipulations non décrites dans ce travail car elles se sont révélées inexploitable.

J'ai enfin rédigé le présent travail sur base des informations récoltées et des résultats obtenus.

VII. CONCLUSION ET RECOMMANDATIONS

En conclusion, l'analyse des rythmes d'activité a montré des changements significatifs au cours des années mais aucune tendance claire suggérant un impact de la présence du loup ne s'en est dégagée. L'analyse du recouvrement entre l'activité du loup et celle des autres espèces n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives au cours du temps. Le principal frein à une analyse robuste des recouvrements est le faible nombre d'observations de loups entraînant une incertitude importante sur le rythme d'activité du prédateur.

En ce qui concerne les indices d'abondance relative, ils sont assez stables pour le cerf et le sanglier, et en augmentation pour le chevreuil, le renard et le loup. L'augmentation conjointe des indicateurs d'abondance du loup et du renard suggère qu'il est possible que le renard profite de la présence du loup. Cependant, il s'agit seulement d'une hypothèse qu'il serait intéressant d'investiguer à l'aide d'autres moyens tels que l'analyse du régime alimentaire du renard.

Le modèle d'occupation n'est pas parvenu à expliquer efficacement les données de présence/absence du cerf, du chevreuil et du sanglier. Cela pourrait s'expliquer par la répartition trop homogène de ces espèces sur une petite surface, rendant difficile la tâche pour le modèle d'associer la variation de l'occurrence des espèces à des variables du paysage. Les prédictions du modèle montrent des probabilités d'occurrence croissantes pour le renard et le loup au cours du temps, ce qui est en accord avec les indicateurs d'abondance de ces deux espèces.

Afin d'obtenir des résultats plus probants, il serait intéressant d'analyser les rythmes d'activités selon le sexe, la ségrégation sexuelle au niveau de l'activité pouvant se manifester en réponse à la présence d'un prédateur. En outre, il serait judicieux d'agrandir la zone d'étude car cela permettrait de rendre l'analyse des RAI plus pertinente. Par ailleurs, cela pourrait permettre au modèle d'occupation de mieux s'ajuster sur les données.

VIII. BIBLIOGRAPHIE

- Ailloud J., 2012. Le retour du loup (*Canis lupus*) en France, vingt ans après. Enjeux scientifiques, socio-économiques et politiques en 2012. Cas particulier des Alpes-Maritimes.
- Anceau C., Bergeon J.-P., Tardy X., Caratti G., Millisher G., Siméon D., Morand A., Loison A., Gaillard J.-M., Houstin A., Duchamp C., Richard Q., Toïgo C. & Maillard D., 2015. La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects. *Faune sauvage* (306).
- Bleicher S.S., 2017. The landscape of fear conceptual framework: definition and review of current applications and misuses. *PeerJ* **5**, e3772, DOI:10.7717/peerj.3772.
- Ciucci P., Artoni L., Crispino F., Tosoni E. & Boitani L., 2018. Inter-pack, seasonal and annual variation in prey consumed by wolves in Pollino National Park, southern Italy. *Eur J Wildl Res* **64**(1), 5, DOI:10.1007/s10344-018-1166-1.
- Ciuti S., Northrup J.M., Muhly T.B., Simi S., Musiani M., Pitt J.A. & Boyce M.S., 2012. Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PLoS ONE* **7**(11), e50611, DOI:10.1371/journal.pone.0050611.
- Conseil de l'Europe, 2022. Évaluation de l'état de conservation du loup (*Canis lupus*) en Europe, Strasbourg.
- Crawford D.A., Conner L.M., Morris G. & Cherry M.J., 2021. Predation risk increases intraspecific heterogeneity in white-tailed deer diel activity patterns. *Behavioral Ecology* **32**(1), 41–48, DOI:10.1093/beheco/araa089.
- Creel S., Winnie J., Maxwell B., Hamlin K. & Creel M., 2005. Elk Alter Habitat Selection as an Antipredator Response to Wolves. *Ecology* **86**(12), 3387–3397, DOI:10.1890/05-0032.
- Creel S., Winnie J.A., Christianson D. & Liley S., 2008. Time and space in general models of antipredator response: tests with wolves and elk. *Animal Behaviour* **76**(4), 1139–1146, DOI:10.1016/j.anbehav.2008.07.006.
- De Harlez de Deulin, T. (2023). Inventaire de mammifères par pièges photographiques en Wallonie et optimisation des méthodes d'échantillonnage. (Unpublished master's thesis). Université de Liège, Liège, Belgique. Retrieved from <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/18067>
- Doser J. & Finley A., 2024. spOccupancy: Single-Species, Multi-Species, and Integrated Spatial Occupancy Models.
- Doser J., Finley, Kéry & Zipkin, 2022a. spOccupancy: An R package for single-species, multi-species, and integrated spatial occupancy models. *Methods Ecol Evol* **13**, 1670–1678, DOI:10.1111/2041-210X.13897.
- Doser J.W., Finley A.O., Kéry M. & Zipkin E.F., 2022b. Introduction to spOccupancy. <https://doserlab.com/files/spoccupancy-web/articles/modelfitting>, (15/08/2024).

- Duchamp C., 2014. Impacts de la présence du loup sur les populations d'ongulés sauvages. *Grande Faune* (144).
- Ferretti F., Pacini G., Belardi I., Ten Cate B., Sensi M., Oliveira R., Rossa M., Burrini L. & Lovari S., 2021. Recolonizing wolves and opportunistic foxes: interference or facilitation? *Biological Journal of the Linnean Society* **132**(1), 196–210, DOI:10.1093/biolinnean/blaa139.
- Gaynor K.M., Hojnowski C.E., Carter N.H. & Brashares J.S., 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science* **360**(6394), 1232–1235, DOI:10.1126/science.aar7121.
- Gembloux Agro-Bio Tech (Uliège), August-14-2024. *Forestimator*.
<https://forestimator.gembloux.ulg.ac.be/>, (14/08/2024).
- Gervasi V., Sand H., Zimmermann B., Mattisson J., Wabakken P. & Linnell J.D.C., 2013. Decomposing risk: Landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications* **23**(7), 1722–1734, DOI:10.1890/12-1615.1.
- Gilles & Mery, 2017. Renard roux. *Les mammifères de Rhône-Alpes*.
- Goldstein B.R., Jensen A.J., Kays R., Cove M.V., McShea W.J., Rooney B., Kierepka E.M. & Pacifici K., 2024. Guidelines for estimating occupancy from autocorrelated camera trap detections. *Methods Ecol Evol* **15**(7), 1177–1191, DOI:10.1111/2041-210X.14359.
- Hebblewhite M. & Pletscher D.H., 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Can. J. Zool.* **80**(5), 800–809, DOI:10.1139/z02-059.
- Huggard D.J., 1993. Effect of Snow Depth on Predation and Scavenging by Gray Wolves. *The Journal of Wildlife Management* **57**(2), 382, DOI:10.2307/3809437.
- Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Selva N., Zub K. & Szymura L., 2002. Kill Rates and Predation by Wolves on Ungulate Populations in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Ecology* **83**(5), 1341, DOI:10.2307/3071948.
- Jiménez J., Nuñez-Arjona J.C., Mougeot F., Ferreras P., González L.M., García-Domínguez F., Muñoz-Igualada J., Palacios M.J., Pla S., Rueda C., Villaespesa F., Nájera F., Palomares F. & López-Bao J.V., 2019. Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biological Conservation* **238**, 108234, DOI:10.1016/j.biocon.2019.108234.
- Kauffman M.J., Varley N., Smith D.W., Stahler D.R., MacNulty D.R. & Boyce M.S., 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator–prey system. *Ecology Letters* **10**(8), 690–700, DOI:10.1111/j.1461-0248.2007.01059.x.
- Kuijper D.P.J., Sahlén E., Elmhagen B., Chamaillé-Jammes S., Sand H., Lone K. & Cromsigt J.P.G.M., 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proc. R. Soc. B.* **283**(1841), 20161625, DOI:10.1098/rspb.2016.1625.

- Laundré J.W., Hernández L. & Altendorf K.B., 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* **79**(8), 1401–1409, DOI:10.1139/z01-094.
- Laundré J.W., Hernandez L. & Ripple W.J., 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *TOECOLJ* **3**(3), 1–7, DOI:10.2174/1874213001003030001.
- Lazzeri L., Ferretti F., Churski M., Diserens T.A., Oliveira R., Schmidt K. & Kuijper D.P.J., 2024. Spatio-temporal interactions between the red fox and the wolf in two contrasting European landscapes. *Sci Rep* **14**(1), 221, DOI:10.1038/s41598-023-50447-z.
- Lhoest, S., & Fonteyn, D. (2023). *Techniques d’inventaire et de modélisation des populations animales—Wildlife monitoring by camera traps* [Cours magistral].
- Licoppe, A., 2023. *Gestion de la faune tempérée* [Cours magistral].
- Licoppe A. & Herman R., 2012. Observation et suivi d’une population de cerfs en Hertogenwald. *Hautes Fagnes*.
- Lima S.L. & Bednekoff P.A., 1999. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *The American Naturalist* **153**(6), 649–659, DOI:10.1086/303202.
- Lyhne R., 2021. Landscape of fear in an anthropogenic environment – The response of roe deer *Capreolus capreolus* and red deer *Cervus elaphus* to the presence of wolves *Canis lupus* in a Danish wolf territory.
- Meredith M. & Ridout M., 2024. Overview of the overlap package.
- OFB, 2022. Fiches espèces. *Le portail technique de l’OFB*. <https://professionnels.ofb.fr/fr/doc-fiches-especes/>, (13/08/2024).
- OFB, August-6-2024. Le renard | Office français de la biodiversité. <https://www.ofb.gouv.fr/le-renard>, (06/08/2024).
- ONCFS, 2015. Le renard.
- Peral C., Landman M. & Kerley G.I.H., 2022. The inappropriate use of time-to-independence biases estimates of activity patterns of free-ranging mammals derived from camera traps. *Ecology and Evolution* **12**, DOI:<https://doi.org/10.1002/ece3.9408>.
- Prévot C. & Licoppe A., 2013. Comparing red deer (*Cervus elaphus* L.) and wild boar (*Sus scrofa* L.) dispersal patterns in southern Belgium. *Eur J Wildl Res* **59**(6), 795–803, DOI:10.1007/s10344-013-0732-9.
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Réseau Loup, 2022. Le retour naturel du loup en Wallonie, SPW.

- Richard E., Gaillard J.-M., Saïd S., Hamann J.-L. & Klein F., 2010. High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. *Oecologia* **163**(1), 91–97, DOI:10.1007/s00442-009-1538-z.
- Ridout M.S. & Linkie M., 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *JABES* **14**(3), 322–337, DOI:10.1198/jabes.2009.08038.
- Ripple W.J., Estes J.A., Schmitz O.J., Constant V., Kaylor M.J., Lenz A., Motley J.L., Self K.E., Taylor D.S. & Wolf C., 2016. What is a Trophic Cascade? *Trends in Ecology & Evolution* **31**(11), 842–849, DOI:10.1016/j.tree.2016.08.010.
- Rossa M., Lovari S. & Ferretti F., 2021. Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behav Ecol Sociobiol* **75**(2), 32, DOI:10.1007/s00265-020-02956-4.
- Rowcliffe J.M., Kays R., Kranstauber B., Carbone C. & Jansen P.A., 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods Ecol Evol* **5**(11), 1170–1179, DOI:10.1111/2041-210X.12278.
- Rowcliffe M., 2023. Package “activity” : Animal Activity Statistics.
- Schockert V., Fichet V. & Licoppe A., 2020. Plan d’action pour une cohabitation équilibrée entre l’homme et le loup en Wallonie, SPWARNE.
- SPW DEMNA, Carte des Fagnes.
- SPW. (2023). *Orthophotos 2023 | Géoportail de la Wallonie*. <https://geoportail.wallonie.be/catalogue/ad55c2ce-62ad-4c3c-b3cf-8fbc270a6b6e.html>
- SPW, *Portail Biodiversité en Wallonie*. <https://biodiversite.wallonie.be/fr/accueil.html?IDC=6>.
- SPW. WalOnMap, Géoportail de la Wallonie. geoportail.wallonie.be
- Sunde P., Kjeldgaard S.A., Mortensen R.M. & Olsen K., 2024. Human avoidance, selection for darkness and prey activity explain wolf diel activity in a highly cultivated landscape. *Wildlife Biology* e01251, DOI:10.1002/wlb3.01251.
- Suraci J.P., Clinchy M., Dill L.M., Roberts D. & Zanette L.Y., 2016. Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nat Commun* **7**(1), 10698, DOI:10.1038/ncomms10698.
- Theuerkauf J. & Rouys S., 2008. Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieża Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* **256**(6), 1325–1332, DOI:10.1016/j.foreco.2008.06.030.
- Tobler M.W., Zúñiga Hartley A., Carrillo-Percastegui S.E. & Powell G.V.N., 2015. Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. *Journal of Applied Ecology* **52**(2), 413–421, DOI:10.1111/1365-2664.12399.
- Van Beeck Calkoen S.T.S., Kuijper D.P.J., Apollonio M., Blondel L., Dormann C.F., Storch I. & Heurich M., 2023. Numerical top-down effects on red deer (*Cervus elaphus*) are mainly shaped by humans rather than large carnivores across Europe. *Journal of Applied Ecology* **60**(12), 2625–2635, DOI:10.1111/1365-2664.14526.

Vazquez C., Rowcliffe J.M., Spoelstra K. & Jansen P.A., 2019. Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: Time transformations using day length. *Methods Ecol Evol* **10**(12), 2057–2066, DOI:10.1111/2041-210X.13290.

Wageningen University & INBO, 2023. *Agouti*. <https://www.agouti.eu/>

Watanabe, Sumio. 2010. Asymptotic Equivalence of Bayes Cross Validation and Widely Applicable Information Criterion in Singular Learning Theory. *Journal of Machine Learning Research* **11** (12).

Winnie J. & Creel S., 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour* **73**(1), 215–225, DOI:10.1016/j.anbehav.2006.07.007.

IX. ANNEXES

Tableau 4 : P-valeurs relatives aux rythmes d'activité d'une même saison pour le cerf.

	2020	2021	2022
<i>Hiver 2021</i>	< 0.001		
<i>Hiver 2022</i>	< 0.001	< 0.001	
<i>Hiver 2023</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Printemps 2021</i>	< 0.001		
<i>Printemps 2022</i>	< 0.001	< 0.001	
<i>Printemps 2023</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Été 2021</i>	< 0.001		
<i>Été 2022</i>	< 0.001	< 0.001	
<i>Été 2023</i>	< 0.001	< 0.001	0.071
<i>Automne 2021</i>	< 0.001		
<i>Automne 2022</i>	< 0.001	< 0.001	
<i>Automne 2023</i>	< 0.001	< 0.001	0.019

Tableau 5 : P-valeurs relatives aux rythmes d'activité d'une même saison pour le chevreuil.

	2020	2021	2022
Hiver 2021	0.054		
Hiver 2022	< 0.001	< 0.001	
Hiver 2023	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Printemps 2021	< 0.001		
Printemps 2022	< 0.001	0.051	
Printemps 2023	< 0.001	0.007	0.005
Été 2021	0.437		
Été 2022	< 0.001	< 0.001	
Été 2023	0.112	0.119	< 0.001
Automne 2021	0.012		
Automne 2022	0.002	< 0.001	
Automne 2023	0.001	< 0.001	0.003

Tableau 6 : P-valeurs relatives aux rythmes d'activité d'une même saison pour le sanglier.

	2020	2021	2022
Hiver 2021	0.001		
Hiver 2022	< 0.001	< 0.001	
Hiver 2023	< 0.001	0.001	< 0.001
Printemps 2021	<0.001		
Printemps 2022	< 0.001	< 0.001	
Printemps 2023	< 0.001	< 0.001	0.032
Été 2021	<0.001		
Été 2022	< 0.001	< 0.001	
Été 2023	< 0.001	< 0.001	0.003
Automne 2021	0.001		
Automne 2022	< 0.001	< 0.001	
Automne 2023	< 0.001	< 0.001	0.002

Tableau 7 : P-valeurs relatives aux courbes d'activité des deux sites d'étude pour une même période.

	<i>Cerf</i>	<i>Chevreuil</i>	<i>Sanglier</i>	<i>Renard</i>
<i>Été 2020</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
<i>Automne 2020</i>	< 0.001	0.029	< 0.001	0.213
<i>Hiver 2021</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
<i>Printemps 2021</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
<i>Été 2021</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
<i>Hiver 2022</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Printemps 2022</i>	< 0.001	0.002	< 0.001	

Tableau 8 : P-valeurs des courbes d'activité utilisées pour calculer le recouvrement le loup.

	2020	2021	2022	2023
<i>Cerf</i>	0.053	< 0.001	< 0.001	0.001
<i>Chevreuil</i>	0.669	< 0.001	0.001	< 0.001
<i>Sanglier</i>	0.007	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Renard</i>	0.007	0.053	0.029	0.010

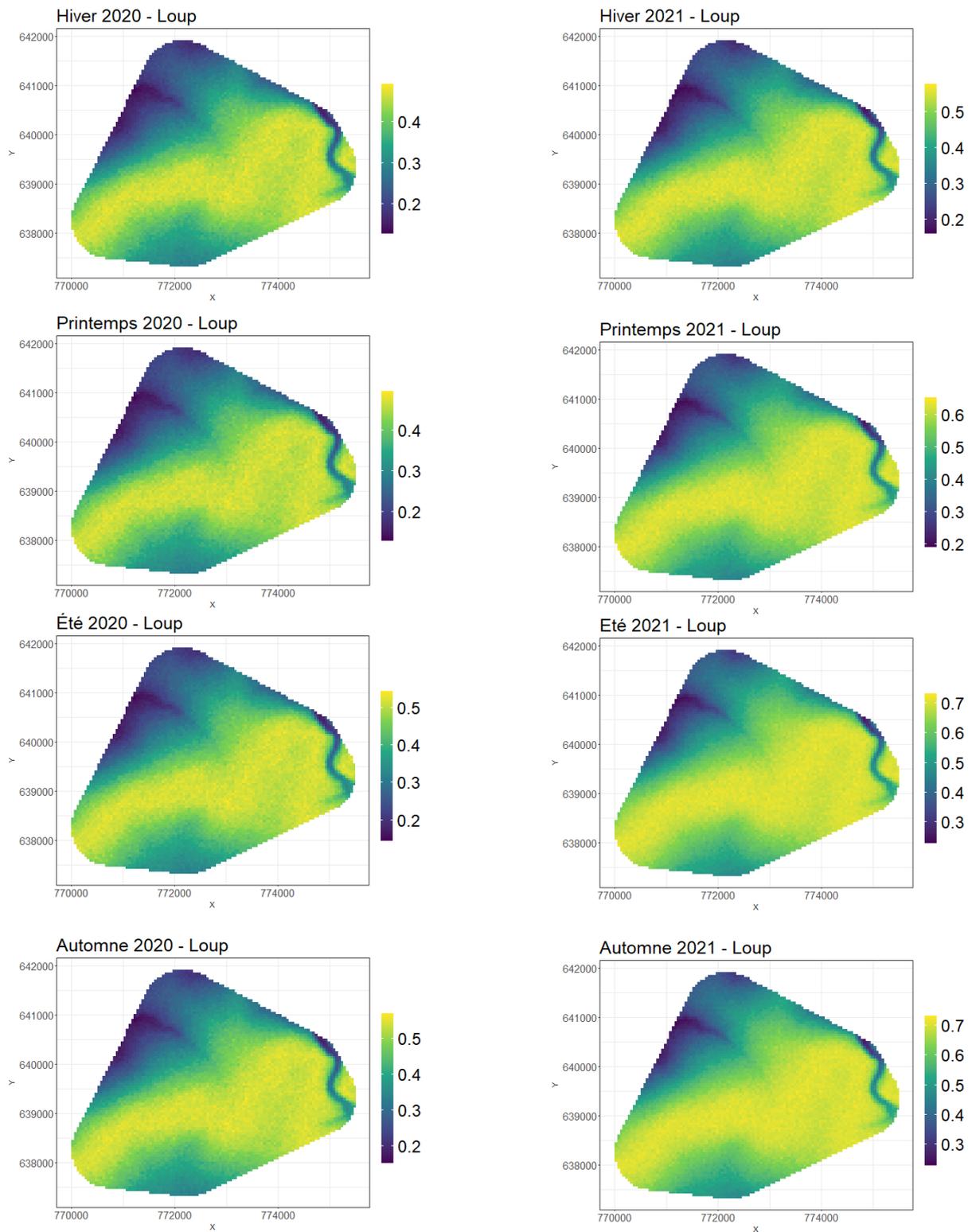


Figure 22 : Cartes de la probabilité d'occurrence du loup par saison en 2020 et 2021.

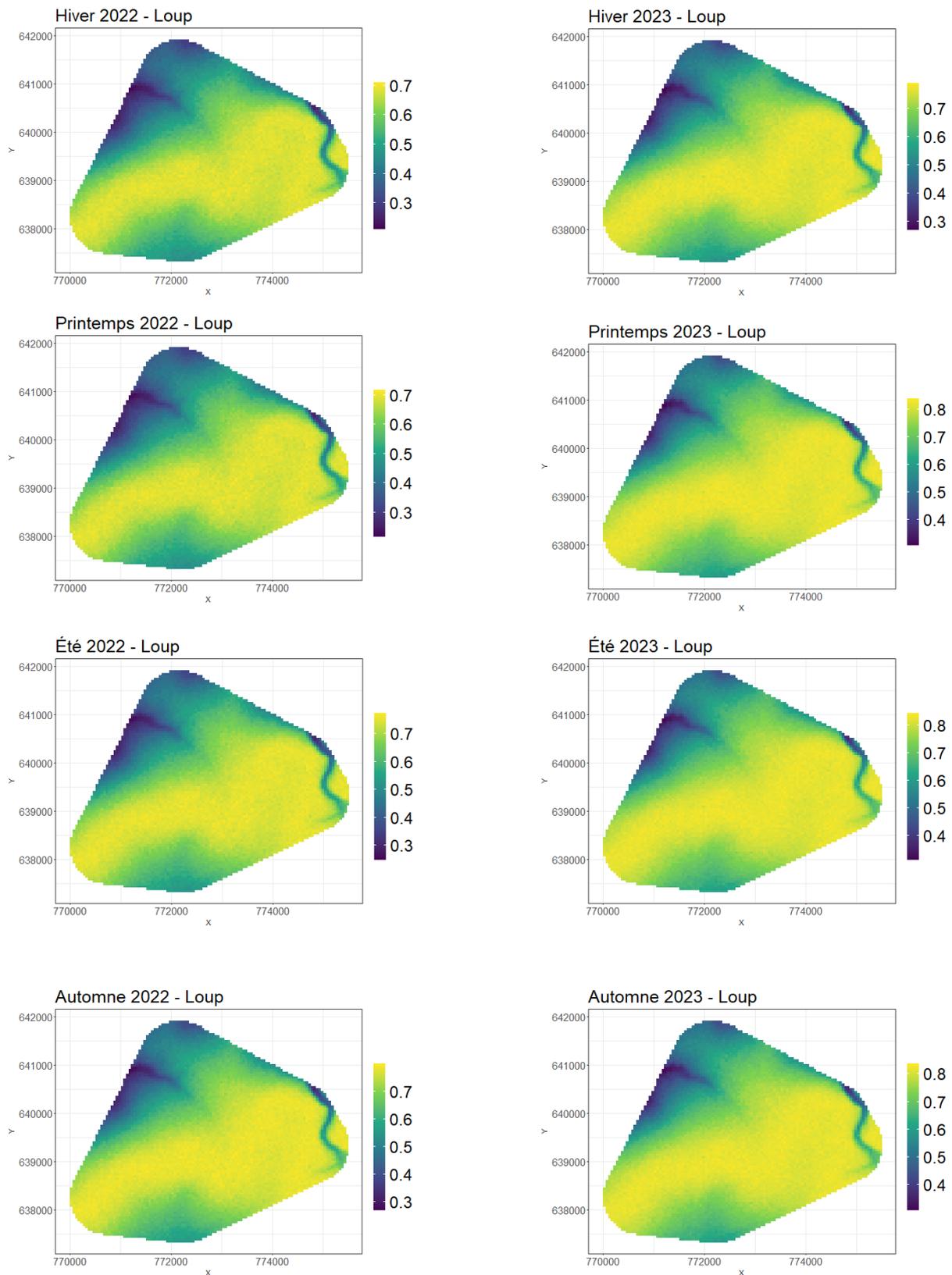


Figure 23 : Cartes des probabilités d'occurrence du loup par saison en 2022 et 2023.

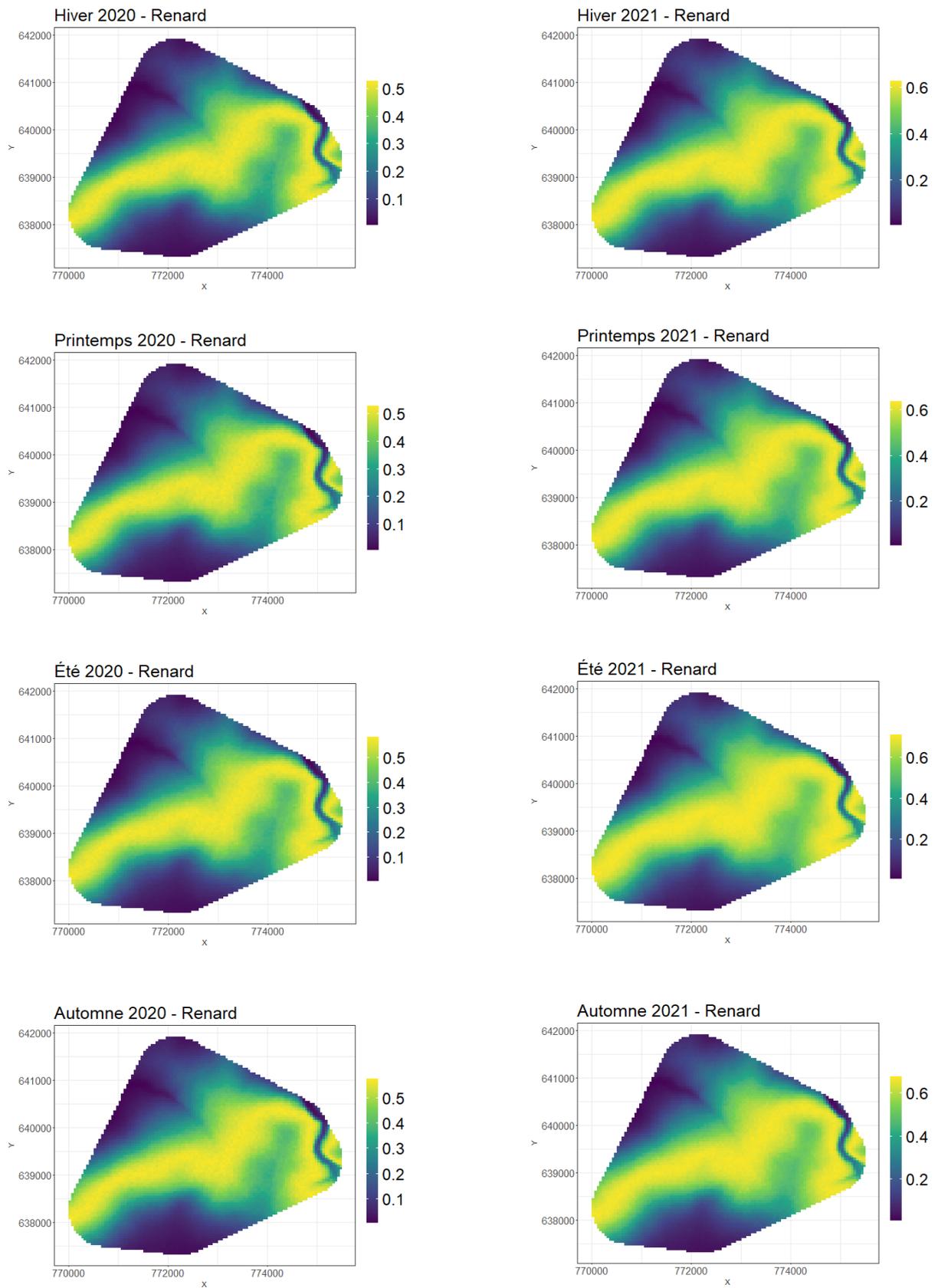


Figure 24 : Cartes des probabilités d'occurrence du renard par saison en 2020 et 2021.

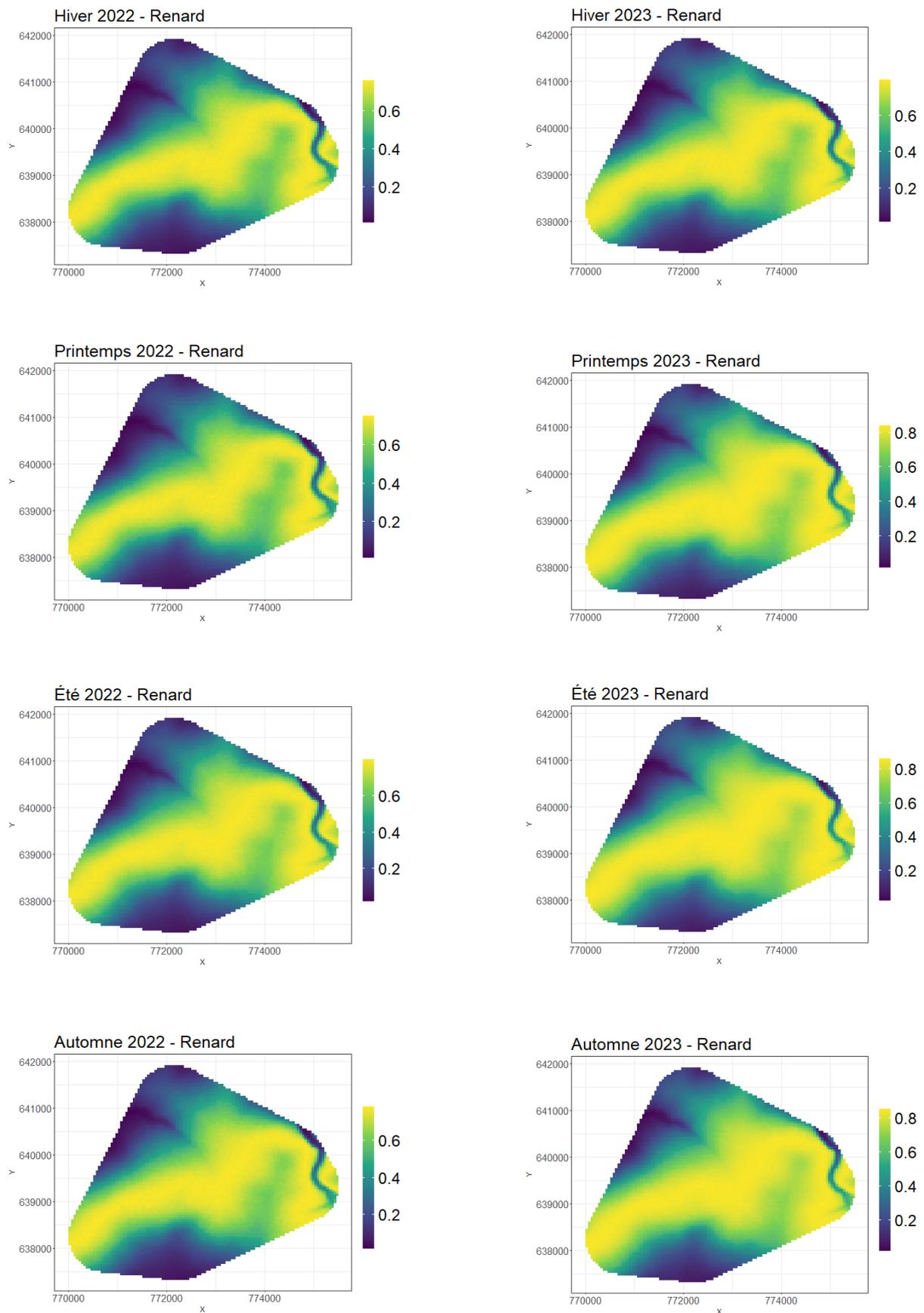


Figure 25 : Cartes des probabilités d'occurrence du renard par saison en 2022 et 2023.