

Mémoire

Auteur : Rouault, Liza

Promoteur(s) : Winandy, Laurane; Licoppe, Alain

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/23828>

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.

RETOUR DU LOUP (*CANIS LUPUS*) EN BELGIQUE : CARACTÉRISATION DU PAYSAGE DE LA PEUR DANS LA ZONE DE PRÉSENCE PERMANENTE

*Mémoire réalisé dans le cadre de l'obtention du grade de master
en Biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie*



Liza ROUAULT

Promoteur : Mr Alain Licoppe (Département d'étude du milieu naturel et agricole)

Co-promoteur : Mme Laurane Winandy (Département de Biologie, Ecologie et Evolution).
Faculté des Sciences. & Mme Charlotte Vanderlocht (Doctorante)

RESUMÉ

Retour du loup (*Canis lupus*) en Belgique : caractérisation du paysage de la peur dans la Zone de Présence Permanente

Auteur : Liza ROUAULT, septembre 2025

Encadrants : Alain LICOPPE, Laurane WINANDY, Charlotte VANDERLOCHT

Département : DEMNA – Département d'étude du Milieu naturel et agricole

Le retour du loup (*Canis lupus*) en Wallonie, après plus d'un siècle d'absence, soulève de nouvelles interrogations sur les effets écologiques directs et indirects de ce grand prédateur. Ce mémoire s'inscrit dans le cadre du concept de paysage de la peur, selon lequel la seule présence d'un prédateur peut modifier le comportement des proies. L'objectif principal de cette étude est d'évaluer si le retour du loup a modifié le comportement spatial et temporel des biches (*Cervus elaphus*) dans les Hautes Fagnes et Eifel, en analysant l'effet d'un risque de prédation sur leurs déplacements depuis le retour officiel du prédateur en 2018. Une double approche a été adoptée. D'une part, la distribution spatiale du loup a été modélisée à partir d'indices de présence opportunistes, à l'aide de l'algorithme MaxEnt (*Maximum Entropy*). Cette modélisation a révélé une forte probabilité de présence du loup dans les zones proches des chemins et éloignées des bâtiments, traduisant une utilisation active du réseau de sentiers combinée à un évitement des infrastructures humaines. D'autre part, les trajectoires GPS de biches suivies entre 2010 et 2025 ont été analysées à l'aide d'un modèle iSSF (*Integrated Step Selection Function*), afin d'identifier d'éventuelles réponses comportementales au risque. Les résultats montrent qu'un évitement significatif des zones à haut risque de rencontre avec le loup émerge uniquement après 2018, suggérant une modification comportementale au retour du prédateur. Cette réponse, fondée sur l'anticipation du danger plutôt que sur une interaction directe, constitue un effet indirect typique du paysage de la peur. En mettant en évidence l'émergence rapide d'un paysage de la peur dans un contexte de recolonisation, cette étude contribue à une meilleure compréhension des effets indirects du retour du loup sur le comportement des proies.

REMERCIEMENT

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce stage et à la rédaction de ce rapport. Leur soutien, leur conseil et leur expertise ont été d'une grande importance tout au long de cette expérience enrichissante.

Je souhaite tout d'abord remercier Monsieur Alain Licoppe, mon promoteur, pour m'avoir accueillie au sein du DEMNA. Sa disponibilité, ses précieux conseils et sa grande expertise ont été essentiels à l'aboutissement de ce travail. Je remercie également l'ensemble de l'équipe du DEMNA pour leur bienveillance, leur soutien et pour m'avoir permis de les accompagner sur le terrain.

Je tiens également à adresser mes sincères remerciements à Madame Laurane Winandy, ma promotrice à l'Université de Liège, pour son accompagnement, ses retours constructifs et son suivi attentif tout au long de ce projet.

Un merci particulier à Charlotte Vanderlocht, qui a pris de son temps pour m'aider avec patience malgré les contraintes de sa thèse. Ses conseils avisés, son soutien constant et ses mots toujours encourageants ont joué un rôle déterminant dans l'avancée de ce mémoire.

Et comme toute nouvelle expérience est encore plus précieuse en compagnie d'amis, je tiens à exprimer mes remerciements à Lorine Missiaen, étudiante de l'Uliège, pour ses relectures, son entraide et le soutien partagé au fil de ce mémoire comme au cours de ces trois années passées en Belgique.

Un mot également pour Lukas Arzel, pour son soutien moral au quotidien durant toutes ces années et pour avoir toujours trouvé les mots justes pour m'encourager dans les moments de doute.

Enfin, je remercie chaleureusement ma famille, pour son soutien indéfectible, tant sur le plan moral que pratique, et pour leur confiance qui m'a permis de mener à bien mes études et ce travail.

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE I- INTRODUCTION 1

1. CONTEXTE GÉNÉRAL : RETOUR DU LOUP EN EUROPE ET EN BELGIQUE .. 1
 - 1.1. Retour du loup en Europe : dynamique de recolonisation et enjeux de conservation 1
 - 1.2. Recolonisation naturelle du loup en Belgique..... 2
2. CONSÉQUENCES DU RETOUR DU LOUP SUR LES PROIES 3
 - 2.1. Régime alimentaire du loup et son rôle dans les écosystèmes..... 3
 - 2.2. Impact écologique de la prédation et réponses adaptatives des proies 4
 - 2.2.1. Variables modulant le risque de prédation 4
 - 2.2.2. Modifications comportementales des proies en réponse au risque de prédation 5
3. CONCEPT DE PAYSAGE DE LA PEUR (*Landscape of fear* ou *LOF*)..... 7
 - 3.1. Définition et fondements théoriques..... 7
 - 3.2. Représentation du paysage de la peur et réponses comportementales des proies..... 8
4. OBJECTIFS 11

CHAPITRE II- MATÉRIEL ET MÉTHODE..... 12

1. PRÉSENTATION DE LA ZONE D'ÉTUDE 12
2. POPULATIONS ETUDIÉES 14
 - 2.1. Le loup 14
 - 2.2. Le cerf..... 15
3. COLLECTE ET ANALYSE DES DONNÉES 16
 - 3.1. Données et analyses relatives au loup..... 16
 - 3.1.1. Collecte et préparation des données de présence 16
 - 3.1.2. Variables environnementales SIG 17
 - 3.1.3. Construction et validation du modèle Maxent 19
 - 3.1.4. Modélisation du risque de mise à mort à partir des localisations de proies tuées
 - 3.2. Analyse du comportement des biches face au risque de prédation..... 23

3.2.1.	Collecte des données GPS	23
3.2.2.	Principe de l'Integrated Step Selection Function (iSSF)	23
3.2.3.	Construction du modèle iSSF	24
3.2.4.	Vérification de la répartition spatiale des individus suivis.....	27
CHAPITRE III- RÉSULTATS		28
1.	MODÉLISATION DE LA PRÉSENCE DU LOUP À L'AIDE DE L'ALGORITHME MAXENT	28
1.1.	Validation du modèle global de prédiction.....	28
1.2.	Contribution des variables environnementales	28
1.3.	Importance individuelle des variables (Test de Jackknife)	29
1.4.	Courbes de réponse des variables dominantes	30
1.5.	Cartographie du risque spatiale de rencontre avec le loup	33
1.6.	Identification des zones favorables à la mise à mort de proies sauvages.....	34
2.	ANALYSE SPATIO-TEMPORELLE DU COMPORTEMENT DES BICHES EN REPOSE AU RISQUE DE PREDATION.....	37
2.1.	Modification de la sélection spatiale en fonction du risque de prédation : comparaison avant et après le retour du loup	37
2.2.	Absence de variation journalière dans la réponse au risque.....	40
2.3.	Effets des variables de mouvement : longueur du pas et angle de rotation.....	41
2.4.	Contrôle des effets environnementaux dans la sélection du pas	41
CHAPITRE IV- DISCUSSION		42
CHAPITRE V- CONCLUSION : Implications écologiques et perspectives.....		50
BIBLIOGRAPHIE		51
ANNEXE		62

LISTE CHRONOLOGIQUE DES TABLEAUX

Tableau I - Répartition des indices de présence du loup en fonction du type d'indice, du diagnostic et du niveau de certitude SCALP	17
Tableau II - Caractéristiques des couches environnementales utilisées pour modéliser la présence du loup.....	18
Tableau III - valeurs des indices d'évaluation de la performance et validation du modèle	28
Tableau IV - Contribution des variables environnementales dans le modèle global Maxent ..	29
Tableau VI - Output du modèle iSSF	37

LISTE CHRONOLOGIQUE DES FIGURES

Figure 1: Cartographie des différents types d'habitats présents dans la zone d'étude (Source : Willems & Hill, 2009).....	9
Figure 2: Modélisation du risque de prédation perçu par les singes verts (<i>Cercopithecus aethiops</i>) en fonction de quatre types de prédateurs : aigles, babouins, léopards et serpents ((Source : Willems & Hill, 2009).	10
Figure 3: Localisation de la zone d'étude (Zone de Présence Permanente du Loup), en mai 2025	12
Figure 4: Répartition et composition des trois meutes présentes en Wallonie le 18.04.2024. Source : Portail de la biodiversité en Wallonie.	14
Figure 5: Test de Jackknife appliqué au modèle MaxEnt. Le gain de régularisation est affiché pour chaque variable environnementale selon trois conditions : En bleu : gain obtenu lorsque la variable est utilisée seule dans le modèle, En turquoise : gain obtenu lorsque la variable est exclue du modèle et En rouge : gain du modèle complet incluant l'ensemble des variables.	30
Figure 6: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux chemins. Elle illustre l'effet marginal de cette variable sur la probabilité relative de présence du loup. Le signal de prédiction (logistic output) diminue fortement dans les premières centaines de mètres, indiquant une préférence marquée pour les zones proches des sentiers.....	31
Figure 7: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux bâtiments. Elle montre une augmentation de la probabilité relative de présence du loup avec la distance aux infrastructures humaines, suggérant un évitement clair des zones urbanisées ou habitées.....	32

Figure 8: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable couvert forestier. La probabilité relative de présence du loup est plus élevée dans les zones à faible ou moyenne couverture forestière (0–60 %), puis diminue fortement au-delà de 80 %, indiquant un évitement marqué des forêts très denses.	33
Figure 9 : Carte de probabilité relative de présence du loup dans la zone de présence permanente (ZPP), telle que prédite par le modèle MaxEnt à partir des variables environnementales sélectionnées. Les valeurs sont exprimées selon l'échelle du logistic output (de 0 à 1), représentant un gradient spatial continu de probabilité de rencontre avec le prédateur.. Les zones à plus faible probabilité apparaissent en bleu, correspondant à un risque réduit de rencontre avec le loup, tandis que les zones à probabilité plus élevée sont représentées en rouge, indiquant un risque accru. Cette carte est utilisée comme un indicateur spatial indirect du risque, en vue de l'analyse comportementale des biches.....	34
Figure 10 - Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable couvert forestier. La probabilité relative de localisation des lieux de mise à mort est plus élevée dans les milieux peu boisés (0–40 % de couvert), puis diminue nettement au-delà de 60 %, indiquant un évitement marqué des forêts denses.	35
Figure 11: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux cours d'eau. La probabilité relative de localisation des lieux de mise à mort est maximale à proximité immédiate des linéaires hydrographiques (0–500 m), puis diminue progressivement avec l'éloignement, suggérant une forte association spatiale entre les milieux riverains et les événements de prédation létale.	35
Figure 12: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux bâtiments. La probabilité relative de localisation des lieux de mise à mort augmente avec la distance aux infrastructures humaines, atteignant un maximum au-delà de 2000 m, ce qui suggère un évitement des zones anthropisées par le prédateur.	36
Figure 13 : Courbes de réponse du modèle iSSF montrant la relation entre le risque de prédation et la probabilité de sélection d'un pas par les biches, avant (courbe marron) et après 2018 (courbe bleue). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 95 %...	38
Figure 14 : Représentation des domaines vitaux (MCP 90 %) des biches équipées de colliers GPS entre 2010 et 2025, réparties selon la période de suivi. En bleu : biches suivies avant 2018 (17 biches). En rouge : biches suivies après 2018 (22 biches). Les domaines vitaux se superposent largement, indiquant une occupation spatiale similaire au sein de la zone potentielle de présence (ZPP), et réduisant la probabilité que les différences observées dans la réponse au risque soient attribuables à un biais d'échantillonnage géographique.	39

Figure 15 : Valeurs de log-RSS estimées pour la relation entre le risque de prédation et la sélection des pas par les biches, selon la période (avant/après 2018 ; significatif) et le moment du jour (jour/nuit ; non-significatif). 40

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE A - VERIFICATION PRÉALABLE A L'ANALYSE MAXENT GLOBALE - Analyse interannuelle	62
ANNEXE B- VERIFICATION PRÉALABLE A L'ANALYSE MAXENT GLOBALE – Analyse saisonnière..	65
ANNEXE C - MATRICE DE CORRÉLATION DE SPEARMAN	67
ANNEXE D - L'EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU COUVERT FORESTIER SUR LA ZONE D'ETUDE.....	67
ANNEXE E - VISUALISATION DES COUCHES ENVIRONNEMENTALES INTEGRÉES DANS QGIS	69

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AUC : Area Under the Curve (Aire sous la courbe ROC)

iSSF : Integrated Step Selection Function (Fonction de sélection de pas intégrée)

LOF : Landscape of Fear (Paysage de la peur)

MCP : Minimum Convex Polygon (Polygone convexe minimum)

MaxEnt : Maximum Entropy

SCALP : Status and Conservation of the Alpine Lynx Population

SIG : Système d'Information Géographique

TSS : True Skill Statistic

ZPP : Zone de Présence Permanente

CHAPITRE I- INTRODUCTION

1. CONTEXTE GÉNÉRAL : RETOUR DU LOUP EN EUROPE ET EN BELGIQUE

1.1. Retour du loup en Europe : dynamique de recolonisation et enjeux de conservation

Grand prédateur emblématique, le loup (*Canis lupus*) a récemment fait son retour en Belgique après plus d'un siècle d'absence. Présent historiquement dans une large partie de l'hémisphère Nord, y compris sur l'ensemble du continent européen, ce grand carnivore a longtemps été la cible de nombreuses persécutions. À partir du Moyen Âge, et de manière plus intensive au XIX^e siècle, le loup est devenu l'objet de nombreux conflits, notamment avec les éleveurs, en raison des attaques sur le bétail, mais aussi à cause de la peur qu'il suscitait au sein des populations rurales. La plupart des pays européens ont contribué à son déclin, à la fois par des campagnes d'éradication, par la fragmentation de son habitat et par la raréfaction de ses proies, autant de facteurs ayant conduit à sa presque totale disparition (Mech & Boitani, 2010).

Toutefois, depuis la fin du XX^e siècle, on observe une recolonisation progressive et naturelle du loup dans plusieurs pays d'Europe. En provenance d'Italie et des Balkans, les loups ont recolonisé les Alpes françaises et suisses, tandis que les populations d'Europe de l'Est se sont étendues vers l'Allemagne, la Pologne et les pays scandinaves (Chapron et al., 2014). Disparu depuis plus d'un siècle du territoire belge, le prédateur a fait son retour en Wallonie récemment, via deux principales voies de recolonisation provenant des populations épargnées par les persécutions, une première voie par le sud, la lignée italo-alpine et une seconde par l'est et le nord-est provenant de la lignée germano-polonaise. Ce retour a été rendu possible notamment parce que la Wallonie, comme l'essentiel des régions européennes, offre aujourd'hui des conditions écologiques favorables à l'établissement du loup, avec une abondance de proies telles que des ongulés sauvages ainsi qu'une superficie forestière significative (Fichefet et al., s. d.).

Le retour du loup dans de nombreux pays d'Europe a été favorisé avant tout par la mise en place de mesures de protection juridique, qui ont permis à l'espèce de recoloniser progressivement plusieurs régions. En Europe, le loup est protégé par la Convention de Berne de 1979, visant à assurer la conservation de la vie sauvage et des habitats naturels (Trouwborst, 2010), ainsi que par la Directive Habitats 92/43/CEE, qui le classe dans ses annexes II et IV.

Jusqu'en décembre 2024, le loup figurait à l'annexe II de la Convention de Berne, ce qui lui conférait un statut de protection stricte. Toutefois, depuis le 3 décembre 2024, les pays signataires ont voté le déclassement de l'espèce vers l'annexe III, où elle demeure protégée, mais de manière moins contraignante (Conseil de l'Europe., s. d.). Parallèlement, le loup a également été déclassé au sein de la Directive Habitats, il est passé de l'annexe IV à V (*Directive (UE) 2025/1237 du Parlement européen et du Conseil, s. d.*). Ce changement de statut pourrait avoir des conséquences importantes sur la gestion des populations en Europe, en rendant plus accessibles certaines dérogations, notamment dans les zones où persistent des conflits avec les activités humaines. D'un point de vue conservatoire, cette évolution suscite des inquiétudes, car une régulation plus souple pourrait compromettre le rôle écologique du loup, notamment dans le contrôle des populations d'ongulés sauvages (Ausilio et al., 2021). À l'heure actuelle, la Loi wallonne sur la Conservation de la Nature maintient toutefois un statut de protection stricte pour l'espèce (SPW, s. d.-c).

1.2. Recolonisation naturelle du loup en Belgique

Le retour du loup en Europe résulte d'une combinaison de facteurs écologiques favorables et de mesures de conservation efficaces. En Belgique, l'installation officielle de l'espèce n'a été confirmée qu'en janvier 2018, dans le Limbourg, à la suite de la vérification d'indices de présence, bien que les premières traces aient été observées dès 2016 sur le site de Plateau des Tailles (*Le loup en Flandre | Agence de la Nature et des Forêts, s. d.*). C'est en juin 2018 qu'un premier territoire a été identifié en Wallonie dans les Hautes-Fagnes (*Loups - Wallonie | Réseau Loup | La biodiversité en Wallonie, s. d.-a*). Sur ce territoire, un couple se forme en décembre 2020, donnant naissance à une première meute en 2021. Cette région présente des caractéristiques écologiques favorables au retour du prédateur, notamment une faible densité humaine, une surface forestière importante ainsi qu'une abondance en ongulés sauvages (Fichefet et al., s. d.). Les indices de présence collectés depuis 2018, combinés aux données issues du réseau de pièges photographiques, ont permis de confirmer la présence de trois meutes sur trois territoires contigus dès 2023 dans la région des Hautes-Fagnes et Eifel.

Une Zone de Présence Permanente (ZPP) y est définie autour de chaque territoire dès le moment où la présence formelle du loup est établie depuis au moins six mois. Cette délimitation est régulièrement ajustée selon l'installation de nouveaux individus et l'évolution des territoires utilisés par les loups.

La ZPP actuelle englobe donc trois territoires de loups contigus, dont deux sont transfrontaliers avec l'Allemagne, couvrant 60 000 hectares côté belge. Ces territoires abritent la meute du Nord des Hautes-Fagnes, celle du Nord Eifel ainsi qu'une dernière dans le territoire du Sud des Hautes-Fagnes (*Loups - Wallonie | Réseau Loup | La biodiversité en Wallonie, s. d.*).

2. CONSÉQUENCES DU RETOUR DU LOUP SUR LES PROIES

2.1. Régime alimentaire du loup et son rôle dans les écosystèmes

Dans ces zones, le loup agit principalement comme un prédateur d'ongulés sauvages tels que le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) ou encore le sanglier (*Sus scrofa*). Ces proies constituent une part essentielle du régime alimentaire du loup en Europe (Nowak et al., 2011). Le retour du prédateur dans la région soulève dès lors de nombreuses interrogations quant à la coexistence entre le loup et les populations d'ongulés sauvages, qui auparavant évoluaient dans un habitat sans grands prédateurs, autres que l'être humain (Darimont et al., 2015). Cette recolonisation, observée dans divers écosystèmes européens, a alimenté un intérêt scientifique croissant pour ses effets écologiques, en particulier sur la dynamique des populations, les comportements des proies et l'organisation spatiale des communautés (Berardi et al., 2022).

Le loup est un prédateur opportuniste mais bien qu'il cible principalement les ongulés sauvages, il adapte son régime alimentaire en fonction des ressources disponibles, consommant également des proies plus petites comme des rongeurs et des lièvres. Un individu adulte consomme en moyenne 4 à 5 kilos de carcasse par jour, bien que cette quantité puisse varier en fonction de la disponibilité des proies, de la taille de la meute et des besoins énergétiques individuels (Fichefet et al., s. d.). La prédation par le loup joue un rôle significatif dans la mortalité naturelle des ongulés sauvages en Europe. Selon une étude de référence (Okarma, 1995), la prédation par le loup représenterait environ 42,5% de mortalité naturelle totale du cerf élaphe, avec une prédation estimée entre 20 et 30 cerfs par an pour 100 km². Pour le chevreuil, cette part est estimée à 25,7% de la mortalité naturelle et 16% pour le sanglier. Globalement, la mortalité naturelle regroupe environ 25 % de la mortalité annuelle totale de ces espèces (Okarma, 1995). Ces chiffres témoignent de l'impact significatif du loup sur les populations d'ongulés sauvages, bien que ces effets varient selon des facteurs comme la densité de proies, la structure de l'habitat ou la présence d'autres prédateurs (Ripple & Beschta, 2012).

Au-delà de la régulation démographique directe (*consumptive effects*), le loup joue un rôle fonctionnel central dans les écosystèmes à travers des effets indirects sur le comportement, l'utilisation de l'espace ou la physiologie de ses proies (*non-consumptive effects*) (Gerber et al., 2023). Ces réponses comportementales, telles que la vigilance accrue, l'évitement spatial ou la réduction du temps de pâturage, peuvent à leur tour déclencher des cascades trophiques, notamment sur la végétation (Creel et al., 2007; Donini et al., 2024). Plusieurs études ont montré que la présence du loup peut modifier l'utilisation de l'espace chez les cervidés, en particulier via des comportements d'évitement spatial du risque de prédation. Par exemple, en Pologne, des modifications des patterns d'abrouissement ont été observées dans les zones à forte activité du loup, favorisant la régénération de certaines espèces végétales (Kuijper et al., 2013). Toutefois, ces effets ne sont pas systématiquement observés dans les zones de recolonisation récente, et les réponses comportementales peuvent varier selon les contextes écologiques.

2.2. Impact écologique de la prédation et réponses adaptatives des proies

2.2.1. Variables modulant le risque de prédation

L'interaction entre prédateurs et proies joue un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes : elle régule les effectifs des espèces proies, influence leur distribution spatiale et façonne, sur le long terme, les trajectoires évolutives des deux groupes. Toutefois, l'intensité et la distribution du risque de prédation varient selon plusieurs facteurs, tant biologiques qu'environnementaux.

Premièrement, la taille de la meute conditionne souvent le choix des proies. Les groupes nombreux s'attaquent préférentiellement à des proies de grande taille, comme le cerf élaphe, tandis que les loups solitaires ou en petits groupes ciblent plutôt des proies plus petites, comme le chevreuil (Patin, s. d.). Deuxièmement, la vulnérabilité individuelle des proies constitue un facteur déterminant : les jeunes et les individus âgés ou affaiblis présentent un risque accru de prédation. Une étude menée en Pologne a notamment montré que la condition physique des jeunes cerfs en fin d'hiver influençait fortement leur probabilité d'être prédatés (Kuijper et al., 2014).

Au-delà de ces facteurs biologiques, les caractéristiques du paysage jouent également un rôle structurant dans la répartition spatiale du risque de prédation. Selon la théorie de la quête alimentaire optimale (*Optimal Foraging Theory*), un prédateur tend à maximiser son gain énergétique tout en minimisant ses coûts associés à ses activités (déplacement, recherche, capture, manipulation). Chez le loup, cette stratégie d'optimisation énergétique se traduit par une sélection préférentielle d'environnements facilitant la locomotion, la détection et la capture des proies (MacArthur & Pianka, 1966). Dans ce contexte, plusieurs études ont mis en évidence que les zones proches des routes, chemins forestiers et coupe-feu sont davantage utilisées par les loups pour leurs déplacements et leurs attaques. Par exemple, Kunkel et Pletscher (2000) ont observé que les orignaux (*Alces alces*) étaient plus fréquemment tués à proximité de ces infrastructures linéaires qu'en forêt dense. Ces milieux ouverts ou semi-ouverts constitueraient ainsi des zones de risque de prédation accrue (Gervasi et al., 2013). Les chemins et sentiers réduisent la résistance aux déplacements tout en offrant une meilleure visibilité, optimisant à la fois la mobilité du prédateur et sa capacité à détecter les proies.

Enfin, la topographie constitue un facteur supplémentaire influençant le comportement spatial des loups. Une étude a montré que les zones à pente faible à modérée sont privilégiées, car elles permettent des déplacements plus efficaces tout en facilitant la détection et la poursuite des proies (Kunkel & Pletscher, 2000).

Ainsi, ces facteurs biologiques ou liés à la structure du paysage définissent les zones de risque au sein de l'habitat. Face à cette hétérogénéité du danger, les proies développent des stratégies comportementales pour limiter leur exposition.

2.2.2. Modifications comportementales des proies en réponse au risque de prédation

La prédation est un moteur puissant de l'évolution, affectant directement la survie des individus. Si les effets directs, c'est-à-dire la mise à mort des proies, sont bien documentés, les effets indirects de la prédation ont longtemps été négligés. Cependant, depuis les années 2000, des travaux ont mis en évidence que la simple présence du prédateur peut induire des changements comportementaux significatifs chez les proies, tels qu'une modification du budget d'activité (hausse de la vigilance) ou une augmentation du stress physiologique (Laundré et al., 2001; Ripple & Beschta, 2004). Les proies développent alors des stratégies anti-prédatrices, définies comme « tout comportement visant à éviter la prédation ou à réduire son risque » (Schmitz et al., 2004).

Ces adaptations impliquent souvent un compromis entre sécurité et acquisition de ressources. Ainsi, le risque de prédation, même en l'absence d'attaque effective, peut profondément affecter l'écologie des espèces, avec des effets comparables à ceux exercés par la prédation directe (Hebblewhite et al., 2005).

Parmi les réponses comportementales les plus fréquemment observées, l'augmentation de la vigilance est bien documentée. Elle a notamment été mise en évidence chez les wapitis (*Cervus canadensis*) dans le parc de Yellowstone, où les individus consacrent davantage de temps à la surveillance de leur environnement dans les zones à forte densité de loups, au détriment du pâturage. Cette réallocation du temps d'activité engendre une réduction de l'apport énergétique, avec des conséquences notables sur la condition corporelle et la reproduction (Laundré et al., 2001).

Les réactions des proies face au risque de prédation peuvent être classées en deux grandes catégories : réactives et proactives. Les réponses réactives sont déclenchées face à un danger immédiat, comme l'élévation soudaine du niveau de vigilance lors de la détection d'un prédateur à proximité. Les réponses proactives, en revanche, traduisent une anticipation du danger, comme l'usage préférentiel d'habitats refuges, même en l'absence de menace détectable (Creel et al., 2014). Un même comportement, tel que la vigilance, peut être réactif ou proactif selon le contexte. Une étude a ainsi montré que des cervidés naïfs, vivant dans un paysage sans loups depuis plus d'un siècle, réagissaient de manière marquée à des enregistrements de hurlements, soulignant la persistance d'une perception du risque même sans contact direct (Weterings et al., 2022).

D'autres ajustements comportementaux concernent les rythmes d'activité. Dans le parc régional de la Maremme, en Italie, les daims (*Dama dama*) deviennent plus actifs en journée afin de réduire leur chevauchement temporel avec les loups, principalement nocturnes dans cette région. Ce comportement d'évitement temporel est particulièrement marqué dans les zones à forte présence de loups (Rossa et al., 2021).

La sélection de l'habitat peut également être modifiée en réponse au risque perçu. Les proies tendent à éviter les zones jugées comme dangereuses, même lorsque celles-ci présentent une richesse en ressources. C'est ce qu'on observe à Yellowstone, où les wapitis fréquentent moins les zones à forte densité de loups, préférant des habitats plus sûrs, bien que parfois moins favorables sur le plan nutritif (Laundré et al., 2001).

Enfin, la structure sociale peut être modulée. Une augmentation de la taille des groupes permet de diluer le risque et de renforcer la détection collective des prédateurs. À l'inverse, dans des milieux denses ou à faible visibilité, des groupes plus restreints peuvent limiter les chances d'être détectés par un prédateur. Chez le cerf élaphe, par exemple, des groupes plus restreints ont été observés en forêt fermée, probablement pour minimiser le bruit et la visibilité (Månsson et al., 2017); Lone et al., 2015).

Ces ajustements comportementaux ne sont pas simplement des réactions ponctuelles à un danger immédiat. Ils traduisent une réorganisation durable des comportements, fondée sur une anticipation du risque et modifient en profondeur la manière dont les proies exploitent leur environnement. Ce phénomène est aujourd'hui conceptualisé sous le nom de paysage de la peur, qui reflète l'impact spatial et comportemental de la prédation perçue par les espèces proies, même en l'absence effective du prédateur.

3. CONCEPT DE PAYSAGE DE LA PEUR (*Landscape of Fear* ou *LOF*)

3.1. Définition et fondements théoriques

Sous la pression constante de la prédation, les ongulés peuvent percevoir certaines zones comme risquées, et adapter en conséquence leur comportement en les évitant ou en modifiant leur utilisation de l'espace. En effet, lorsque le risque de prédation est perçu comme élevé à un moment ou en un lieu donné, les proies adoptent une vigilance accrue, au détriment d'activités essentielles telles que l'alimentation ou le déplacement. À ce titre, dans le parc de Yellowstone, Laundré et al., (2001) ont montré que les wapitis évitent les zones centrales des territoires de loups, perçues comme plus dangereuses, pour privilégier des secteurs périphériques jugés plus sûrs.

Ce constat s'inscrit dans le cadre théorique du paysage de la peur, introduit pour la première fois en 2001 afin de décrire l'influence du risque de prédation sur la distribution spatiale et les comportements des proies (Bleicher, 2017). Dans la littérature écologique, la peur est définie comme la perception consciente ou non d'un risque de prédation, qui se manifeste par des adaptations comportementales spécifiques visant à limiter ce risque.

Il existe de nombreuses définitions de ce concept, mais les scientifiques s'accordent pour dire qu'il s'agit « d'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 associée à la recherche de nourriture dans des zones spécifiques de l'habitat dont il dispose ». (Brown & Kotler, 2004).

Contrairement à la prédation directe, qui affecte ponctuellement certains individus, la peur du prédateur agit de manière diffuse mais peut avoir un impact plus large, à l'échelle des populations. Elle est aujourd'hui reconnue comme une force écologique majeure, capable d'altérer la physiologie, les comportements, la distribution spatiale et les interactions trophiques (Preisser et al., 2007). Par exemple, une étude sur les moineaux chanteurs a montré que la seule perception du risque de prédation pouvait réduire la taille de leur couvée de près de 40 %, en raison d'une augmentation du stress, d'une réduction du temps de nourrissage et d'une vigilance accrue (Zanette et al., 2011). De même, chez les Campagnols roussâtres (*Myodes glareolus*), il a été démontré que le risque perçu varie selon la structure de la végétation. Les individus évitent les milieux à faible couverture végétale, perçus comme plus exposés. Cet évitement spatial affecte non seulement leur accès aux ressources, mais aussi leur condition corporelle et leur probabilité de survie (Dammhahn et al., 2022).

3.2. Représentation du paysage de la peur et réponses comportementales des proies

Sur le plan opérationnel, le *Landscape of Fear* (LOF) se définit comme une cartographie continue du risque de prédation perçu par une proie au cours de ses déplacements dans l'environnement (Laundré et al., 2001). Cette carte mentale du danger se superpose au paysage physique (sol, végétation, réseau hydrographique, topographie), et reflète la perception subjective des lieux comme étant plus ou moins risqués.

Plus récemment, une synthèse théorique actualisée (Gaynor et al., 2019) a précisé les fondements du concept en identifiant trois composantes clés : (1) la perception du risque, qui correspond à l'évaluation subjective par la proie des conditions de danger potentielles dans un environnement donné ; (2) la réponse comportementale à cette perception, incluant des ajustements dans l'utilisation de l'espace, la vigilance ou l'activité ; et (3) le risque réel, mesuré par la probabilité effective d'interaction avec un prédateur ou de mortalité. Les auteurs soulignent que ces trois dimensions ne sont pas toujours alignées : une proie peut percevoir un risque élevé sans modifier son comportement, par exemple en raison de contraintes énergétiques, ou inversement éviter une zone alors que le risque y est faible.

Cette approche permet de mieux appréhender les décalages potentiels entre ce que les proies perçoivent, ce qu'elles font, et ce qui se passe réellement (Gaynor et al., 2019). En prolongement de ce cadre conceptuel, une autre étude a enrichi la notion de paysage de la peur en y ajoutant une dimension temporelle explicite. Les auteurs insistent sur le fait que le risque perçu n'est pas uniquement distribué dans l'espace, mais fluctue également dans le temps, ce qui plaide en faveur d'une approche spatiotemporelle dynamique du LOF (Palmer et al., 2022).

Un exemple illustratif est fourni par une étude menée en Afrique du Sud sur les singes vervets (*Cercopithecus aethiops*) (Willems & Hill, 2009). Bien que ne mobilisant pas l'ensemble des dimensions théoriques récentes du paysage de la peur, cette recherche offre une démonstration concrète de la manière dont le risque perçu peut être cartographié à partir d'observations comportementales. Les auteurs ont d'abord établi une cartographie de la structure du paysage en distinguant les différents types de végétation (**Figure 1**), qui constitue la base environnementale de leur analyse.

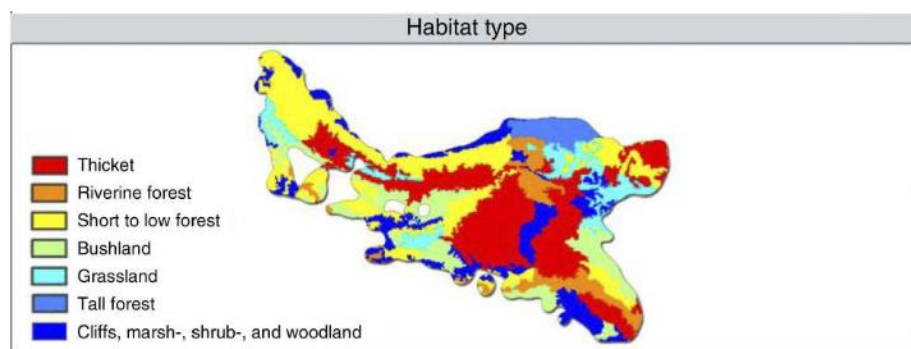
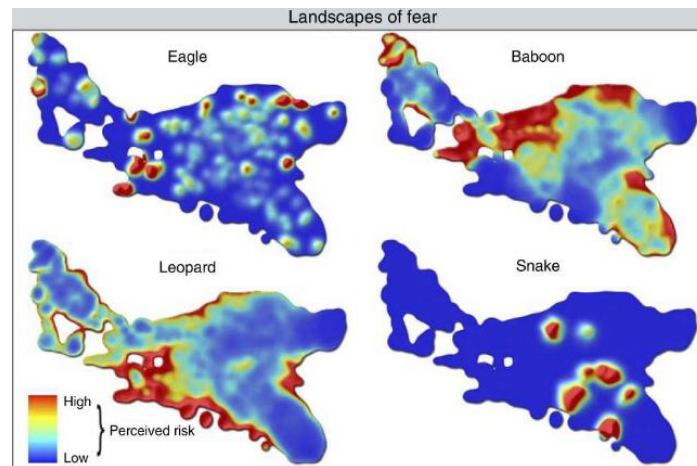


Figure 1: Cartographie des différents types d'habitats présents dans la zone d'étude (Source : Willems & Hill, 2009).

À partir de cette cartographie, les auteurs ont ensuite analysé les comportements des singes en réponse à différents prédateurs naturels : aigles, babouins, léopards et serpents, en portant une attention particulière à leurs déplacements, à l'utilisation de l'espace et aux comportements de vigilance. Ces données comportementales ainsi collectées, croisées avec les préférences d'habitat propres à chaque type de prédateur (**Figure 2**), ont permis de modéliser des cartes spécifiques du risque perçu, chacune représentant un LOF distinct. Ces cartes illustrent de manière concrète comment les singes ajustent leur occupation de l'espace en fonction de leur perception du danger, offrant une application opérationnelle du concept de paysage de la peur fondée sur l'observation directe des proies.



*Figure 2: Modélisation du risque de prédation perçu par les singes verts (*Cercopithecus aethiops*) en fonction de quatre types de prédateurs : aigles, babouins, léopards et serpents ((Source : Willems & Hill, 2009).*

Les proies mettent en œuvre une diversité de stratégies pour limiter leur exposition au risque de prédation. Ces réponses incluent notamment des ajustements spatiotemporels de leur comportement, tels que la modification de la vigilance, de la vitesse de déplacement, du rythme d'activité ou encore des choix d'habitat dans les zones perçues comme dangereuses (Laundré et al., 2001).

Ces comportements varient selon des facteurs individuels tels que le sexe, l'âge, la condition physique ou encore le statut reproducteur. Par exemple, en situation de pénurie alimentaire, certaines proies peuvent être contraintes de fréquenter des zones jugées plus risquées afin d'accéder à des ressources essentielles à leur survie (Bleicher, 2017). De même, le compromis entre sécurité et alimentation amène parfois les individus à s'exposer au danger, malgré une préférence théorique pour des zones moins risquées (Brown & Kotler, 2004).

Chez les cervidés, les différences sexuelles dans la perception du risque et les stratégies d'évitement sont particulièrement marquées. Les biches, investies dans les soins parentaux, privilégient des habitats offrant une forte couverture végétale afin de protéger leur progéniture. Les mâles, en revanche, peuvent adopter des comportements plus audacieux, notamment durant la période de rut, où la recherche de partenaires les conduit à fréquenter les zones plus ouvertes, et donc plus exposées à la prédation (Ruckstuhl & Neuhaus, 2002).

Ces ajustements comportementaux soulignent l'influence profonde du risque de prédation sur les dynamiques des proies. Alors que de nombreuses études se sont concentrées sur les effets démographiques de la prédation, le concept de paysage de la peur permet d'adopter une approche complémentaire, centrée sur les réponses comportementales spatiotemporelles.

4. OBJECTIFS

Le retour du loup après plus d'un siècle d'absence offre une opportunité unique d'étudier comment les biches réagissent à une nouvelle pression de prédation. Jusqu'à récemment, les données disponibles ne permettaient pas d'en évaluer précisément l'impact dans la région. L'objectif principal ici est de caractériser un paysage de la peur dans la Zone de Présence Permanente du loup, en modélisant le risque spatial de rencontre avec le prédateur, puis en analysant son influence sur le comportement spatio-temporel des biches. Plus spécifiquement, il s'agit **(1)** d'identifier les variables expliquant la répartition spatiale du loup, puis de modéliser, via l'algorithme MaxEnt, un risque de rencontre à partir de ces facteurs (*proximité aux chemins, cours d'eau et bâtiments, la densité du couvert forestier, le type d'habitat et la topographie*), afin de localiser les zones à risque élevé ou faible. Puis **(2)** d'analyser à l'aide d'un modèle *Integrated Step Selection Function* (iSSF), la réponse des biches face au risque modélisé précédemment, en s'appuyant sur leurs localisations GPS, afin de déterminer si leurs déplacements sont influencés par les zones à forte probabilité de présence du loup. Cette seconde étape permet de tester l'hypothèse d'un paysage de la peur. Concernant la répartition du loup et la modélisation du risque de prédation (**Objectif 1**), il est supposé que :

- (i) La distribution spatiale du loup, et donc du risque de prédation, est influencée par certaines variables environnementales, notamment la proximité aux chemins, susceptibles de réduire les coûts énergétiques de déplacement ou de faciliter la détection des proies.
- (ii) Certaines variables environnementales expliquent également la localisation des sites de mise à mort, notamment les milieux ouverts, où les conditions de détection et de poursuite des proies peuvent être plus favorables au loup.

Concernant la réponse spatiale et temporelle des biches face au risque de rencontre (**Objectif 2**), il est supposé que :

- (iii) Avant 2018, en l'absence de prédateur installé, les biches ne réagissent pas au risque spatial. Après le retour du loup, elles évitent les zones à forte probabilité de présence, traduisant une réponse comportementale anti-prédatrice face au danger.
- (iv) Cette réponse d'évitement varie en fonction du moment de la journée (jour/nuit). Étant donné que les loups sont majoritairement nocturnes (Lesmerises et al., 2018), on peut s'attendre à ce que les biches manifestent un évitement plus marqué des zones à risque pendant la nuit, période où le danger est potentiellement le plus élevé.

- (v) Les biches modifient leur locomotion (ex. : vitesse ou direction) dans les zones à risque, afin de réduire leur exposition au danger. Plus précisément, on s'attend à ce qu'elles présentent des pas plus longs (*step lengths* plus élevés), traduisant un déplacement plus rapide à travers les zones perçues comme dangereuses, ainsi que des angles de rotation plus faibles (trajectoires plus directes), ce qui correspond à une stratégie de fuite ou de traversée rapide.

CHAPITRE II- MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. PRÉSENTATION DE LA ZONE D'ÉTUDE

La Zone de Présence Permanente (ZPP) du loup en Wallonie se situe dans la région des Hautes Fagnes-Eifel, au sein de la Province de Liège (Belgique), et s'étend jusqu'aux Ardennes allemandes. En mai 2025, la ZPP couvrait une superficie d'environ 60 690 hectares, soit 2% du territoire belge, comme illustré à la **Figure 3**. Sa localisation centrale peut être estimée aux coordonnées géographiques (WGS84) : 50.467°N, 6.100°E.

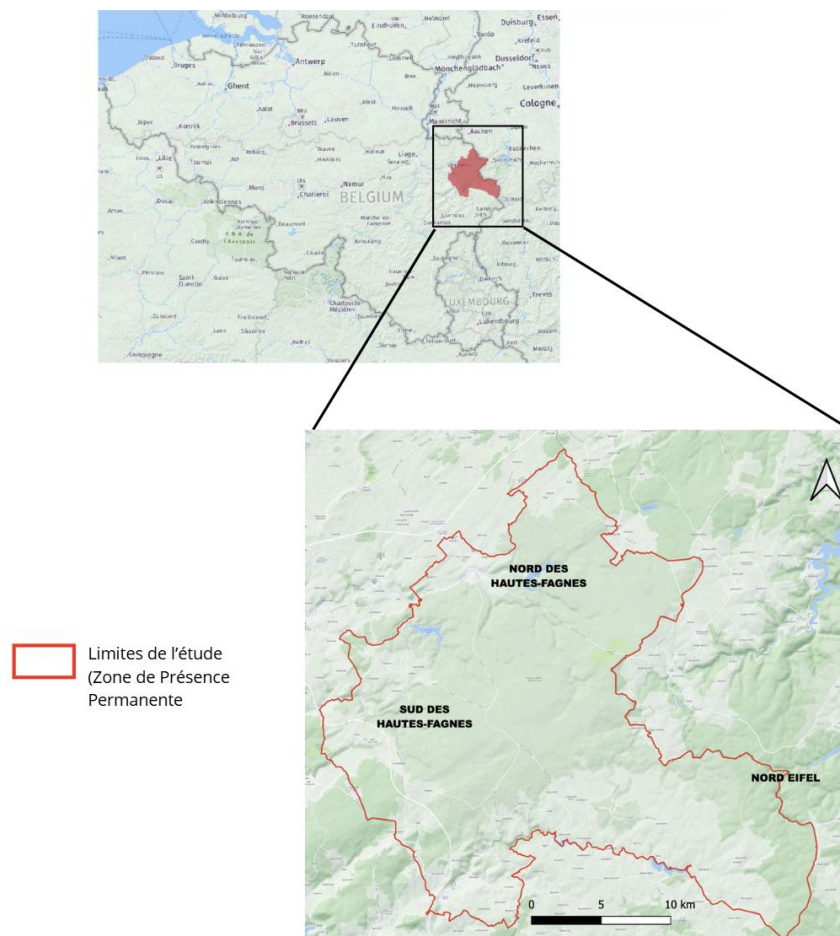


Figure 3: Localisation de la zone d'étude (Zone de Présence Permanente du Loup), en mai 2025

Sur le plan biogéographique, la zone d'étude s'inscrit dans la région continentale telle que définie par le réseau Natura 2000. Celle-ci couvre l'ensemble de la Wallonie orientale et se caractérise par un climat tempéré, une prédominance de forêts caducifoliées, ainsi qu'une forte hétérogénéité écologique, incluant des milieux humides, ouverts et boisés (*Biogeographical regions, s. d.*).

Bien que la Belgique soit globalement soumise à un climat océanique tempéré, la zone d'étude présente des conditions plus froides et humides, en raison de l'altitude élevée du plateau des Hautes-Fagnes (plus de 600 m). Les températures y sont inférieures à la moyenne nationale (6,4 °C dans le plateau des Hautes-Fagnes), les précipitations atteignent environ 1450 mm par an, et les hivers ont longtemps été marqués par un enneigement important. Toutefois, en raison du réchauffement climatique, les épisodes neigeux tendent à se raréfier au profit de précipitations pluvieuses, rendant les hivers nettement plus doux et humides qu'auparavant (*IRM - Climat dans votre commune, s. d.*).

Le paysage des Hautes Fagnes se compose d'une mosaïque d'habitats naturels, dominée par des zones humides telles que des tourbières, mais incluant aussi des landes ouvertes et des forêts mixtes. Cette diversité crée un environnement favorable à la présence de grands mammifères comme le cerf élaphe, le chevreuil ou encore le sanglier, qui figurent parmi les principales proies du loup en Europe.

La ZPP comprend également la Réserve naturelle domaniale des Hautes Fagnes, qui s'étend sur 4 500 hectares. Créée pour préserver des milieux naturels tels que les tourbières, les landes humides et les hêtraies d'altitude, cette réserve joue un rôle central dans la conservation de la biodiversité en offrant refuge à de nombreuses espèces sensibles ou protégées. L'accès y est strictement réglementé, et certaines activités humaines comme la chasse, l'exploitation forestière ou l'agriculture y sont interdites ou fortement limitées (SPW, s. d.-a).

2. POPULATIONS ÉTUDIÉES

2.1. Le loup

Le loup est un carnivore appartenant à la famille des canidés. En Wallonie, les premières observations confirmées génétiquement remontent à 2016. Avant le décès de la femelle reproductrice de la meute du Nord des Hautes-Fagnes, survenu le 27 mars 2024, trois meutes avaient été identifiées au sein de la ZPP, grâce à des analyses génétiques permettant d'identifier individuellement les loups présents dans la région.

Le premier couple d'adultes, localisé dans le nord des Hautes Fagnes, a donné naissance à trois portées de louveteaux en 2021, 2022 et 2023 (**Figure 4**). En 2024, aucune nouvelle portée n'a été détectée, principalement en raison du décès de la femelle reproductrice survenu en mars de la même année. Un second couple, formant la meute du Nord Eifel, a été détecté pour la première fois en 2022. Il a donné naissance à deux portées : une en 2023 sur le territoire belge, et une seconde en 2024 du côté allemand. Cette meute est actuellement majoritairement présente en Allemagne. Enfin, une troisième meute a été détectée en 2023 dans le sud des Hautes Fagnes, avec une première reproduction la même année, suivie d'une seconde portée en 2024 (*Loups - Wallonie | Réseau Loup | La biodiversité en Wallonie, s. d.-b*).

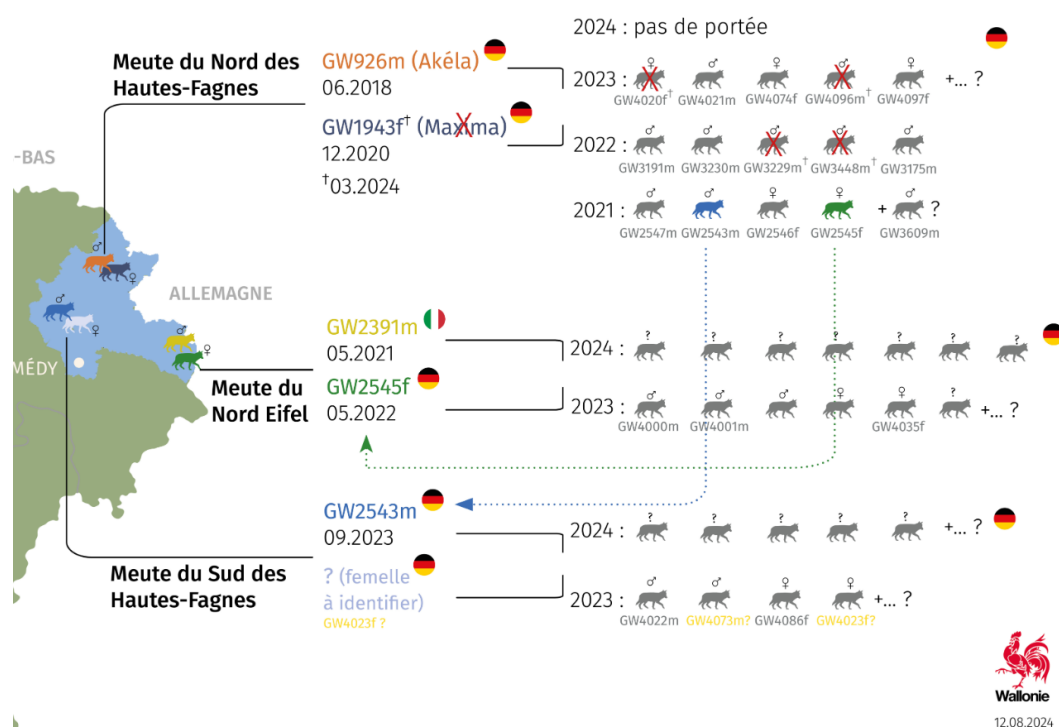


Figure 4: Répartition et composition des trois meutes présentes en Wallonie le 18.04.2024. Source : Portail de la biodiversité en Wallonie.

En Wallonie, la protection du loup est régie par la Loi sur la conservation de la nature, qui transpose la Directive Habitats au niveau régional (SPW, s. d.-b). Conformément à cette législation, le loup bénéficie toujours d'un statut de protection stricte, indépendamment des récents déclassements opérés au niveau européen. En effet, si la Directive Habitats permet désormais aux États membres d'adopter une réglementation plus souple, le cadre juridique wallon reste pour l'instant inchangé. Toute dérogation, notamment en matière de régulation ou d'abattage, demeure soumise à des conditions strictes et nécessite une autorisation explicite, ce qui rend actuellement la chasse du loup interdite en l'absence de décision contraire.

2.2. Le cerf

Le cerf élaphe est un mammifère appartenant à la famille des Cervidés. Il est le plus grand ongulé sauvage présent sur le territoire belge. La femelle organise son domaine vital autour de quelques zones de remise, principalement situées dans des massifs forestiers. Son territoire s'étend généralement sur 400 hectares (Prévot & Licoppe, 2013). Cependant, le domaine vital des biches peut varier en fonction de différents facteurs, tels que la disponibilité en ressources alimentaires, la structure de son habitat ou encore les pressions environnementales. Les biches montrent une fidélité à leur lieu de naissance, ce qui limite leurs capacités de colonisation vers de nouveaux territoires (Déplacements | Etudes et suivis | Mammifères | La biodiversité en Wallonie, s. d.).

Il est important de noter que le cerf élaphe est la seule espèce en Wallonie soumise à un plan de tir annuel afin de réguler la croissance des populations. Les périodes de chasse s'étendent généralement du 21 septembre au 31 décembre, ces périodes peuvent varier selon les années et les décisions des autorités compétentes (Législation/dates chasse 2020 2025, s. d.).

3. COLLECTE ET ANALYSE DES DONNÉES

3.1. Données et analyses relatives au loup

3.1.1. Collecte et préparation des données de présence

Les données de présence du loup exploitées dans la présente étude sont de type opportuniste, c'est-à-dire issues de signalements et d'observations de terrain transmis au Réseau Loup, sans protocole de suivi systématique. Ces indices sont récoltés depuis 2018 et alimentent une base de données centralisée.

Les types d'indices recueillis incluent : des excréments, des traces d'urine, des empreintes, des cadavres de proies sauvages ou domestiques, des observations directes et des observations indirectes provenant d'un piégeage photographique (**Tableau I**). Chaque indice fait l'objet d'une validation selon les critères SCALP (*Status and Conservation of the Alpine Lynx Population*) et est classé selon un niveau de certitude (Kora, s. d.). Les éléments biologiques exploitables (excréments, poils, proies et urine) sont soumis à des analyses génétiques visant d'une part à confirmer l'espèce par détermination de l'haplotype, et d'autre part, si possible, à identifier l'individu par génotypage. Ce processus permet de vérifier si l'individu appartient à une meute connue, est déjà référencé dans la base de données du CEwolf Consortium qui documente la lignée germano-polonaise, ou s'il s'agit d'un individu en dispersion. (« CEwolf Consortium », s. d.)

Parallèlement, un réseau de pièges photographiques a été déployé dans l'ensemble de la ZPP par les membres du DEMNA. Ce réseau non aléatoire est ajusté régulièrement afin d'optimiser les probabilités de détection. Les caméras utilisées (Dörr, Reconyx HyperFire HD, Maginon WK-4HDW, Bushnell 24 MP Prime Low Glow) sont équipées de capteurs de mouvement et infrarouge, et paramétrées en mode photo ou vidéo selon les modèles. Les données sont horodatées (UTC+1), stockées sur cartes mémoire puis encodées sur la plateforme Agouti (Wageningen University & INBO, 2023). Pour chaque détection, l'espèce, le sexe et le stade de développement sont systématiquement renseignés. L'ensemble des indices est ensuite intégré dans un fichier Excel centralisé. Chaque enregistrement comprend : une date, une localisation (WGS84 ou Lambert 72), un diagnostic, un niveau de certitude SCALP, et, si disponible, un identifiant génétique international de l'individu.

Pour la présente étude, seuls les signalements ayant fait l’objet d’un diagnostic « confirmé » ont été retenus. Les observations encore en cours de validation au moment de l’analyse ont été exclues. Afin de maximiser le nombre d’occurrences exploitables, les classifications SCALP « loup certain », « loup probable » et « loup possible » ont été incluses, à l’exception des indices non vérifiés ou non concluants. Les données sélectionnées ont ensuite été encodées dans un fichier Excel structuré, destiné à la modélisation future. Un total de 4 802 localisations de présence du loup ont été retenues pour l’analyse (**Tableau I**).

Tableau I - Répartition des indices de présence du loup en fonction du type d’indice, du diagnostic et du niveau de certitude SCALP

TYPE D'INDICE	Loup certain / C1	Loup certain / C2	Loup non exclu / C3 probable	Loup non exclu / C3 possible	Total
Cadavre de canidé	3	0	0	0	3
Empreinte et/ou piste	3	39	35	37	114
Excréments	248	112	255	354	969
Hurllement	0	3	1	1	5
Observation directe	26	120	138	46	330
Observation indirecte	21	2024	588	448	3081
Poils	1	0	2	0	3
Proie domestique	118	0	35	11	164
Proie sauvage	34	11	53	31	129
Traces d'urine	1	0	0	3	4

3.1.2. Variables environnementales SIG

Un ensemble de données environnementales a été mobilisé sur la base des connaissances actuelles en écologie de l’espèce, ainsi que des facteurs susceptibles d’influencer la distribution spatiale du loup dans la zone d’étude. Six variables ont été sélectionnées, puis importées dans un système d’information géographique (SIG), en l’occurrence QGIS (version 3.42.0). Les variables retenues, leurs sources et les traitements appliqués dans QGIS sont détaillés dans le **Tableau II**. Les données ont été recueillies à partir de sources officielles ou en accès libre, notamment le Géoportail de la Wallonie (SPW) et la plateforme Copernicus. Chaque couche environnementale a été reprojetée dans le système de coordonnées Lambert 72 (EPSG : 31370), afin d’assurer une correspondance spatiale avec les données de présence du loup, également intégrées dans QGIS. Les captures d’écran des différentes couches importées dans QGIS sont présentées en **Annexe E**.

Les couches ont ensuite été découpées selon l’emprise spatiale de la ZPP, utilisée ici comme masque spatial. Cette étape a permis d’harmoniser l’étendue géographique et la résolution de toutes les couches environnementales, étape indispensable pour leur intégration conjointe dans le modèle de distribution spatiale.

Tableau II - Caractéristiques des couches environnementales utilisées pour modéliser la présence du loup

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	DESCRIPTION DE LA VARIABLE	SOURCE	RÉSOLUTION	TRAITEMENTS APPLIQUÉS DANS QGIS
ZONE DE PRÉSENCE PERMANENTE (ZPP)	Polygone délimitant la zone de présence permanente du loup en Wallonie	Géoportail Wallonie (SPW)		Utilisé comme masque spatial de référence
PROXIMITÉ AUX CHEMINS	Distance à la route, sentiers, pistes forestières et coupe-feux digitalisés	Digitalisation manuelle (OpenStreet Map, Bing Satellite)	1m	Rasterisation, calcul de la distance, découpe selon masque ZPP
PROXIMITÉ AUX COURS D'EAU	Distance au réseau hydrographique wallon (principal et secondaire)	Géoportail Wallonie (SPW)	1m	Rasterisation, calcul de la distance, découpe selon masque ZPP
PENTE	Inclinaison du terrain dérivée d'un MNT	Géoportail Wallonie – MNT (2013–2014)	1m	Extraction de la pente, découpe selon masque ZPP
PROXIMITÉ AUX BÂTIMENTS	Distance aux bâtiments issus des données OpenStreetMap	Généré via la fonction {osmdata} sous R	5m	Rasterisation, calcul de la distance
DENSITÉ DU COUVERT FORESTIER	Pourcentage du couvert forestier	Copernicus – Tree Cover Density	10m	Découpe selon le masque ZPP
TYPE D'HABITAT	Classification en 4 grands types : forêt, milieu ouvert, zone humide, zone anthropisées	Portail LifeWatch Wallonie (Ecopatches)	5m	Reclassification via <i>reclassify</i> , conversion en raster, découpe selon le masque ZPP

3.1.3. Construction et validation du modèle MaxEnt

Prétraitement des couches SIG et des occurrences

Les variables environnementales préalablement préparées dans QGIS ont été importées dans le logiciel R (version 4.4.3). Afin de garantir leur compatibilité, toutes les couches ont été harmonisées à une résolution de 10 mètres, correspondant à celle du raster le plus contraignant inclus dans l'analyse. La modélisation sous MaxEnt exige en effet une superposition parfaite des couches raster, avec un nombre de cellules identiques. Un masque raster unique, délimitant la zone d'étude, a donc été utilisé pour s'assurer que toutes les couches ont la même étendue spatiale et les mêmes dimensions.

Afin de vérifier l'indépendance entre les variables environnementales, une analyse de colinéarité a été réalisée dans R à l'aide de la fonction *removeCollinearity* du package « *virtualspecies* » (Leroy et al., 2016). La méthode de Spearman a été utilisée, avec un seuil fixé à 0,7, généralement utilisé comme limite indicative de multicollinéarité forte. Cette analyse n'a révélé aucune corrélation dépassant ce seuil, ce qui a permis de conserver l'ensemble des variables initialement sélectionnées pour la modélisation (*cf. Annexe C*).

En parallèle de la préparation des variables environnementales, les données de présence du loup sélectionnées ont également été traitées pour leur intégration dans le modèle. Elles ont été projetées dans QGIS selon le système de coordonnées Lambert 72 (EPSG : 31370), puis superposées à la couche représentant la zone de présence permanente (ZPP) du loup en Wallonie. Les occurrences situées en dehors de cette emprise ont été exclues, de manière à restreindre l'analyse aux territoires durablement occupés. Cette étape permet ainsi d'écarter les observations ponctuelles potentiellement liées à des individus en dispersion.

Principe de l'algorithme et limites du modèle

L'approche de modélisation utilisée dans cette étude repose sur l'algorithme MaxEnt (*Maximum Entropy*), spécifiquement développé pour traiter des jeux de données ne comportant que des présences, sans absences associées (Phillips et al., 2006). Cet outil est aujourd'hui largement utilisé en écologie pour générer des modèles de distribution d'espèces (*Species Distribution Models – SDM*), lorsque les données disponibles sont issues d'observations opportunistes. Plusieurs études ont montré que MaxEnt présente de bonnes performances prédictives, surpassant même certaines méthodes de présence-absence dans certains contextes (Elith et al., 2006).

Néanmoins, les données d'occurrence présentent généralement un biais d'échantillonnage lié à l'effort de prospection humain. Les observations sont fréquemment concentrées à proximité des routes et des sentiers, en raison d'une accessibilité accrue. À l'inverse, les zones plus reculées peuvent être sous-échantillonnées, rendant difficile la distinction entre réelle préférence écologique et simple intensité d'observation. Ce biais est particulièrement important dans le cas du loup, qui utilise activement certaines infrastructures linéaires (chemins forestiers, coupe-feu, routes) pour se déplacer à l'intérieur de son territoire. Il est donc essentiel de prendre en compte ce biais de détection dans la mise en place du modèle, afin de ne pas confondre accessibilité humaine et sélection d'habitat.

Construction du modèle prédictif

Le modèle de distribution du loup a été construit à l'aide de l'algorithme MaxEnt (version 3.4.4), via la fonction *maxent* du package « dismo » dans le logiciel R (Hijmans et al., 2010). Le modèle utilise les données de présence du loup et les couches environnementales décrites précédemment. Le modèle repose sur une approche de comparaison entre les caractéristiques environnementales des points de présence du loup et celles de points de fond (ou pseudo-absences), générés aléatoirement dans la ZPP. Cette comparaison permet d'estimer une probabilité relative d'occurrence de l'espèce.

Afin de corriger le biais d'échantillonnage lié à la localisation de certaines caméras placées à proximité des chemins et à la facilité accrue de détecter les indices de présence sur ces derniers, la méthode dite « target-group background » a été utilisée, telle que décrite par Barber et al. (2023) dans leur étude « *Target-group backgrounds prove effective at correcting sampling bias in Maxent models* ». Elle consiste à générer un plus grand nombre de points de fond dans les zones où les observations sont également surreprésentées, c'est-à-dire à proximité des chemins, sentiers ou routes. Cela permet d'équilibrer la comparaison entre les points de présence et les pseudo-absences, en tenant compte du fait que certaines zones sont plus prospectées que d'autres, non pas en raison d'une préférence du loup, mais à cause de leur accessibilité pour les observateurs. Le raster représentant la distance aux chemins a été utilisé pour modéliser ce biais d'accès, et a servi de base à la pondération des points de fond générés dans MaxEnt.

Préalablement à la construction du modèle MaxEnt global, combinant toutes les données de présence du loup collectées entre 2018 et 2025, deux modèles exploratoires ont été réalisés en amont: l'un à l'échelle annuelle, l'autre à l'échelle saisonnière. Ces analyses (*cf. Annexes A et B*) visaient à vérifier la stabilité spatiale de la distribution du prédateur dans le temps au sein de la zone d'étude. Aucune différence significative n'ayant été observée entre les années ni entre les saisons, un modèle global unique a pu être construit, sans distinction temporelle. Ce modèle global a été entraîné avec 10 000 points de fond échantillonnés aléatoirement sans remise, selon les paramètres par défaut de MaxEnt. La variable catégorielle « Type d'habitat » a été spécifiée comme facteur avec les 4 modalités (forêt, milieux ouverts, zones humides et infrastructures humaines).

À l'issue de l'entraînement du modèle, MaxEnt fournit trois types de sorties nécessaires à l'interprétation du modèle. Tout d'abord, la courbe ROC (*Receiver Operating Characteristic*), accompagnée de la valeur AUC (*Area Under the Curve*), permettent d'évaluer la capacité du modèle à discriminer les points de présence des pseudo-absences. Une AUC proche de 1 indique une très bonne performance du modèle. Ensuite, les courbes de réponses montrent l'effet de chaque variable environnementale sur la prédiction de MaxEnt. Elles illustrent la manière dont la probabilité d'occurrence du loup évolue en fonction de la variable concernée, tandis que toutes les autres variables sont maintenues à leur valeur moyenne. Ces courbes permettent de visualiser les seuils, préférences ou évitements liés à chaque facteur. Enfin, le modèle génère un test de jackknife de l'importance des variables. Ce test évalue pour chaque variable environnementale son pouvoir explicatif lorsqu'elle est utilisée seule ou lorsqu'elle est exclue du modèle. L'importance est mesurée via le gain de régularisation, une métrique interne à MaxEnt reflétant la contribution de chaque variable à la qualité de prédiction du modèle.

Pour finir, à partir de chacun des modèles MaxEnt construits, des cartes de prédiction ont été générées via la fonction *predict*, du package « terra » dans le logiciel R (Hijmans et al., 2025). Le résultat est un raster indiquant, pour chaque pixel de la ZPP, la probabilité relative d'occurrence du loup. Cette carte est directement importable dans QGIS et permet de visualiser les zones à plus forte probabilité de présence du prédateur.

Validation du modèle

Pour valider le modèle et évaluer sa robustesse, une validation statistique a été effectuée suivant une procédure d'échantillonnage aléatoire fractionné (*split-sampling*) (Araújo & Guisan, 2006). Les données de présence ont été aléatoirement séparées en deux ensembles : 70 % ont été utilisées pour l'entraînement et les 30 % restantes pour la validation. Cette opération a été répétée 100 fois afin de tenir compte de la variabilité liée à l'échantillonnage. Pour chaque itération, trois indices de performance ont été calculés : AUC (*Area Under the Curve*), TSS (*True Skill Statistic*) et Boyce Index. Une moyenne des scores obtenus sur l'ensemble des répétitions a ensuite été calculée pour évaluer la robustesse globale du modèle.

3.1.4. Modélisation du risque de mise à mort à partir des localisations de proies tuées

En complément du modèle fondé sur l'ensemble des indices de présence du loup, un second modèle MaxEnt a été construit à partir des localisations de 129 proies sauvages tuées (cerf élaphe, chevreuil, sanglier) entre 2018 et 2025. Cette approche vise à identifier les zones les plus favorables à une attaque létale, en modélisant la distribution spatiale des événements de prédation avérés. Comme pour le modèle principal, seuls les signalements ayant reçu un diagnostic « confirmé » ont été retenus. Les observations en attente de validation au moment du traitement ont été exclues. Pour maximiser le nombre d'occurrences exploitables, les classifications SCALP « loup certain », « loup probable » et « loup possible » ont été intégrées, tandis que les indices non vérifiés ou jugés non concluants ont été écartés (**Tableau I**). La méthode de modélisation utilisée ici reprend les mêmes étapes que pour le modèle principal : variables environnementales harmonisées, entraînement du modèle, validation croisée, et paramètres de calibration identiques.

Toutefois, un biais de détection spécifique aux milieux ouverts a été pris en compte. Ce biais est lié à la plus grande probabilité de repérage des carcasses par les agents forestiers grâce au comportement d'alerte de certaines espèces charognardes, comme le grand corbeau (*Corvus corax*) ou la pie bavarde (*Pica pica*). Pour corriger ce biais, la même méthode du target-group background a été appliquée à partir de ce raster de biais fondé sur le pourcentage de couvert forestier (Barber et al., 2022). Ce raster attribuait une valeur plus élevée aux zones faiblement boisées. Une fois normalisé, il a servi à pondérer l'échantillonnage des points de fond, en accordant une probabilité plus forte aux milieux ouverts, où les cadavres sont plus facilement détectés.

3.2. Analyse du comportement des biches face au risque de prédation

3.2.1. Collecte des données GPS

Les données de mouvements exploitées dans la présente étude proviennent d'un suivi GPS mené sur des biches. 52 femelles ont été équipées de colliers GPS Vectronic PRO Light-3 et Vertex Lite-3D, produits par VECTRONIC Aerospace GmbH (Berlin, Allemagne), programmés pour enregistrer une localisation de l'individu toutes les heures. Ces dispositifs sont conçus pour fonctionner pendant une durée minimale de deux ans, au terme de laquelle ils se détachent automatiquement grâce à un système de libération (drop-off).

Les premières opérations de capture ont débuté en 2001 et ont été réalisées par téléanesthésies, principalement à proximité des sites de nourrissage ou des zones de gagnage. D'autres méthodes ont également été mises en œuvre lors des premières années du suivi, notamment le panneautage, qui consiste à tendre des filets dans les couloirs de passage fréquentés par les cervidés. Cette technique n'est toutefois plus utilisée aujourd'hui (Prévot & Licoppe, 2013). Le système MICS (*Minimally Invasive Capture System*) est actuellement utilisé, il s'agit d'un fusil anesthésiant télécommandé permettant de capturer les animaux avec un stress minimal (Ryser, 2005).

3.2.2. Principe de l'Integrated Step Selection Function (iSSF)

Afin d'examiner la manière dont les biches sélectionnent leur environnement en fonction du risque de prédation estimé à partir de la carte de prédiction MaxEnt (*section 4.1.3*), une approche fondée sur le modèle *Integrated Step Selection Function* (iSSF) a été mise en œuvre (Avgar et al., 2016). Cette méthode statistique permet d'analyser simultanément les comportements de déplacement et la sélection de l'habitat chez une espèce mobile.

Le principe repose sur la comparaison entre des déplacements réellement observés, reconstitués à partir des localisations GPS horaires, et des déplacements hypothétiques générés artificiellement autour de chaque point de départ. Ces déplacements alternatifs sont simulés en respectant les distributions empiriques de la longueur des pas et des angles de rotation observés, de manière à refléter les contraintes naturelles de mouvement des individus (Avgar et al., 2016). Chaque déplacement entre deux localisations successives est défini comme un « pas » (*step*). Pour chaque pas observé, 30 pas disponibles ont été générés, afin de représenter les options de déplacement réellement accessibles à l'individu au moment donné.

Cette approche prend en compte le fait que les déplacements ne sont pas aléatoires, mais contraints par la position d'origine et les capacités locomotrices de l'animal. En comparant les caractéristiques environnementales des pas observés à celles des pas disponibles, le modèle iSSF permet d'identifier les facteurs influençant la sélection ou l'évitement de certaines zones, indépendamment des simples réponses à la présence du prédateur.

Dans cette étude, l'iSSF a été utilisé pour évaluer l'effet du risque spatial et temporel de prédation sur les décisions de déplacement des biches. Pour tenir compte des différences comportementales entre le jour et la nuit, une variable « période du jour » (*diel period*) a été intégrée, en interaction avec le risque de prédation et la période (avant vs après 2018), afin de détecter d'éventuelles variations dans la réponse comportementale selon le moment de la journée (Salvatori et al., 2022). La longueur du pas (*step length*) et l'angle de rotation (*turning angle*) ont été inclus dans le modèle, en interaction avec le risque, la période du jour et entre eux, pour identifier d'éventuels ajustements locomoteurs face au danger (accélération, réorientation), tout en contrôlant les contraintes mécaniques de déplacement.

L'objectif était plus précisément de déterminer si les biches évitent les zones à risque élevé, et si cette réponse varie entre la période précédant 2018 (absence du prédateur établi) et la période postérieure, correspondant au retour du loup dans la région (iii).

3.2.3. Construction du modèle iSSF

Afin d'analyser la relation entre le comportement de déplacement des biches et le risque spatial de prédation dans la zone d'étude, le modèle iSSF a été construit à partir des trajectoires GPS individuelles collectées entre 2010 et 2025, avec une fréquence de localisation horaire. Les déplacements ont été découpés en une série de pas, définis précédemment comme les segments reliant deux localisations successives.

Les données GPS ont d'abord été prétraitées pour garantir leur qualité. Les doublons temporels ont été corrigés par un décalage de 10 secondes, et les localisations aberrantes ont été supprimées. Pour les doublons spatiaux consécutifs, un léger décalage de 0.00001 degré a été appliqué aux coordonnées, conformément aux recommandations du package « crawl » (Johnson & London, 2008). Après nettoyage, 496 134 localisations GPS ont été retenues, correspondant au suivi de 39 biches.

Pour chaque pas observé, 30 pas disponibles ont été générés aléatoirement, en respectant les distributions empiriques de la longueur de pas (loi gamma) et des angles de rotation (loi de Von Mises), à l'aide du package « amt » via la fonction *random_step* (Signer et al., 2019). Cela permet de simuler les options de déplacement réellement accessibles à chaque individu, tout en tenant compte des contraintes mécaniques de son mouvement.

Pour chaque pas (observé et disponible), une série de variables explicatives a été extraite afin de caractériser l'environnement local. Ces variables ont été sélectionnées sur la base des connaissances écologiques disponibles concernant le comportement spatial des biches, en tenant compte des facteurs susceptibles d'influencer leurs décisions de déplacement. La première variable considérée est le risque de prédation (*risk*), estimé à partir du modèle MaxEnt précédemment construit (**Figure 9**). La carte de prédiction continue issue de ce modèle attribue à chaque cellule une valeur de risque comprise entre 0 et 1, laquelle a été extraite pour chaque pas en fonction de sa localisation finale. Certaines variables environnementales reprises sont identiques à celles mobilisées dans le modèle MaxEnt pour le loup (**Tableau I**), notamment la proximité aux chemins, la proximité aux infrastructures humaines et la topographie. En revanche, le couvert forestier a été traité de manière spécifique. Étant donné que les données GPS des biches couvrent une large période allant de 2010 à 2025, il a été nécessaire d'utiliser une cartographie forestière évolutive afin de représenter au mieux les conditions environnementales réelles à chaque époque. Pour cette raison, des couches de couvert forestier correspondant aux années 2008, 2012, 2015, 2018 et 2022 ont été utilisées. Chaque pas, observé ou disponible, a été associé à la carte forestière de l'année la plus proche, afin de refléter de façon fidèle les conditions au moment du déplacement. Ces données proviennent de la base Copernicus (*High Resolution Layer Tree Cover and Forests*, s. d.). L'évolution spatiotemporelle du couvert forestier dans la zone d'étude est présentée en **Annexe D**.

En cohérence avec la structure intégrée du modèle iSSF, la longueur du pas et l'angle de rotation ont également été inclus comme variables explicatives, dans le modèle, conformément aux recommandations pour ce type de modèles (Avgar et al., 2016). La longueur du pas correspond à la distance entre deux localisations GPS successives et permet d'estimer la vitesse de déplacement. L'angle de rotation, quant à lui, reflète l'orientation de la trajectoire, c'est-à-dire l'angle formé entre deux pas consécutifs. Ces deux variables décrivent les contraintes mécaniques du mouvement et permettent de distinguer les véritables choix de sélection d'habitat des simples patrons de locomotion. Leur intégration est donc essentielle pour éviter toute confusion entre stratégie comportementale et inertie du déplacement.

Le modèle iSSF a été ajusté sous la forme d'une régression logistique conditionnelle, à l'aide de la fonction *clogit* du package « survival » (Therneau, T. M., 2023). Chaque pas observé et ses 30 alternatives générées ont été regroupés dans un *stratum*. Deux variables temporelles ont également été intégrées afin d'évaluer la variation contextuelle de la réponse comportementale au risque de prédation. Il s'agit, d'une part, de la période, distinguant les données collectées avant et après 2018, et, d'autre part, du moment de la journée (jour ou nuit), déterminé à partir des heures de lever et de coucher du soleil à la date de chaque déplacement, grâce au package « suncalc » (Thieurmél & Elmarhraoui, 2019). Le risque de prédation a été inclus en interaction avec ces deux facteurs temporels afin de tester l'hypothèse d'une modulation comportementale contextuelle. La variable réponse *case* prend la valeur 1 pour les pas réellement observés et 0 pour les pas disponibles générés aléatoirement.

Les comparaisons ont été réalisées au sein de strates définies par le champ *step_id_indiv*, combinant l'identifiant de l'individu et celui du déplacement. Cette stratification permet de comparer chaque pas observé uniquement à ses propres alternatives disponibles, en contrôlant implicitement l'effet de l'identité individuelle, ce qui est standard et accepté dans les analyses iSSF (Avgar et al., 2016; Muff et al., 2020).

Le modèle complet s'écrit comme suit :

```
case_ ~ risk + risk:periode_loup +  
risk:diel_period + periode_loup:diel_period + risk:periode_loup:diel_period +  
foret_c + foret_c:risk + foret_c:diel_period +  
pente + chemins + batiments +  
step_length:risk + step_length:diel_period + step_length:periode_loup +  
step_length:risk:diel_period + step_length:risk:periode_loup +  
step_length:turning_angle +  
turning_angle:risk + turning_angle:periode_loup + turning_angle:risk:periode_loup +  
strata(step_id_indiv_), data = biches
```

Enfin, une analyse préalable de colinéarité a été réalisée afin de vérifier l'indépendance des variables explicatives. Pour cela, les coefficients de corrélation de Spearman ont été calculés entre toutes les paires de variables continues. Un seuil de 0,7 a été retenu comme limite au-delà de laquelle deux variables étaient considérées comme fortement corrélées. Aucune corrélation supérieure à ce seuil n'a été détectée, ce qui a permis d'intégrer l'ensemble des prédicteurs sélectionnés dans le modèle iSSF sans risque de redondance statistique.

3.2.4. Vérification de la répartition spatiale des individus suivis

Afin de visualiser la répartition spatiale des individus étudiés et d'évaluer un éventuel biais d'échantillonnage entre les périodes, les domaines vitaux des biches ont été calculés individuellement. Pour chaque individu, un polygone convexe minimum (MCP) contenant 90 % des localisations GPS a été généré. L'objectif était de s'assurer que les données utilisées dans le modèle iSSF couvraient de manière homogène l'espace disponible au sein de la zone d'étude, sans déséquilibre spatial majeur entre la période avant 2018 et celle postérieure.

CHAPITRE III - RÉSULTATS

1. MODÉLISATION DE LA PRÉSENCE DU LOUP À L'AIDE DE L'ALGORITHME MAXENT

1.1. Validation du modèle global de prédiction

L'évaluation du modèle global MaxEnt, qui ne distingue ni les saisons ni les années, indique une bonne performance avec une valeur d'AUC de 0,871. Cela reflète une bonne efficacité du modèle à distinguer les localisations réelles de présence du loup des points de fond, générés aléatoirement. La robustesse du modèle a été évaluée à l'aide d'une validation croisée par split-sampling, répétée 100 fois. Les résultats moyens obtenus pour les trois indices de performance, AUC, TSS et Boyce Index, sont repris dans le **Tableau III**. L'AUC présente une valeur proche de 1, le TSS une valeur supérieur à 0,5 et enfin le Boyce Index présente une valeur également proche de 1. L'ensemble de ces indicateurs atteste d'une bonne capacité de prédiction et d'une stabilité satisfaisante du modèle.

Tableau III - valeurs des indices d'évaluation de la performance et validation du modèle

AUC GLOBALE DU MODÈLE MAXENT	0.871
AUC MOYEN DE LA VALIDATION DU MODÈLE	0.892
TSS MOYEN DE LA LA VALIDATION DU MODELE	0.656
BOYCE INDEX MOYEN DE LA VALIDATION DU MODELE	0.862

1.2. Contribution des variables environnementales

L'analyse des contributions relatives des variables environnementales dans le modèle MaxEnt (**Tableau IV**) met en évidence l'importance de la variable « proximité aux chemins », qui explique à elle seule 59,1 % de la variance prédictive. Ce facteur se distingue nettement des autres, ce qui en fait le principal déterminant de la distribution spatiale du loup au sein de la zone de présence permanente. La proximité aux bâtiments, avec une contribution de 29,9 %, occupe la seconde position et joue également un rôle important dans la prédiction. Ces deux variables cumulent à elles seules près de 90 % de la contribution totale, soulignant leur importance prépondérante dans la modélisation.

Le couvert forestier, quant à lui, atteint une contribution plus modérée, de 9,6 %, traduisant une influence secondaire, mais non négligeable. Les autres variables, à savoir la proximité aux cours d'eau, la pente et le type d'habitat, présentent des contributions très faibles (<1 %), indiquant qu'elles interviennent de manière marginale dans la prédiction de la probabilité de présence du loup dans la zone d'étude.

Tableau IV - Contribution des variables environnementales dans le modèle global MaxEnt

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	CONTRIBUTION (%)
PROXIMITÉ AUX CHEMINS (m)	59.1
PROXIMITÉ AUX BATIMENTS (m)	29.9
COUVERT FORESTIER (%)	9.6
PROXIMITÉ AUX COURS D'EAU (m)	1
PENTE (°)	0.8
TYPE D'HABITAT	0.1

1.3. Importance individuelle des variables (Test de Jackknife)

Le test de Jackknife (**Figure 5**) permet d'évaluer l'importance relative de chaque variable environnementale, en comparant le gain de régularisation lorsque la variable est utilisée seule et la perte de gain lorsqu'elle est exclue du modèle.

La proximité aux chemins confirme son rôle central. Utilisée seule, elle génère le gain de régularisation le plus élevé, traduisant une forte capacité explicative. À l'inverse, son exclusion entraîne la perte de gain la plus importante, signifiant qu'elle contient une information non redondante avec les autres variables du modèle. Ces résultats confirment les observations précédentes issues de l'analyse de contribution moyenne, en soulignant que cette variable constitue le principal déterminant de la distribution spatiale prédite du loup dans la zone de présence permanente.

La proximité aux bâtiments présente également un gain élevé lorsqu'elle est utilisée seule dans le modèle. Bien que son exclusion ne provoque pas une perte d'information aussi marquée que celle observée pour la proximité aux chemins, son importance reste non négligeable et complémentaire.

À l'inverse, les autres variables, telles que le couvert forestier, le type d'habitat, la pente et la proximité aux cours d'eau, ont un gain plus faible et des pertes négligeables lorsqu'elles sont exclues.

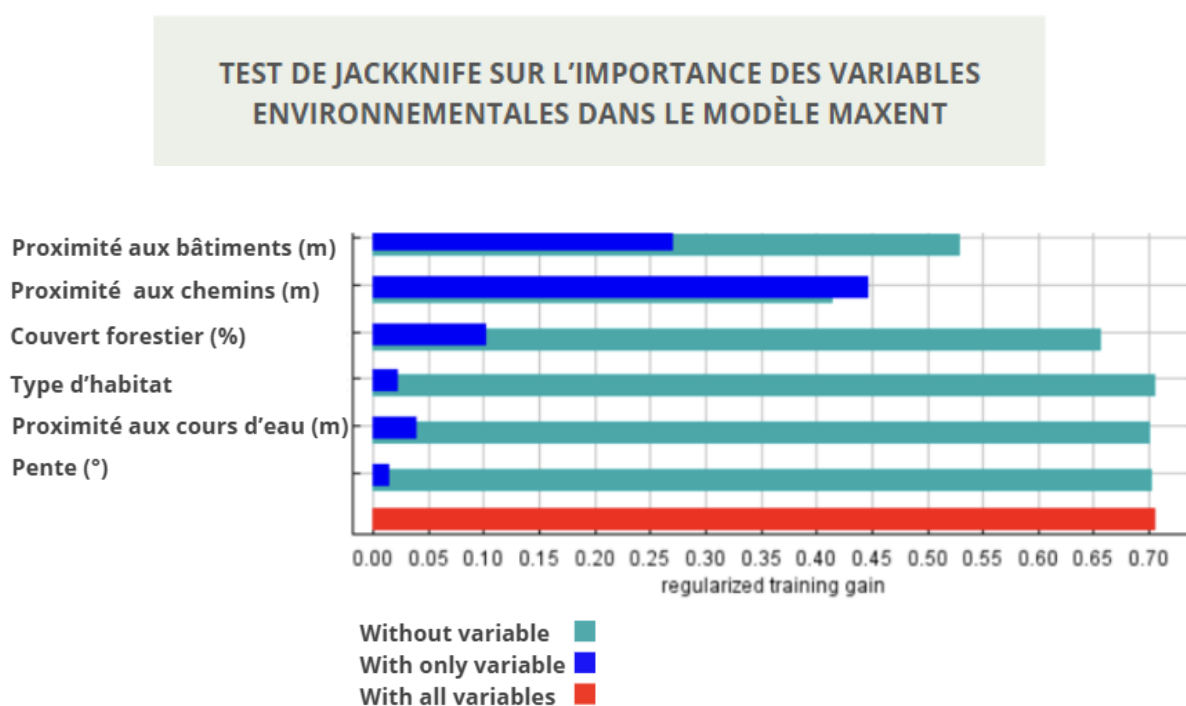


Figure 5: Test de Jackknife appliqué au modèle MaxEnt. Le gain de régularisation est affiché pour chaque variable environnementale selon trois conditions. En bleu : gain obtenu lorsque la variable est utilisée seule dans le modèle, en turquoise : gain obtenu lorsque la variable est exclue du modèle, et en rouge : gain du modèle complet incluant l'ensemble des variables.

1.4. Courbes de réponse des variables dominantes

Les figures 6 à 8 présentent les courbes de réponse associées aux trois variables environnementales les plus pertinentes du modèle MaxEnt identifiées précédemment, à savoir la proximité aux chemins, la proximité aux bâtiments et le couvert forestier. Ces courbes permettent d'examiner l'effet marginal de chaque variable, c'est-à-dire son influence sur la probabilité relative de présence du loup, toutes choses égales par ailleurs. La courbe de réponse associée à la proximité aux chemins (**Figure 6**) révèle une chute abrupte du signal de prédiction de probabilité relative de présence du loup (*logistic output*) au-delà de 200 mètres d'éloignement aux chemins.

COURBE DE RÉPONSE DU MODÈLE MAXENT POUR LA VARIABLE PROXIMITÉ AUX CHEMINS

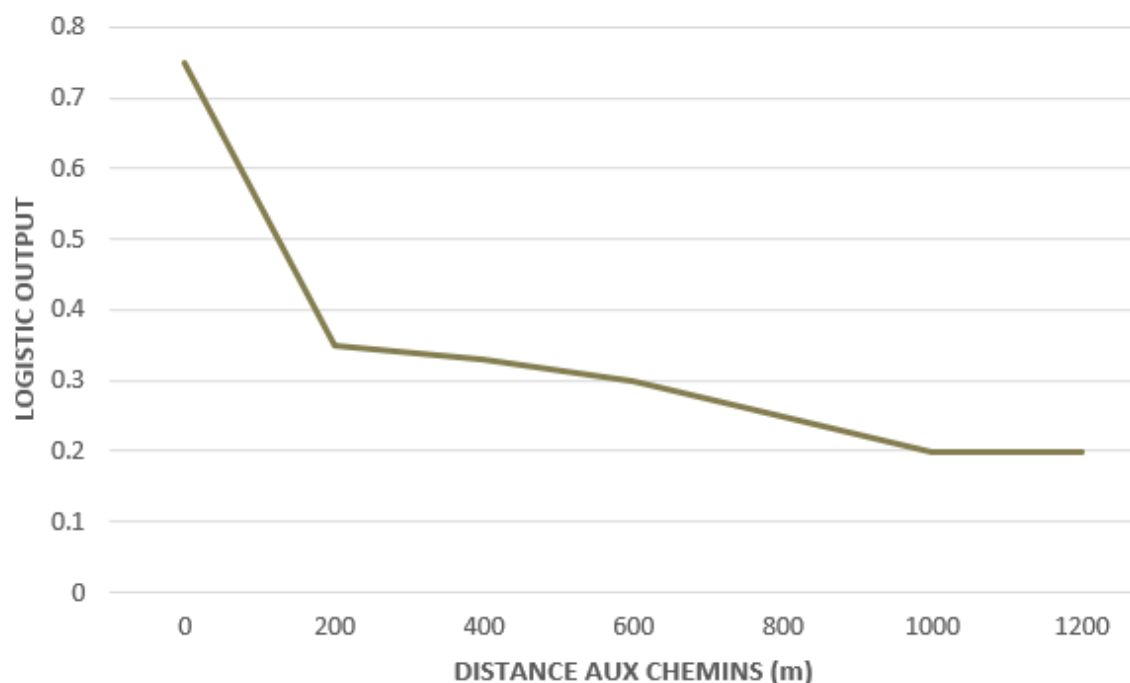


Figure 6: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux chemins. Elle illustre l'effet marginal de cette variable sur la probabilité relative de présence du loup. Le signal de prédiction (logistic output) diminue fortement dans les premières centaines de mètres, indiquant une préférence marquée pour les zones proches des sentiers.

La courbe de réponse associée à la proximité aux bâtiments (**Figure 7**) met en évidence une augmentation progressive de la probabilité relative de présence du loup à mesure que la distance aux infrastructures humaines augmente. À proximité immédiate des bâtiments, la probabilité est quasi nulle, puis elle croît régulièrement avec l'éloignement.

COURBE DE RÉPONSE DU MODÈLE MAXENT POUR LA VARIABLE PROXIMITÉ AUX BÂTIMENTS

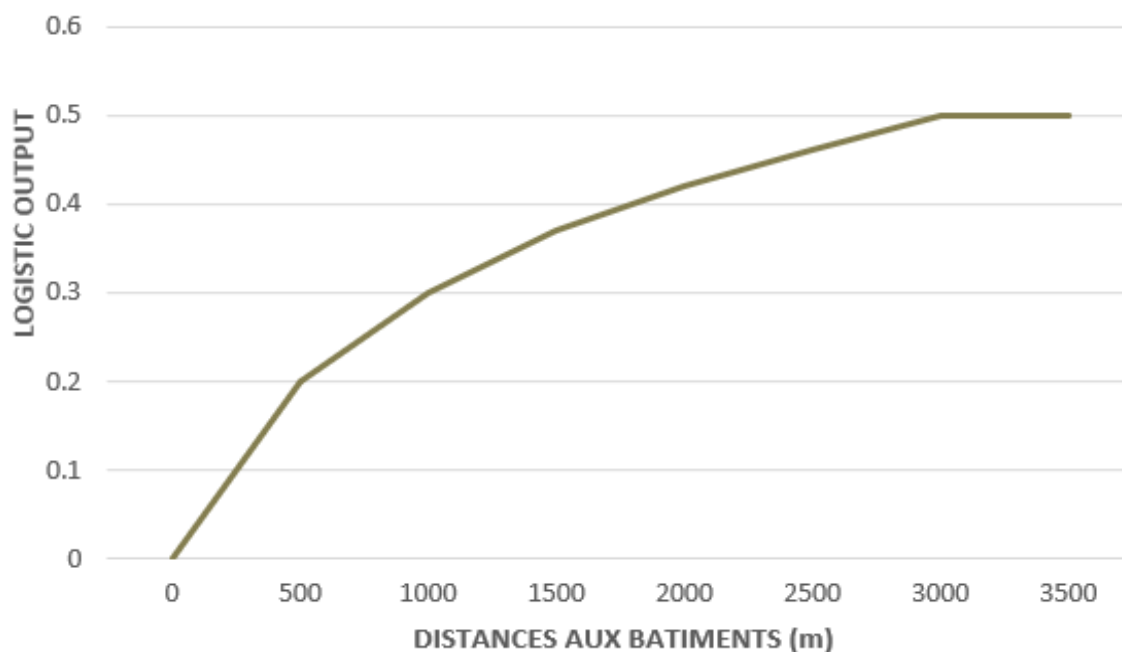


Figure 7: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux bâtiments. Elle montre une augmentation de la probabilité relative de présence du loup avec la distance aux infrastructures humaines, suggérant un évitement clair des zones urbanisées ou habitées.

La courbe de réponse associée au couvert forestier (**Figure 8**) indique une probabilité relative de présence plus élevée dans les zones faiblement boisées à modérément boisées. Entre 0 et 60 % de couverture forestière, correspondant à des milieux ouverts, des clairières, des fourrés ou des lisières, le signal de prédiction diminue lentement. Le signal de prédiction (*logistic output*) diminue progressivement à mesure que le pourcentage de couverture forestière augmente. En revanche, au-delà de 80% de couverture, correspondant à des zones forestières denses, la probabilité relative de présence du loup diminue fortement.

COURBE DE RÉPONSE DU MODÈLE MAXENT POUR LA VARIABLE COUVERT FORESTIER

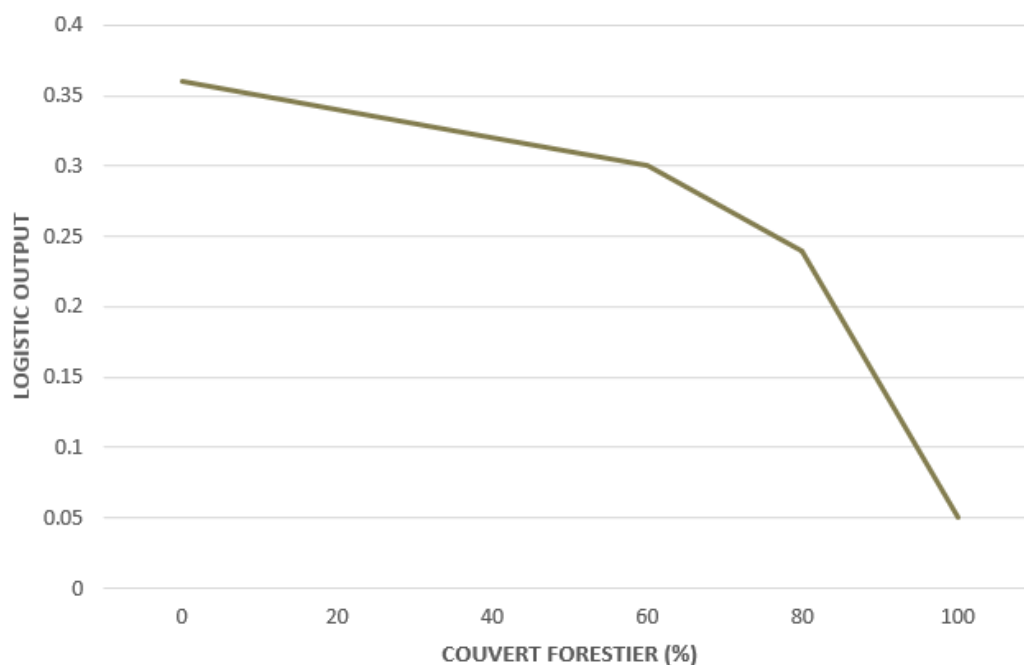


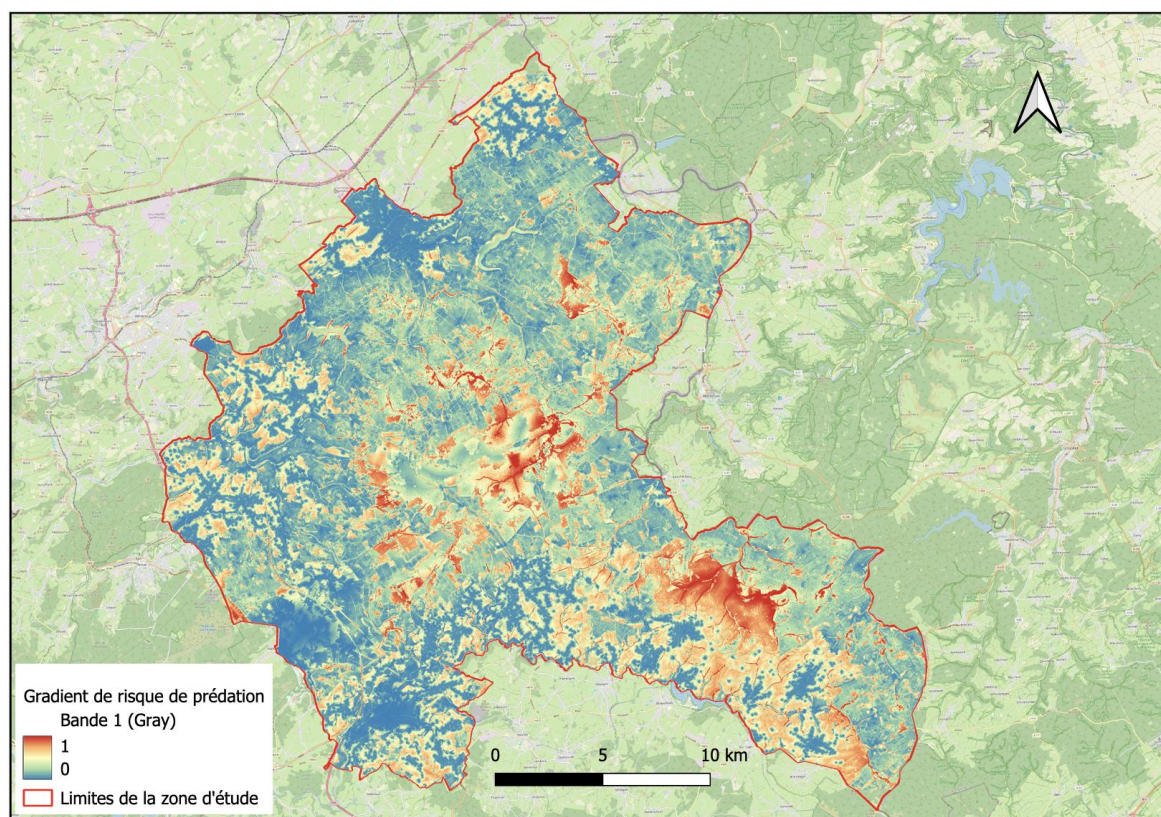
Figure 8: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable couvert forestier. La probabilité relative de présence du loup est plus élevée dans les zones à faible ou moyenne couverture forestière (0–60 %), puis diminue fortement au-delà de 80 %, indiquant un évitement marqué des forêts très denses.

1.5. Cartographie du risque spatial de rencontre avec le loup

La **Figure 9** représente la carte de probabilité relative de présence du loup au sein de la zone de présence permanente estimée par le modèle MaxEnt. Cette carte résulte de la combinaison pondérée des contributions des différentes variables environnementales, décrites précédemment. Elle reflète ainsi l'effet conjoint de ces variables sur la distribution spatiale prédite, sous forme de gradient continu de probabilité de rencontre avec le loup au sein de la zone d'étude.

Dans le cadre de cette étude, cette carte est utilisée comme un proxy du risque de rencontre. Les zones avec une probabilité élevée sont interprétées comme des secteurs à haut risque, tandis que les zones à faible valeur sont considérées comme moins exposées.

CARTE PRÉDICTIVE DU RISQUE DE RENCONTRE ENTRE LE LOUP ET SES PROIES AU SEIN DE LA ZONE D'ÉTUDE



*Figure 9 : Carte de probabilité relative de présence du loup dans la zone de présence permanente (ZPP), telle que prédite par le modèle MaxEnt à partir des variables environnementales sélectionnées. Les valeurs sont exprimées selon l'échelle du logistic output (de 0 à 1), représentant un gradient spatial continu de probabilité de rencontre avec le prédateur. Les zones à plus faible probabilité apparaissent **en bleu**, correspondant à un risque réduit de rencontre avec le loup, tandis que les zones à probabilité plus élevée sont représentées **en rouge**, indiquant un risque accru. Cette carte est utilisée comme un indicateur spatial indirect du risque, en vue de l'analyse comportementale des biches.*

1.6. Identification des zones favorables à la mise à mort de proies sauvages

Le second modèle MaxEnt, construit à partir des localisations de proies sauvages tuées par le loup, a permis d'identifier les zones les plus favorables sur le plan environnemental à une prédation létale. Parmi les variables environnementales incluses dans le modèle, le pourcentage de couvert forestier se révèle être le facteur le plus important, avec une contribution de 41,8 %. La courbe de réponse présentée dans la **Figure 10** montre que la probabilité de mise à mort est maximale dans les milieux ouverts, c'est-à-dire présentant un couvert forestier compris entre 0 % et 40 %. À partir de ce seuil, on observe une diminution progressive de la probabilité avec l'augmentation du couvert végétal. Ces résultats suggèrent que les mises à mort sont préférentiellement localisées dans des milieux peu boisés, tandis que les forêts denses sont nettement moins associées à ces événements.

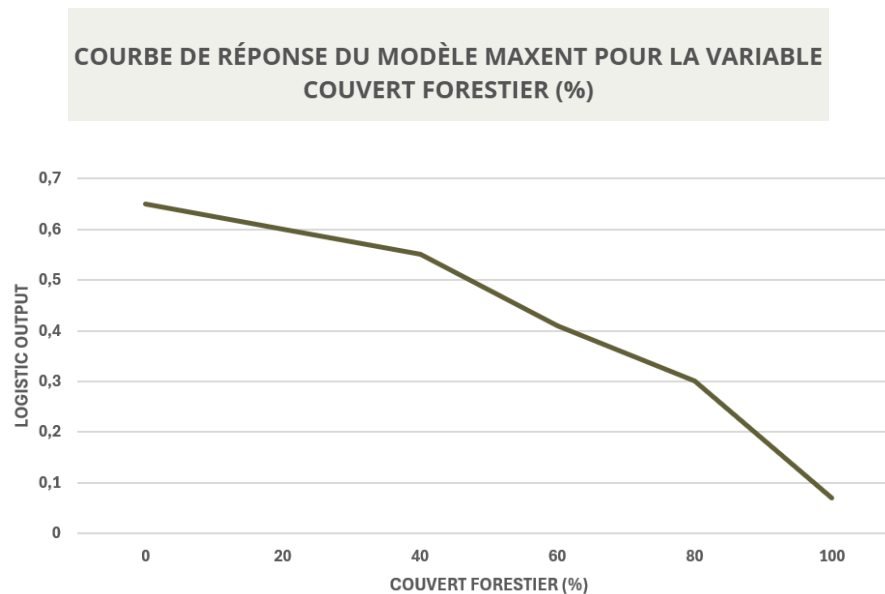


Figure 10 - Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable couvert forestier. La probabilité relative de localisation des lieux de mise à mort est plus élevée dans les milieux peu boisés (0–40 % de couvert), puis diminue nettement au-delà de 60 %, indiquant un évitement marqué des forêts denses.

La proximité aux cours d'eau constitue la deuxième variable la plus contributive du modèle, avec 31 % de contribution. Comme l'illustre **Figure 11**, la probabilité de mise à mort est maximale à proximité immédiate des cours d'eau (0 m), puis chute fortement dans les 500 premiers mètres. Au-delà, la probabilité continue de diminuer, mais de manière plus progressive, jusqu'à environ 2500 m. Ces résultats indiquent une forte association spatiale entre les événements de prédation et la présence proche d'un linéaire hydrographique.

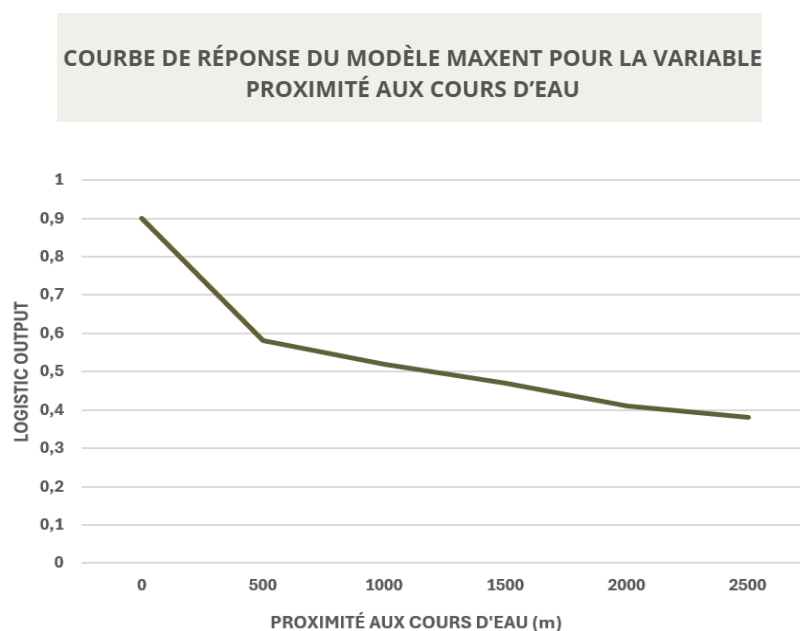


Figure 11: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux cours d'eau. La probabilité relative de localisation des lieux de mise à mort est maximale à proximité immédiate des linéaires hydrographiques (0–500 m), puis diminue progressivement avec l'éloignement, suggérant une forte association spatiale entre les milieux riverains et les événements de prédation létale.

Enfin, la variable proximité aux bâtiments contribue à hauteur de 13,6 % dans le modèle. Comme l'illustre la **Figure 12**, la probabilité de mise à mort est quasi nulle à proximité immédiate des infrastructures humaines, puis augmente rapidement dans les 500 premiers mètres, avant de continuer à croître de façon plus modérée et linéaire jusqu'à 2500 m.

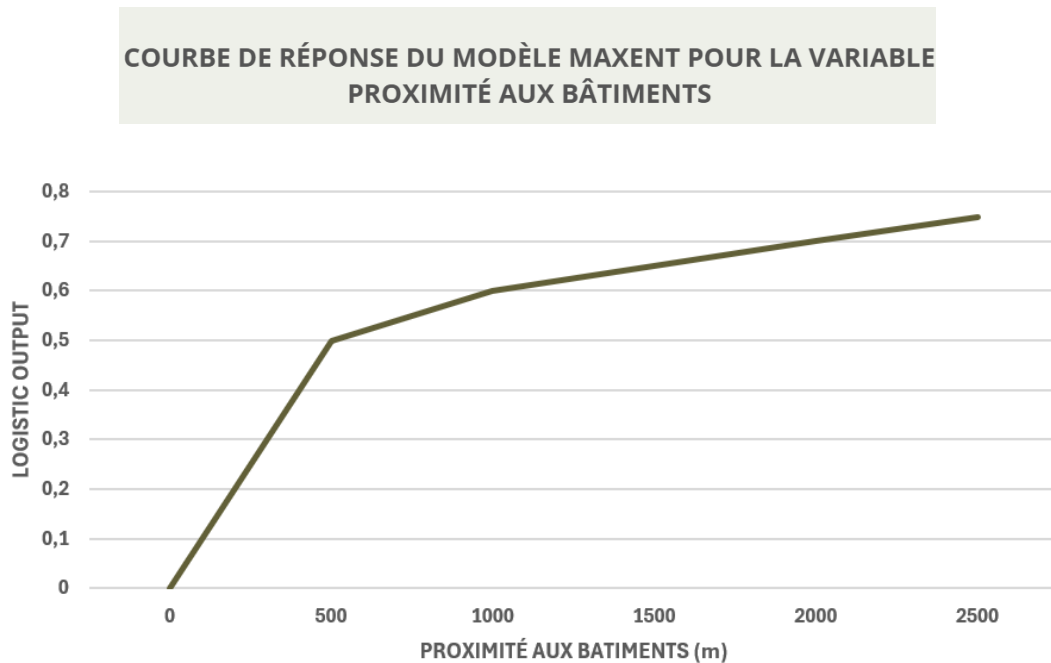


Figure 12: Courbe de réponse du modèle MaxEnt pour la variable proximité aux bâtiments. La probabilité relative de localisation des lieux de mise à mort augmente avec la distance aux infrastructures humaines, atteignant un maximum au-delà de 2000 m, ce qui suggère un évitement des zones anthropisées par le prédateur.

Les trois autres variables incluses dans le modèle : la proximité aux chemins, la pente et le type d'habitat ont montré des contributions plus marginales (<10%).

2. ANALYSE SPATIO-TEMPORELLE DU COMPORTEMENT DES BICHES EN RÉPONSE AU RISQUE DE PRÉDATION

2.1. Modification de la sélection spatiale en fonction du risque de prédation : comparaison avant et après le retour du loup

L'objectif était de déterminer si l'utilisation des zones caractérisées par un risque élevé, tel que défini par la carte MaxEnt, a été modifiée après le retour du loup dans la zone d'étude. Pour ce faire, une interaction entre le risque de prédation et la période (avant/après 2018) a été intégrée au modèle iSSF afin d'évaluer si la relation entre le risque et la sélection du pas diffère entre les deux périodes. Cette interaction s'est révélée être significative dans le modèle (*Tableau V*).

Tableau V - Output du modèle iSSF

Variables	Estimate	Erreur Std.	Statistique z	p-valeur
risk	-2.536541e+00	2.243842e-01	-11.3044561	< 0.001 ***
pente	-2.017649e-03	1.373487e-03	-1.4689975	0.142
chemins	7.019556e-06	5.231367e-05	0.1341821	0.893
batiments	1.411911e-04	2.114754e-05	6.6764801	< 0.1 .
sl_	1.463301e-04	3.427429e-06	42.6938241	< 0.1 .
ta_	8.552749e-03	1.303491e-02	0.6561419	0.512
risk:periode_loupavant_2018	2.943090e+00	2.987217e-01	9.8522809	< 0.001 ***
risk:diel_periodnight	1.523781e-01	2.819264e-01	0.5404891	0.589
risk:foret_c	-1.467807e-01	1.464625e-01	-1.0021722	0.316
diel_periodnight:foret_c	1.211605e+00	1.276736e+00	0.9489862	0.343
risk:sl_	-5.095239e-05	1.540019e-05	-3.3085562	< 0.1 .
diel_periodnight:sl_	2.029058e-06	4.525361e-06	0.4483749	0.654
periode_loupavant_2018:sl_	-4.993342e-06	5.388327e-06	-0.9266962	0.354
sl_ta_	3.691218e-07	6.856537e-07	0.5383502	0.59
risk:ta_	-6.338889e-02	3.679211e-02	-1.7228936	< 0.1 .
periode_loupavant_2018:ta_	2.631437e-03	1.745169e-02	0.1507841	0.88
risk:periode_loupavant_2018:diel_periodnight	-1.089562e-01	2.406064e-01	-0.4528400	0.651
risk:diel_periodnight:sl_	-2.005829e-06	1.919198e-05	-0.1045139	0.917
risk:periode_loupavant_2018:sl_	2.296639e-05	1.997095e-05	1.1499899	0.25
risk:periode_loupavant_2018:ta_	4.281839e-02	6.020991e-02	0.7111518	0.477

Le coefficient estimé pour l'effet combiné du risque et de la période (*risk : période_loupavant_2018*) est hautement significatif ($\beta = 2,94$, $p < 0.001$), ce qui indique une modification marquée du comportement de sélection des pas face au risque après 2018.

Plus précisément, pour la période postérieure à 2018 (modalité de référence du modèle), le risque de prédation est associé à une sélection négative des pas ($\log\text{-RSS} = -2,54$; IC 95 % : $-2,80$ à $-2,08$). En revanche, pour la période antérieure à 2018, le $\log\text{-RSS}$ est positif ($\log\text{-RSS} = +0,50$; IC 95 % : $0,11 - 0,87$). Cette inversion de tendance est clairement illustrée dans la **Figure 13**, qui montre une transition entre des valeurs de $\log\text{-RSS}$ positives avant 2018, traduisant une légère sélection des zones à risques, et des valeurs négatives après 2018, indiquant un fort évitement sur l'ensemble du gradient de risque. Ces résultats suggèrent que l'évitement des zones à risque de prédation n'est observé que pour la période postérieure à 2018, et qu'aucune relation négative comparable n'est détectée avant cette date.

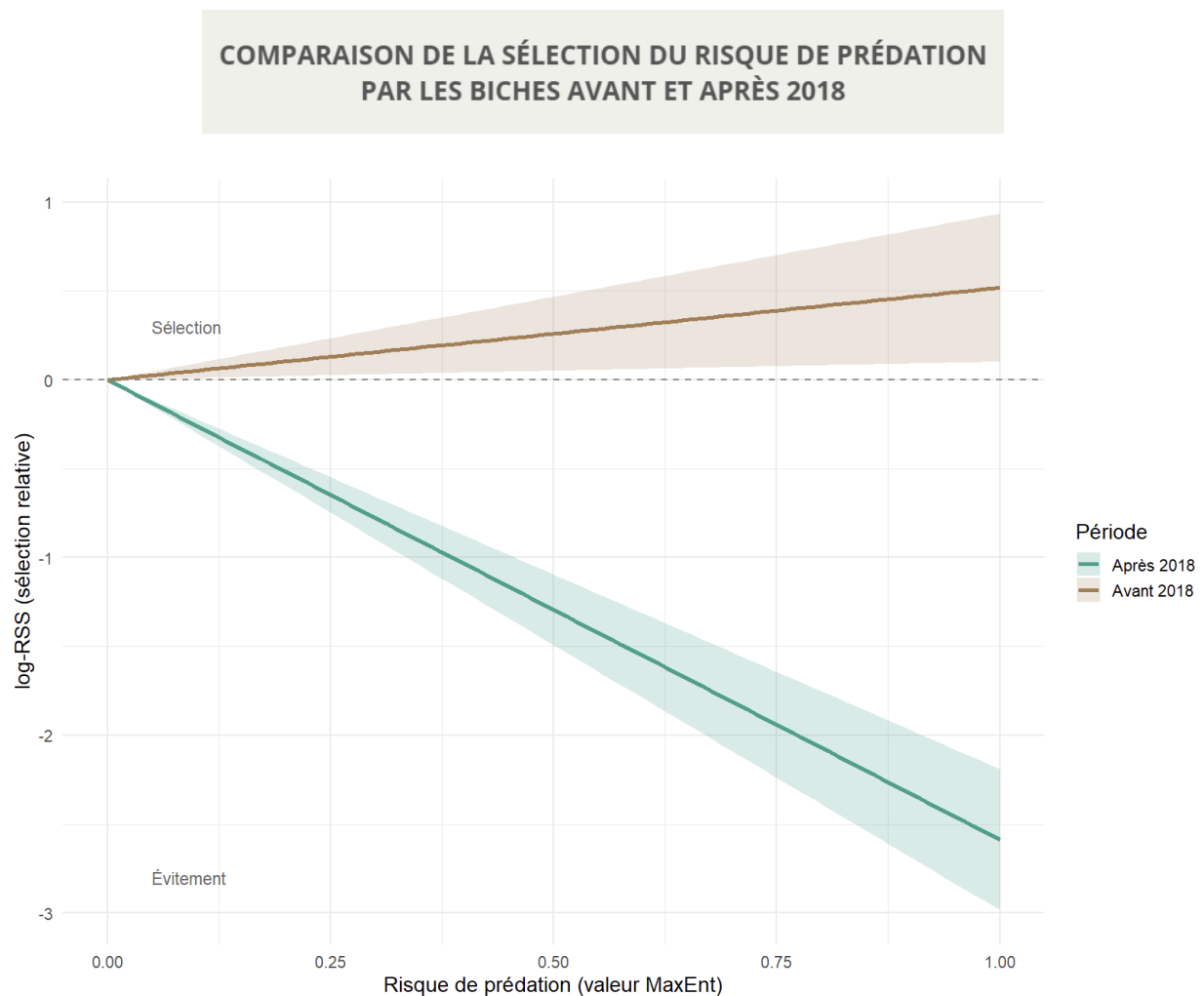


Figure 13 : Courbes de réponse du modèle iSSF montrant la relation entre le risque de prédation et la probabilité de sélection d'un pas par les biches, avant (courbe marron) et après 2018 (courbe bleue). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 95 %.

Afin de vérifier que cette différence ne découle pas d'un biais d'échantillonnage spatial, les domaines vitaux individuels ont été cartographiés pour chaque période (**Figure 14**). Cette cartographie met en évidence une superposition marquée des domaines vitaux entre les individus suivis avant et après 2018, traduisant une occupation spatiale similaire au sein de la ZPP. Cela limite la probabilité que les variations comportementales détectées soient dues à une simple différence de répartition des individus capturés entre les deux périodes.

Par ailleurs, une comparaison statistique des surfaces de domaines vitaux entre les deux périodes à l'aide d'un test de Wilcoxon n'a pas révélé de différence significative ($p = 0,77$), ce qui indique que la taille des domaines vitaux des biches est restée stable.

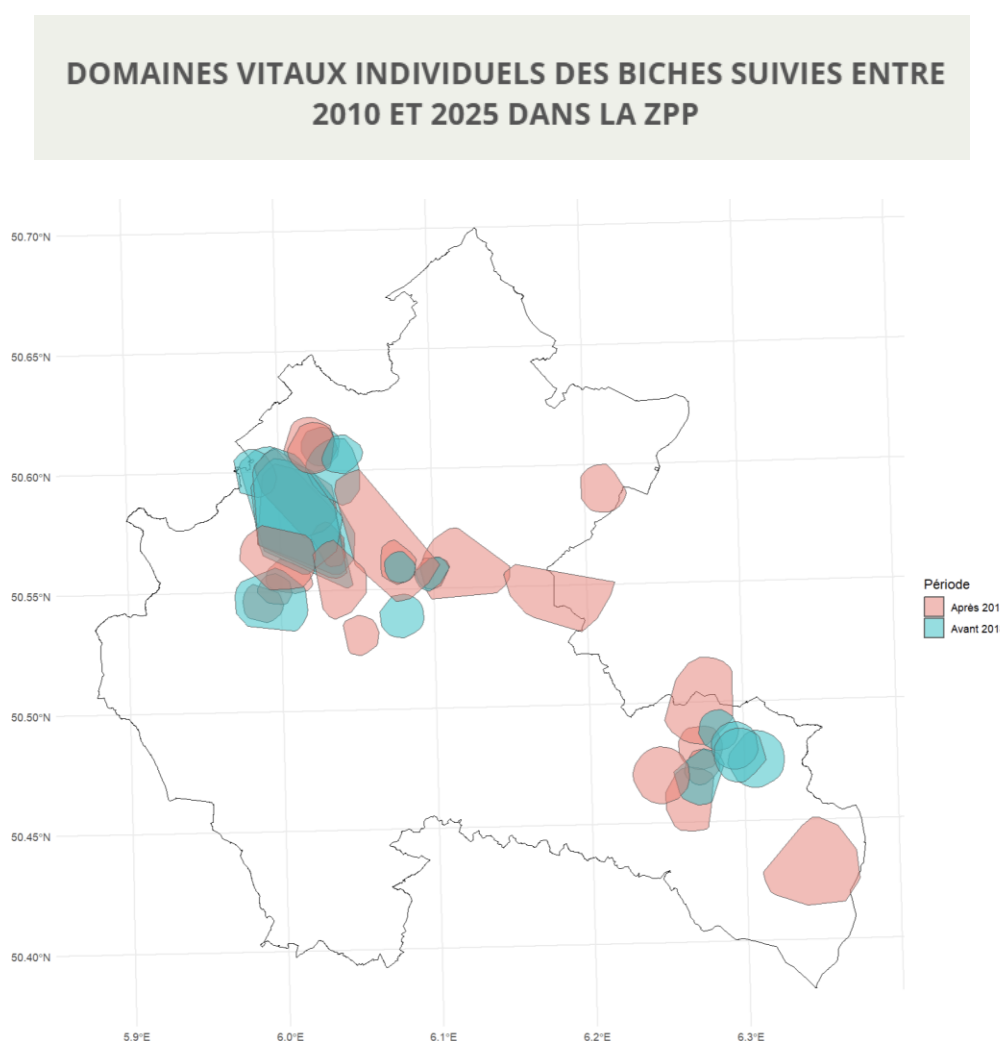


Figure 14 : Représentation des domaines vitaux (MCP 90 %) des biches équipées de colliers GPS entre 2010 et 2025, réparties selon la période de suivi. **En bleu :** biches suivies avant 2018 (17 biches). **En rouge :** biches suivies après 2018 (22 biches). Les domaines vitaux se superposent largement, indiquant une occupation spatiale similaire au sein de la zone potentielle de présence (ZPP), et réduisant la probabilité que les différences observées dans la réponse au risque soient attribuables à un biais d'échantillonnage géographique.

2.2. Absence de variation journalière dans la réponse au risque

Une interaction à trois termes entre le risque, la période (avant/après 2018) et le moment du jour (jour/nuit) a été intégrée au modèle iSSF afin d'évaluer si la relation entre le risque et la sélection du pas varie selon le cycle journalier. Toutefois, cette interaction n'a pas révélé d'effet significatif ($p = 0,968$), ce qui indique que la réponse comportementale des biches au risque ne diffère pas de manière statistiquement détectable entre le jour et la nuit.

La **Figure 15** illustre que, quel que soit le moment de la journée, l'évitement du risque observé après 2018 reste cohérent entre le jour et la nuit, traduisant une réponse spatiale homogène des biches en présence du prédateur.

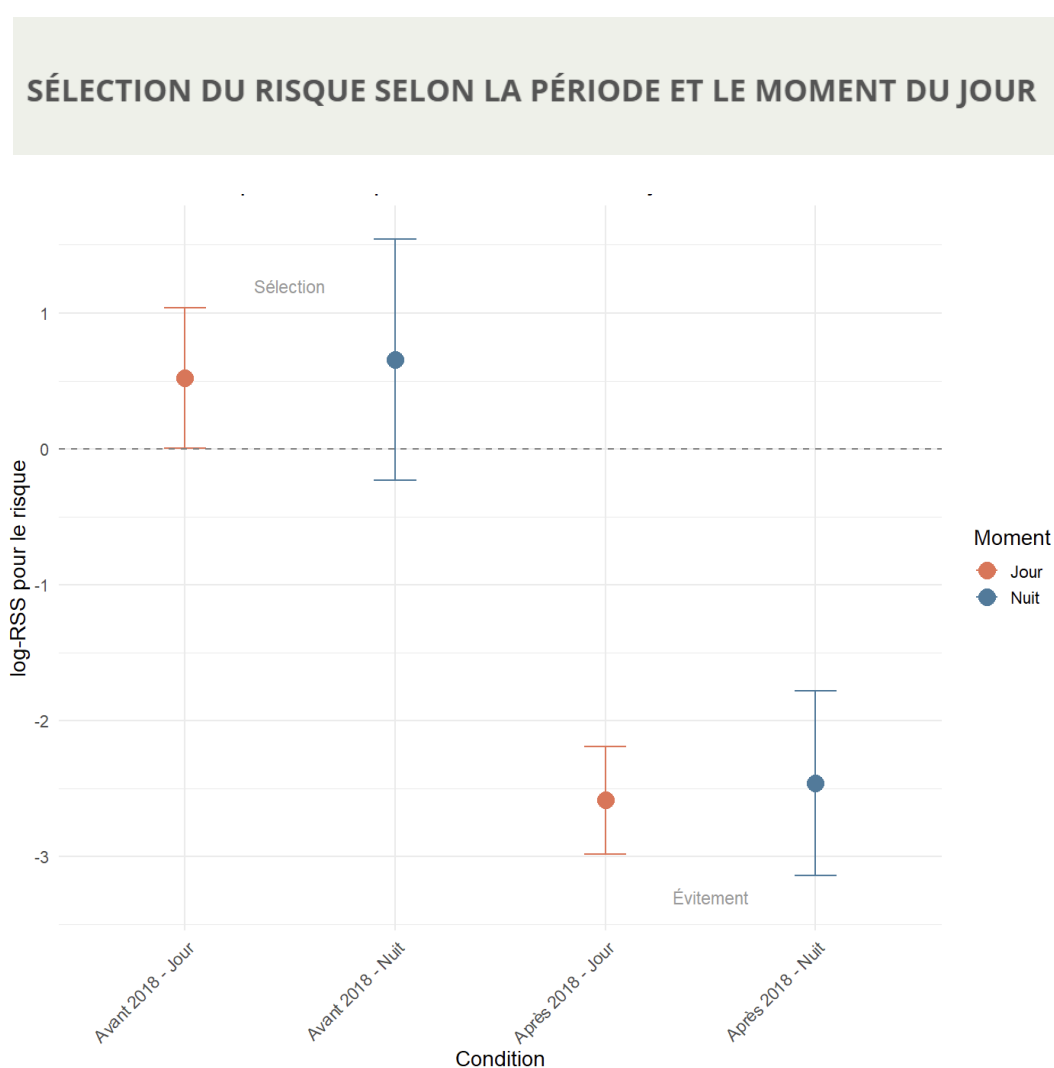


Figure 15 : Valeurs de log-RSS estimées pour la relation entre le risque de prédation et la sélection des pas par les biches, selon la période (avant/après 2018 ; significatif) et le moment du jour (jour/nuit ; non-significatif).

2.3. Effets des variables de mouvement : longueur du pas et angle de rotation

Deux variables de mouvement ont été intégrées au modèle iSSF : la longueur du pas (*step_length*), utilisée comme indicateur indirect de la vitesse de déplacement, et l'angle de rotation (*turning_angle*), reflétant la sinuosité du mouvement entre deux pas successifs.

Les coefficients associés à ces variables, ainsi qu'à leurs interactions avec le risque ou la période, sont très faibles (**Tableau V**). En effet, l'interaction entre le risque de prédation et la longueur du pas n'est pas significative ($p=0,59$), de même pour l'angle de rotation en fonction du risque ($p < 0,1$). Il ne semble donc pas ici y avoir de variation de la longueur des pas, ni de l'angle de rotation en fonction du risque.

Par ailleurs, l'effet du risque sur la longueur des pas et sur la sinuosité ne diffère pas entre les périodes avant et après 2018 : l'interaction $risk \times periode_loupavant_2018 \times step_length$ est estimée à $\beta = 2,30e-05$ ($p = 0,25$), et $risk \times periode_loupavant_2018 \times turning_angle$ à $\beta = 0,0428$ ($p = 0,477$). Ces résultats indiquent que le comportement locomoteur face au risque est resté stable dans le temps, sans modification significative après le retour du loup.

2.4. Contrôle des effets environnementaux dans la sélection du pas

Dans le modèle, l'effet des variables environnementales susceptibles d'expliquer la sélection de l'habitat par les biches a été vérifié. L'objectif était de distinguer les effets environnementaux et topographiques de l'effet du risque de présence du loup, afin de déterminer si certains types de milieux ou de contraintes topographiques influençaient la probabilité de sélection d'un pas indépendamment du risque de rencontre avec le loup.

Les résultats montrent que la topographie (*pente*) n'a pas d'effet statistiquement significatif ($\beta = -0,0020$, $p = 0,142$), ne traduisant aucune tendance claire à éviter ou sélectionner les zones en pente. De même, la proximité aux chemins (*chemins*) n'a aucun effet détectable ($\beta = +7,02e-06$, $p = 0,893$), et la proximité aux bâtiments (*bâtiments*) reste non significative ($\beta = +1,41e-04$, $p = 0,066$). Enfin, la couverture forestière (*foret_c*) n'a pas montré d'effet principal estimé, ni d'interactions significatives, indiquant l'absence de lien clair avec le choix des pas.

Ainsi, aucune des variables environnementales testées n'exerce une influence statistiquement significative sur la sélection des pas. Ces résultats renforcent l'idée que les changements dans le comportement spatial des biches s'expliquent avant tout par une réponse au risque de prédation, plutôt que par une préférence marquée pour certains types de milieux.

CHAPITRE IV- DISCUSSION

L'objectif de ce mémoire est d'évaluer dans quelle mesure le retour du loup dans la Zone de Présence Permanente des Hautes Fagnes et l'Eifel a pu conduire à l'émergence d'un paysage de la peur, perceptible à travers les comportements des biches. Ce concept, central en écologie comportementale, désigne l'ensemble des ajustements comportementaux spatiaux, temporels ou locomoteurs, adoptés par les proies en réponse à un risque de prédation perçu. Ces ajustements incluent notamment la modification de l'utilisation de l'espace, les rythmes d'activité ou les stratégies de déplacement, permettant aux individus de réduire leur exposition aux zones jugées dangereuses (Bleicher, 2017).

Déterminants environnementaux de la distribution spatiale du loup : entre accessibilité et évitement anthropique

Le modèle MaxEnt construit à partir des indices de présence du loup dans la ZPP a révélé une sélection spatiale marquée pour certaines variables environnementales, traduisant une stratégie combinée de limitation de la dépense énergétique et d'évitement des perturbations humaines. Parmi l'ensemble des variables testées, la proximité aux chemins s'est avérée être le facteur prédictif le plus déterminant, expliquant à elle seule plus de 59 % de la variance du modèle. Ce résultat est cohérent avec des études menées dans d'autres contextes européens, qui montrent que les loups utilisent fréquemment les infrastructures linéaires, notamment les chemins forestiers, les coupe-feux ou les sentiers, pour se déplacer efficacement à travers leur territoire (Dickie et al., 2017; Gurarie et al., 2011). Ce comportement peut s'interpréter à la lumière de la théorie de la quête alimentaire optimale (*Optimal Foraging Theory*) (MacArthur & Pianka, 1966), selon laquelle les prédateurs cherchent à maximiser leur gain énergétique net en minimisant les coûts associés à la recherche, à la poursuite et à la capture des proies. Toutefois, cette utilisation ne traduit pas une attirance pour les zones anthropisées en tant que telles, mais plutôt une adaptation opportuniste aux structures présentes dans le paysage, dans le cadre d'une stratégie d'exploitation optimale des ressources. Cette stratégie opportuniste présente cependant des limites, notamment lorsqu'il s'agit d'infrastructures humaines plus intrusives. Le modèle montre en effet un évitement actif des environnements fortement anthropisés, en particulier reflété par la sélection négative associée à la variable de proximité aux bâtiments.

Ce comportement est largement documenté (Smith et al., 2024; Torretta et al., 2022) chez le loup et d'autres carnivores, qui tendent à éviter les habitats densément peuplés ou intensément exploités, en raison du risque accru de perturbation ou de mortalité. Cette réaction se manifeste par un évitement spatial des zones anthropisées, comme il a été montré dans la présente étude, et un évitement temporel, notamment en augmentant leur activité nocturne. En effet, les loups, en zones à faible perturbation humaine, augmentent leur activité diurne, mais deviennent plus nocturnes lorsque la présence humaine s'intensifie (Smith et al., 2024; Torretta et al., 2022). Le comportement spatial du loup vis-à-vis du couvert forestier reflète une préférence pour les milieux ouverts à moyennement boisés. Ce type d'habitat offre probablement un environnement favorable pour la chasse, en facilitant les déplacements et la détection des proies. Contrairement aux forêts denses, les milieux plus ouverts permettent une meilleure visibilité, réduisent les obstacles physiques à la poursuite, et augmentent potentiellement les chances de succès lors des phases de détection et d'approche (Gurarie et al., 2011). Ainsi, la distribution spatiale du loup résulte d'un compromis entre mobilité optimisée et évitement des perturbations humaines, avec une préférence marquée pour les milieux ouverts et faiblement boisés.

Il convient toutefois de souligner certaines limites méthodologiques associées à la modélisation spatiale de la présence du loup. La carte de risque (**Figure 9**) utilisée dans cette étude repose sur une estimation indirecte de la distribution du prédateur, dérivée d'indices de présence opportunistes collectés de manière non systématique. Bien que ce type de données soit couramment mobilisé dans les modèles de distribution d'espèces, notamment via l'algorithme MaxEnt (Phillips et al., 2006), leur fiabilité reste fortement dépendante de l'effort de prospection et de la répartition des observateurs dans l'espace. Dans cette étude, ce biais a été partiellement corrigé à l'aide de la méthode du *target-group background*, qui permet de mieux répartir les points de fond en fonction de l'effort de détection. Néanmoins, cette correction ne garantit pas une représentation parfaitement fidèle de l'activité réelle du loup sur l'ensemble de la ZPP, et il demeure possible que certaines zones soient sous- ou sur-représentées dans la modélisation. Afin de dépasser cette limite, l'utilisation de colliers GPS posés directement sur des individus lupins constituerait une amélioration méthodologique majeure. Ce type de suivi permettrait de reconstituer avec précision les trajectoires, les domaines vitaux, les rythmes d'activité et les sites de chasse réels, offrant une représentation beaucoup plus fine de l'usage de l'espace par le prédateur (Bojarska et al., 2020). Une telle approche renforcerait considérablement la robustesse des analyses de risque et leur mise en lien avec les comportements des proies.

Évitement du risque de prédation : une réponse spatiale chez les biches

Dans le cadre du paysage de la peur, les réponses comportementales des proies face à la présence d'un prédateur peuvent s'exprimer à plusieurs niveaux : modification de la sélection spatiale, adaptation du rythme d'activité, ajustements locomoteurs ou encore changements de vigilance. L'objectif de cette étude était d'examiner si, et comment, les biches modifient leur comportement de sélection de l'habitat en fonction d'un risque spatial de prédation modélisé à partir de la distribution du loup. Cette approche permet d'évaluer si les proies ajustent leur usage de l'espace non pas en réponse à un danger immédiat, mais en anticipant la présence potentielle du prédateur dans certaines zones. Dans ce cadre, l'évitement spatial constitue une réponse particulièrement intéressante car il reflète un processus cognitif ou expérientiel, par lequel la proie associe certaines caractéristiques du paysage à un risque accru. Ce type de réponse, repose sur une cartographie mentale du danger intégrée dans la prise de décision quotidienne (Creel & Christianson, 2008). Les résultats de la présente étude confirment ce type de stratégies. En effet, depuis 2018, les biches tendent à éviter les zones identifiées comme à haut risque de présence du loup, en sélectionnant préférentiellement les secteurs jugés plus sûrs. Cet évitement, qui ne s'observe que postérieurement au retour du prédateur, constitue un exemple clair de *non-consumptive effect*. Il ne résulte pas d'une interaction directe, mais d'une anticipation du danger fondée sur la structure du paysage et, possiblement, sur des expériences passées ou sociales (Gerber et al., 2024). L'anticipation du danger peut s'appuyer sur différents indices détectables par les biches : *olfactifs* (urine, fèces). Il a été montré que les cerfs augmentent leur vigilance en présence d'excréments de loups (Kuijper et al., 2014), *auditifs* (hurlement) (Weterings et al., 2022), et *visuels* (empreintes, carcasses), confirmant que les ongulés utilisent des indices multisensoriels pour évaluer le risque. En outre, il est important de noter que des rencontres directes non létales entre la proie et le prédateur sont documentées : dans certains cas, la proie échappe à l'attaque, ou peut rencontrer un prédateur hors contexte de chasse (Sand et al., 2006). Par ailleurs, cette information peut être transmise socialement : les biches peuvent apprendre du comportement de congénères ayant vécu des expériences non létales avec le prédateur (Thurfjell et al., 2017). Toutefois, il est intéressant de noter qu'avant 2018, une légère tendance positive de sélection est observée dans les zones que le modèle identifie comme étant à risque élevé. Ce résultat s'explique probablement par le fait qu'en l'absence de prédateur installé, ces environnements n'étaient pas perçus comme dangereux par les biches. Leur fréquentation pouvait alors refléter la présence d'atouts écologiques (ressources, structure du couvert) qui les rendaient attractifs en temps normal.

Ce n'est qu'avec l'arrivée du loup que ces mêmes zones sont devenues évitées, traduisant un changement de perception lié à l'installation d'un risque. Cette évolution temporelle du comportement des biches constitue un argument central pour attribuer l'évitement observé au retour du loup, et non à des composantes environnementales constantes ou à un biais méthodologique. En outre, pour s'assurer que ce signal ne résulte pas simplement d'un biais d'échantillonnage, lié par exemple à une variation dans l'emplacement des biches équipées (et non à un changement comportemental réel), une représentation des domaines vitaux a été réalisée. Celle-ci montre que les domaines vitaux des biches suivies avant et après 2018 se recouvrent largement dans l'espace, couvrant globalement les mêmes secteurs de la ZPP. Cela suggère que la différence de sélection détectée dans le modèle ne s'explique pas par une différence de zones suivies, mais bien par un changement comportemental réel.

Dans cette étude, les ajustements comportementaux observés semblent principalement concerner la dimension spatiale. À l'échelle du pas, la sélection des zones à risque ne diffère pas significativement entre le jour et la nuit, ce qui suggère une réponse spatialement stable au risque de prédation, indépendamment du moment de la journée. Il reste toutefois possible que d'autres dimensions comportementales, non explorées ici, comme le rythme d'activité journalier, la vigilance, ou la modification de l'horaire des déplacements, soient également affectées par la présence du loup. Par exemple, une étude a montré que des espèces proies peuvent ajuster leur période d'activité pour éviter les moments de plus forte activité du prédateur, notamment dans des contextes de recolonisation par le loup (Rossa et al., 2021). De même, les paramètres locomoteurs tels que la longueur des pas (proxy de la vitesse) et l'angle de rotation (indicateur de sinuosité ou de vigilance) ne varient pas de manière significative entre les zones de risque et les zones refuges. Cela suggère que les biches ne semblent ni accélérer leur déplacement dans les zones perçues comme risquées ni même modifier leur trajectoire, comme le feraient des individus en état d'alerte accrue. Cette absence de modulation temporelle ou dynamique suggère une stratégie anti-prédatrice par rapport à ces zones risquées fondée principalement sur l'évitement spatial. L'absence d'ajustements marqués dans la présente étude, peut s'expliquer par plusieurs facteurs. D'une part, la pression de prédation exercée par le loup dans la zone d'étude reste à ce jour modérée, avec une recolonisation récente, des meutes de petite taille et un nombre limité d'événements létaux. Cela pourrait ne pas suffire à déclencher des réponses comportementales plus coûteuses.

D'autre part, les biches pourraient percevoir le risque comme suffisamment localisé ou stable dans l'espace, rendant un évitement spatial suffisant pour limiter l'exposition. Dans ce cadre, les effets observés sur la vitesse ou la sinuosité de déplacement, bien que statistiquement significatifs, demeurent très faibles en valeur absolue, et ne suggèrent pas de stratégie locomotrice marquée face au danger. Dans ce contexte, l'évitement spatial observé peut donc être interprété comme une stratégie économe, adaptée à un niveau de menace encore faible, mais potentiellement amenée à évoluer si la pression de prédation s'intensifie ou si le comportement du prédateur devient moins prévisible.

Il est important de souligner que ces conclusions reposent exclusivement sur des données de géolocalisation obtenues à une fréquence horaire. Cette fréquence d'acquisition, bien qu'adaptée à la modélisation des déplacements par l'approche iSSF, ne permet pas de détecter des réponses comportementales plus fines, telles que la vigilance, les pauses prolongées ou les changements d'activité. L'intégration de données issues d'accéléromètres couplés aux colliers GPS pourrait constituer une perspective méthodologique pertinente, en permettant une analyse plus fine de l'activité comportementale (Wilmers et al., 2015).

Approche complémentaire : prédiction spatiale du risque de mise à mort

Cette analyse basée sur la localisation des carcasses d'ongulés sauvages permet d'aborder la dimension réelle du risque. Cette approche ne vise pas à modéliser la réaction des proies, mais à identifier les zones du paysage où la prédation se concrétise. Elle apporte ainsi un éclairage différent, centré non plus sur la perception du risque par les proies, mais sur la réalité écologique du danger. Cette dissociation entre risque perçu et risque effectif est au cœur des réflexions récentes sur le paysage de la peur (Gaynor et al., 2019). Par ailleurs, il est important de noter que les carcasses elles-mêmes peuvent devenir, de manière temporaire, des foyers de risque élevé. Dans le contexte des Hautes Fagnes, où les meutes de loups sont encore en phase de recolonisation, leur taille reste modérée, généralement inférieure à celle observée dans certains grands parcs nord-américains comme Yellowstone. Bien qu'elles soient comparables à la moyenne européenne, ces tailles de meutes peuvent tout de même favoriser des comportements de retour prolongé sur les sites de mise à mort, permettant aux individus de consommer la carcasse sur plusieurs jours (L. D. Mech et al., 2015). La présence répétée du prédateur autour de la carcasse augmente alors localement le risque de rencontre pour d'autres proies fréquentant ces mêmes secteurs. En parallèle, l'analyse spatiale permet d'identifier les types d'habitats les plus fréquemment associés à ces sites de mise à mort.

L'étude révèle une forte association entre les lieux de découverte des carcasses et les milieux ouverts à faiblement boisés. Ces habitats pourraient favoriser la prédation en facilitant la détection visuelle et les déplacements du prédateur, mais ils sont aussi susceptibles de concentrer l'activité des ongulés, attirés par la richesse végétative des prairies, clairières et forêts en régénération (Hebblewhite et al., 2008). Ces milieux pourraient également faciliter la poursuite visuelle par le loup, un prédateur dont la stratégie repose en grande partie sur la sélection d'individus affaiblis ou isolés, suivie d'une chasse active en terrain dégagé (L. D. Mech et al., 2015).

Les zones à proximité des cours d'eau apparaissent également associées à un risque plus élevé de mise à mort. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène. Ces linéaires naturels constituent souvent des zones particulièrement attractives pour les ongulés, en raison de la présence de prairies humides, d'une végétation plus dense et nutritive, ou de conditions microclimatiques favorables. Elles pourraient donc concentrer l'activité des proies et, par conséquent, augmenter la probabilité de rencontre avec un prédateur. Par ailleurs, les cours d'eau jouent un rôle de corridors écologiques ou de goulots d'étranglement spatiaux, canalisant les déplacements de la faune dans certains passages obligés du paysage, ce qui peut accroître l'efficacité de chasse du prédateur (Gehr et al., 2020). Une autre hypothèse, encore peu explorée, concerne le rôle potentiel des milieux aquatiques dans les stratégies d'évitement de la prédation. Bien que peu d'études à ce jour ne documentent formellement l'utilisation de l'eau comme refuge par les biches face au loup, plusieurs mécanismes théoriques peuvent être envisagés. Les cours d'eau et plans d'eau pourraient représenter des barrières physiques temporaires pour un prédateur terrestre, ou encore offrir un soulagement aux animaux blessés. Dans un contexte de poursuite, les proies poursuivies peuvent fuir vers des zones à forte pente pour accroître leur vitesse ou chercher refuge dans des éléments du paysage leur donnant un avantage physiologique ou comportemental. Enfin, une dernière explication pourrait être que les cours d'eau agissent comme barrières physiques : ils peuvent favoriser l'évasion de la proie si celle-ci parvient à les franchir plus rapidement que le prédateur. En effet, idéalement, dans un paysage homogène, si la proie fuit en ligne droite, elle est rattrapée si la vitesse du prédateur est supérieure. Cependant, dans un paysage hétérogène, la vitesse locale dépend des caractéristiques de l'environnement. Par exemple, si un loup poursuit un cerf et que tous deux arrivent à une rivière, la situation se complexifie : le cerf peut la franchir d'un bond, tandis que le loup doit la traverser à la nage, plus lentement.

Dans ce cas, l'obstacle (la rivière) agit différemment sur la proie et le prédateur, ce qui peut suffire à inverser l'issue de la poursuite (Jan Schwarzendahl & Löwen, 2021).

Dans des paysages structurés comme les Hautes Fagnes, cette hypothèse mérite d'être explorée plus en détail à travers des analyses comportementales ou des observations ciblées, afin d'évaluer si les milieux aquatiques peuvent effectivement être utilisés comme éléments refuges temporaires. Ainsi, l'ensemble de ces mécanismes : attractivité des milieux humides, canalisation des déplacements, et complexité des interactions autour des obstacles naturels, pourrait contribuer à expliquer pourquoi une part importante des carcasses de proies sauvages est retrouvée à proximité des cours d'eau dans la zone d'étude. Il est également plausible que les milieux aquatiques, en particulier les cours d'eau, puissent perturber les pistes olfactives laissées par les proies, réduisant ainsi l'efficacité de la traque pour les prédateurs utilisant l'odorat. L'eau peut diluer ou effacer les molécules odorantes, rendant plus difficile la localisation des proies par les prédateurs dans les environnements humides (Michael R. Conover, 2007). Si ces hypothèses restent à tester dans ce cas précis, elles soulignent l'intérêt de considérer les milieux aquatiques non seulement comme des ressources écologiques, mais aussi comme des éléments potentiellement impliqués dans la dynamique de prédation.

Enfin, les carcasses sont également majoritairement retrouvées à distance des habitations humaines. En effet, les loups eux-mêmes manifestent un comportement d'évitement des zones fortement anthropisées (Torretta et al., 2022). Dans ce contexte, la distance aux bâtiments agit comme un facteur limitant de l'activité prédatrice, non pas du fait d'une absence de proies, mais en raison de la prudence comportementale du prédateur vis-à-vis de l'activité humaine. Dans la zone d'étude, ces mécanismes pourraient être explorés à travers une analyse spatiale fine de la localisation des carcasses par rapport au réseau hydrographique, aux pentes et aux habitats, ainsi qu'à l'aide de données GPS comportementales du loup, permettant d'identifier d'éventuelles trajectoires de fuite orientées ou des zones de ralentissement des prédateurs. Il est à noter que, contrairement à ce qui est observé pour les indices de présence du loup, la proximité aux chemins n'apparaît pas comme un facteur déterminant dans la localisation des carcasses. Cela suggère que si les loups empruntent fréquemment les chemins pour se déplacer ou marquer leur territoire, les mises à mort ont plutôt lieu en dehors de ces linéaires, dans des habitats plus favorables à la chasse ou plus fréquentés par les proies.

Toutefois, cette approche présente plusieurs limites importantes. D'une part, elle est soumise à un biais de détection, les cadavres étant plus facilement localisés dans les milieux ouverts grâce à la visibilité accrue et au comportement d'alerte de certains charognards. Ce biais a été partiellement contrôlé grâce à l'application de la méthode du *target-group background*.

De plus, les données utilisées proviennent de signalements opportunistes, collectés sans protocole standardisé, ce qui limite leur représentativité spatiale et introduit une incertitude dans la distribution réelle des événements de prédation. D'autre part, les localisations correspondent au lieu de découverte de la carcasse, qui ne coïncide pas nécessairement avec le lieu d'attaque initial. Chez un prédateur de poursuite comme le loup, la distance entre la détection de la proie et sa mise à mort peut être importante. Par exemple, la distance moyenne de poursuite est de 237 m pour les chevreuils (Wikenros et al., 2009). Les résultats ne reflètent donc que la distribution des lieux de mise à mort, et non celle des zones où le risque de prédation s'exerce réellement, ce qui peut induire un décalage spatial dans l'interprétation du risque. Enfin, les carcasses prises en compte dans ce modèle concernent plusieurs espèces d'ongulés (cerf élaphe, chevreuil, sanglier), et non exclusivement les biches, nécessaires pour atteindre une taille d'échantillon suffisante pour l'analyse. L'analyse reflète ainsi une tendance moyenne interspécifique, intégrant des comportements de proies aux écologies différentes. Cela limite son application directe à l'analyse comportementale spécifique de la biche, pour laquelle les réponses au risque peuvent différer de celles d'autres espèces.

CHAPITRE V- CONCLUSION : implications écologiques et perspectives

Cette étude a mis en évidence l'émergence d'un paysage de la peur structurant le comportement des biches dans les Hautes Fagnes et Eifel, suite au retour du loup. Les résultats montrent que la répartition spatiale du prédateur est influencée par certaines variables environnementales **(i)**, notamment l'utilisation des chemins, sentiers et coupe-feu ainsi que l'évitement des zones anthropisées. D'autres variables expliquent également la localisation des sites de mise à mort **(ii)**, notamment une préférence pour les milieux ouverts, la proximité aux cours d'eau ainsi que l'évitement des zones anthropisées. À partir de ces facteurs, un gradient du risque de prédation a été modélisé pour évaluer la réponse des biches quant à leur sélection de l'habitat. Les analyses révèlent un évitement significatif des zones à forte probabilité de présence du loup après 2018 **(iii)**, alors qu'aucune réponse de ce type n'était détectée avant cette date, suggérant une adaptation fondée sur l'anticipation du danger. Ce comportement illustre un effet indirect typique du paysage de la peur, où la perception du risque influence l'usage de l'espace par les proies. En revanche, la sélection du risque ne varie pas de manière significative entre le jour et la nuit, suggérant que le moment de la journée n'influence pas l'intensité de l'évitement spatial **(v)**. De plus, les paramètres locomoteurs tels que la longueur du pas (proxy de la vitesse) et l'angle de rotation (sinuosité) ne montrent pas d'effets significatifs **(vi)**. Ces résultats indiquent que, dans un contexte de recolonisation récente, l'évitement strictement spatial des zones à risque constitue la réponse principale des biches face à la menace. Cette étude ouvre la voie à de futures recherches car ces modifications comportementales sont susceptibles d'engendrer des effets en cascade sur l'écosystème. Par exemple, une réduction de la fréquentation des zones à haut risque pourrait favoriser la régénération forestière dans ces secteurs moins fréquentés par les ongulés (Kuijper et al., 2013). Des effets physiologiques, comme l'altération de la condition corporelle, du stress ou une baisse du succès reproducteur pourraient également impacter les proies. Ce travail constitue dès lors une première étape vers une compréhension plus fine et dynamique du paysage de la peur dans les milieux recolonisés par le loup. Pendant longtemps, les études se sont principalement centrées sur le risque réel, mesuré par des données de prédation effective. Ce biais a conduit à sous-estimer l'importance des mécanismes indirects, pourtant fondamentaux pour comprendre comment les proies structurent leur espace. Aujourd'hui, la distinction entre risque perçu et risque réel s'impose comme une clé essentielle pour appréhender les effets écologiques indirects du retour des prédateurs.

BIBLIOGRAPHIE

- Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1677-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
- Ausilio, G., Sand, H., Månsson, J., Mathisen, K. M., & Wikenros, C. (2021). Ecological Effects of Wolves in Anthropogenic Landscapes : The Potential for Trophic Cascades Is Context-Dependent. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 577963. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.577963>
- Avgar, T., Potts, J. R., Lewis, M. A., & Boyce, M. S. (2016). Integrated step selection analysis : Bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 619-630. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12528>
- Barber, R. A., Ball, S. G., Morris, R. K. A., & Gilbert, F. (2022). Target-group backgrounds prove effective at correcting sampling bias in Maxent models. *Diversity and Distributions*, 28(1), 128-141. <https://doi.org/10.1111/ddi.13442>
- Berardi, B., Bologne, M. A., & Bassano, B. (2022). *Réponses temporelles des ongulés et des mésocarnivores à l'exposition au loup : Une étude de cas sur l'écologie de la peur dans le Parc National du Grand Paradis. Biogeographical regions.* (s. d.). Consulté 22 avril 2025, à l'adresse <https://www.eea.europa.eu/en/datahub/datahubitem-view/11db8d14-f167-4cd5-9205-95638dfd9618>
- Bleicher, S. S. (2017). The landscape of fear conceptual framework : Definition and review of current applications and misuses. *PeerJ*, 5, e3772. <https://doi.org/10.7717/peerj.3772>
- Bojarska, K., Sulich, J., Bachmann, S., Okarma, H., Theuerkauf, J., & Gula, R. (2020). Opportunity and peril : How wolves use a dense network of forest roads. *Mammalian Biology*, 100(2), 203-211. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00014-0>

-
- Brown, J. S., & Kotler, B. P. (2004). Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, 7(10), 999-1014. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00661.x>
- CEwolf consortium. (s. d.). *Senckenberg Society for Nature Research*. Consulté 1 juillet 2025, à l'adresse <https://www.senckenberg.de/en/institutes/senckenberg-research-institute-natural-history-museum-frankfurt/division-river-ecology-and-conservation/cewolf-consortium/>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., ... Boitani, L. (2014). *Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes*. *Conseil de l'Europe*. (s. d.). Portal. Consulté 26 mai 2025, à l'adresse <https://www.coe.int/fr/web/portal/-/bern-convention-standing-committee-approves-eu-proposal-to-modify-wolf-protection>
- Creel, S., & Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(4), 194-201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004>
- Creel, S., Christianson, D., Liley, S., & Winnie, J. A. (2007). Predation Risk Affects Reproductive Physiology and Demography of Elk. *Science*, 315(5814), 960-960. <https://doi.org/10.1126/science.1135918>
- Creel, S., Schuette, P., & Christianson, D. (2014). Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behavioral Ecology*, 25(4), 773-784. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru050>
- Dammhahn, M., Lange, P., & Eccard, J. A. (2022). The landscape of fear has individual layers : An experimental test of among-individual differences in perceived predation risk during foraging. *Oikos*, 2022(6), e09124. <https://doi.org/10.1111/oik.09124>

-
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M., & Reimchen, T. E. (2015). The unique ecology of human predators. *Science*, 349(6250), 858-860. <https://doi.org/10.1126/science.aac4249>
- Déplacements | Etudes et suivis | Mammifères | La biodiversité en Wallonie. (s. d.). Consulté 8 mars 2025, à l'adresse <https://biodiversite.wallonie.be/fr/deplacements.html?IDC=5951>
- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R. S., & Boutin, S. (2017). Faster and farther : Wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 253-263. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12732>
- Directive (UE) 2025/1237 du Parlement européen et du Conseil. (s. d.).
- Donini, V., Corlatti, L., Ferretti, F., Carmignola, G., & Pedrotti, L. (2024). Browsing intensity as an index of ungulate density across multiple spatial scales. *Ecological Indicators*, 163, 112131. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112131>
- Elith*, J., H. Graham*, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Fichefet, V., Arne, D.-S., Licoppe, A., Arne, D.-S., Schockert, V., & Dnf, Ul.-C. (s. d.). *UN PLAN D'ACTION WALLON POUR COHABITER AVEC LE LOUP*.
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., & Brashares, J. S. (2019). Landscapes of Fear : Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(4), 355-368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>

-
- Gehr, B., Bonnot, N. C., Heurich, M., Cagnacci, F., Ciuti, S., Hewison, A. J. M., Gaillard, J., Ranc, N., Premier, J., Vogt, K., Hofer, E., Ryser, A., Vimercati, E., & Keller, L. (2020). Stay home, stay safe—Site familiarity reduces predation risk in a large herbivore in two contrasting study sites. *Journal of Animal Ecology*, 89(6), 1329-1339. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13202>
- Gerber, N., Riesch, F., Bojarska, K., Zetsche, M., Rohwer, N., Signer, J., Isselstein, J., Herzog, S., Okarma, H., Kuijper, D., & Balkenhol, N. (2023). *Do recolonising wolves trigger non-consumptive effects in European ecosystems? A review of evidence*. Wiley. <https://doi.org/10.22541/au.169625166.69810849/v1>
- Gerber, N., Riesch, F., Bojarska, K., Zetsche, M., Rohwer, N., Signer, J., Isselstein, J., Herzog, S., Okarma, H., Kuijper, D. P. J., & Balkenhol, N. (2024). Do recolonising wolves trigger non-consumptive effects in European ecosystems? A review of evidence. *Wildlife Biology*, 2024(6). <https://doi.org/10.1002/wlb3.01229>
- 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. <https://doi.org/10.1890/12-1615.1>
- Gurarie, E., Suutarinen, J., Kojola, I., & Ovaskainen, O. (2011). Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests. *Oecologia*, 165(4), 891-903. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1883-y>
- Hebblewhite, M., Merrill, E. H., & McDonald, T. L. (2005). Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions : An example in a wolf–elk predator–prey system. *Oikos*, 111(1), 101-111. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13858.x>
- Hebblewhite, M., Merrill, E., & McDermid, G. (2008). A MULTI-SCALE TEST OF THE FORAGE MATURATION HYPOTHESIS IN A PARTIALLY MIGRATORY

-
- UNGULATE POPULATION. *Ecological Monographs*, 78(2), 141-166.
<https://doi.org/10.1890/06-1708.1>
- High Resolution Layer Tree Cover and Forests*. (s. d.). Consulté 18 juin 2025, à l'adresse
<https://land.copernicus.eu/en/products/high-resolution-layer-forests-and-tree-cover>
- Hijmans, R. J., Barbosa, M., Bivand, R., Brown, A., Chirico, M., Cordano, E., Dyba, K., Pebesma, E., Rowlingson, B., & Sumner, M. D. (2025). *terra : Spatial Data Analysis* (Version 1.8-42) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/terra/index.html>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2010). *dismo : Species Distribution Modeling* (p. 1.3-16) [Jeu de données]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.dismo>
- IRM - Climat dans votre commune*. (s. d.). KMI. Consulté 22 avril 2025, à l'adresse
<https://www.meteo.be/fr/climat/climat-de-la-belgique/climat-dans-votre-commune>
- Jan Schwarzendahl, F., & Löwen, H. (2021). Barrier-mediated predator-prey dynamics. *EPL (Europhysics Letters)*, 134(4), 48005. <https://doi.org/10.1209/0295-5075/134/48005>
- Johnson, D. S., & London, J. (2008). *crawl : Fit Continuous-Time Correlated Random Walk Models to Animal Movement Data* [Jeu de données]. The R Foundation.
<https://doi.org/10.32614/cran.package.crawl>
- Kora. (s. d.). *CATÉGORIES SCALP*. Consulté 22 avril 2025, à l'adresse
<https://www.kora.ch/fr/projets/monitoring-grands-carnivores/categories-scalp>
- Kuijper, D. P. J., De Kleine, C., Churski, M., Van Hooft, P., Bubnicki, J., & Jędrzejewska, B. (2013). Landscape of fear in Europe : Wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography*, 36(12), 1263-1275.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>
- Kuijper, D. P. J., Verwijmeren, M., Churski, M., Zbyryt, A., Schmidt, K., Jędrzejewska, B., & Smit, C. (2014). What Cues Do Ungulates Use to Assess Predation Risk in Dense

-
- Temperate Forests? *PLoS ONE*, 9(1), e84607.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084607>
- Kunkel, K. E., & Pletscher, D. H. (2000). *Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia*.
- 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. *Canadian Journal of Zoology*, 79(8), 1401-1409. <https://doi.org/10.1139/z01-094>
- Le loup en Flandre* | Agence de la Nature et des Forêts. (s. d.). Consulté 1 juillet 2025, à l'adresse <https://www.natuurenbos.be/dossiers/de-wolf-vlaanderen>
- Législation/dates chasse 2020 2025*. (s. d.). Consulté 8 mars 2025, à l'adresse <https://environnement.wallonie.be/legis/dnf/chasse/chasse130.html>
- Leroy, B., Meynard, C. N., Bellard, C., & Courchamp, F. (2016). Virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography*, 39(6), 599-607. <https://doi.org/10.1111/ecog.01388>
- Lone, K., Loe, L. E., Meisingset, E. L., Stamnes, I., & Mysterud, A. (2015). An adaptive behavioural response to hunting : Surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behaviour*, 102, 127-138. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.012>
- Loups—Wallonie* | Réseau Loup | La biodiversité en Wallonie. (s. d.-a). Consulté 29 janvier 2025, à l'adresse <https://biodiversite.wallonie.be/fr/les-loups-wallonie.html?IDC=6456>
- Loups—Wallonie* | Réseau Loup | La biodiversité en Wallonie. (s. d.-b). Consulté 8 mars 2025, à l'adresse <https://biodiversite.wallonie.be/fr/les-loups-wallonie.html?IDC=6456>
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603-609. <https://doi.org/10.1086/282454>

-
- Månsson, J., Prima, M.-C., Nicholson, K. L., Wikenros, C., & Sand, H. (2017). Group or ungroup – moose behavioural response to recolonization of wolves. *Frontiers in Zoology*, 14(1), 10. <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0195-z>
- Mech, L., & Boitani, L. (2010). *Wolves : Behavior, ecology, and conservation*. Chicago : University of Chicago Press. <http://archive.org/details/wolvesbehaviorec0000unse>
- Mech, L. D., Smith, D. W., & MacNulty, D. R. (2015). *Wolves on the Hunt : The Behavior of Wolves Hunting Wild Prey*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/W/bo20145329.html>
- Michael R. Conover. (2007). *Predator-Prey Dynamics*. 264.
- Muff, S., Signer, J., & Fieberg, J. (2020). Accounting for individual-specific variation in habitat-selection studies : Efficient estimation of mixed-effects models using Bayesian or frequentist computation. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 80-92. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13087>
- Nowak, S., Mysłajek, R. W., Kłosińska, A., & Gabryś, G. (2011). Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology*, 76(6), 709-715. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.007>
- Okarma, H. (1995). The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriologica*, 40, 335-386. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.95-35>
- Palmer, M. S., Gaynor, K. M., Becker, J. A., Abraham, J. O., Mumma, M. A., & Pringle, R. M. (2022). Dynamic landscapes of fear : Understanding spatiotemporal risk. *Trends in Ecology & Evolution*, 37(10), 911-925. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.06.007>
- Patin, R. (s. d.). *Jeu spatial et interactions comportementales dans la relation prédateur-proie*.

-
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Preisser, E. L., Orrock, J. L., & Schmitz, O. J. (2007). PREDATOR HUNTING MODE AND HABITAT DOMAIN ALTER NONCONSUMPTIVE EFFECTS IN PREDATOR–PREY INTERACTIONS. *Ecology*, 88(11), 2744-2751. <https://doi.org/10.1890/07-0260.1>
- Prévo, C., & Licoppe, A. (2013). Comparing red deer (*Cervus elaphus* L.) and wild boar (*Sus scrofa* L.) dispersal patterns in southern Belgium. *European Journal of Wildlife Research*, 59(6), 795-803. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0732-9>
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the Ecology of Fear : Can Predation Risk Structure Ecosystems? *BioScience*, 54(8), 755. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0755:WATEOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0755:WATEOF]2.0.CO;2)
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone : The first 15years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1), 205-213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.005>
- Rossa, M., Lovari, S., & Ferretti, F. (2021). Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(2). <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02956-4>
- Ruckstuhl, K. E., & Neuhaus, P. (2002). Sexual segregation in ungulates : A comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*, 77(1), 77-96. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005814>
- Ryser, A. (2005). A remote-controlled teleinjection system for the low-stress capture of large mammals. *Wildlife Society Bulletin*, 33(2). <https://www.jstor.org/stable/3785101>

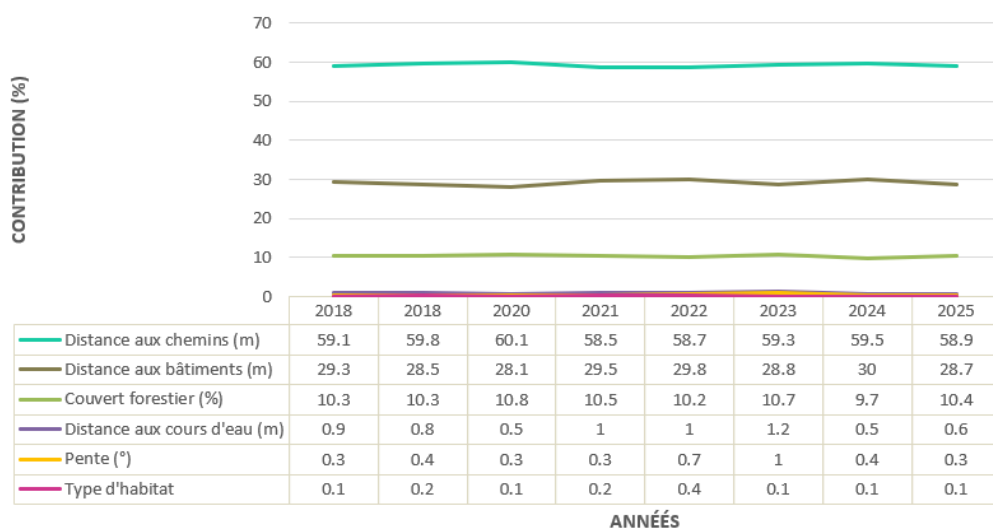
-
- Salvatori, M., De Groeve, J., Van Loon, E., De Baets, B., Morellet, N., Focardi, S., Bonnot, N. C., Gehr, B., Griggio, M., Heurich, M., Kroeschel, M., Licoppe, A., Moorcroft, P., Pedrotti, L., Signer, J., Van De Weghe, N., & Cagnacci, F. (2022). Day versus night use of forest by red and roe deer as determined by Corine Land Cover and Copernicus Tree Cover Density : Assessing use of geographic layers in movement ecology. *Landscape Ecology*, 37(5), 1453-1468. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01416-w>
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & Liberg, O. (2006). Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Animal Behaviour*, 72(4), 781-789. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.030>
- Schmitz, O. J., Krivan, V., & Ovadia, O. (2004). Trophic cascades : The primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, 7(2), 153-163. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00560.x>
- Signer, J., Fieberg, J., & Avgar, T. (2019). Animal movement tools (amt) : R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, 9(2), 880-890. <https://doi.org/10.1002/ece3.4823>
- Smith, A. F., Kasper, K., Lazzeri, L., Schulte, M., Kudrenko, S., Say-Sallaz, E., Churski, M., Shamovich, D., Obrizan, S., Domashevsky, S., Korepanova, K., Bashta, A.-T., Zhuravchak, R., Gahbauer, M., Pirga, B., Fenchuk, V., Kusak, J., Ferretti, F., Kuijper, D. P. J., ... Heurich, M. (2024). Reduced human disturbance increases diurnal activity in wolves, but not Eurasian lynx. *Global Ecology and Conservation*, 53, e02985. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02985>
- SPW. (s. d.-a). 12238. Wallex. Consulté 26 mai 2025, à l'adresse <https://wallex.wallonie.be/eli/loi-decret/2005/03/17/200427101>
- SPW. (s. d.-b). 19851. Wallex. Consulté 1 juillet 2025, à l'adresse <https://wallex.wallonie.be/eli/loi-decret/1973/07/12/1973071207>

-
- SPW. (s. d.-c). *Loi sur la conservation de la nature*. Wallex. Consulté 1 juillet 2025, à l'adresse <https://wallex.wallonie.be/eli/loi-decret/1973/07/12/1973071207/1973/09/21>
- Therneau, T. M. (2023). *A Package for Survival Analysis in R*. <https://cran.r-project.org/web/packages/survival/citation.html>
- Thieurmél, B., & Elmarhraoui, Y. (2019). *suncalc : Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase*. <https://cran.r-project.org/web/packages/suncalc/index.html>
- Thurfjell, H., Ciuti, S., & Boyce, M. S. (2017). Learning from the mistakes of others : How female elk (*Cervus elaphus*) adjust behaviour with age to avoid hunters. *PLOS ONE*, 12(6), e0178082. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178082>
- Torretta, E., Corradini, A., Pedrotti, L., Bani, L., Bisi, F., & Dondina, O. (2022). Hide-and-Seek in a Highly Human-Dominated Landscape : Insights into Movement Patterns and Selection of Resting Sites of Rehabilitated Wolves (*Canis lupus*) in Northern Italy. *Animals*, 13(1), 46. <https://doi.org/10.3390/ani13010046>
- Trouwborst, A. (2010). Managing the Carnivore Comeback : International and EU Species Protection Law and the Return of Lynx, Wolf and Bear to Western Europe. *Journal of Environmental Law*, 22(3), 347-372. <https://doi.org/10.1093/jel/eqq013>
- Weterings, M. J. A., Meister, N., Fey, K., Jansen, P. A., Van Langevelde, F., & Kuipers, H. J. (2022). Context-dependent responses of naïve ungulates to wolf-sound playback in a human-dominated landscape. *Animal Behaviour*, 185, 9-20. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.12.013>
- Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O., & Pedersen, H. C. (2009). Wolf predation on moose and roe deer : Chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriologica*, 54(3), 207-218. <https://doi.org/10.4098/j.at.0001-7051.082.2008>

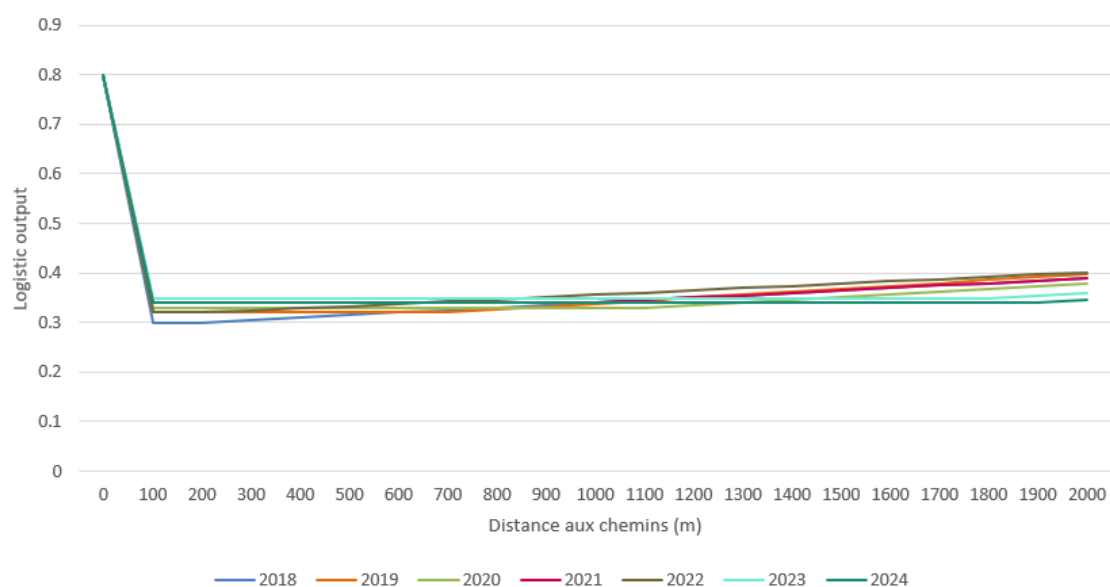
-
- Willems, E. P., & Hill, R. A. (2009). Predator-specific landscapes of fear and resource distribution: Effects on spatial range use. *Ecology*, 90(2), 546-555. <https://doi.org/10.1890/08-0765.1>
- Wilmers, C. C., Nickel, B., Bryce, C. M., Smith, J. A., Wheat, R. E., & Yovovich, V. (2015). The golden age of bio-logging: How animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. *Ecology*, 96(7), 1741-1753. <https://doi.org/10.1890/14-1401.1>
- Zanette, L. Y., White, A. F., Allen, M. C., & Clinchy, M. (2011). Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year. *Science*, 334(6061), 1398-1401. <https://doi.org/10.1126/science.1210908>

ANNEXE

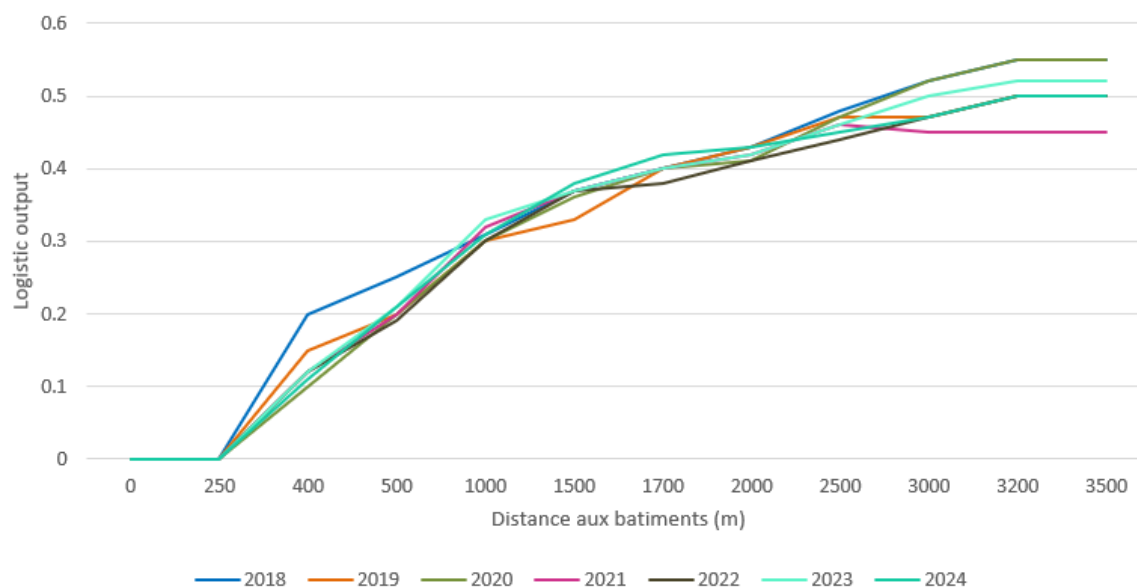
ANNEXE A - VERIFICATION PRÉALABLE A L'ANALYSE MAXENT GLOBALE - *Analyse interannuelle*



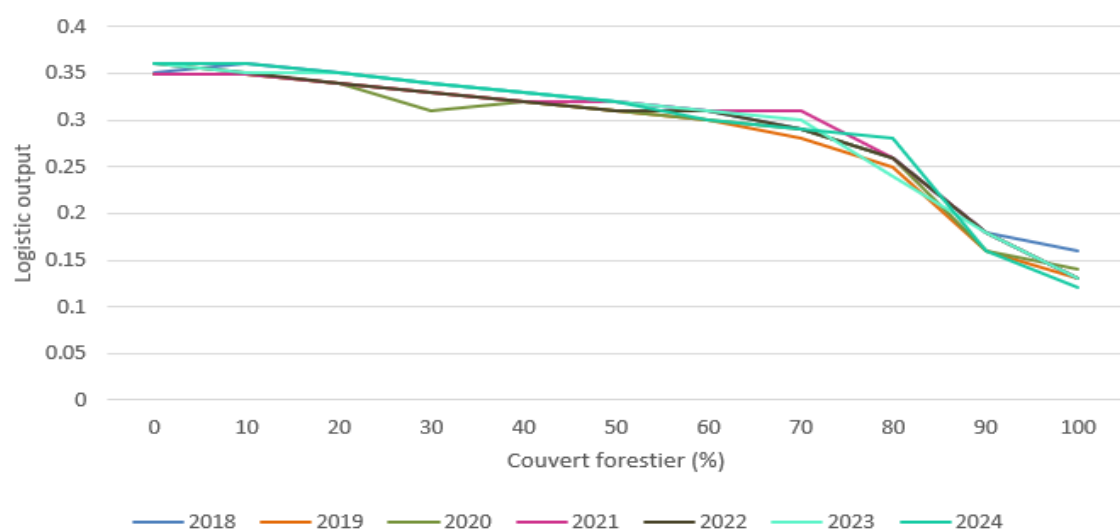
Graphique des contribution interannuelles des variables environnementales



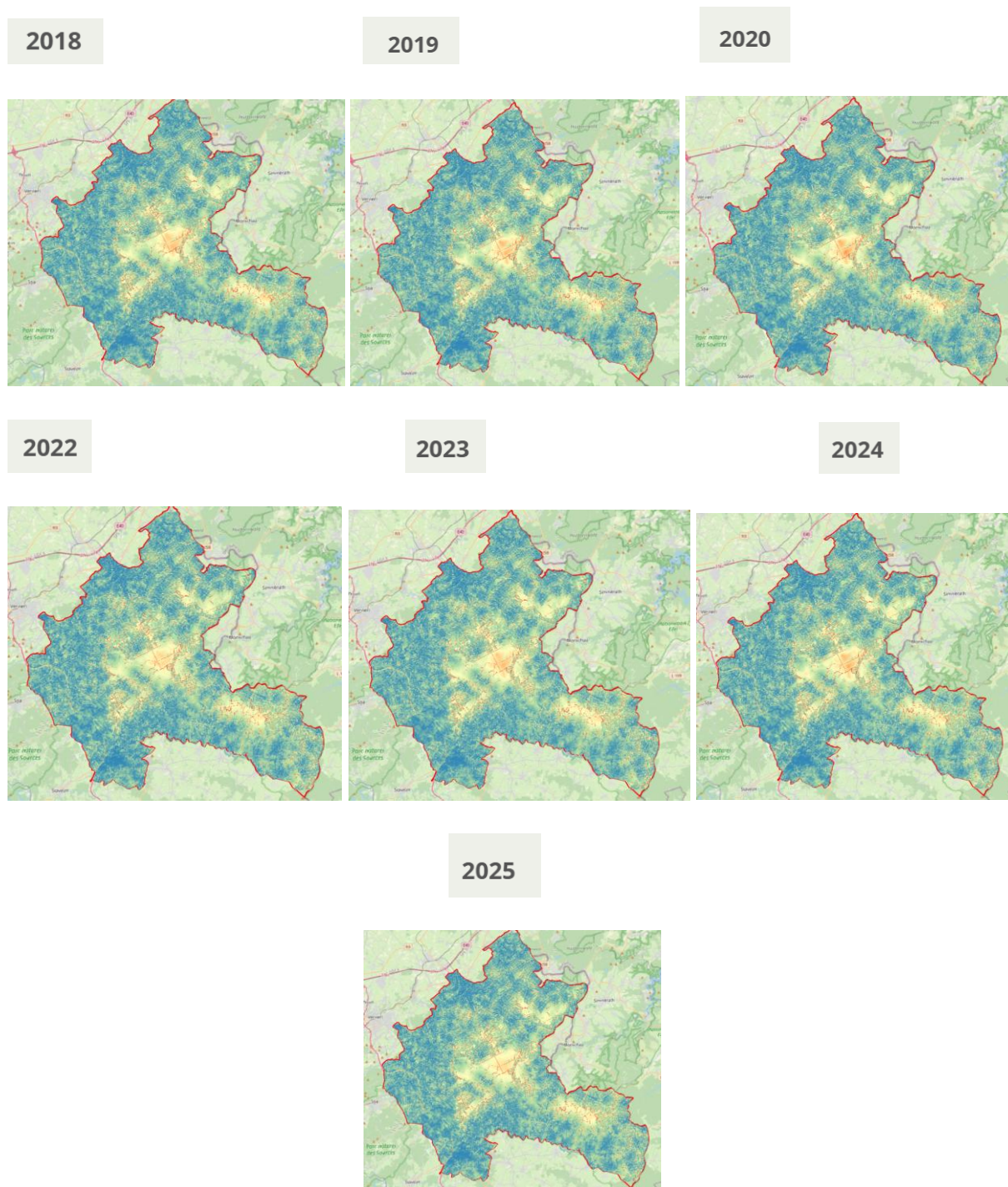
Courbe réponse du loup pour la variable proximité aux chemins



Courbe réponse du loup pour la variable proximité aux bâtiment



Courbe réponse du loup pour la variable couvert forestier

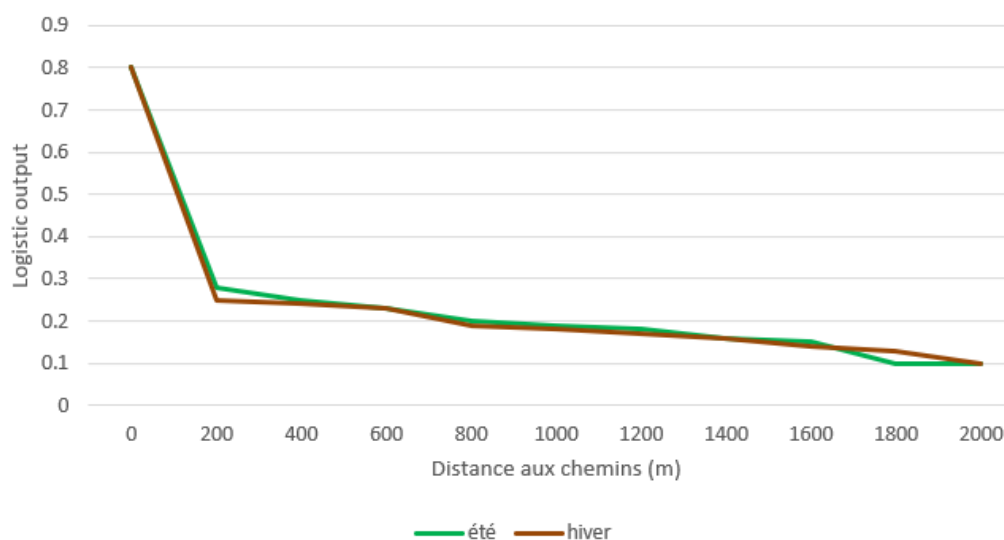


Carte prédictive du risque de rencontre entre le loup et les proies pour les années 2018 à 2025.

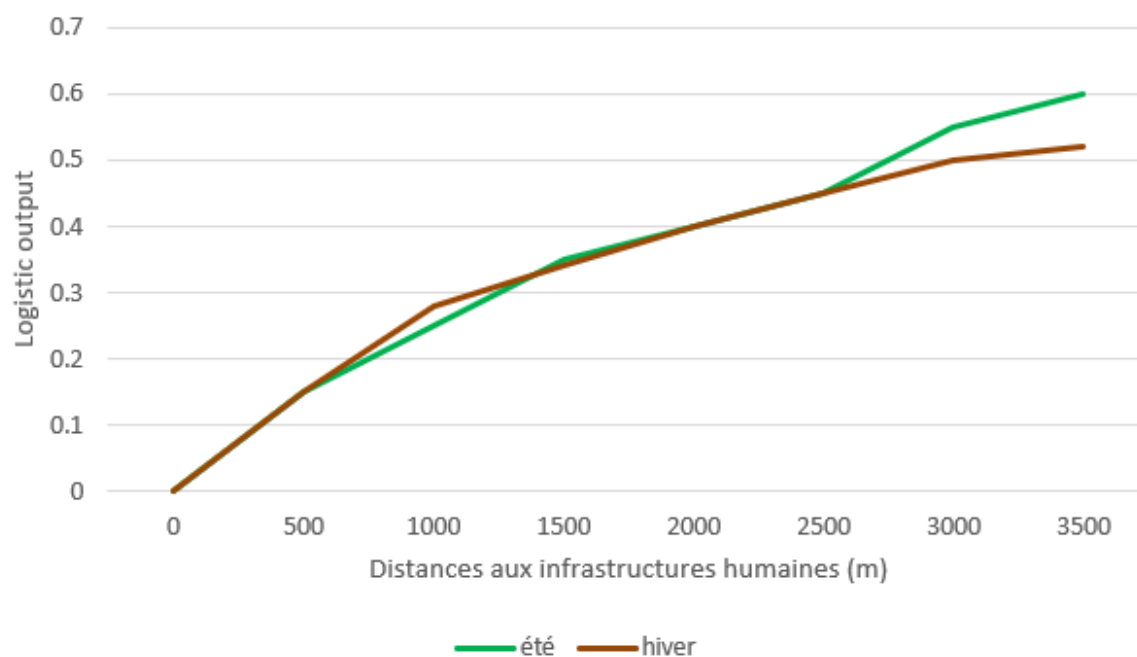
ANNEXE B- VERIFICATION PRÉALABLE A L'ANALYSE MAXENT GLOBALE – Analyse saisonnière

	Contribution (%)	
	ÉTÉ	HIVER
Distance aux chemins	57.4	57.7
Distance aux cours d'eau	31.6	29.9
Couvert forestier (%)	9.5	11.2
Type d'habitat	0.6	0.3
Pente (degrès)	0.5	0.3
Distance aux cours d'eau	0.5	0.5

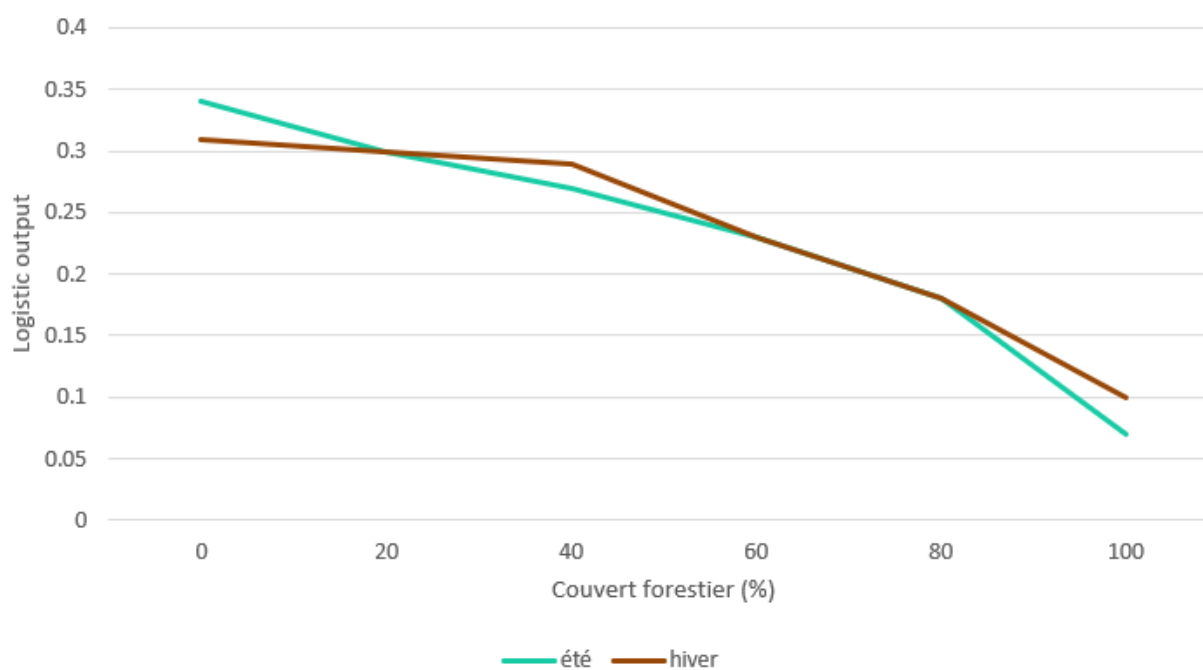
Contribution des variables environnementales dans le modèle MaxEnt saisonnier



Courbe réponse du loup pour la variable proximité aux chemins

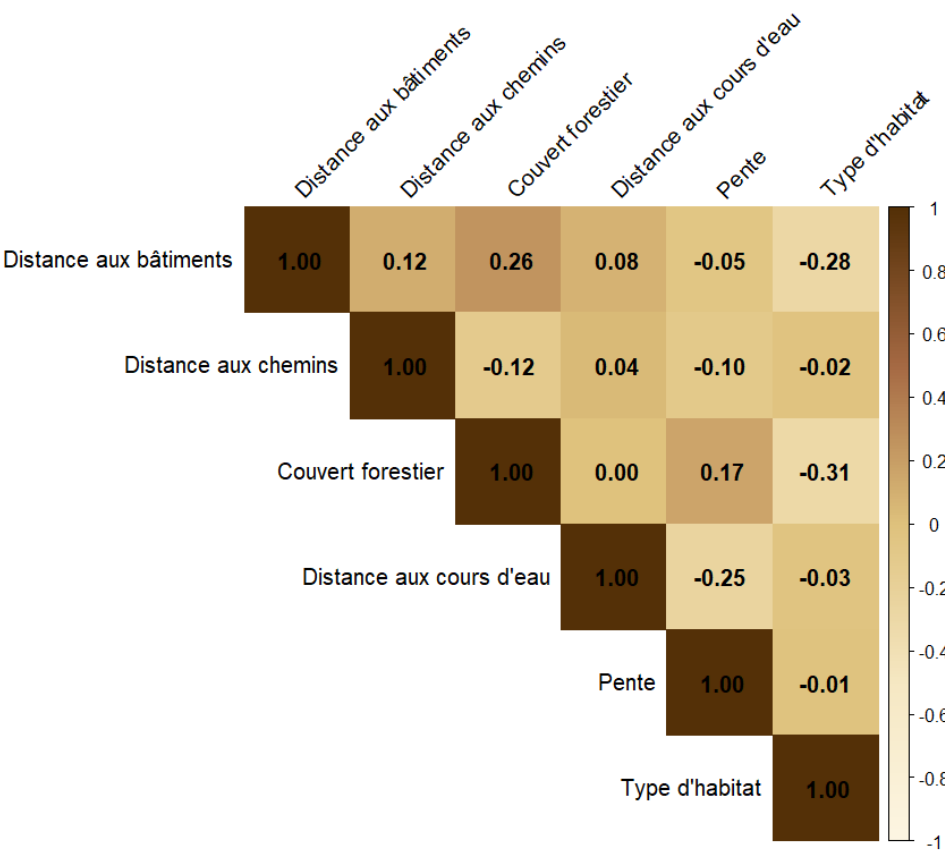


Courbe réponse du loup pour la variable proximité aux bâtiments

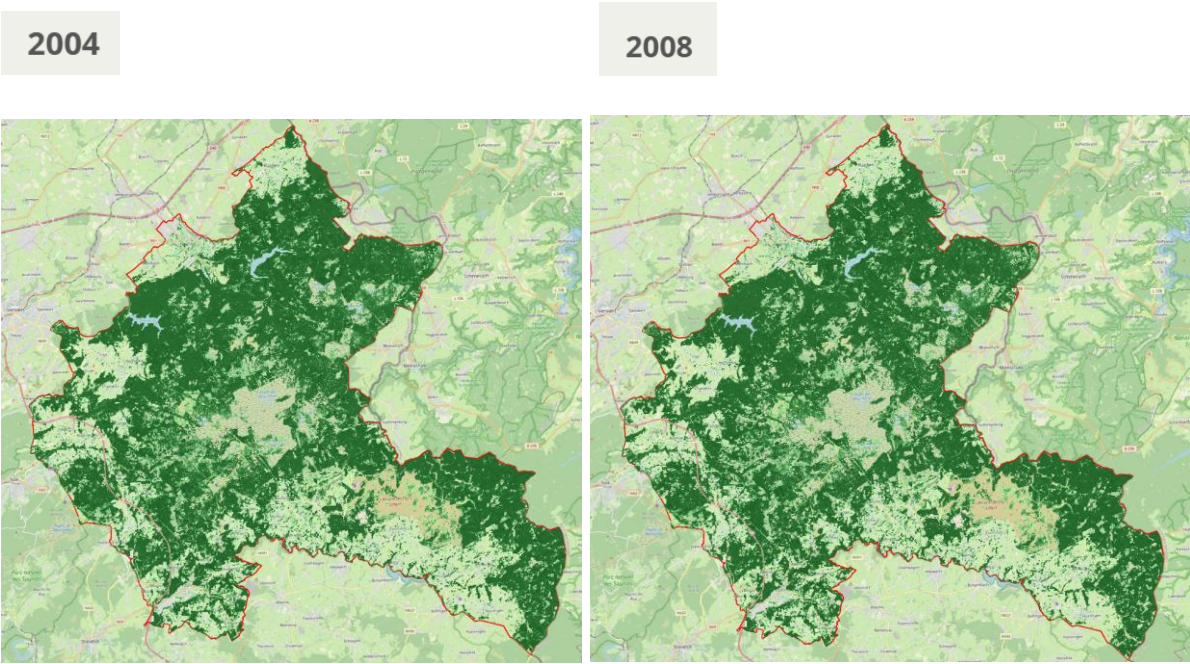


Courbe réponse du loup pour la variable couvert forestier

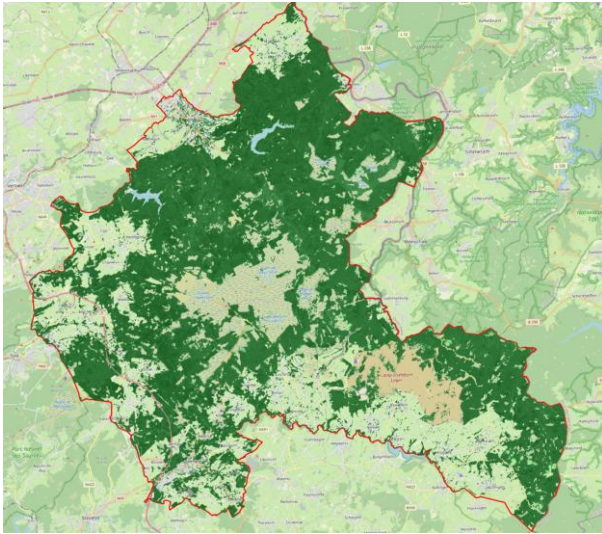
ANNEXE C - MATRICE DE CORRÉLATION DE SPEARMAN



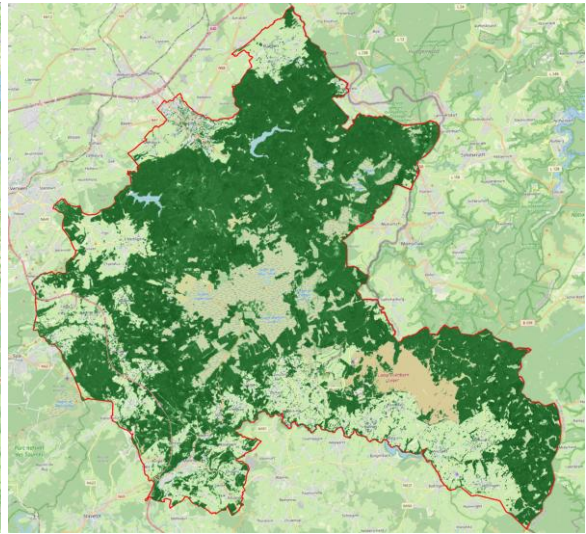
ANNEXE D - L'EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU COUVERT FORESTIER SUR LA ZONE D'ETUDE



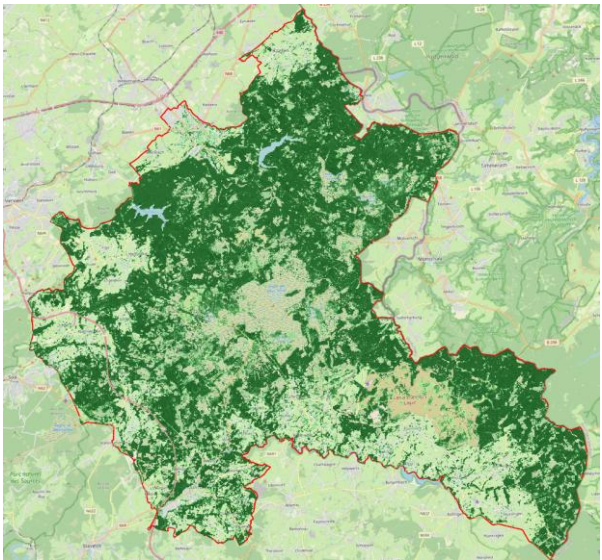
2012



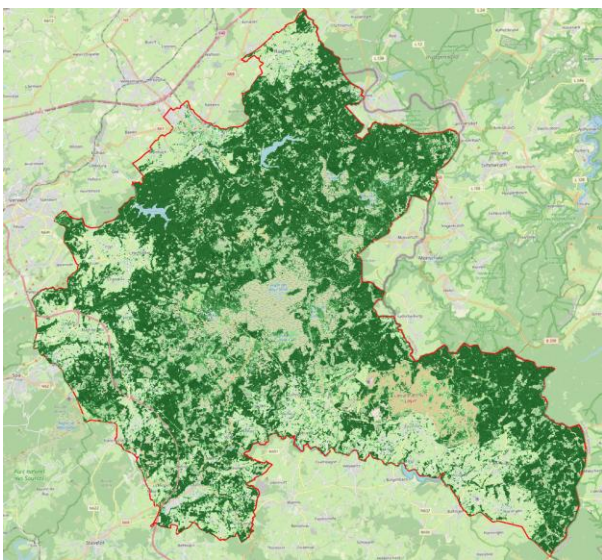
2015



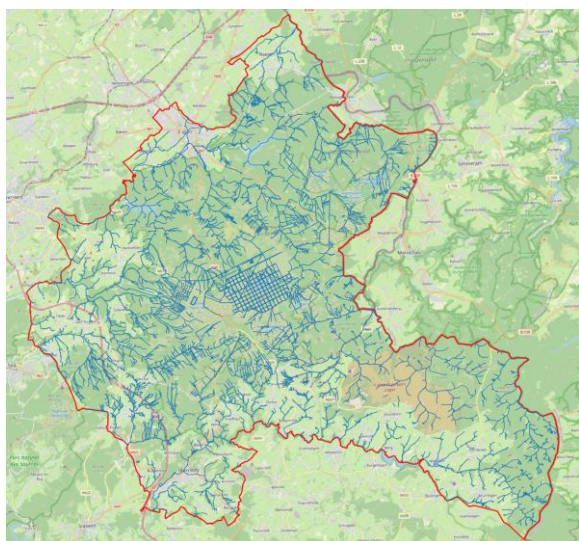
2018



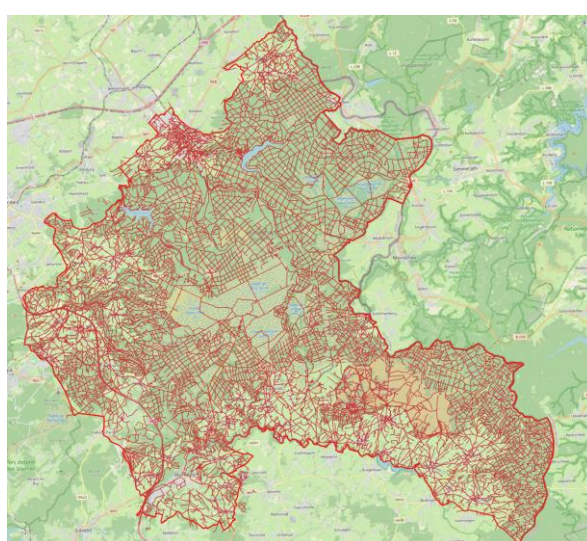
2022



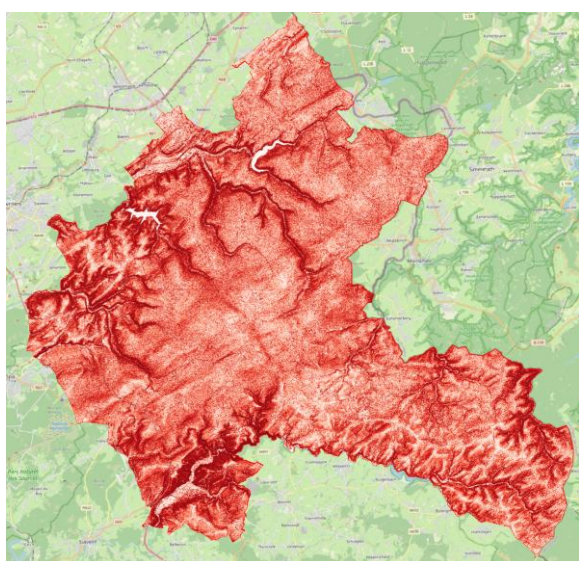
ANNEXE E - VISUALISATION DES COUCHES ENVIRONNEMENTALES INTEGRÉES DANS QGIS



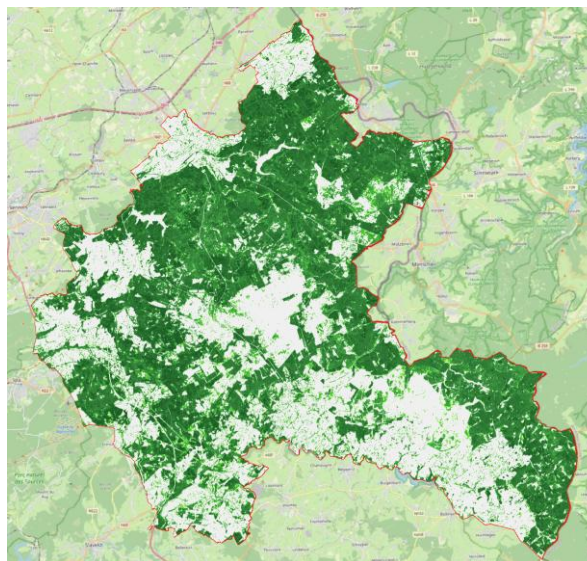
Réseau hydrographique



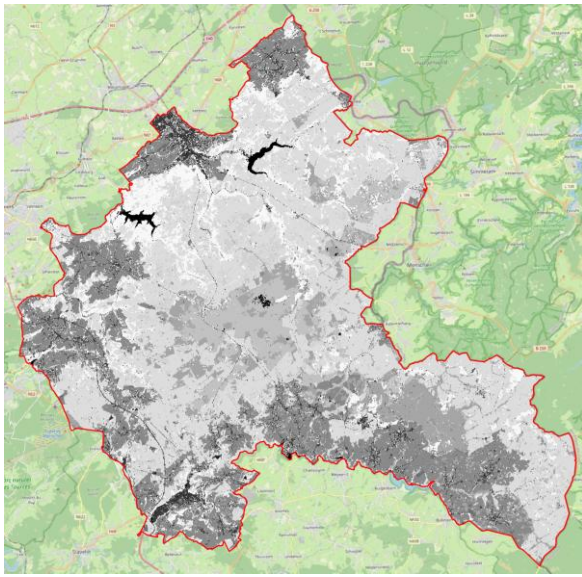
Réseau de chemins, routes, sentier, coupe-feu



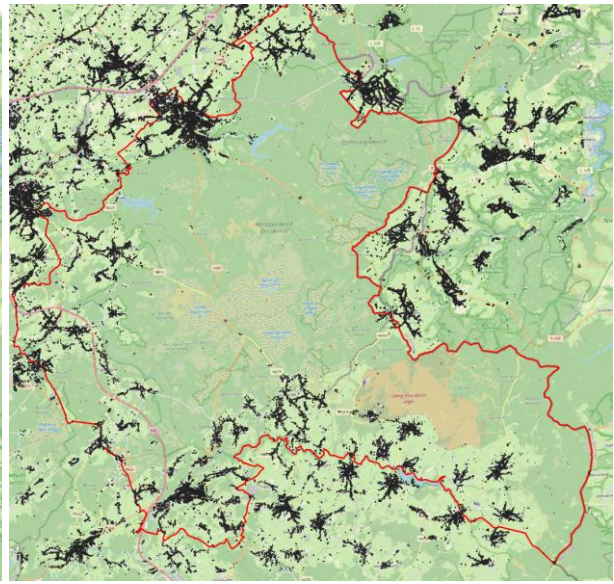
Modèle numérique de terrain : Pentes



Couverture forestière



Type d'habitat



Localisation des bâtiments et infrastructures humaines