

**Travail de fin d'études en gestion des forêts et des espaces naturels :
Modélisation des variations spatiales et temporelles de l'abondance du cerf à
la suite de la recolonisation du loup.**

Auteur : Renard, Maxime

Promoteur(s) : Lhoest, Simon; 31311

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

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

Année académique : 2025-2026

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/26053>

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.

Modélisation des variations spatiales et temporelles de l'abondance du cerf à la suite de la recolonisation du loup

MAXIME RENARD

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNEE ACADEMIQUE 2025-2026

CO-PROMOTEURS : MONSIEUR SIMON LHOEST & MONSIEUR JULIEN FATTEBERT

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

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

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par les promoteurs·rices membre du personnel enseignant de GxABT.

Remerciements

La réalisation de ce mémoire n'aurait pas été possible sans le soutien et l'accompagnement de nombreuses personnes, que je souhaite remercier ici sincèrement.

Je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui ont consacré du temps à m'accompagner dans la réalisation de ce mémoire. Être bien entouré constitue un élément essentiel dans la réussite et l'aboutissement d'un tel travail.

Je souhaite tout d'abord adresser mes sincères remerciements à mes deux promoteurs, Monsieur Simon Lhoest et Monsieur Julien Fattebert, pour leur encadrement, leur soutien et leur disponibilité tout au long de ce projet. Je leur suis particulièrement reconnaissant pour la qualité de leurs retours, la rigueur de leur suivi ainsi que leur disponibilité à chaque étape de ce travail. Leur encadrement a constitué un élément clé dans la structuration de ce travail et dans le développement de ma réflexion scientifique.

Je remercie également l'ensemble des collaborateurs du DEMNA avec lesquels j'ai eu l'opportunité de travailler, en particulier Monsieur Alain Licoppe, Madame Céline Malengraux et Monsieur Thibault Herrin. Leur connaissance du terrain ainsi que la richesse des informations partagées ont joué un rôle déterminant dans la réalisation de ce mémoire. Je tiens également à souligner le travail essentiel du Département de la Nature et des Forêts, sans lequel les données utilisées n'auraient pas pu être collectées. Je remercie dès lors l'ensemble des équipes pour leur engagement.

Enfin, j'adresse mes sincères remerciements à Monsieur Yves Brostaux pour son accompagnement dans la partie statistique. Je vous remercie pour le temps accordé ainsi que pour la pertinence de vos conseils.

Je tiens également à remercier mes proches pour leur soutien et leur patience tout au long de ce projet.

Plus largement, je remercie toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à l'aboutissement de ce travail.

Résumé

Ce travail vise à interpréter les indices nocturnes d'abondance (INA) du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) en intégrant explicitement la probabilité de détection et en évaluant l'influence de facteurs environnementaux et de la présence du loup (*Canis lupus*). Les INA, largement utilisés en Wallonie pour le suivi des populations de cerf, reposent sur des comptages standardisés mais ne permettent pas d'estimer directement l'abondance réelle, en raison d'une détectabilité imparfaite et variable.

Afin de corriger cette limite, des modèles hiérarchiques de type N-mixture ont été développés à partir de données collectées entre 2015 et 2025 sur un réseau de parcours nocturnes. Les données ont été structurées en unités spatiales standardisées et enrichies par des variables décrivant la composition forestière, la structure verticale de la végétation (MNH), les milieux ouverts (prairies, fagnes), la fructification, ainsi que la présence du loup.

Les résultats mettent en évidence que la probabilité de détection varie significativement en fonction de la date de passage, des caractéristiques du milieu et de la présence du prédateur, confirmant que les INA peuvent être influencés par des biais de détection. Par ailleurs, l'abondance estimée du cerf est fortement structurée par les variables d'habitat. Les milieux ouverts présentent un effet positif marqué, tandis que certaines compositions forestières montrent des effets négatifs.

Un résultat central de ce travail est l'interaction significative entre la structure verticale du milieu et la présence du loup. En absence de prédateur, les zones forestières caractérisées par des peuplements à grande hauteur dominante sont associées à des abondances plus élevées de cerfs. En revanche, en présence du loup, cette relation s'inverse, suggérant une modification du comportement spatial des cerfs en réponse au risque de prédation. Ce résultat s'inscrit dans le cadre conceptuel du *landscape of fear*, où les proies ajustent leur utilisation de l'habitat en fonction du risque perçu.

Ce travail démontre l'intérêt d'intégrer explicitement la détection dans l'analyse des INA et met en évidence l'importance des interactions écologiques, notamment liées au retour du loup, dans la structuration des populations de cerfs.

Abstract

This study aims to improve the interpretation of red deer (*Cervus elaphus*) spotlight counts (Indices Nocturnes d'Abondance, INA) by explicitly accounting for detection probability and assessing the influence of environmental factors and wolf (*Canis lupus*) presence. INA are widely used in Wallonia to monitor deer populations, but they do not provide direct estimates of true abundance due to imperfect and variable detectability.

To address this limitation, hierarchical N-mixture models were developed using data collected between 2015 and 2025 from a network of spotlight survey routes. Data were structured into standardized spatial units and enriched with covariates describing forest composition, vertical vegetation structure (MNH), open habitats (grasslands and heathlands), mast production, and wolf presence.

Results show that detection probability varies significantly with survey date, habitat characteristics, and predator presence, confirming that INA may be affected by detection biases. In addition, estimated deer abundance is strongly structured by habitat variables. Open habitats show a marked positive effect, whereas certain forest compositions exhibit negative effects.

A key finding of this study is the significant interaction between vertical vegetation structure and wolf presence. In the absence of the predator, areas with high vertical structure are associated with higher deer abundance. Conversely, in the presence of wolves, this relationship is reversed, suggesting a shift in deer spatial behavior in response to predation risk. This result aligns with the *landscape of fear* framework, where prey adjust their habitat use according to perceived risk.

This study highlights the importance of explicitly accounting for detection processes in INA analyses and emphasizes the role of ecological interactions, particularly related to the return of the wolf, in shaping deer populations.

Table des matières

Remerciements.....	3
Résumé.....	4
Abstract	5
Table des matières	6
Liste des figures.....	8
Liste des tableaux	9
1. Introduction	10
1.1 Dynamique des populations de cerf élaphe et enjeux du suivi en Europe.....	10
1.2 Le cerf élaphe : biologie et organisation spatiale	11
1.3 L'indice nocturne d'abondance (INA) et ses limites	12
1.4 Estimation de densités de cerf par le DEMNA.....	13
1.5 Retour du loup en Wallonie.....	13
1.6 Effets directs et indirects de la prédation par le loup.....	14
1.7 Apport du modèle N-mixture	15
1.8 Objectifs et hypothèses.....	16
2. Matériel et Méthode.....	18
2.1 Zone d'étude.....	18
2.2 Répartition spatiale des observations de cerf	19
2.3 Types d'habitats	21
2.4 Composition feuillue des parcours.....	22
2.5 Constitution de la base de données.....	22
2.5.1 Proportion des observations de Cerf	23
2.5.2 Nombre total d'observations de cerf par parcours	23
2.5.3 Composition des observations de cerf par catégorie	24
2.6 Modélisation statistique	25
2.7 Traitement spatial	26
2.8 Variables étudiées.....	27
2.8.1 Loup	27
2.8.2 Modèle numérique de hauteur	28
2.8.3 Date et ordre des passages.....	28
2.8.4 Fructification	29
2.8.5 Composition	30
2.8.6 Climat	31
2.8.7 Préparation et harmonisation des données raster	32

2.9 Sélection de modèles.....	32
3. Résultats.....	33
3.1 Modèles	33
3.2 Comparaison des modèles candidats basés sur le critère AIC	33
3.3 Effets des variables environnementales	34
3.3.1 Effets des covariables d'observation sur la probabilité de détection du cerf (p)	34
3.3.2 Effets des covariables environnementales sur l'abondance estimée du cerf (λ)	35
3.4 Interaction entre la variable prairie et loup.....	36
3.5 Tableau récapitulatif spatial des résultats du modèle N-mixture	36
.....	38
3.6 Distribution spatiale de l'INA brut moyen	38
3.7 Distribution spatiale de l'abondance	39
3.8 Distribution spatiale de la détection	39
3.9 Variation temporelle de l'abondance.....	40
3.10 Évolution des densités par conseil cynégétique	42
4. Discussion.....	43
4.1 Habitat et ressource.....	44
4.2 Loup.....	44
4.3 Détection	46
5. Recommandations	47
6. Limites	48
7. Conclusion	49
8. Contribution personnelle de l'étudiant.....	50
9. Bibliographie	51
10. Annexe	57
.....	79

Liste des figures

Figure 1 : Localisation de la zone d'étude en Wallonie et répartition des 17 parcours de comptage nocturne (traits rouges) utilisés pour le suivi du cerf.	18
Figure 2 : Distribution spatiale des observations de cerf cumulées entre 2015 et 2025 le long des parcours de comptage nocturne en fonction des principaux types d'occupation du sol au sein de la zone d'étude.	20
Figure 3 : Proportion relative (%) des types d'habitats le long de chaque parcours.	21
Figure 4 : Proportion relative (%) de chêne et de hêtre le long de chaque parcours.	22
Figure 5 : Graphique représentant la proportion des observations de cerf selon l'âge et le sexe.	23
Figure 6 : Composition des observations de cerfs par catégorie (milieux boisés, non boisés, daguets et indéterminés) pour chaque parcours d'indice nocturne d'abondance (INA).	25
Figure 7 : Évolution de la surface occupée (ZPP, en ha) par les loups dans les territoires des Hautes Fagnes nord (NHF) et sud (SHF) entre 2018 et 2025. Les courbes représentent la surface estimée des zones de présence permanente par période de suivi, avec la période A correspondant aux mois de novembre à avril et la période B aux mois de mai à octobre.	27
Figure 8 : Évolution du nombre de loups estimé dans les territoires des Hautes Fagnes nord (NHF) et sud (SHF) entre 2018 et 2025. Les courbes représentent le nombre d'individus estimés par période de suivi, avec la période A correspondant aux mois de novembre à avril et la période B aux mois de mai à octobre.	28
Figure 9 : Distribution spatiale comparée de l'INA brut moyen (gauche), de la probabilité de détection (p) et de l'abondance prédite (λ) (droite) du cerf dans la zone d'étude en 2015. Les colonnes représentent respectivement les comptages observés, la détectabilité estimée et l'abondance corrigée par le modèle N-mixture.	37
Figure 10 : Distribution spatiale comparée de l'INA brut moyen (gauche), de la probabilité de détection (p) et de l'abondance prédite (λ) (droite) du cerf dans la zone d'étude en 2019. Les colonnes représentent respectivement les comptages observés, la détectabilité estimée et l'abondance corrigée par le modèle N-mixture. Le contour rouge représente le territoire de présence du loup.	37
Figure 11 : Distribution spatiale comparée de l'INA brut moyen (gauche), de la probabilité de détection (p) et de l'abondance prédite (λ) (droite) du cerf dans la zone d'étude en 2025. Les colonnes représentent respectivement les comptages observés, la détectabilité estimée et l'abondance corrigée par le modèle N-mixture. Le contour rouge représente le territoire de présence du loup.	38
Figure 12 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2021 et 2022 ($\lambda_{2022} / \lambda_{2021}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (7 loups) et SHF (0 loup). Un ratio inférieur à 1 indique une diminution de l'abondance prédite par rapport à l'année précédente.	40
Figure 13 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2024 et 2025 ($\lambda_{2025} / \lambda_{2024}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (3 loups) et SHF (8 loups). Un ratio supérieur à 1 indique une augmentation de l'abondance prédite par rapport à l'année précédente.	41
Figure 14 : Évolution des densités de cerfs élaphes estimées entre 2015 et 2025 dans trois secteurs des Hautes Fagnes, comparant les valeurs issues du modèle N-mixture et les estimations du DEMNA. Les densités sont exprimées en nombre de cerfs par 1000 ha.	42

Liste des tableaux

Tableau 1 : Tableau reprenant l'ensemble des hypothèses testées	17
Tableau 2 : Nombre total d'observations de cerfs élaphe enregistrées lors des indices nocturnes d'abondance (INA) entre 2015 et 2025, par parcours et par catégorie d'individus	24
Tableau 3 : Comparaison des modèles N-mixture candidats selon le critère d'information d'Akaike (AIC).	33
Tableau 4 : Résultats relatifs aux covariables d'observation influençant la probabilité de détection du cerf (p), obtenus à partir du modèle N-mixture. Le tableau présente, pour chaque variable, le coefficient estimé (Estimate), l'erreur standard (SE), la statistique de Wald (z) ainsi que la p -valeur associée.....	34
Tableau 5 : Effets des variables environnementales sur l'abondance estimée du cerf élaphe (λ) à partir du modèle N-mixture. Le tableau présente, pour chaque variable, le coefficient estimé (Estimate), son erreur standard (SE) et la p -value.....	35

1. Introduction

1.1 Dynamique des populations de cerf élaphe et enjeux du suivi en Europe

Depuis plusieurs décennies, les populations de grands ongulés sauvages, en particulier le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), connaissent une augmentation marquée de leurs effectifs et de leur aire de répartition en Europe occidentale (Caprio et al., 2020). Cette tendance est largement documentée à l'échelle continentale, avec une augmentation importante des effectifs et des densités de cerfs observées dans la majorité des régions européennes au cours des dernières décennies (Burbaité & Csányi, 2010). Plus largement, plusieurs synthèses mettent en évidence une expansion numérique et géographique de nombreuses espèces d'ongulés sauvages en Europe, résultant notamment de la reforestation, de l'abandon de certaines terres agricoles, de politiques de gestion cynégétique conservatrices et de la forte plasticité écologique de ces espèces (Caprio et al., 2021).

À l'échelle européenne, les densités de cerf varient toutefois fortement selon les contextes écologiques et les pressions anthropiques, les activités humaines jouant un rôle majeur dans la régulation des populations dans les paysages fortement anthropisés (van Beeck Calkoen et al., 2023). Cette variabilité spatiale est en grande partie liée aux caractéristiques de l'habitat et aux conditions environnementales, qui déterminent la distribution et l'abondance des populations à l'échelle du paysage (Coppes et al., 2017).

Cette dynamique est bien documentée en France, où le rapport EFese (2022) montre une croissance numérique et géographique généralisée des ongulés depuis les années 1980, résultant de facteurs combinés tels que la reforestation, la déprise agricole, la gestion cynégétique conservatrice et la grande plasticité écologique de ces espèces (Bison, M. & Loison, 2022). En Belgique, et plus particulièrement en Wallonie, les tendances observées sont comparables, avec une forte expansion historique des populations de cerf, suivie plus récemment de stabilisations ou de variations locales selon les territoires (SPW, sd).

Une augmentation des populations de grands ongulés soulève d'importants enjeux écologiques, sylvicoles et socio-économiques. À forte densité, ces espèces peuvent exercer une pression importante sur la végétation, notamment par l'abroustissement et l'écorçage, entraînant des impacts sur la régénération forestière, l'agriculture ou encore la conservation de certains habitats (Reimoser & Putman, 2011). Ces enjeux justifient la mise en place de dispositifs de suivi rigoureux des populations (Caprio et al., 2021).

Les dommages forestiers causés par les cervidés sont décrits de longue date en Europe. Ils constituent un enjeu écologique, économique et de gestion majeure dans les écosystèmes forestiers (Hardalau et al., 2024). Les travaux historiques et contemporains montrent que les dégâts causés aux jeunes peuplements compromettent les objectifs sylvicoles, en particulier dans un contexte de changement climatique où le renouvellement forestier est déjà fragilisé (DABURON.H, 1963).

Le cerf exerce une pression importante sur la végétation par l'abroustissement, l'écorçage et les frottis. Cette pression affecte particulièrement les essences les plus appétentes et peut entraîner une diminution de la régénération forestière, une modification durable de la composition spécifique des peuplements ainsi qu'une réduction de la diversité végétale. À plus long terme, ces changements peuvent altérer la structure des communautés forestières et diminuer leur capacité d'adaptation face aux différents stress environnementaux (Côté et al., 2004 ; Candaele et al., 2023 ; Hardalau et al., 2024).

Dans ce contexte, le suivi des populations de grands ongulés constitue un levier central de la gestion adaptative (Acevedo et al., 2021). Les estimations d'effectifs absolus ou l'analyse des tableaux de chasse, bien qu'utiles pour mettre en évidence certaines tendances à long terme, présentent plusieurs limites pour décrire finement la dynamique des populations et leurs interactions avec l'environnement (Mysterud et al., 2008). En théorie, disposer d'effectifs absolus permettrait d'obtenir les tendances les plus robustes ; en pratique, ces données sont rarement accessibles à large échelle, ce qui justifie le recours à des méthodes indiciaires. Le rapport EFese souligne ainsi l'intérêt des indices nocturnes d'abondance (INA), qui fournissent une mesure standardisée de l'abondance relative des populations et facilitent les comparaisons spatiales et temporelles (Bison, M. & Loison, 2022). Toutefois, ces indices reposent sur une hypothèse forte : que la probabilité de détection des individus reste constante dans le temps et l'espace. Or, cette condition est rarement vérifiée, ce qui peut introduire des biais dans les comparaisons. Des méthodes permettant de corriger la détectabilité, telles que la distance sampling ou les modèles N-mixture, constituent à cet égard des approches complémentaires à envisager.

1.2 Le cerf élaphe : biologie et organisation spatiale

Le cerf est le plus grand ongulé sauvage présent en Belgique et constitue une espèce emblématique des massifs forestiers et des paysages semi-ouverts. Le mâle adulte peut atteindre une hauteur au garrot comprise entre 1,10 et 1,40 m pour un poids vif allant de 120 à 200 kg, tandis que la biche est plus petite et plus légère, avec une hauteur de 1 à 1,20 m et un poids compris entre 60 et 120 kg. À la naissance, le faon pèse en moyenne 6 à 7 kg et connaît une croissance rapide au cours de sa première année (Licoppe, 2025).

Espèce herbivore généraliste, le cerf présente un régime alimentaire varié dominé par les végétaux herbacés, complété par des espèces semi-ligneuses, ligneuses et des fruits forestiers, avec des besoins alimentaires particulièrement élevés au printemps et en été.

Le cerf est une espèce sociale dont l'organisation varie selon le sexe : les femelles vivent en groupes familiaux structurés autour d'une biche dominante, tandis que les mâles se regroupent généralement entre eux en dehors de la période de reproduction. Une cellule familiale (biche, bichette et faon) occupe généralement un domaine vital d'environ 500 hectares, alors que les mâles présentent des domaines vitaux plus étendus et surtout plus variables (Licoppe, 2025). Un ensemble de cellules forme une « harde ».

Le cerf mâle se distingue par le port annuel d'une ramure osseuse, dont le développement dépend de l'âge, de l'état de santé, des ressources alimentaires et de la qualité du milieu. L'espèce se caractérise par une forte mobilité et une organisation spatiale influencée par la densité de population de cerfs, la répartition des ressources alimentaires, la quiétude du milieu et les perturbations, ce qui en fait un modèle privilégié pour l'étude des interactions entre grands herbivores, habitats et pressions environnementales (Licoppe, 2006)).

La sélection de l'habitat chez les grands ongulés, et en particulier chez le cerf résulte d'un compromis complexe entre la disponibilité des ressources alimentaires, la structure de l'habitat et les contraintes spatiales du paysage. Ces mécanismes agissent de manière hiérarchique et peuvent varier selon l'échelle spatiale et temporelle considérée (Van Beest et al., 2010). La quantité, la qualité et la déplétion du fourrage constituent ainsi des déterminants majeurs de l'utilisation de l'espace chez les grands herbivores, en influençant directement leurs déplacements, leur activité et leur concentration locale (Van Beest et al., 2010).

Chez le cerf élaphe, l'utilisation de l'espace est également fortement conditionnée par la densité de population. À faible densité, les individus tendent à sélectionner préférentiellement les habitats offrant les meilleures conditions trophiques, tandis qu'une augmentation de la densité entraîne une exploitation progressive d'habitats initialement moins favorables, traduisant un élargissement de la niche spatiale et une sélection d'habitat dépendante de la densité (Pérez-Barbería et al., 2013). Ces changements s'accompagnent de modifications des patrons de déplacement et de l'activité, susceptibles d'influencer la probabilité de détection le long des parcours d'observation (Pérez-Barbería et al., 2013).

Par ailleurs, les travaux fondés sur des indices de présence montrent que les variations observées ne traduisent pas uniquement des changements de densité réelle, mais reflètent également des réponses comportementales à la structure et à l'hétérogénéité de l'habitat (Halford, 2005). En particulier, le cerf fréquente préférentiellement des milieux hétérogènes combinant zones ouvertes, peuplements feuillus et peuplements résineux, dans lesquels la disponibilité alimentaire et le couvert se complètent spatialement (Halford, 2005). Les variations interannuelles des ressources trophiques peuvent ainsi modifier l'intensité d'utilisation de certains habitats et la distribution spatiale des individus, induisant des variations d'abondance apparente indépendantes de changements démographiques réels (Van Beest et al., 2010 ; Halford, 2005).

Ces éléments montrent que l'habitat et la disponibilité des ressources alimentaires modulent fortement l'utilisation de l'espace chez le cerf élaphe. En influençant les déplacements, l'activité et la fréquentation des milieux ouverts, ces facteurs sont susceptibles de modifier la probabilité d'observer les individus au cours des suivis standardisés.

1.3 L'indice nocturne d'abondance (INA) et ses limites

L'indice nocturne d'abondance (INA) est une méthode indiciaire reposant sur des comptages nocturnes standardisés le long de parcours fixes, effectués à l'aide de phares. Cette approche exploite le comportement majoritairement nocturne du cerf et la réflexion oculaire caractéristique de l'espèce. L'INA ne vise pas à produire une estimation directe de la densité absolue, mais un indice relatif d'abondance (cerfs/km) permettant de suivre les tendances temporelles d'évolution des populations (Garel et al., 2010 ; Licoppe, 2025). En Wallonie, il s'inscrit dans le cadre des indicateurs de changement écologique (ICE) et constitue un outil central d'aide à la décision dans la gestion cynégétique (Licoppe et al., 2018).

La probabilité de détection lors des comptages nocturnes n'est presque jamais égale à un et varie avec la structure de l'habitat, les conditions météorologiques, l'expérience des observateurs et le comportement animal (Licoppe & Malengreaux, 2012 ; Faure et al., 2011). L'INA repose de plus sur un échantillonnage spatial non aléatoire, privilégiant les zones de forte visibilité (prairies, gagnages ouverts), ce qui peut introduire un biais lié à l'utilisation différenciée des habitats par les cerfs (Hamann et al., 2011; Licoppe & Lievens, s.d.). Les variations observées peuvent ainsi refléter non seulement des changements de densité, mais aussi des modifications de l'utilisation de l'espace ou du comportement des individus (Pérez-Barbería et al., 2013 ; Halford, 2005).

L'INA s'intègre par ailleurs dans une logique de gestion adaptative via le rétroir, outil central dans l'élaboration des plans de tir du cerf en Wallonie. Cette approche compare l'évolution de l'INA d'une année à l'autre avec les statistiques de tir pour ajuster les prélèvements futurs, en modélisant la dynamique des effectifs à partir d'un taux de reproduction constant de 33 % (Bertouille, 2008) et de la mortalité connue via les CTM (Licoppe & Malengreaux, 2012). Les indices nocturnes d'abondance doivent toutefois être interprétés comme le résultat conjoint de la

densité de population, de l'utilisation différentielle de l'espace et de la détectabilité, ce qui rend indispensable leur intégration dans une approche multi-indicateurs (Licoppe & Malengreaux, 2012).

1.4 Estimation de densités de cerf par le DEMNA

L'élaboration du plan de tir du cerf repose sur une approche combinant plusieurs sources d'information afin d'estimer au mieux le niveau réel de population et d'adapter les prélèvements (Licoppe et al., 2018). Trois éléments principaux sont utilisés de manière complémentaire.

Premièrement, le tableau de chasse documenté constitue une base essentielle : chaque cerf ou biche prélevé fait l'objet d'un constat officiel réalisé par un agent du Département de la Nature et des Forêts (DNF) (Bertouille & Manet, 2017), ce qui permet de disposer de données considérées comme plus complètes et plus fiables que des systèmes reposant uniquement sur les déclarations des chasseurs. Cette constatation de visu revêt une importance particulière, car elle permet d'éviter les fraudes telles que la présentation du même animal le même jour sur différentes chasses ou l'apport d'animaux de parc au tableau.

Deuxièmement, les Indices Nocturnes d'Abondance (INA) sont utilisés pour suivre les tendances de population. Ces comptages nocturnes réalisés au phare permettent d'estimer le nombre de cerfs observés par kilomètre selon un protocole standardisé (Licoppe & Malengreaux, 2012) et constituent le seul indicateur scientifiquement pertinent en conditions de forêt tempérée. Ils sont interprétés sur plusieurs années (généralement trois à quatre ans) afin de limiter l'influence des variations interannuelles et des facteurs extérieurs non maîtrisables.

Enfin, ces informations alimentent le modèle dit de « rétroirs », qui consiste à simuler plusieurs trajectoires de population soumises aux mêmes contraintes démographiques (prélèvements réellement observés et taux de reproduction fixé à 33 %, basé sur l'analyse de plus de sept cents utérus) (Bertouille, 2008). Le scénario dont l'évolution correspond le mieux à celle observée via les INA est retenu comme estimation la plus probable de la population présente. À partir de cette estimation, le nombre d'animaux est converti en densité (nombre d'individus pour 1 000 hectares) puis comparé à une densité-cible afin d'ajuster progressivement le plan de tir.

1.5 Retour du loup en Wallonie

Le loup gris (*Canis lupus*) est revenu naturellement en Wallonie à partir de 2016, après plus d'un siècle d'absence, dans un contexte de recolonisation progressive observé à l'échelle européenne (SPW, 2024). Dans l'est de la Région, le plateau nord Eifel-Hautes Fagnes constitue aujourd'hui le principal noyau de présence de l'espèce en Wallonie (SPW – Réseau Loup). Les données issues du suivi officiel indiquent que le loup y est désormais installé de manière permanente, avec la constitution de meutes reproductrices et une occupation continue du territoire sur plusieurs années consécutives (Biodiversité Wallonie, 2024). Cette installation durable a conduit à la délimitation d'une Zone de Présence Permanente (ZPP) d'environ 60 000 hectares, correspondant à l'aire d'utilisation régulière des loups installés dans cette région (SPW – Biodiversité Wallonie, 2024). Contrairement aux individus dispersants observés de manière ponctuelle ailleurs sur le territoire wallon, les loups des Hautes Fagnes présentent une stabilité spatiale, une reproduction avérée et une fidélité au territoire, caractéristiques d'une population durablement installée (SPW, 2024).

Depuis 2025, la situation wallonne s'inscrit dans une phase plus avancée de recolonisation. Outre le noyau historique des Hautes Fagnes, deux nouvelles zones de présence permanente ont récemment été identifiées dans le sud de la Wallonie. En forêt d'Anlier, un couple de loups a été observé à plusieurs reprises sur le même territoire, attestant d'une installation durable et conduisant à la délimitation officielle d'une nouvelle ZPP (SPW, 2025). Par ailleurs, des éléments concordants issus du suivi coordonné par le DEMNA suggèrent également l'installation d'un couple en forêt de Saint-Hubert, marquant l'émergence d'une troisième zone de présence permanente. Ces évolutions traduisent le passage progressif d'observations de dispersants isolés à l'établissement de territoires stables et potentiellement reproducteurs, confirmant l'ancrage progressif du loup dans les paysages forestiers wallons.

Le retour du loup constitue un changement structurant dans le fonctionnement écologique des massifs forestiers wallons. Prédateur supérieur historiquement absent, il réintroduit une interaction trophique disparue depuis plusieurs générations et modifie les relations entre prédateurs, herbivores et habitats (Laundré et al., 2010). Dans les systèmes en recolonisation récente par les grands prédateurs, les interactions écologiques restent toutefois en phase de réorganisation. Les dynamiques prédateur-proie y demeurent fortement dépendantes du contexte et des activités humaines, rendant leur évolution difficile à prédire (Boitani & Linnell, 2015). Dans ce cadre, la pérennisation de meutes dans les massifs forestiers de l'est de la Wallonie constitue un changement écologique majeur, susceptible de modifier durablement la dynamique des populations de cervidés et les interactions qu'elles entretiennent avec leur environnement.

Si le loup modifie la vigilance, les déplacements ou l'utilisation de l'habitat des cerfs, la probabilité de détection peut changer indépendamment des effectifs réels (Schmidt & Kuijper, 2015). Comparer des indices bruts entre zones avec et sans loups peut donc produire des conclusions trompeuses sur les tendances des populations ou les impacts de la prédation. Dans les systèmes récemment recolonisés par le loup, cette dissociation entre abondance réelle et détectabilité constitue un enjeu méthodologique central.

1.6 Effets directs et indirects de la prédation par le loup

Au-delà des effets directs liés à la prédation, la présence d'un grand prédateur peut induire des effets non létaux importants sur les populations de proies. Ces effets se traduisent notamment par des modifications comportementales liées à la perception du risque de prédation (Bleicher, 2017 ; Gaynor et al., 2019). Ce phénomène est classiquement décrit dans la littérature sous le concept de *landscape of fear*, selon lequel la perception spatiale du risque de prédation influence les déplacements, l'activité et la sélection d'habitat des proies (Bleicher, 2017 ; Gaynor et al., 2019).

Toutefois, ce concept a fait l'objet de critiques, notamment quant à sa capacité à générer des cascades trophiques mesurables à large échelle. En particulier, la réponse comportementale des proies au prédateur n'est pas systématique : dans certains contextes, le loup semble suivre ses proies plus fortement que celles-ci ne l'évitent (*prey-following*), ce qui limiterait les effets spatiaux attendus. Par ailleurs, dans des paysages fortement anthropisés, les perturbations humaines peuvent constituer une source de risque dominante, susceptible de masquer toute réponse comportementale au loup (Mols et al., 2024 ; Palmer et al., 2023). L'absence de réponse spatiale détectable ne signifie donc pas nécessairement l'absence d'effet du prédateur, mais peut refléter une hiérarchie des sources de risque perçues par les ongulés.

Chez les grands ongulés, les réponses comportementales au risque de prédation peuvent se traduire par des modifications de distribution spatiale, une redistribution locale des individus ou une modification de l'utilisation de certains habitats, indépendamment de toute variation immédiate de la taille de la population (Kuijper et al., 2013 ; Palmer et al., 2023). Dans la forêt primaire de Białowieża, Kuijper et al. (2013) ont montré que la présence du loup modifiait les patrons spatiaux de broutement des cervidés, révélant une réorganisation de l'utilisation de l'espace en réponse au risque de prédation. Dans les paysages européens plus anthropisés, ces réponses peuvent être plus complexes, les ongulés devant arbitrer entre plusieurs sources de risque (Mols et al., 2024 ; Palmer et al., 2023).

Au-delà de ces effets comportementaux et spatiaux, la prédation peut également exercer des effets numériques sur les populations de proies. Il convient ici de distinguer deux notions : la limitation, par laquelle tout facteur de mortalité réduit la taille de la population, et la régulation, qui implique un mécanisme de rétroaction densité-dépendant ramenant la population vers un équilibre (Pierce et al., 2012). Selon Pierce et al. (2012), tous les facteurs de mortalité sont limitants, mais seuls ceux impliquant une densité-dépendance sont régulateurs. Dans le cas du loup, la question de savoir si la prédation constitue un facteur de régulation au sens strict ou seulement de limitation reste ouverte et dépend fortement du contexte écologique local, notamment de la densité de proies et de la pression de chasse simultanée.

Dans ces contextes, les effets des grands carnivores sur les populations de proies peuvent s'exprimer davantage par des modifications comportementales que par des changements démographiques immédiats (Kuijper et al., 2016). Cette distinction est particulièrement importante dans le cadre des suivis fondés sur des indices d'observation, tels que les indices nocturnes d'abondance. En effet, une variation du nombre d'individus observés peut refléter soit une modification réelle de l'abondance, soit une modification de la probabilité de détection liée à des changements comportementaux induits par le risque de prédation (Schmidt & Kuijper, 2015). Dans les systèmes récemment recolonisés par le loup, cette dissociation entre abondance réelle et détectabilité constitue un enjeu méthodologique central.

1.7 Apport du modèle N-mixture

Le modèle N-mixture est un modèle hiérarchique développé pour estimer simultanément l'abondance réelle d'une espèce et sa probabilité de détection à partir de comptages répétés sur plusieurs sites (Royle, 2004). Au cœur de ce modèle se trouvent deux processus complémentaires : un processus d'état (*state process*) qui modélise la véritable abondance dans chaque site, généralement à l'aide d'une distribution de Poisson ou binomiale négative, et un processus d'observation (*observation process*) qui représente la probabilité de détecter un individu donné lors d'une visite.

L'avantage principal de ce modèle est de décorrélérer la variation de l'abondance de la variation de la détectabilité, ce qui permet d'obtenir des estimations plus robustes que celles issues de simples indices d'abondance lorsque la détection est imparfaite. En effet, dans de nombreuses méthodes de suivi de la faune sauvage, on suppose implicitement que tous les individus ont la même probabilité d'être détectés, ce qui est rarement le cas en pratique (Pollock et al., 2002). Ces modèles N-mixture sont particulièrement robustes pour les données de comptages répétés (Link et al., 2018) et constituent une approche complémentaire essentielle pour obtenir des estimations non biaisées de l'abondance. Les probabilités de détection peuvent varier selon les habitats, les conditions environnementales, le moment de la journée, la densité de population ou encore le comportement des individus (Keever et al., 2017).

Le modèle N-mixture permet également d'intégrer des covariables influençant à la fois l'abondance (par exemple les caractéristiques de l'habitat) et la détectabilité (conditions d'observation, effort d'échantillonnage ou activité des animaux). Cette flexibilité offre un cadre particulièrement adapté pour tester des hypothèses écologiques tout en améliorant la fiabilité des estimations.

Ainsi, ce type de modèle hiérarchique permet une séparation explicite entre le processus écologique et le processus d'observation :

- le processus d'état, qui décrit l'abondance réelle ou l'intensité d'utilisation des sites ;
- le processus d'observation, qui décrit la probabilité de détecter les individus présents.

Ce cadre est particulièrement pertinent pour l'analyse de données issues de suivis standardisés, tels que les comptages répétés ou les indices nocturnes d'abondance, car il permet de tenir compte des différences de détectabilité entre sites, périodes ou conditions d'observation.

1.8 Objectifs et hypothèses

Dans cette étude, nous appliquons des modèles N-mixture à une base de données de comptages nocturnes (2015–2025) dans la région des Hautes Fagnes–Eifel, cœur de la recolonisation lupine en Belgique. Nos objectifs principaux sont au nombre de trois :

Premièrement, estimer l'abondance du cerf sur la zone d'étude en corrigeant la détection imparfaite et variable.

Deuxièmement, tester des hypothèses concurrentes sur l'influence de l'habitat, des ressources alimentaires et de la présence du loup sur la probabilité de détection et l'abondance réelle.

Troisièmement, déduire si les changements observés dans les comptages après recolonisation reflètent des déclin démographiques, des changements comportementaux d'utilisation de l'habitat ou des variations de détectabilité.

En répondant à ces questions, ce travail vise à fournir des recommandations méthodologiques pour le suivi de la faune dans les paysages recolonisés par des prédateurs, ainsi que des éclairages empiriques sur la réponse écologique du cerf au retour du loup.

Les hypothèses testées pour cette étude sont les suivantes :

Tableau 1 : Tableau reprenant l'ensemble des hypothèses testées

Hypothèse n°	Description
1	Une forte fructification forestière modifie la distribution spatiale des cerfs en augmentant leur abondance dans les milieux forestiers.
2	La présence du loup influence l'utilisation des milieux ouverts par le cerf élaphe, en modifiant sa fréquentation des habitats ouverts sous l'effet du risque de prédation.
3	La présence du loup est associée à une diminution locale de l'abondance du cerf élaphe.
4	L'effet du loup sur l'abondance apparente du cerf dépend de la structure verticale du milieu (MNH), suggérant que la réponse des cerfs au risque de prédation varie selon la hauteur et le couvert des peuplements forestiers.
5	La présence du loup modifie le comportement spatial et l'activité des cerfs, ce qui influence leur probabilité de détection lors des comptages nocturnes indépendamment de toute variation réelle d'abondance.
6	Le taux de détection des cerfs lors des comptages nocturnes augmentera au cours de la saison de suivi.

2. Matériel et Méthode

2.1 Zone d'étude

La zone d'étude se situe dans les Hautes-Fagnes, en Belgique. Localisée à plus de 600 m d'altitude, autour du Signal de Botrange (694 m), elle se distingue par un climat nettement plus froid et plus humide que la moyenne nationale, principalement en raison de l'effet orographique lié au relief (Mormal & Tricot, 2004). La température moyenne annuelle y est comprise entre 6 et 7 °C, tandis que les précipitations atteignent environ 1 450 mm par an, ce qu'il fait des Hautes-Fagnes l'une des régions les plus arrosées du pays (Mormal & Tricot, 2004 ; Les Amis de la Fagne, s.d.). Cette forte humidité s'explique par l'ascension des masses d'air océaniques sur le plateau, favorisant la condensation ainsi que la formation fréquente de brouillards et de précipitations.

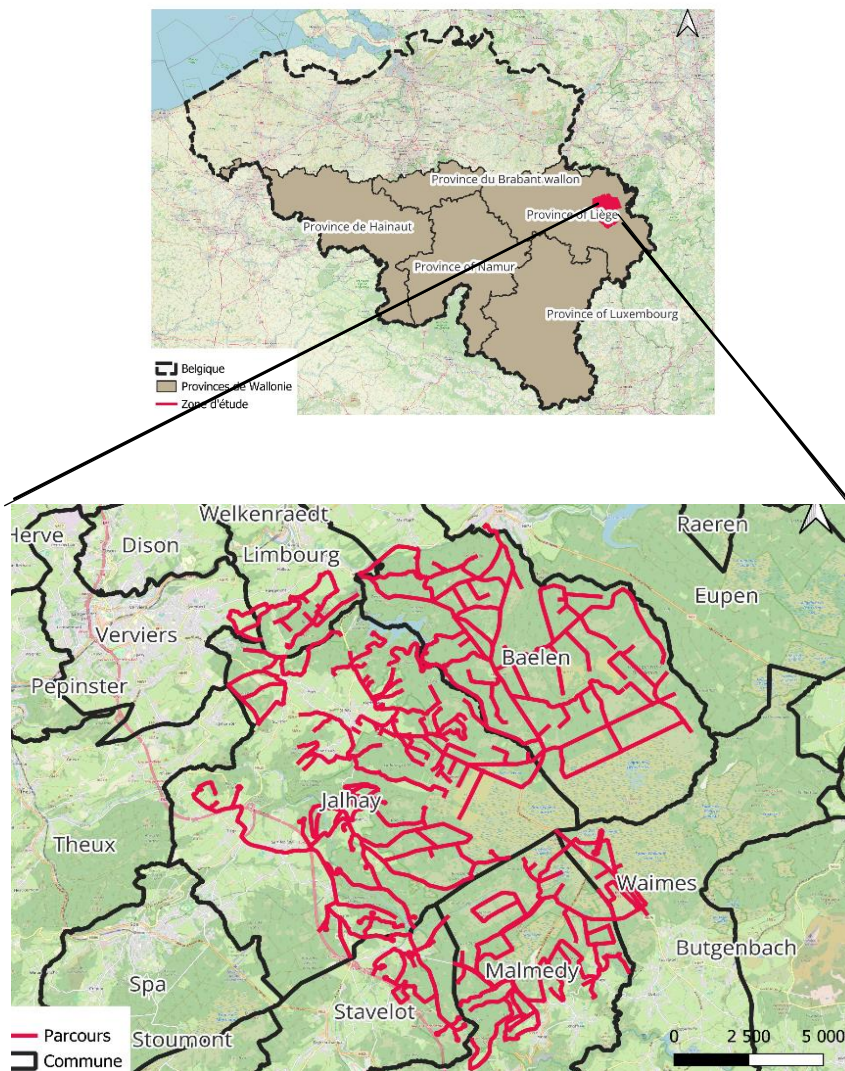


Figure 1 : Localisation de la zone d'étude en Wallonie et répartition des 17 parcours de comptage nocturne (traits rouges) utilisés pour le suivi du cerf.

Par ailleurs, la zone d'étude se situe au sein d'un territoire de présence permanente du loup en Wallonie, avec une installation confirmée de l'espèce depuis 2018.

L'étude repose sur un réseau de 17 parcours d'observation nocturne du cerf, répartis entre trois conseils cynégétiques et suivis par trois cantonnements du Département de la Nature et des Forêts (DNF). Quatre parcours sont localisés au sein du conseil cynégétique des Hautes-Fagnes-Eifel,

huit dans le Val de Hoëgne – secteur Jalhay et cinq dans le Val de Hoëgne – secteur Hockai (Annexe 2). Ces parcours sont répartis entre les cantonnements DNF de Verviers, Eupen et Spa (Annexe 3).

2.2 Répartition spatiale des observations de cerf

Afin de visualiser la position des observations de cerf recensées lors des comptages nocturnes réalisés entre 2015 et 2025, leur distribution spatiale a été représentée en regard des principaux types d'occupation du sol traversés par les parcours (figure 2). Cette visualisation permet de situer les observations cumulées des dix dernières années au sein de la mosaïque paysagère de la zone d'étude, composée de peuplements résineux, de peuplements feuillus, de zones à couvert herbacé et de plans d'eau. Elle met en évidence l'hétérogénéité des milieux prospectés ainsi que la diversité des contextes d'observation rencontrés le long des parcours.

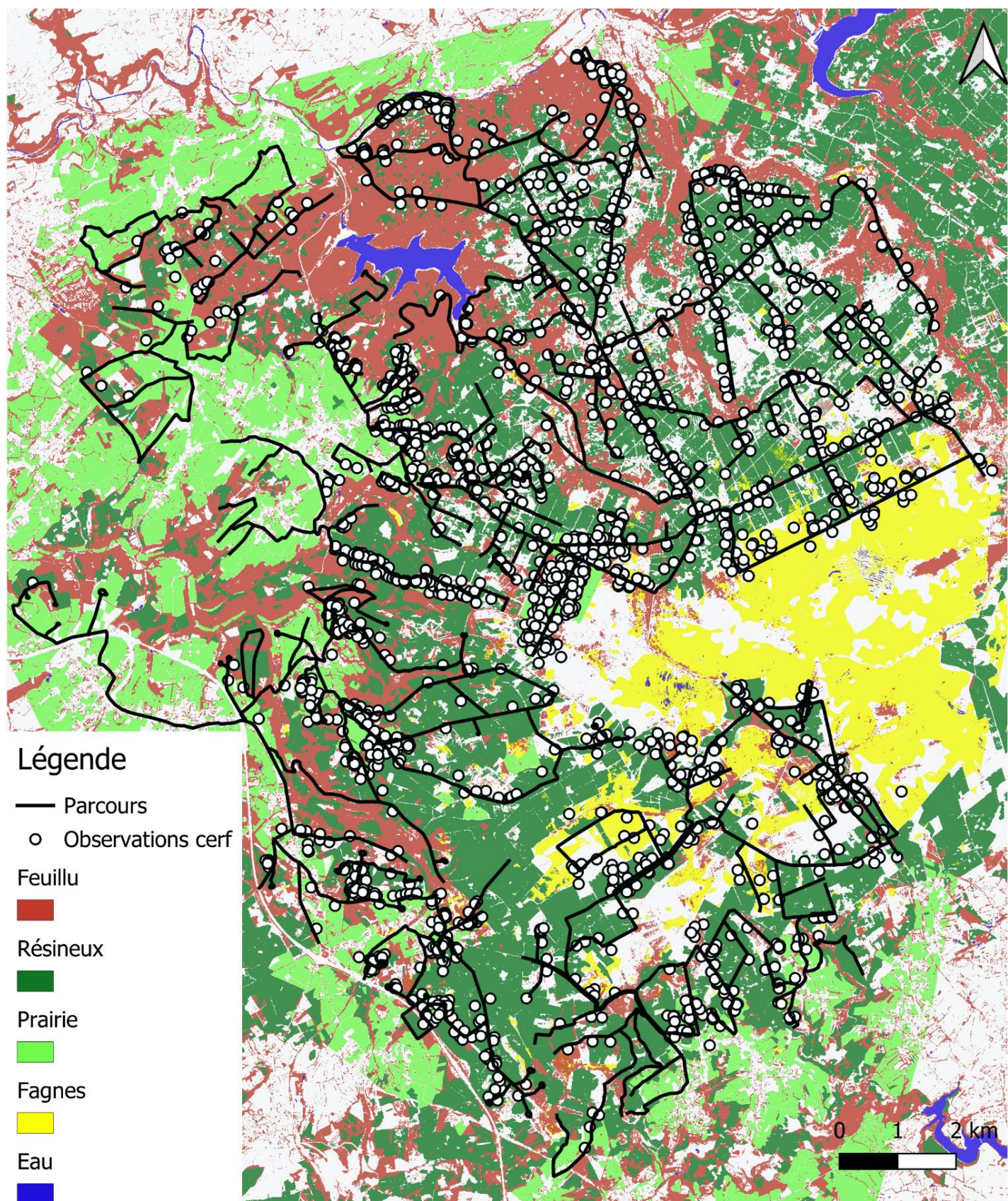


Figure 2 : Distribution spatiale des observations de cerf cumulées entre 2015 et 2025 le long des parcours de comptage nocturne en fonction des principaux types d'occupation du sol au sein de la zone d'étude.

2.3 Types d'habitats

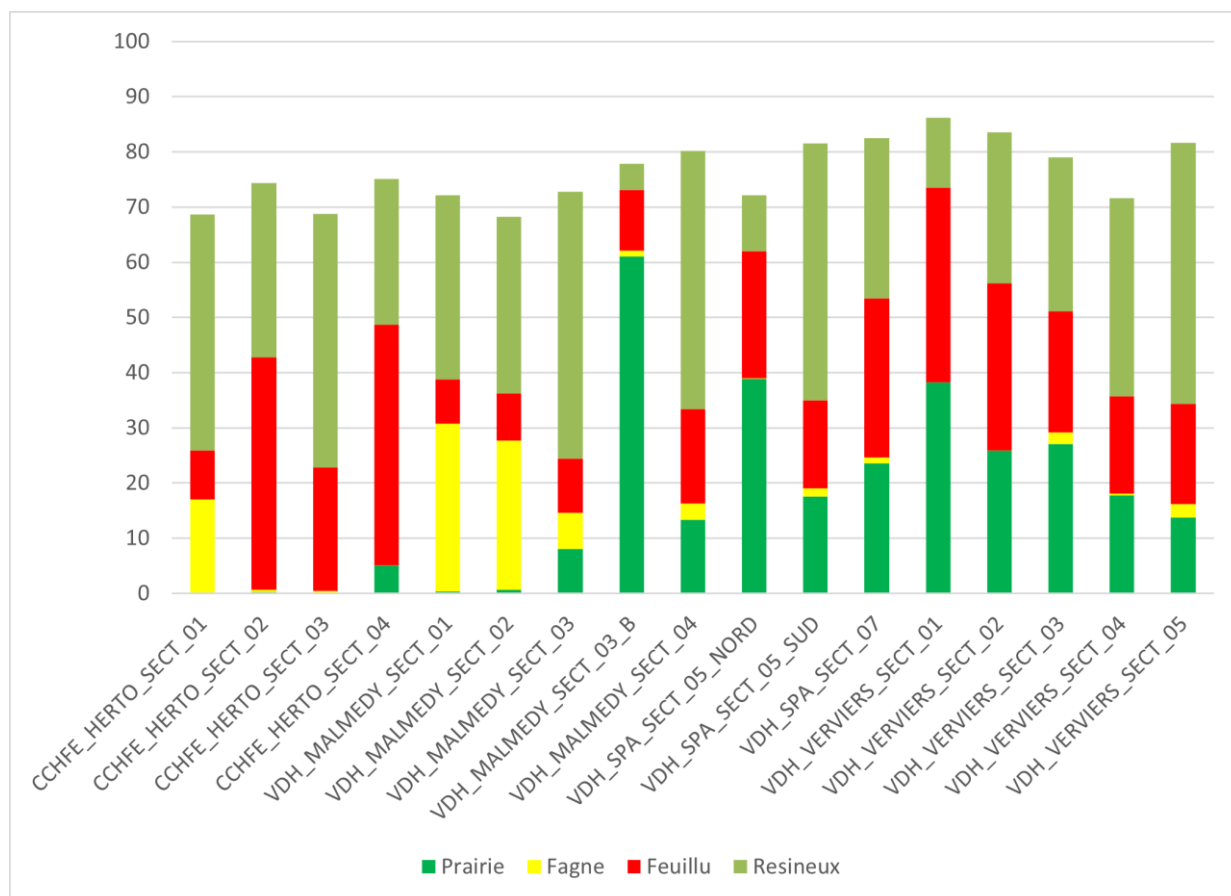


Figure 3 : Proportion relative (%) des types d'habitats le long de chaque parcours.

La Figure 3 présente la proportion des principaux types d'habitats traversés par les 17 parcours d'observation nocturne du cerf. Les habitats considérés comprennent les prairies, les fagnes, les peuplements feuillus et les peuplements résineux.

La figure met en évidence une forte hétérogénéité de composition des habitats entre les différents parcours. La majorité d'entre eux sont dominés par les milieux forestiers, principalement résineux, tandis que certains traversent une proportion plus importante de milieux ouverts. Les peuplements feuillus sont également bien représentés, bien que leur importance varie selon les secteurs.

Des différences apparaissent entre les différents ensembles de parcours. Les parcours situés dans le secteur de Herthogenwald sont principalement caractérisés par une forte proportion de résineux et de feuillus, avec une présence relativement faible de prairies. À l'inverse, les parcours du secteur Malmedy présentent généralement une proportion plus importante de prairies, traduisant un paysage plus ouvert.

Enfin, les parcours du secteur Verviers montrent une composition d'habitats plus mixte, avec des proportions relativement équilibrées de prairies, de feuillus et de résineux, tandis que la proportion de fagnes y est généralement plus faible.

2.4 Composition feuillue des parcours

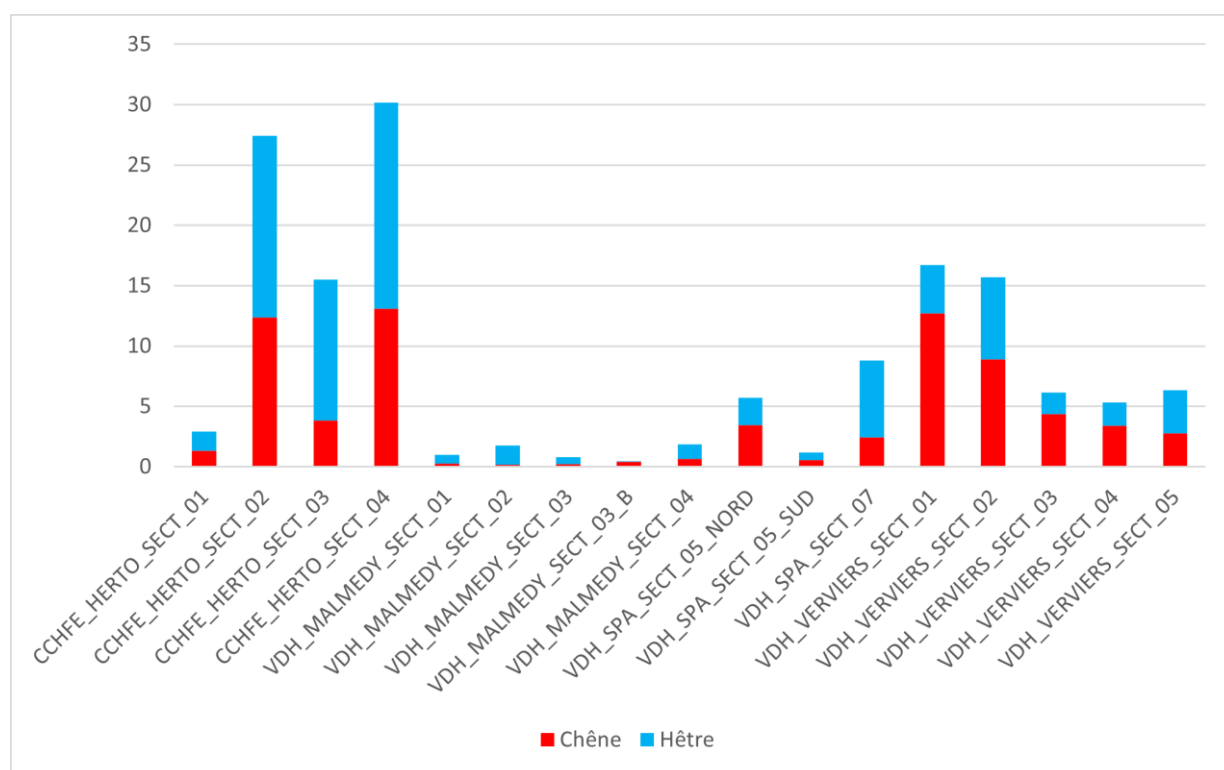


Figure 4 : Proportion relative (%) de chêne et de hêtre le long de chaque parcours.

La Figure 4 présente la proportion de chêne (*Quercus* spp.) et de hêtre (*Fagus sylvatica*) au sein des peuplements forestiers traversés par les différents parcours. La proportion de chêne et de hêtre varie fortement entre les parcours. Les parcours du secteur de Herthogenwald présentent globalement les proportions les plus élevées, ceux de Malmedy les plus faibles, tandis que les parcours de Verviers montrent des valeurs intermédiaires, traduisant une composition forestière plus mixte (Figure 4). Ce graphique met ainsi en évidence une forte hétérogénéité de composition feuillue entre les parcours, reflétant la diversité des peuplements forestiers de la zone d'étude. Cette variabilité est importante à considérer, car elle conditionne la disponibilité des ressources alimentaires, notamment via la fructification du chêne et du hêtre, variables mobilisées dans les analyses ultérieures.

2.5 Constitution de la base de données

L'ensemble des données d'observation du cerf collectées lors des Indices Nocturnes d'Abondance (INA) a été digitalisé et intégré dans un système d'information géographique afin de permettre leur exploitation dans le cadre de la présente étude.

Lors de chaque sortie de comptage, une feuille de route standardisée est complétée. Celle-ci impose de consigner systématiquement la présence de cervidés tout au long du parcours. Pour chaque observation, la classe démographique (cerf, biche, daguet ou individu indéterminé) est précisée et la localisation de l'animal est reportée sur la carte. Les observateurs indiquent également si l'individu se situe en prairie, permettant ainsi d'associer chaque observation à un type d'habitat.

Chaque parcours a fait l'objet d'au minimum trois à quatre répétitions annuelles, garantissant la répétabilité nécessaire à l'analyse statistique. Les passages s'effectuent entre la fin mars jusqu'à la fin avril de chaque année.

Au total, ce travail repose sur l'encodage et la digitalisation de 13 643 observations de cerfs récoltées entre 2015 et 2025, constituant la base de données utilisée pour l'ensemble des analyses réalisées dans le cadre de cette étude.

2.5.1 Proportion des observations de Cerf

La répartition d'observations met en évidence une prédominance marquée des non boisés (biche, bichette et faon) qui représentent 70,2 % des individus recensés. Les cerfs adultes constituent 9,4 % des observations, tandis que les daguets ne représentent que 2,8 %. La part des individus non déterminés s'élève quant à elle à 17,6 %. Cette distribution traduit une structure d'observation largement dominée par les femelles, avec une proportion plus réduite de mâles adultes et de jeunes mâles (figure 5).

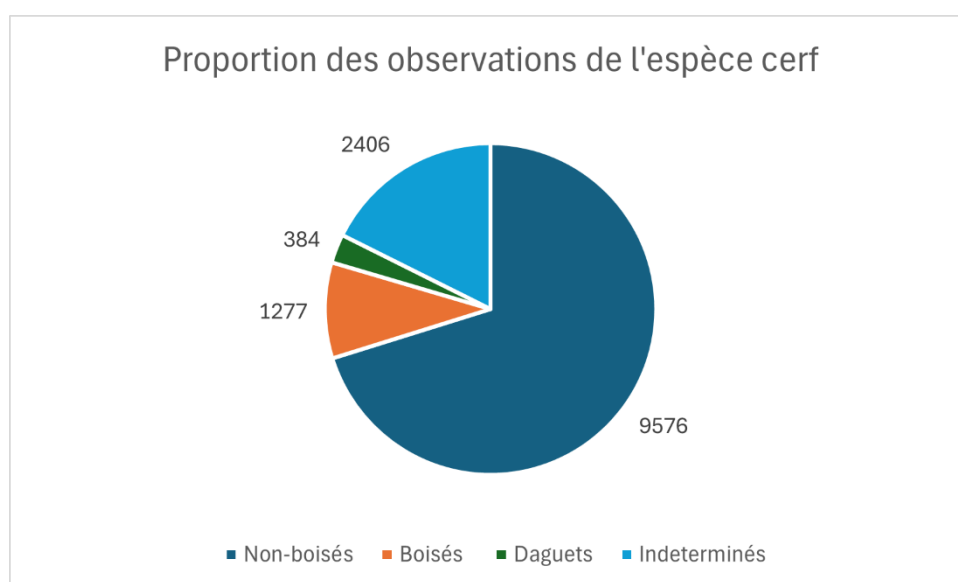


Figure 5 : Graphique représentant la proportion des observations de cerf selon l'âge et le sexe.

2.5.2 Nombre total d'observations de cerf par parcours

Le premier tableau présente le nombre total d'observations de cerfs élaphe enregistrées lors des Indices Nocturnes d'Abondance entre les 10 années d'étude, réparties par parcours et par catégorie démographique (cerfs adultes, biches, daguets et individus indéterminés). Les effectifs varient fortement selon les parcours. Le parcours CCHFE_HERTO_SECT_04 présente le nombre total d'observations le plus élevé, avec 2 437 individus recensés sur l'ensemble de la période d'étude, principalement dans les milieux non boisés. À l'inverse, certains parcours, tels que VDH_MALMEDY_SECT_04, affichent des effectifs beaucoup plus faibles. Le parcours VDH_VERVIERS_SECT_04 présentent également des effectifs particulièrement élevés, notamment pour les individus observés dans les milieux non boisés et les individus indéterminés. Ces différences traduisent une forte hétérogénéité spatiale de la fréquentation des parcours par le cerf au sein de la zone d'étude. Une visualisation de la localisation de chaque parcours est présentée en annexe 1.

Tableau 2 : Nombre total d'observations de cerfs élaphe enregistrées lors des indices nocturnes d'abondance (INA) entre 2015 et 2025, par parcours et par catégorie d'individus

Parcours	Nbr Non-boisés	Nbr de Boisés	Nbr de Daguets	Nbr d'Indéterminés
CCHFE_HERTO_SECT_01	430	62	17	172
CCHFE_HERTO_SECT_02	225	10	12	43
CCHFE_HERTO_SECT_03	390	58	42	73
CCHFE_HERTO_SECT_04	1932	242	64	199
VDH_MALMEDY_SECT_01	148	5	11	59
VDH_MALMEDY_SECT_02	292	9	7	52
VDH_MALMEDY_SECT_03	509	67	17	6
VDH_MALMEDY_SECT_03_B	463	36	8	236
VDH_MALMEDY_SECT_04	23	2	1	1
VDH_SPA_SECT_05_NORD	124	2	3	16
VDH_SPA_SECT_05_SUD	189	158	22	73
VDH_SPA_SECT_07	446	348	29	199
VDH_VERVIERS_SECT_01	56	46	8	1
VDH_VERVIERS_SECT_02	1044	34	19	296
VDH_VERVIERS_SECT_03	1218	50	68	375
VDH_VERVIERS_SECT_04	1495	97	42	407
VDH_VERVIERS_SECT_05	558	42	12	197

2.5.3 Composition des observations de cerf par catégorie

La figure 6 exprime les observations en pourcentages pour chaque parcours, ce qui permet d'analyser la structure démographique relative indépendamment du nombre total d'individus observés.

L'analyse met en évidence des différences marquées dans la composition des groupes observés entre les parcours. Les secteurs de Spa, notamment VDH_SPA_SECT_05_NORD et VDH_SPA_SECT_05_SUD, présentent une proportion élevée de cerfs adultes. À l'inverse, les parcours du Haute Fagnes Eifel, du Val de Hoëgne Malmedy et du Val de Hoëgne Verviers sont majoritairement composés de biches, représentant souvent plus de 60 % des observations. Les daguets restent globalement peu représentés, tandis que la proportion d'individus indéterminés varie selon les secteurs.

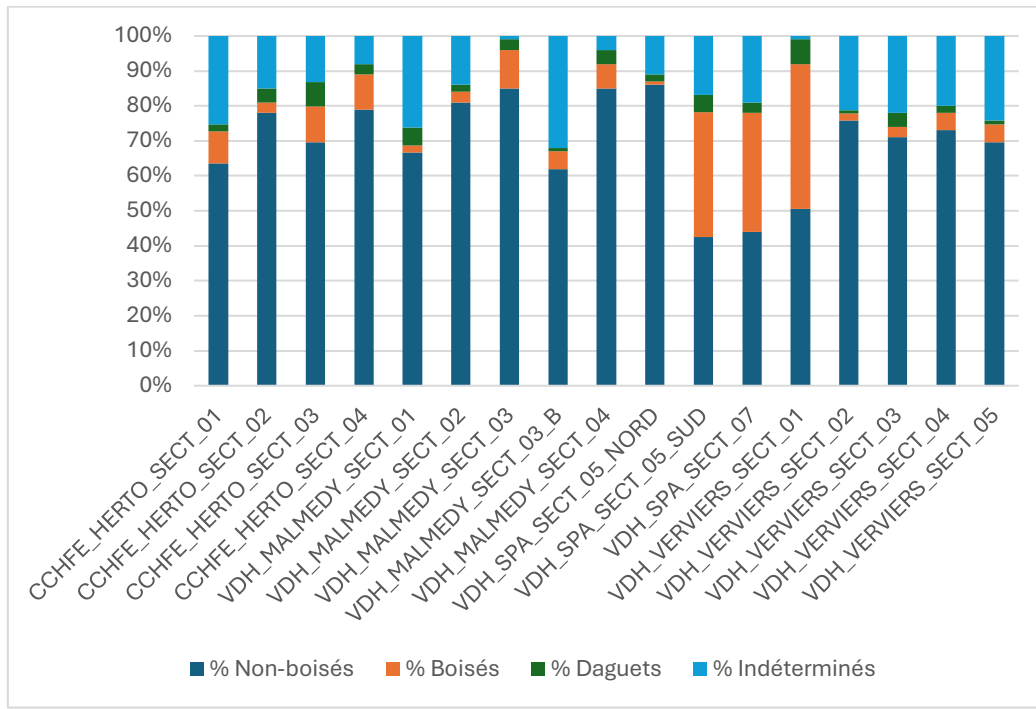


Figure 6 : Composition des observations de cerfs par catégorie (milieux boisés, non boisés, daguets et indéterminés) pour chaque parcours d'indice nocturne d'abondance (INA).

2.6 Modélisation statistique

Afin de tenir compte de la détection imparfaite des individus lors des comptages nocturnes, les données ont été analysées à l'aide d'un modèle hiérarchique de type N-mixture (Royle, 2004). Ce type de modèle permet d'estimer simultanément l'abondance réelle d'une espèce et la probabilité de détecter les individus présents lors des observations.

Concrètement, si N_i est le nombre réel d'individus présents sur le site i , on suppose que :

$$N_i \sim \text{Poisson}(\lambda)$$

où λ correspond à l'abondance moyenne (ou à l'intensité d'utilisation du site). Lorsque plusieurs visites sont réalisées sur ce même site ($k = 1, \dots, K$), les comptages observés $y_{i,k}$ sont modélisés par une distribution binomiale :

$$y_{i,k} \sim \text{Binomial}(N_i, p)$$

où p correspond à la probabilité de détecter un individu présent.

Dans ce cadre, l'abondance réelle sur chaque unité d'échantillonnage (pixel de 800×800 m) est modélisée comme une variable latente suivant une distribution de Poisson, caractérisée par un paramètre λ représentant l'abondance moyenne attendue.

Les données d'observation issues des parcours INA ont été structurées de manière à correspondre aux exigences du modèle. Pour chaque pixel (site), les observations de cervidés ont été agrégées pour chaque passage réalisé au cours d'une même année. Concrètement, les observations ont été spatialement rattachées à des unités d'échantillonnage de 800×800 m, au sein desquelles le nombre total d'individus observés a ensuite été comptabilisé pour chaque passage.

Ces comptages ont ensuite été organisés sous forme de séries de détection répétées, constituant l'historique de détection de chaque site. Ainsi, pour un site donné, les observations successives sont représentées sous la forme d'un vecteur de longueur K ($K = 3$ ou 4 passages annuels), par exemple : $(2, 0, 1, NA)$, où chaque valeur correspond au nombre d'individus détectés lors d'un passage donné. Une valeur de 0 indique qu'aucun individu n'a été observé lors du passage, tandis qu'une valeur manquante (NA) correspond à une absence de prospection.

L'ensemble de ces vecteurs constitue la matrice d'observation Y (sites $\times$ passages), utilisée comme entrée du modèle N-mixture. Cette structuration permet d'exploiter l'information contenue dans les répétitions temporelles pour estimer simultanément la probabilité de détection (p) et l'abondance réelle (λ).

Les comptages observés sont ainsi modélisés comme le résultat d'un processus de détection binomial, dans lequel chaque individu présent sur le site possède une probabilité (p) d'être détecté lors d'une visite. Les observations correspondent donc à une fraction de l'abondance réelle présente sur le site.

Le modèle N-mixture n'intègre toutefois pas directement la géométrie spatiale des observations. Les variables issues des analyses SIG (occupation du sol, structure forestière, ressources alimentaires, climat ou présence du loup) sont utilisées en amont pour construire des covariables associées à chaque site, lesquelles sont ensuite intégrées dans le modèle afin d'expliquer les variations de l'abondance (λ) et de la probabilité de détection (p).

Cette approche permet ainsi de relier les variations observées des indices nocturnes d'abondance à des facteurs environnementaux, tout en corrigeant les biais liés à la détection imparfaite des individus.

2.7 Traitement spatial

L'ensemble des variables environnementales utilisées dans l'analyse a été préparé et traité à l'aide d'un SIG (système d'information géographique) afin d'assurer leur cohérence spatiale et leur intégration dans les modèles statistiques.

Tout d'abord, les parcours d'indice nocturne abondance (INA) ont été intégrés dans l'environnement SIG sous forme de couche vectorielles (shapefiles). Afin de caractériser l'environnement immédiat des observations réalisées le long de ces parcours, un buffer de 400 mètres de part et d'autre de chaque parcours a été généré. Ce choix repose sur la volonté de prendre en compte l'ensemble des informations récoltées. L'ensemble des buffers constitue ainsi la zone spatiale échantillonnée dans le cadre de cette étude.

Dans un second temps, une grille raster régulière de 800 x 800 mètres a été créée afin de définir les unités d'échantillonnages de l'analyse. Cette résolution correspond à la largeur totale du corridor d'observation (400 m de chaque côté du parcours) et permet ainsi de représenter de manière cohérente la surface échantillonnée autour des transects.

Seuls les pixels de cette grille traversés par les transects ont été conservés pour l'analyse. Chaque pixel traversé constitue une unité d'échantillonnage indépendante, appelée *site*, et s'est vu attribuer un identifiant unique (*site_id*). Cette approche permet de transformer les observations réalisées le long des transects linéaires en un ensemble de sites spatialisés compatible avec la structure des modèles N-mixture, qui reposent sur des comptages répétés sur des sites fixes.

Concernant les différentes variables environnementales utilisées dans l'analyse, elles ont toutes été préparées sous forme de couche raster, comprenant notamment les variables de composition (prairie, fagnes, forêts feuillues et résineuses), la variable de structure forestière (MNH, modèle numérique de hauteur), les fructifications des chênes et des hêtres. Lorsque les données sources étaient disponibles sous forme vectorielle, elles ont été rasterisées afin de produire des couches compatibles avec la grille d'analyse.

2.8 Variables étudiées

2.8.1 Loup

La variable décrivant la présence du loup a été construite à partir des données de suivi du loup en Wallonie fournies par le Service Public de Wallonie (SPW – DEMNA). Ces données comprennent des estimations des territoires occupés par les meutes ou les individus de loups pour différentes périodes, basées sur plusieurs sources d'information :

- analyses génétiques (échantillons ADN),
- observations par pièges photographiques (caméras traps),
- indices de présence collectés sur le terrain.

Les limites des territoires ont été estimées par les experts du réseau de suivi du loup en combinant ces différentes sources d'information et en tenant compte de l'évolution dans le temps des Zones de Présence Permanente (ZPP). Ces territoires sont fournis sous forme de fichiers vectoriels (shapefiles).

La superficie des territoires évolue avec le temps, ce qui nous montre la figure qui suit. Les données sont tirées d'un tableau du DEMNA (annexe 4).

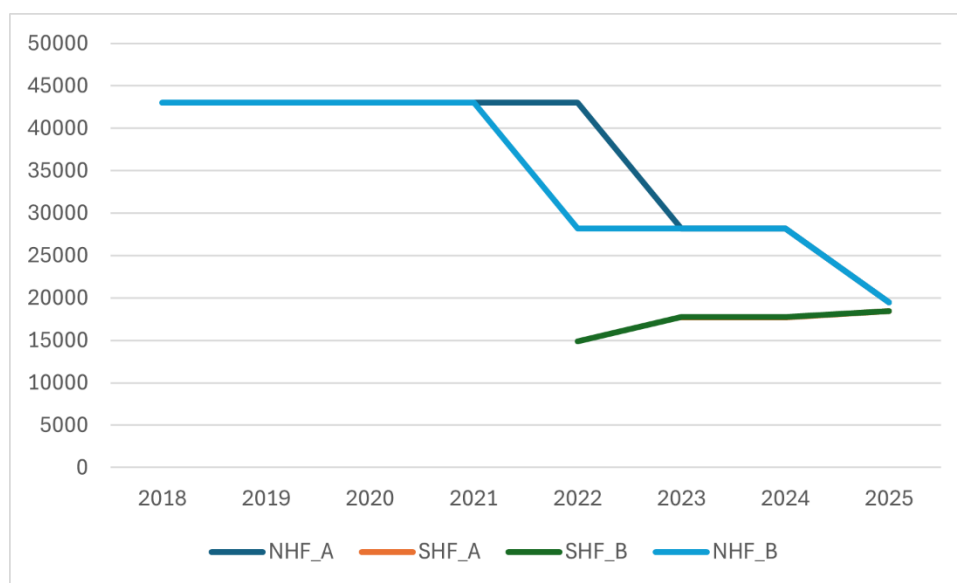


Figure 7 : Évolution de la surface occupée (ZPP, en ha) par les loups dans les territoires des Hautes Fagnes nord (NHF) et sud (SHF) entre 2018 et 2025. Les courbes représentent la surface estimée des zones de présence permanente par période de suivi, avec la période A correspondant aux mois de novembre à avril et la période B aux mois de mai à octobre.

Les shapefiles représentant ces territoires ont été intégrés dans le système d'information géographique. Pour chaque unité d'échantillonnage (pixel de 800 × 800 m) utilisée dans l'analyse, une variable a été créée indiquant le nombre de loups présents sur site pour la période considérée.

Cette variable a ensuite été intégrée comme covariable explicative dans les modèles N-mixture, afin d'évaluer l'influence potentielle de la présence du loup à la fois sur l'abondance estimée du cerf élaphe et sur la probabilité de détection lors des comptages INA. Il est important de signaler que sur la période d'étude, la superficie du SHF_A et SHF_B sont identiques.

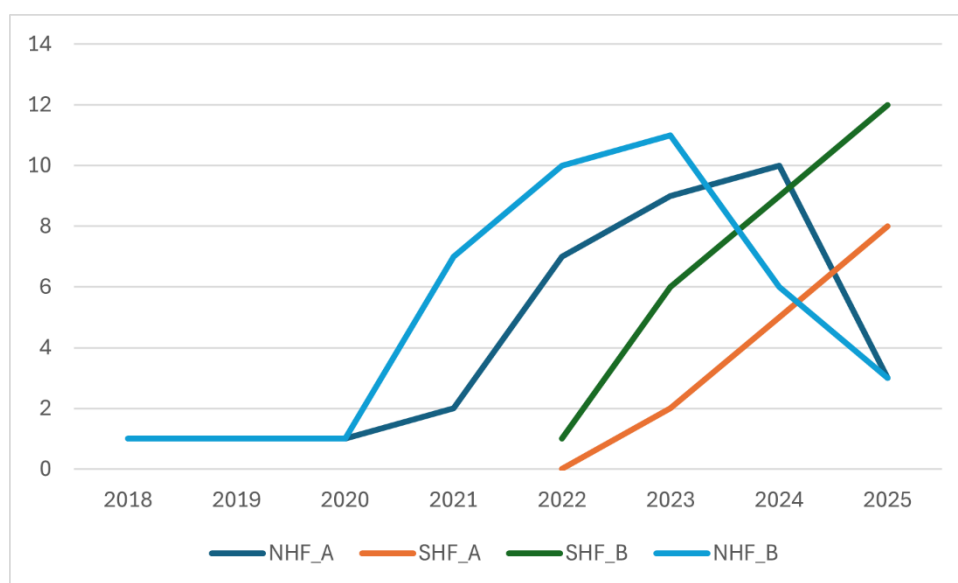


Figure 8 : Évolution du nombre de loups estimé dans les territoires des Hautes Fagnes nord (NHF) et sud (SHF) entre 2018 et 2025. Les courbes représentent le nombre d'individus estimés par période de suivi, avec la période A correspondant aux mois de novembre à avril et la période B aux mois de mai à octobre.

2.8.2 Modèle numérique de hauteur

La variable décrivant la structure verticale de la végétation a été obtenue à partir du Modèle Numérique de Hauteur (MNH) disponible sur la plateforme Forestimator pour la Wallonie. Le MNH correspond à une représentation raster de la hauteur des éléments présents à la surface du sol (végétation, bâtiments ou autres structures) et est calculé comme la différence entre le Modèle Numérique de Surface (MNS) et le Modèle Numérique de Terrain (MNT).

Cette donnée est issue d'acquisitions LiDAR réalisées entre 2021 et 2022 et présente une résolution spatiale initiale de 0,5 mètre. Dans le cadre de cette étude, le MNH a été utilisé comme indicateur de la structure verticale des peuplements forestiers, permettant de caractériser la hauteur de la végétation et donc indirectement le niveau de fermeture du couvert.

La couche raster a été intégrée dans le système d'information géographique et agrégée à l'échelle des unités d'échantillonnage (pixels de 800 × 800 m). Pour chaque site, la valeur moyenne de MNH a été extraite et utilisée comme covariable explicative dans les modèles N-mixture afin d'évaluer l'influence de la structure forestière sur l'abondance estimée du cerf élaphe.

2.8.3 Date et ordre des passages

Afin de modéliser la probabilité de détection dans les modèles N-mixture, trois covariables d'observation ont été intégrées : passage, jday et jday2. Ces variables varient entre les répétitions d'échantillonnage et sont donc associées au processus de détection plutôt qu'au processus d'abondance.

La variable passage correspond au rang chronologique de chaque visite réalisée sur un parcours au cours d'une même saison de suivi. Pour chaque année et pour chaque parcours, les dates de prospection ont été ordonnées chronologiquement, puis numérotées de 1 à 4. Seuls les quatre premiers passages ont été conservés dans l'analyse. Cette variable permet de prendre en compte un éventuel effet de l'ordre des visites sur la détection des cerfs.

La variable jday correspond au jour julien de réalisation du passage, c'est-à-dire le numéro du jour dans l'année (de 1 à 365). Pour chaque couple *parcours* × *passage*, une date de passage a été attribuée, puis convertie en jour julien. Cette variable a ensuite été centrée et réduite avant son intégration dans le modèle, afin d'améliorer la stabilité numérique et l'interprétation des coefficients.

La variable jday2 correspond au terme quadratique de jday, calculé comme le carré de la variable jday centrée-réduite. Elle a été introduite afin de tester une relation quadratique entre la date de passage et la probabilité de détection, par exemple une détection plus élevée au milieu de la période de suivi qu'au début ou à la fin.

Ces trois covariables ont été construites sous forme de matrices site × passage et intégrées dans les covariables d'observation (*obsCovs*) de l'objet *unmarkedFramePCount*.

2.8.4 Fructification

Afin d'intégrer la variabilité interannuelle des ressources trophiques dans les modèles d'abondance du cerf, une variable spatialisée de fructification a été construite pour les principales essences productrices de glands et de faînes, à savoir le chêne et le hêtre.

La construction de cette variable repose sur la combinaison de deux types d'informations complémentaires : (i) une information spatiale relative à la proportion locale d'essence forestière (raster de composition forestière) et (ii) une information temporelle relative à l'intensité annuelle de fructification. (Della Libera & Lievens, 2017)

Les données spatiales d'essence proviennent des cartes de composition forestière (Forestimator, 2023), disponibles sous forme de rasters exprimant, pour chaque pixel, la proportion de couverture en chêne ou en hêtre. Ces couches décrivent la structure forestière actuelle et constituent une zone spatiale fixe sur l'ensemble de la période étudiée.

Les données temporelles de fructification proviennent d'un suivi régional annuel de la production de glands et de faînes. Chaque année a été classée selon une échelle ordinaire d'intensité : 1 (fructification faible ou nulle), 2 (fructification moyenne) et 3 (fructification forte ou exceptionnelle). Cette codification permet de traduire les variations interannuelles de production observées à l'échelle régionale (Della Libera & Lievens, 2017).

Pour chaque année de la période 2015–2025, un raster annuel de fructification a été généré en multipliant la proportion locale d'essence par le score d'intensité correspondant à l'année considérée. Ainsi, l'intensité spatiale de fructification pour un pixel donné est définie comme :

Intensité de fructification = proportion locale d'essence × intensité annuelle (1–3)

Cette combinaison permet d'obtenir, pour chaque année, une surface continue représentant la disponibilité potentielle en glands (chêne) ou en faînes (hêtre), utilisée ensuite comme proxy spatial de la ressource alimentaire.

Les rasters ainsi obtenus ont été produits pour chaque essence et chaque année, en veillant à conserver une projection, une résolution spatiale et une emprise identique aux autres couches environnementales utilisées dans l'analyse. Ces surfaces annuelles ont ensuite été agrégées à l'échelle des buffers entourant les parcours d'observation afin d'être intégrées comme covariables dans les modèles N-mixture. Des variables différées (fructification en année $t-1$) ont également été calculées afin d'examiner effets différés des années de production massive de glands ou de faînes sur l'abondance et la distribution spatiale du cerf.

2.8.5 Composition

Les variables d'habitat utilisées dans le modèle N-mixture ont été construites à partir des données d'occupation du sol issues de la base WALOUS (WALOnMap), complétées par des informations pédologiques et de composition forestière spécifique (Forestimator).

Dans un premier temps, les grandes catégories d'occupation du sol ont été extraites du raster WALOUS correspondant à l'année d'analyse (2023). Trois classes principales ont été distinguées : les forêts résineuses, les forêts feuillues et les zones ouvertes. Ces classes ont été définies sur base de la nomenclature officielle WALOUS. Les zones ouvertes regroupent ici les surfaces à couvert herbacé, correspondant principalement aux classes 6 (« couvert herbacé en rotation dans l'année ») et 7 (« couvert herbacé toute l'année »). L'ensemble de ces classes a été converti en rasters binaires (présence = 1, absence = 0), en conservant la résolution et l'emprise spatiale d'origine afin de garantir la cohérence des analyses spatiales. Une résolution spatiale de 800m a été retenue.

Dans un second temps, les zones ouvertes ont été affinées afin de distinguer les prairies agricoles des milieux de fagne. Bien que les classes herbacées de WALOUS incluent à la fois des prairies et des cultures annuelles, une sélection plus fine a été réalisée en croisant ces données avec le parcellaire agricole anonyme (PAA). Cette étape a permis de conserver uniquement les parcelles effectivement déclarées comme prairies, excluant ainsi les cultures temporaires.

Parallèlement, l'identification des fagnes a reposé sur un croisement entre les zones ouvertes et les données pédologiques issues de la Carte Numérique des Sols de Wallonie (CNSW). Les unités correspondant aux sols organiques (notamment les codes V : tourbe, et W : tourbière haute) ont été sélectionnées, ces sols étant caractéristiques des milieux tourbeux des Hautes Fagnes (Pissart, 1999). L'intersection spatiale entre ces sols et les zones ouvertes a permis d'isoler les fagnes, introduisant ainsi une différenciation écologiquement pertinente au sein des milieux ouverts.

Au sein des forêts feuillues, une distinction supplémentaire entre chênaies et hêtraies a été réalisée à partir d'un raster de composition spécifique des essences forestières (Forestimator). Ce raster, préalablement harmonisé à la même résolution et à la même grille spatiale que les données WALOUS, attribue à chaque pixel une essence dominante. Les pixels correspondant au chêne et au hêtre ont été sélectionnés puis croisés avec la couche des forêts feuillues afin de garantir la cohérence avec la classification d'occupation du sol.

L'ensemble des rasters de composition du paysage (résineux, chênaies, hêtraies, prairies et fagnes) a été harmonisé spatialement afin d'assurer leur parfaite superposition (même résolution, emprise et système de projection).

À partir des données d'occupation du sol issues de la couche Walous, chaque type d'habitat a été converti en raster binaire, dans lequel les pixels appartenant à la classe considérée prennent la valeur 1, et les autres la valeur 0. Cette reclassification a été réalisée en regroupant les catégories

pertinentes de la nomenclature initiale pour chaque type d'habitat (par exemple, feuillus dominés par le hêtre pour les hêtraies ou prairies permanentes pour les milieux ouverts).

Pour chaque parcours d'observation, un buffer de 400 mètres a ensuite été généré, et les proportions de chaque type d'habitat ont été calculées au sein de ces buffers à l'aide de statistiques zonales (moyenne des valeurs des rasters binaires). Les couches d'habitat utilisées présentaient une résolution spatiale initiale de 1 m × 1 m, permettant une description fine de l'occupation du sol à l'intérieur des buffers. Ces proportions, comprises entre 0 et 1, ont ensuite été utilisées comme covariables dans les modèles N-mixture afin d'expliquer la variation spatiale de l'abondance du cerf.

Enfin, les zones dominées par les fagnes (> 50 % de couverture) ont été exclues de la cartographie finale. Ces milieux étant peu représentés dans le dispositif d'échantillonnage, leur inclusion conduirait à des extrapolations importantes du modèle.

2.8.6 Climat

Les données climatiques utilisées dans ce travail ont pour objectif de caractériser les conditions thermiques hivernales susceptibles d'influencer la distribution spatiale et l'abondance relative du cerf. Pour ce faire, une variable climatique synthétique a été construite à partir des températures moyennes mensuelles disponibles pour les mois de janvier, février et mars, sur la période 2015–2025. Ces données provenaient de bases du Mont-Rigi et de la base de SPA (IRM) et correspondaient à des températures moyennes journalières moyennées à l'échelle mensuelle.

Afin d'obtenir une mesure biologiquement pertinente des conditions hivernales, la variable retenue correspond à la somme des températures moyennes journalières entre le 1er janvier et le 31 mars. En l'absence de données journalières continues, cette somme a été estimée en pondérant les températures moyennes mensuelles par le nombre de jours correspondant à chaque mois. Concrètement, pour chaque année, la température moyenne de janvier a été multipliée par 31 jours, celle de février par 28 ou 29 jours selon le caractère bissextile de l'année, et celle de mars par 31 jours. Les valeurs obtenues pour chacun des trois mois ont ensuite été additionnées afin de produire une valeur annuelle unique, exprimée en degrés-jours (°C·jours), représentant les conditions thermiques cumulées sur la période hivernale considérée.

Cette méthode de calcul permet d'approcher de manière équivalente la somme des températures moyennes journalières sur la période étudiée, tout en garantissant la cohérence temporelle et la comparabilité interannuelle de la variable. Une fois cette variable calculée et structurée sous la forme d'un tableau annuel, elle a été spatialisée sous forme de raster climatique lorsque les données IRM étaient utilisées. Pour une année donnée, une valeur climatique moyenne unique a été calculée à partir des températures moyennes des mois de janvier, février et mars. Cette valeur annuelle a ensuite été attribuée à l'ensemble des pixels de l'année correspondante, afin de représenter les conditions thermiques hivernales cumulées utilisées dans l'analyse.

La variable climatique ainsi obtenue a finalement été standardisée avant son intégration dans le modèle N-mixture, où elle a été utilisée comme covariable d'abondance, afin de tester l'influence des conditions thermiques hivernales sur l'abondance relative et l'utilisation spatiale des habitats par le cerf.

2.8.7 Préparation et harmonisation des données raster

Afin de garantir la cohérence spatiale des analyses, toutes les couches raster ont été harmonisées selon une même projection (EPSG : 31370), une même résolution spatiale et une emprise identique. Les couches environnementales utilisées présentaient initialement une résolution spatiale de 1 m × 1 m. Elles ont ensuite été reprojetées et rééchantillonnées sur une grille d'analyse commune avant l'extraction des variables environnementales. Ces opérations ont été réalisées dans l'environnement R à l'aide des packages *terra* et *sf*, notamment les fonctions `project()` pour la reprojection des données, `resample()` pour l'ajustement de la résolution spatiale ainsi que `crop()` et `extend()` pour l'harmonisation de l'emprise spatiale des rasters. Enfin, les valeurs des variables environnementales ont été extraites pour chaque pixel traversé par les transects, permettant d'associer à chaque site les covariables nécessaires à la modélisation.

2.9 Sélection de modèles

La sélection des modèles a été réalisée selon une approche progressive visant à identifier la structure la plus parcimonieuse expliquant les variations de détectabilité et d'abondance du cerf élaphe. Cette procédure repose sur la construction préalable des matrices d'observation et des covariables nécessaires au modèle N-mixture.

Dans un premier temps, la matrice d'observation Y a été construite sous la forme d'une matrice de dimension $N \times K$, où N correspond au nombre de sites (pixels de 800 × 800 m traversés par les transects) et K au nombre de passages réalisés par site au cours d'une année. Les observations issues des comptages INA ont été agrégées par passage et par site. Les points d'observation ont été rastérisés puis les comptages ont été sommés à l'intérieur de chaque pixel afin d'obtenir le nombre total d'individus observés par site et par passage.

Dans un second temps, les covariables d'abondance ont été construites à partir des variables environnementales extraites à l'échelle de chaque pixel (cfr Traitement spatial). Les données ont ensuite été structurées sous forme d'objets `unmarkedFrame` (UMF), construits séparément pour chaque année afin de vérifier la structure des données et la proportion de valeurs nulles. Cette étape de diagnostic est importante, car une proportion trop élevée de zéros peut compliquer l'estimation de certains paramètres du modèle.

Dans un second temps, les données de l'ensemble des années ont été empilées dans un seul objet UMF, auquel a été ajoutée une variable *année*. Cette étape permet de tester si les variations interannuelles influencent principalement la probabilité de détection ou l'abondance des populations.

La sélection des modèles a été réalisée en deux étapes. Dans un premier temps, la structure du modèle de détection (p) a été déterminée en comparant plusieurs formulations candidates de p intégrant différentes combinaisons du passage, de la date julienne, de son terme quadratique, de la présence du loup, de la proportion de prairie et des fagnes. Afin que cette comparaison porte uniquement sur la détection, la structure d'abondance (λ) a été maintenue identique entre les modèles, avec une formulation écologique de référence incluant la prairie, le loup, leur interaction, le MNH, les fructifications décalées d'un an et l'effet de l'année. Cette étape est essentielle, car une mauvaise spécification de la détectabilité peut entraîner une estimation biaisée de l'abondance.

Dans un second temps, la structure de détection retenue a été conservée fixe, et la sélection a porté sur les modèles d'abondance (λ). Différentes combinaisons de covariables

environnementales ont alors été comparées afin d'identifier les facteurs expliquant le mieux les variations d'abondance relative du cerf. L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé dans l'environnement R à l'aide du package unmarked, spécifiquement conçu pour l'ajustement de modèles N-mixture (Fiske & Chandler, 2011). Les modèles ont été comparés à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC), de manière à identifier le compromis le plus parcimonieux entre qualité d'ajustement et complexité du modèle.

Enfin, les modèles retenus ont été utilisés pour produire des prédictions spatiales d'abondance et de probabilité de détection, permettant de générer des cartes d'abondance estimée et de détectabilité du cerf à l'échelle de la zone d'étude.

3. Résultats

3.1 Modèles

Parmi les différents modèles candidats testés, le modèle intégrant les variables d'habitat, de climat, de fructification forestière et la présence du loup comme covariables d'abondance, ainsi qu'une interaction entre la présence du loup et la structure verticale du milieu (MNH), a été retenu comme modèle principal. Pour la composante détection, le modèle intégrait le numéro de passage, la date julienne, la présence du loup ainsi que certaines caractéristiques du milieu (prairies et fagnes). Ce modèle présentait le meilleur compromis entre qualité d'ajustement statistique, parcimonie et cohérence écologique, tout en permettant de tester explicitement l'hypothèse selon laquelle l'effet de la structure verticale du milieu sur l'abondance du cerf varie selon la présence du loup.

Modèle n°3

Hypothèse écologique : l'effet de la structure verticale du milieu (MNH) sur l'abondance du cerf dépend de la présence du loup.

Détection

$$p \sim \text{passage} + jday + jday^2 + \text{loup} + \text{prairie} + \text{fagnes}$$

Abondance

$$\lambda \sim \text{prairie} + \text{loup} + \text{MNH} + \text{chêne} + \text{hêtre} + \text{résineux} + \text{fagnes} + \text{climat} + \text{fructification}_{\text{hêtre}}(t - 1) + \text{année} + (\text{MNH} \times \text{loup})$$

Les autres modèles gardés pour cette étude sont placés en annexe n°5.

3.2 Comparaison des modèles candidats basés sur le critère AIC

Tableau 3 : Comparaison des modèles N-mixture candidats selon le critère d'information d'Akaike (AIC).

Modèle	nPars	AIC	ΔAIC	Poids AIC
3	19	57674.60	0	0.4
2	18	57676.23	1.63	0.2
1	19	57676.42	1.82	0.18
4	20	57676.42	1.82	0.18

Le modèle n°3 présente la valeur d'AIC la plus faible (AIC = 57674.6) et constitue ainsi le modèle le mieux supporté parmi les modèles testés ($\Delta AIC = 0$). Ce modèle comporte 19 paramètres et obtient également le poids d'AIC le plus élevé (0.40).

Les modèles n°2, n°1 et n°4 présentent des valeurs d'AIC légèrement plus élevées, avec des ΔAIC compris entre 1.63 et 1.82. Ces valeurs indiquent que ces modèles reçoivent également un certain support, bien qu'inférieur à celui du modèle m3_MNH_loup. Les poids d'AIC associés à ces modèles varient entre 0.18 et 0.20.

Globalement, les quatre modèles présentent des valeurs d'AIC relativement proches, indiquant des performances comparables. Toutefois, le modèle n°3 reste le modèle le mieux supporté selon le critère AIC et a été retenu pour la suite des analyses.

3.3 Effets des variables environnementales

3.3.1 Effets des covariables d'observation sur la probabilité de détection du cerf (p)

Tableau 4 : Résultats relatifs aux covariables d'observation influençant la probabilité de détection du cerf (p), obtenus à partir du modèle N-mixture. Le tableau présente, pour chaque variable, le coefficient estimé (Estimate), l'erreur standard (SE), la statistique de Wald (z) ainsi que la p -valeur associée.

Variable	Estimate	SE	z	p -value
Intercept	-0.0434	0.05142	-0.844	3.99e-01
passage	-0.5707	0.01369	-41.689	< 0.001
jday	0.5256	0.01544	34.032	7.53e-254
Jday ²	0.0518	0.01156	4.481	7.43e-06
loup	0.0408	0.00588	6.942	3.86e-12
prairie	-0.1236	0.04989	-2.477	1.32e-02
fagnes	-3.9979	0.96531	-4.142	3.45e-05

La probabilité de détection du cerf élaphe est influencée par plusieurs variables liées à la fois au protocole d'échantillonnage et aux caractéristiques de l'habitat. La variable *passage* présente un effet négatif fortement significatif (Estimate = -0.571 , $p < 0.001$), indiquant une diminution progressive de la probabilité de détection au fil des passages. Les variables *jday* et *jday*² sont toutes deux positives et significatives ($p < 0.001$), ce qui met en évidence une variation de la détectabilité au cours de la saison d'observation. La variable *passage* traduit un effet de répétition du comptage, pouvant refléter une habitude progressive, une baisse de vigilance des observateurs ou encore une modification du comportement des animaux après plusieurs passages. À l'inverse, la variable *jday* traduit un effet saisonnier plus général, pouvant également agir comme

un proxy de certaines conditions environnementales, notamment météorologiques, et indique qu'à mesure que la saison avance, les cerfs tendent globalement à devenir plus détectables.

Par ailleurs, la variable *loup* présente un effet positif significatif sur la probabilité de détection (Estimate = 0.041, $p < 0.001$). À l'inverse, la proportion de prairies exerce un effet négatif significatif sur la détection (Estimate = -0.124, $p = 0.013$), tout comme les fagnes, qui présentent un effet négatif très marqué (Estimate = -3.998, $p < 0.001$), indiquant une réduction importante de la probabilité d'observation dans ces milieux.

3.3.2 Effets des covariables environnementales sur l'abondance estimée du cerf (λ)

Tableau 5 : Effets des variables environnementales sur l'abondance estimée du cerf élaphe (λ) à partir du modèle N-mixture. Le tableau présente, pour chaque variable, le coefficient estimé (Estimate), son erreur standard (SE) et la p-value.

Variable	Estimate	SE	p-value
Intercept	1.095	0.059	< 0.001
prairie	0.842	0.042	< 0.001
loup	0.048	0.009	< 0.001
MNH	0.300	0.008	< 0.001
chêne	-6.130	0.271	< 0.001
hêtre	-4.542	0.333	< 0.001
résineux	-3.441	0.124	< 0.001
fagnes	2.974	0.906	1.02e-03
climat	-0.002	< 0.001	< 0.001
fructification_hetre_t-1	0.434	0.145	2.60e-03
annee	-0.094	0.017	< 0.001
loup x MNH	-0.002	< 0.001	3.64e-02

La proportion de prairies exerce un effet positif fort et significatif sur l'abondance estimée du cerf (Estimate ≈ 0.84 , $p < 0.001$). De manière similaire, la présence du loup est associée à une augmentation significative de l'abondance estimée du cerf (Estimate ≈ 0.048 , $p < 0.001$). Enfin, la structure verticale de la végétation, représentée par le MNH, présente un effet positif très marqué (Estimate $\approx 0,30$; $p < 0,001$), indiquant que les peuplements forestiers présentant une hauteur dominante élevée sont associés à une abondance plus importante de cerfs.

Les variables décrivant la composition forestière présentent des effets négatifs marqués sur l'abondance estimée du cerf élaphe, que ce soit pour les peuplements de chêne (Estimate ≈ -6.13), de hêtre (Estimate ≈ -4.54) ou de résineux (Estimate ≈ -3.44). À l'inverse, les fagnes présentent un effet positif significatif (Estimate ≈ 2.97 , $p \approx 0.001$), soulignant l'importance de ces habitats ouverts dans l'utilisation de l'espace par l'espèce.

Le climat montre un effet négatif significatif, mais de faible amplitude, indiquant qu'une augmentation de la température aurait un impact limité sur l'abondance spatialisée du cerf. Par ailleurs, la fructification du hêtre l'année précédente exerce un effet positif significatif (Estimate ≈ 0.43 , $p \approx 0.003$).

La variable *année* présente également un effet négatif significatif, traduisant une légère tendance temporelle à la diminution de l'abondance estimée au cours de la période étudiée. Enfin, l'interaction entre le MNH et la présence du loup est négative et significative ($p \approx 0.036$), indiquant que l'effet positif de la structure forestière sur l'abondance du cerf est atténué en présence du loup.

3.4 Interaction entre la variable prairie et loup

Dans le modèle n°4, l'objectif était d'évaluer si l'effet des prairies sur l'abondance du cerf variait en fonction de la présence du loup. L'interaction entre les variables *prairie* et *loup* n'est toutefois pas significative ($p = 0,19$), ce qui indique que l'effet positif des prairies sur l'abondance du cerf reste globalement similaire, indépendamment de la présence du loup. Autrement dit, les prairies demeurent associées à une abondance plus élevée de cerfs, mais cet effet n'est pas significativement modifié par la présence du loup dans ce modèle.

3.5 Tableau récapitulatif spatial des résultats du modèle N-mixture

Afin de synthétiser les résultats obtenus à l'échelle spatiale, les figures suivantes présentent une comparaison conjointe des trois composantes issues de l'approche N-mixture : l'INA brut moyen observé, la probabilité de détection estimée (p) et l'abondance prédite corrigée de la détectabilité (λ). Cette représentation permet de visualiser simultanément les observations de terrain, les variations spatiales de détectabilité et leur influence sur l'estimation finale de l'abondance du cerf élaphe. La comparaison entre les années permet également d'apprécier dans quelle mesure les changements observés dans les comptages bruts s'accompagnent ou non de modifications de l'abondance estimée. Il est important de souligner que les différences d'abondance prédite entre les années sont relativement faibles. Par conséquent, les variations observées entre les cartes sont peu marquées et parfois difficilement perceptibles visuellement.

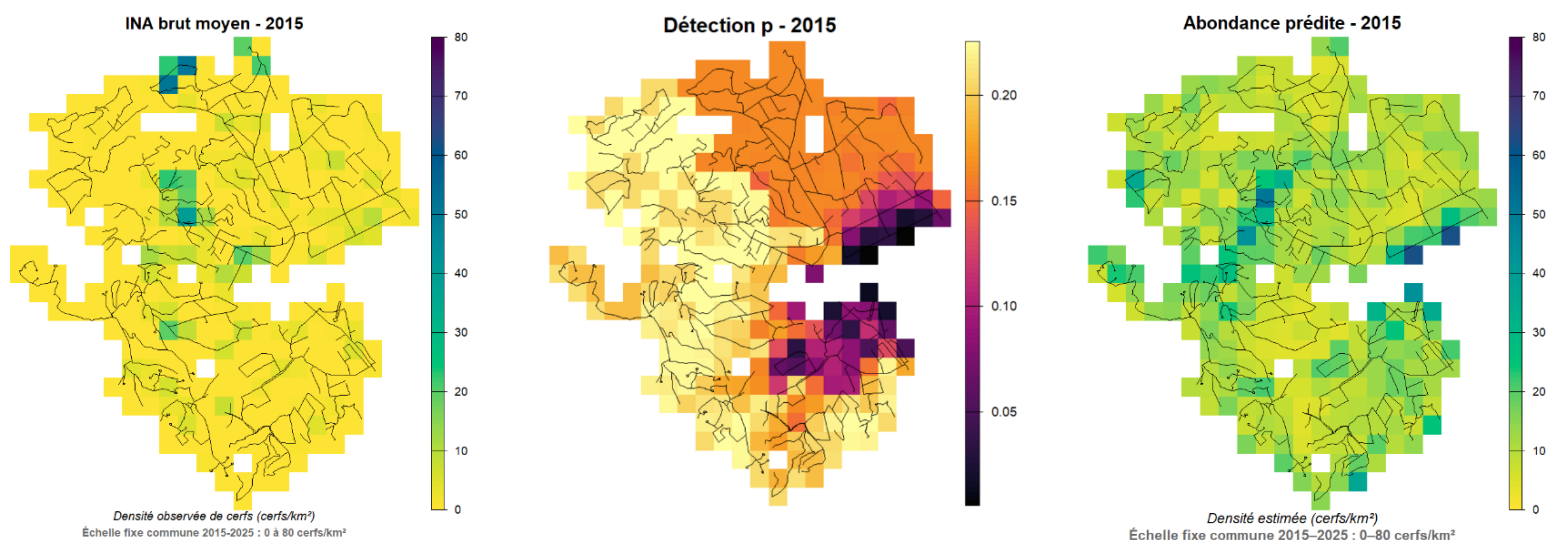


Figure 9 : Distribution spatiale comparée de l'INA brut moyen (gauche), de la probabilité de détection (p) et de l'abondance prédite (λ) (droite) du cerf dans la zone d'étude en 2015. Les colonnes représentent respectivement les comptages observés, la détectabilité estimée et l'abondance corrigée par le modèle N-mixture.

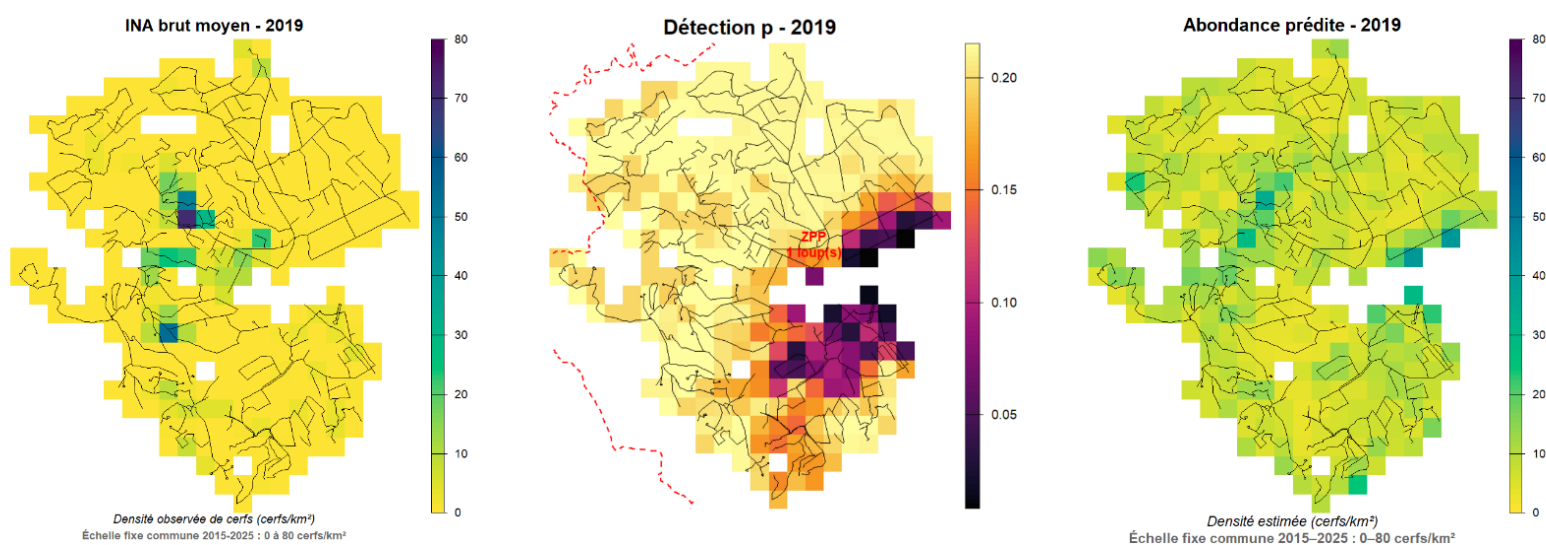


Figure 10 : Distribution spatiale comparée de l'INA brut moyen (gauche), de la probabilité de détection (p) et de l'abondance prédite (λ) (droite) du cerf dans la zone d'étude en 2019. Les colonnes représentent respectivement les comptages observés, la détectabilité estimée et l'abondance corrigée par le modèle N-mixture. Le contour rouge représente le territoire de présence du loup.

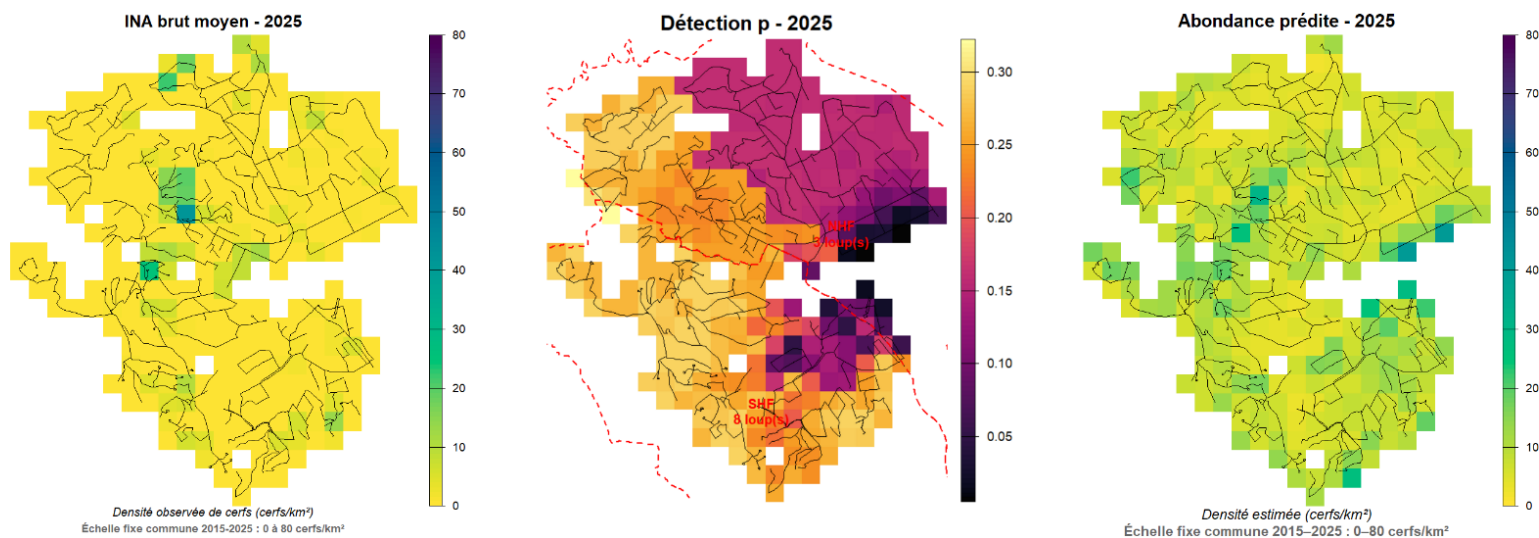


Figure 11 : Distribution spatiale comparée de l'INA brut moyen (gauche), de la probabilité de détection (p) et de l'abondance prédite (λ) (droite) du cerf dans la zone d'étude en 2025. Les colonnes représentent respectivement les comptages observés, la détectabilité estimée et l'abondance corrigée par le modèle N-mixture. Le contour rouge représente le territoire de présence du loup.

3.6 Distribution spatiale de l'INA brut moyen

Les cartes d'INA brut montrent une structure spatiale relativement homogène, mais avec quelques pixels plus hétérogènes entre les années. Globalement, les densités observées apparaissent plus élevées dans plusieurs secteurs du nord et du centre de la zone d'étude, tandis que les zones situées au sud présentent des valeurs plus faibles.

Entre 2015 et 2018, les cartes montrent une stabilité générale de la distribution spatiale des densités observées. La majorité des pixels appartient aux classes de faibles à moyennes densités observées, principalement comprises entre 20 et 40 cerfs/km². Quelques noyaux localisés présentant des valeurs plus élevées apparaissent ponctuellement dans les secteurs nord et centraux, atteignant localement des classes comprises entre 40 et 50 cerfs/km². Toutefois, ces zones restent limitées spatialement et leur organisation varie peu d'une année à l'autre, traduisant une forte cohérence des observations sur cette période.

L'année 2019 constitue une première évolution visible dans la structure spatiale des comptages. Des noyaux plus marqués de forte densité observée apparaissent dans certains secteurs du centre et du sud de la zone d'étude, avec l'apparition ponctuelle de classes élevées atteignant localement 50 à 70 cerfs/km². Ces valeurs, peu représentées les années précédentes, restent toutefois concentrées sur quelques pixels et ne modifient pas profondément l'organisation générale des observations.

À partir de 2021 et jusqu'en 2025, les noyaux très localisés observés en 2019 deviennent moins marqués et reviennent vers des classes intermédiaires. En parallèle, une augmentation plus diffuse des densités observées apparaît dans plusieurs secteurs du centre et du sud-est de la zone d'étude. Cette évolution est particulièrement visible entre 2023 et 2025, avec une représentation plus importante des classes intermédiaires à élevées (environ 40–50 cerfs/km²).

3.7 Distribution spatiale de l'abondance

Après avoir fixé le modèle, il est possible que le modèle N-mixture donne des prédictions sur la zone étudiée. Les prédictions doivent être interprétées avec prudence dans les zones éloignées des transects d'observation, où l'incertitude du modèle est plus élevée.

La distribution spatiale de l'abondance prédite du cerf élaphe présente une structure relativement hétérogène au sein de la zone d'étude. La majorité des pixels présentent des valeurs d'abondance modérées, tandis que certaines zones localisées présentent des valeurs plus élevées. Cette distribution suggère que les populations de cerf sont réparties de manière diffuse, avec des concentrations ponctuelles dans certains secteurs.

La structure spatiale observée est cohérente avec les résultats du modèle d'abondance. En particulier, la proportion de prairies apparaît comme un facteur fortement positif. À l'inverse, les variables décrivant les surfaces forestières pures (chênaies, hêtraies ou peuplements résineux) présentent des effets négatifs, ce qui indique que les densités de cerf sont plus élevées dans des paysages hétérogènes combinant forêts et milieux ouverts.

La structure forestière, décrite par la variable MNH, présente également un effet positif sur l'abondance, indiquant que les zones forestières de grandes hauteurs dominantes offrent des conditions favorables au cerf. Toutefois, l'interaction négative observée entre la présence du loup et la hauteur de végétation montre que la réponse du cerf à la structure forestière peut être modifiée dans les zones où le loup est présent.

Enfin, certaines prédictions élevées apparaissent dans des zones ouvertes telles que les fagnes. Ces résultats doivent être interprétés avec prudence, car ces milieux sont peu représentés dans les données d'observation et peuvent conduire à des extrapolations du modèle.

3.8 Distribution spatiale de la détection

La probabilité de détection du cerf varie spatialement au sein de la zone d'étude tout en conservant une organisation générale relativement cohérente entre les années considérées. Les cartes montrent majoritairement des valeurs intermédiaires de détection, généralement proches de 0,2, tandis que des valeurs plus faibles se concentrent dans certains secteurs localisés, principalement dans la partie centre-est de la zone d'étude.

En 2018, la structure spatiale apparaît relativement homogène, avec une prédominance de pixels appartenant aux classes intermédiaires de détection. Quelques noyaux plus localisés de faible détectabilité sont néanmoins visibles dans les secteurs centre-est et sud-est, mais concernent une portion limitée du territoire. En 2025, l'organisation spatiale générale reste globalement comparable, bien que les contrastes apparaissent légèrement plus marqués. Les classes intermédiaires demeurent dominantes sur la majorité de la zone d'étude, tandis que certains secteurs périphériques présentent ponctuellement des niveaux de détection plus élevés.

Au cours de l'ensemble de la période étudiée, certaines zones présentent des niveaux de détection relativement stables alors que d'autres montrent des variations plus importantes selon les années, sans qu'un schéma simple et homogène puisse être clairement identifié à l'échelle du territoire. Une zone située dans la partie centre-est ressort notamment de manière récurrente par des valeurs de détection plus contrastées. Cette zone correspond en partie à des milieux de fagnes, relativement peu représentés dans les données d'observation, où le modèle peut produire localement des contrastes plus marqués que dans le reste de la zone d'étude. Ces résultats doivent donc être interprétés avec prudence.

Dans l'ensemble, ces cartes montrent que la probabilité de détection n'est ni uniforme dans l'espace ni constante dans le temps. Elles illustrent également la difficulté d'interpréter directement les variations observées à partir des seuls comptages bruts. L'approche N-mixture apporte ici une plus-value importante en intégrant explicitement la composante de détectabilité, permettant ainsi de mieux distinguer les variations liées aux conditions d'observation de celles associées à l'abondance estimée.

3.9 Variation temporelle de l'abondance

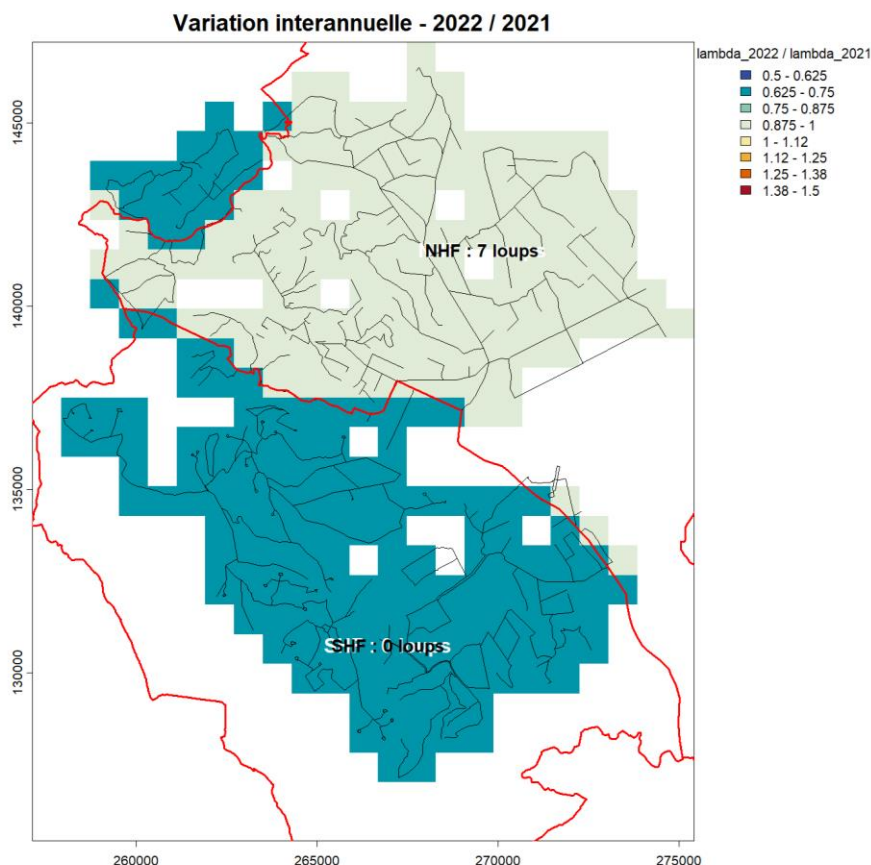


Figure 12 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2021 et 2022 ($\lambda_{2022} / \lambda_{2021}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (7 loups) et SHF (0 loup). Un ratio inférieur à 1 indique une diminution de l'abondance prédite par rapport à l'année précédente.

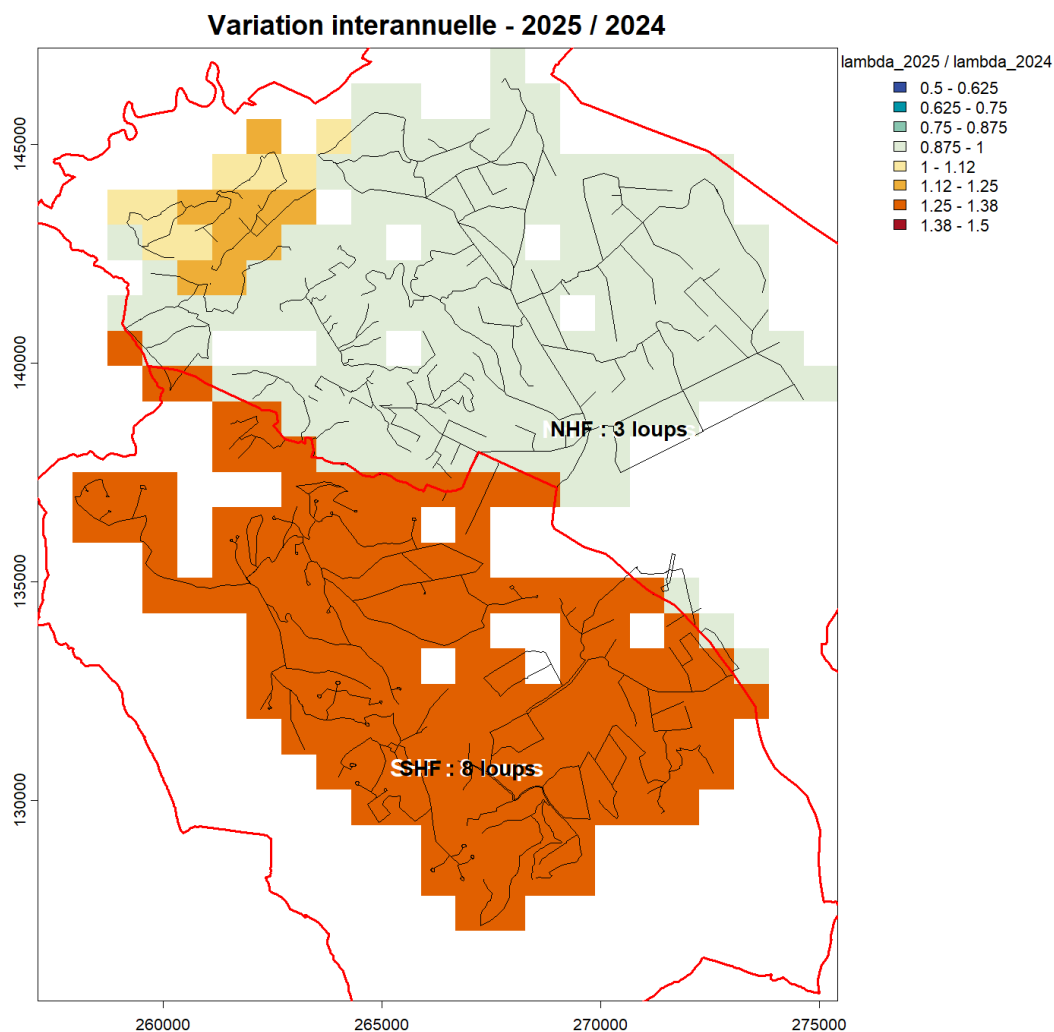


Figure 13 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2024 et 2025 ($\lambda_{2025} / \lambda_{2024}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (3 loups) et SHF (8 loups). Un ratio supérieur à 1 indique une augmentation de l'abondance prédite par rapport à l'année précédente.

Entre 2021 et 2022 (figure 12), la majorité des pixels de la zone d'étude présente un ratio inférieur à 1, indiquant une diminution de l'abondance prédite. Les baisses les plus marquées sont concentrées dans la partie sud de la zone, correspondant au territoire SHF (0 loup en 2022), avec des ratios compris entre 0,5 et 0,75. La partie nord, correspondant au territoire NHF (7 loups), présente des valeurs plus modérées, majoritairement comprises entre 0,75 et 1.

Entre 2024 et 2025 (figure 13), la structure spatiale s'inverse partiellement. La partie sud, correspondant au territoire SHF (8 loups en 2025), présente des ratios élevés, principalement compris entre 1,25 et 1,38, indiquant une augmentation marquée de l'abondance prédite. La partie nord, territoire NHF (3 loups), affiche des valeurs plus contrastées, avec une majorité de pixels entre 0,75 et 1 et des valeurs localement supérieures à 1,12 dans le secteur nord-ouest.

Les autres cartes de variations interannuelles sont présentées en annexe (24 à 32).

3.10 Évolution des densités par conseil cynégétique

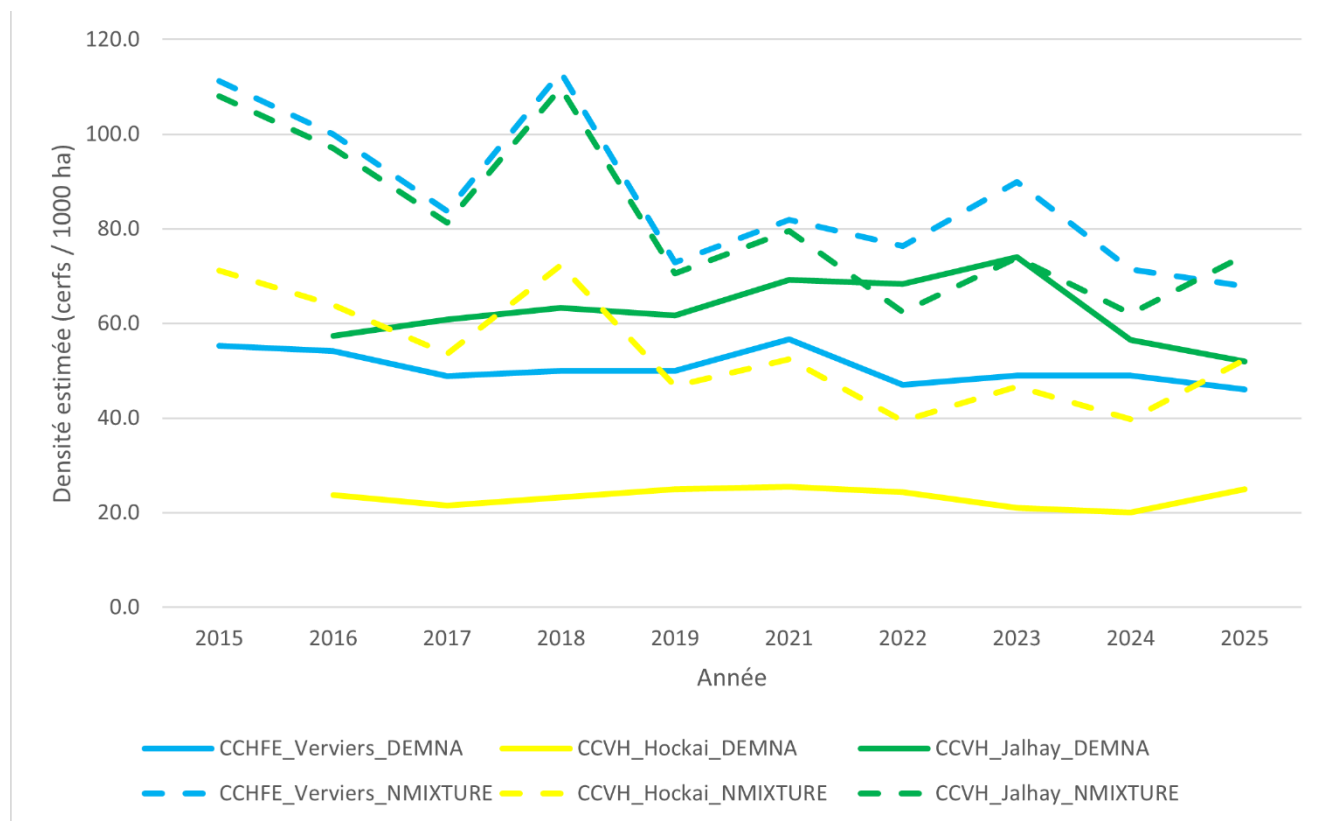


Figure 14 : Évolution des densités de cerfs élaphe estimées entre 2015 et 2025 dans trois secteurs des Hautes Fagnes, comparant les valeurs issues du modèle N-mixture et les estimations du DEMNA. Les densités sont exprimées en nombre de cerfs par 1000 ha.

La figure met en évidence des différences importantes de densité entre les trois conseils cynégétiques étudiés ainsi qu'entre les estimations issues du modèle N-mixture et celles du DEMNA.

Globalement, les densités estimées par le modèle N-mixture sont systématiquement plus élevées que celles rapportées par le DEMNA dans les trois secteurs. Malgré ces différences de valeurs absolues, les tendances temporelles restent relativement cohérentes entre les deux approches, avec des variations interannuelles similaires.

Le secteur de Jalhay présente les densités les plus élevées sur l'ensemble de la période étudiée, tant dans les estimations DEMNA que dans celles du modèle N-mixture. À l'inverse, le secteur de Hockai affiche les densités les plus faibles, avec des valeurs relativement stables et inférieures aux deux autres conseils cynégétiques. Le secteur de Verviers occupe une position intermédiaire.

Une diminution globale des densités est observée après 2018 dans les trois secteurs, particulièrement marquée dans les estimations issues du modèle N-mixture. Enfin, les écarts parfois importants entre les estimations DEMNA et celles du modèle N-mixture suggèrent que l'intégration explicite de la probabilité de détection influence fortement les densités estimées. Cela souligne l'importance de prendre en compte la détectabilité imparfaite lors de l'interprétation des indices nocturnes d'abondance.

4. Discussion

L'objectif de ce mémoire était d'utiliser les indices nocturnes d'abondance (INA) du cerf afin de modéliser, de manière non biaisée, la distribution spatiale et temporelle de l'abondance au sein des Hautes-Fagnes et de l'Eifel, en testant les effets des variables environnementales notamment la composition de l'habitat et la présence du loup sur la dynamique des populations. Ce territoire constitue un contexte intéressant, marqué à la fois par une forte hétérogénéité d'habitats forestiers et ouverts (figure 3), ainsi que par le retour récent du loup en Wallonie (SPW, 2025). Dans ce cadre, ce travail visait à analyser dans quelle mesure plusieurs variables environnementales pouvaient expliquer les variations observées dans les indices d'abondance du cerf, tout en tenant compte du fait que ces variations peuvent résulter à la fois de changements réels d'abondance et de modifications du taux de détection des individus (Pérez-Barbería et al., 2013). En effet, les conditions environnementales peuvent influencer non seulement la distribution des animaux, mais également leur probabilité d'être observés au cours des comptages, notamment via des modifications de leur activité, de leur utilisation de l'espace ou de leur visibilité. L'étude s'est également intéressée au rôle potentiel du loup, dont la présence est susceptible de modifier le comportement spatial des cervidés, leur perception du risque de prédation et, par conséquent, leur détectabilité ainsi que leur utilisation de l'espace (Jedrzejewski et al., 2000).

Afin de discuter des variations spatiales et temporelles observées chez le cerf entre 2015 et 2025, un tableau comparatif regroupant les cartes d'INA brut moyen, de probabilité de détection (p) et d'abondance prédite (λ) a été construit. Ce tableau constitue une synthèse des résultats issus du modèle N-mixture et illustre l'intérêt méthodologique central de cette approche : exploiter les données issues des comptages nocturnes répétés afin de modéliser explicitement la détectabilité et d'obtenir une estimation plus robuste de l'abondance.

L'objectif principal de cette représentation est de quantifier spatialement l'abondance du cerf à partir des comptages nocturnes tout en tenant compte des biais liés à l'observation. En effet, les indices nocturnes d'abondance bruts ne reflètent pas directement les variations réelles de population puisqu'ils combinent deux processus distincts : d'une part les changements réels d'effectifs et d'autre part les variations de détectabilité liées aux conditions d'observation ou aux modifications du comportement des animaux. Sans prise en compte explicite de cette détectabilité imparfaite, il devient difficile de distinguer une variation démographique réelle d'un simple changement de visibilité des individus.

La lecture conjointe des trois colonnes met en évidence des différences particulièrement instructives. Dans certaines zones ou certaines années, l'INA brut augmente alors que l'abondance corrigée reste stable, voire diminue légèrement. Cette situation suggère que l'augmentation observée résulte principalement d'une amélioration de la détection plutôt que d'une augmentation réelle du nombre de cerfs. À l'inverse, dans d'autres secteurs, l'INA brut diminue alors que l'abondance estimée varie peu après correction, partiellement les variations réelles de population, indiquant qu'une baisse de détectabilité peut être confondue partiellement une absence de variation significative de population.

Ces écarts illustrent directement l'intérêt du modèle N-mixture. Une interprétation basée uniquement sur les indices bruts pourrait conduire à des conclusions erronées concernant les dynamiques de population ou l'effet des variables environnementales étudiées. En dissociant explicitement le processus écologique du processus d'observation, cette approche permet une interprétation plus robuste des variations observées et constitue une base essentielle pour

comprendre les effets de l'habitat, des ressources alimentaires et de la présence du loup sur les populations de cerfs.

4.1 Habitat et ressource

Les résultats mettent en évidence une hiérarchie relativement nette des facteurs écologiques influençant l'abondance estimée du cerf. Le facteur apparaissant comme le plus déterminant est la disponibilité des milieux ouverts. Les secteurs caractérisés par une proportion plus importante de prairies et de fagnes présentent des abondances estimées plus élevées, ce qui suggère que l'accès à des ressources alimentaires herbacées de haute qualité joue un rôle majeur dans l'organisation spatiale des populations (Morellet et al., 2007). Cette tendance est cohérente avec le comportement des cervidés, qui sélectionnent préférentiellement des paysages en mosaïque associant milieux ouverts et couverts forestiers, les premiers étant principalement utilisés pour l'alimentation et les seconds jouant davantage un rôle de refuge (Acevedo et al., 2008).

Dans un second temps, la fructification du hêtre présente un effet positif significatif sur l'abondance estimée, bien que son importance reste modérée en pratique. À l'inverse, la fructification du chêne ne montre pas d'effet significatif, alors que les glands peuvent pourtant constituer une part importante du régime alimentaire du cerf lors des années de forte production (Barrere et al., 2020). Cette différence peut être liée au calendrier des observations : les relevés ayant été réalisés au printemps (avril-mai), une partie importante des glands produits à l'automne précédent a probablement déjà été consommée ou dégradée. Les fâines de hêtre présentent quant à elles une persistance plus longue dans la litière forestière (Jensen, 1985), ce qui pourrait expliquer leur influence encore perceptible dans les analyses.

Plus largement, ces résultats suggèrent que la fructification forestière agit principalement de manière indirecte sur les observations. Son effet semble davantage lié à des modifications des déplacements et de l'utilisation de l'espace par les cerfs qu'à une variation directe de leur abondance réelle (Morellet et al., 2007 ; Mysterud et al., 2001 ; Acevedo et al., 2008). Les ressources alimentaires influenceraient ainsi principalement la distribution spatiale des individus plutôt que l'abondance estimée par le modèle.

4.2 Loup

Le résultat le plus contre-intuitif concerne l'absence d'effet négatif net du loup sur l'abondance estimée du cerf. Contrairement à l'hypothèse initiale, la présence du prédateur n'est pas associée à une diminution locale de l'abondance. Au contraire, la variable « loup » présente un coefficient positif et significatif, indiquant que les zones occupées par le prédateur correspondent également aux secteurs où l'abondance estimée du cerf est plus élevée.

Ce résultat ne doit toutefois pas être interprété comme un effet positif du loup sur sa proie. Il traduit plus probablement une relation de cooccurrence spatiale : les loups s'installent préférentiellement dans les secteurs riches en proies. La disponibilité en ongulés constitue en effet un facteur déterminant dans l'établissement des territoires du loup (Mech & Boitani, 2003). Autrement dit, le loup semble davantage suivre la distribution des cerfs que provoquer directement une augmentation locale de leur abondance.

La diminution générale observée au cours de la période étudiée pourrait davantage être liée à la pression de chasse. L'analyse des prélèvements réalisés par les conseils cynégétiques met en évidence des niveaux de tir globalement élevés et soutenus, avec une augmentation dans certains

secteurs (annexes 30 à 32). Ces éléments suggèrent que la chasse pourrait constituer un facteur majeur expliquant la diminution des populations de cerfs, probablement davantage que la présence du loup. Cette variable reste cependant difficile à intégrer précisément dans le modèle, car les territoires de chasse présentent des superficies variables et les prélèvements disponibles ne sont pas géolocalisés (Milner et al., 2006).

Malgré l'absence d'effet démographique négatif clairement attribuable au loup, les résultats indiquent une modification importante de l'utilisation de l'espace par les cerfs. L'interaction entre la structure verticale du milieu et la présence du loup (MNH × loup) met en évidence un changement comportemental majeur. En absence de loup, les zones caractérisées par des peuplements de grande hauteur dominante, donc avec un MNH élevé, apparaissent attractives pour les cerfs, probablement en raison des ressources alimentaires et de la fructification qu'elles offrent. En présence du loup, cet attrait semble diminuer : les cerfs paraissent moins fréquenter ces habitats favorables sur le plan alimentaire et utiliser davantage des structures végétales plus basses, telles que les fourrés de régénération ou les jeunes plantations, susceptibles d'offrir un meilleur couvert.

Cette redistribution spatiale suggère l'existence d'un compromis entre alimentation et sécurité. Les cerfs pourraient réduire leur fréquentation des habitats les plus productifs afin de privilégier des milieux offrant une meilleure protection face au risque de prédation. Ce résultat s'inscrit dans le concept de *landscape of fear*, selon lequel les proies adaptent leur utilisation de l'habitat en fonction du risque perçu de prédation (Laundré et al., 2010 ; Gaynor et al., 2019). En Wallonie, Rouault (2025) a également montré que les biches équipées de colliers GPS évitent les zones présentant une forte probabilité de présence du loup depuis 2018, confirmant un effet non létal du prédateur. Le comportement du cerf élaphe peut également influencer les résultats des comptages INA à travers différentes réponses comportementales, telles qu'une modification de la sélection spatiale des habitats, une augmentation de la vigilance ou encore une adaptation des rythmes d'activité (Creel et al., 2005 ; Rouault, 2024). Plusieurs travaux ont montré que les cervidés ajustent leur sélection d'habitat en fonction du compromis entre l'accès aux ressources et le risque de prédation, notamment en modulant l'utilisation des milieux ouverts selon les périodes de la journée ou les saisons (Fattebert et al., 2019 ; Rouault, 2024).

Ces modifications de l'utilisation de l'espace peuvent avoir des implications forestières concrètes. Si les cerfs fréquentent davantage les jeunes peuplements et les structures forestières sensibles, les dégâts par broutement ou écorcement pourraient localement augmenter. Le taux d'écorcement sur arbres non protégés peut atteindre environ 4 % par an (Ligot et al., 2023), entraînant des pertes économiques importantes et une diminution du volume de bois exploitable. Cette problématique est d'autant plus préoccupante dans le contexte de la Haute Ardenne, où les ressources alimentaires sont relativement limitées (Ligot et al., 2013).

Les cartes de variation interannuelle de l'abondance appuient également l'hypothèse d'une redistribution spatiale. Elles montrent des alternances marquées entre années de diminution, notamment en 2019/2018 et 2022/2021, et années d'augmentation, notamment en 2018/2017 et 2023/2022. Elles mettent aussi en évidence une différenciation spatiale croissante entre secteurs après 2022. Ces fluctuations suggèrent davantage une modification de l'utilisation de l'espace qu'une diminution homogène des effectifs sur l'ensemble du territoire.

Par ailleurs, la variable année présente un effet négatif significatif sur l'abondance estimée (Estimate = -0,093 ; $p < 0,001$), indiquant une tendance générale à la diminution entre 2015 et 2025. Toutefois, cette tendance globale masque d'importantes variations spatiales. Celles-ci pourraient s'expliquer en partie par des déplacements et des réorganisations spatiales des cerfs

en réponse à la présence du loup, plutôt que par un déclin uniforme de la population. De telles redistributions spatiales en réponse au risque de prédation ont déjà été largement documentées chez les grands ongulés (Kauffman et al., 2007 ; Middleton et al., 2013).

4.3 Détection

Au-delà des modifications spatiales observées, les résultats montrent que la présence du loup influence également de manière significative la probabilité de détection du cerf. La variable « loup » présente un effet positif significatif sur la détectabilité, indiquant que les cerfs sont davantage observés dans les zones où le prédateur est présent. Ce résultat peut paraître contre-intuitif puisqu'on pourrait s'attendre à une diminution de la visibilité des animaux sous l'effet du risque de prédation. Toutefois, cette augmentation de la détection semble davantage traduire une modification du comportement qu'une augmentation réelle des effectifs. En effet, il a été montré que les cerfs ajustent leur comportement, notamment leur vigilance et leurs périodes d'activité, en fonction des variations spatio-temporelles du risque lié aux prédateurs (Proudman et al., 2020).

En présence du loup, les cerfs pourraient adopter différentes stratégies de réponse au risque, notamment une augmentation de leur activité, une modification de leurs déplacements ou une fréquentation plus importante des milieux ouverts offrant une meilleure visibilité. Ces ajustements comportementaux s'inscrivent dans le cadre du concept de *landscape of fear*, selon lequel les proies modifient leur comportement spatial et temporel afin de réduire leur exposition au risque de prédation ((Laundré et al., 2010 ; Gaynor et al., 2019). En conséquence, ces comportements peuvent rendre les individus plus facilement observables lors des comptages nocturnes.

Par ailleurs, la probabilité de détection varie également au cours de la saison. Les effets significatifs du jour julien (jday) et de son terme quadratique indiquent une variation non linéaire de la détectabilité, suggérant que les conditions deviennent progressivement plus favorables à l'observation au fil de la saison de suivi. Une amélioration des conditions météorologiques et une augmentation de l'activité des cerfs dans les milieux ouverts pourraient expliquer cette augmentation de la probabilité d'observation (Licoppe et al., 2010 ; Hebblewhite & Merrill, 2008).

En somme les variations observées dans les indices nocturnes d'abondance résultent d'un processus complexe combinant les changements réels d'abondance, les modifications de l'utilisation de l'espace et les variations de détectabilité. Le modèle N-mixture permet précisément de dissocier ces différentes composantes en estimant séparément la probabilité de détection et l'abondance réelle. Cette distinction apparaît essentielle dans le contexte du retour du loup, où les modifications comportementales peuvent fortement influencer les observations sans refléter nécessairement une variation réelle des effectifs.

Ainsi, une augmentation des indices bruts ne doit pas être interprétée automatiquement comme une augmentation de population. Dans certains cas, elle peut simplement traduire une augmentation de la détectabilité. Les indices nocturnes d'abondance restent donc pertinents pour le suivi temporel des populations, comme l'indique l'analyse de la tendance temporelle (Acevedo et al., 2007 ; Morellet et al., 2011), mais leur interprétation doit être réalisée avec prudence et accompagnée d'approches capables de corriger explicitement les biais liés à l'observation.

5. Recommandations

Les résultats obtenus dans cette étude permettent d'émettre et de soutenir plusieurs hypothèses quant aux réponses comportementales du cerf face aux variations environnementales et au retour du loup. Les fluctuations spatiales observées dans l'abondance pourraient en partie traduire des phénomènes de redistribution des individus dans le paysage plutôt qu'une variation réelle des effectifs. Dans cette perspective, une meilleure compréhension des déplacements et de l'utilisation de l'espace par les cerfs en prenant le déplacement du loup en même temps constituerait une piste de recherche particulièrement pertinente.

Une première approche consisterait à analyser plus finement les déplacements saisonniers et journaliers des hardes de cerfs. Les modifications de distribution observées dans les cartes d'abondance pourraient en effet être liées à des mouvements de groupes entre différents types d'habitats, notamment entre milieux forestiers et milieux ouverts. L'étude de la taille des hardes et de la structure des groupes pourrait également apporter des informations complémentaires, certaines hypothèses suggérant que les cervidés peuvent modifier la taille de leurs groupes en réponse au risque de prédation afin d'améliorer la détection collective des prédateurs.

Par ailleurs, l'intégration de données issues de suivis GPS représenterait une avancée majeure pour approfondir l'analyse des interactions entre cerfs et loups. Le suivi d'individus équipés de colliers GPS permettrait de quantifier précisément les déplacements des biches et d'identifier les modifications de sélection d'habitat en présence du prédateur. Dans le même temps, l'équipement d'un loup territorial avec un collier GPS offrirait la possibilité de comparer directement les déplacements du prédateur et de sa proie dans le paysage. Une telle approche permettrait notamment d'analyser les phénomènes d'évitement spatial, les distances de sécurité maintenues par les cervidés ou encore les modifications des rythmes d'activité en réponse à la présence du loup.

La combinaison de ces approches comportementales avec les suivis d'abondance existants pourrait ainsi permettre de mieux distinguer les variations réelles de population des phénomènes de redistribution spatiale des individus. À terme, ces informations seraient particulièrement utiles pour améliorer l'interprétation des indices nocturnes d'abondance et affiner les outils de suivi des populations de cervidés dans les paysages forestiers soumis au retour des grands prédateurs.

Une autre piste de recherche intéressante consisterait à analyser plus précisément l'impact relatif de la prédation naturelle et de la pression de chasse sur les populations de cervidés. Dans de nombreux systèmes européens, la chasse représente en effet une source majeure de mortalité pour les ongulés sauvages et constitue un facteur déterminant dans la régulation des populations. Comparer les effets de la chasse et ceux de la prédation par le loup pourrait ainsi permettre de mieux comprendre leurs rôles respectifs dans la dynamique des populations de cerfs.

Plusieurs travaux ont montré que les grands prédateurs ont tendance à sélectionner préférentiellement des individus affaiblis, malades ou appartenant à certaines classes d'âge plus vulnérables, contribuant ainsi à une forme de sélection naturelle au sein des populations de proies (Mech & Boitani, 2003). À l'inverse, la chasse peut cibler des individus en bonne condition physique ou appartenant à des classes d'âge spécifiques définies par les plans de tir. Une analyse conjointe de ces différentes sources de mortalité pourrait donc apporter un éclairage intéressant sur leur influence respective sur la structure des populations de cervidés, notamment en termes de classes d'âge, de condition physique ou de dynamique démographique.

Dans ce contexte, l'intégration de données de prélèvements cynégétiques, combinée aux informations issues du suivi des populations et aux données spatiales sur la présence du loup, pourrait permettre de mieux quantifier l'impact relatif de ces deux facteurs sur les populations de cerfs à l'échelle du territoire étudié.

6. Limites

Plusieurs limites méthodologiques doivent être prises en compte dans l'interprétation des résultats obtenus dans cette étude.

Une première limite concerne l'hypothèse de fermeture démographique associée aux modèles N-mixture. Ce type de modèle suppose que l'abondance des individus reste constante au sein d'une même période d'échantillonnage, entre les différentes répétitions des comptages. Dans le cas du cerf élaphe, espèce mobile et organisée en groupes sociaux pouvant parcourir des distances importantes, il est possible que certains individus entrent ou sortent de la zone échantillonnée entre les passages. De tels mouvements peuvent conduire à une violation partielle de cette hypothèse et influencer les estimations d'abondance ou de détectabilité.

Une seconde limite concerne la localisation des parcours INA utilisés pour collecter les observations. Ces transects ne sont généralement pas placés de manière aléatoire dans le paysage, mais sont sélectionnés par les gestionnaires en fonction de leur connaissance du territoire et des zones où la présence de cerfs est la plus probable. Cette approche permet d'optimiser l'efficacité des comptages, mais elle peut également introduire un biais spatial dans l'échantillonnage. Certaines zones du territoire, notamment celles où la présence de cerfs est jugée faible ou improbable, peuvent ainsi être sous-représentées dans les données collectées.

Dans un premier temps, l'objectif de la modélisation était d'estimer l'abondance du cerf sur l'ensemble de la zone d'étude en produisant des cartes continues de densité. Toutefois, l'application du modèle N-mixture à l'ensemble du territoire peut conduire à une extrapolation des relations entre les variables environnementales et l'abondance vers des pixels situés en dehors des zones réellement échantillonnées. Cela peut conduire à l'estimation de densités de cerfs dans des zones où aucune observation n'a été réalisée, produisant localement des valeurs peu réalistes. Afin de limiter ce phénomène, l'analyse finale a été restreinte aux pixels traversés par les transects et aux zones situées dans un buffer de 400 mètres autour de ceux-ci.

Enfin, une limite importante concerne les facteurs environnementaux influençant la détectabilité des cerfs lors des comptages nocturnes. Les conditions météorologiques, telles que le brouillard, la pluie ou le vent, peuvent fortement altérer la capacité d'observation, en réduisant la visibilité ou en modifiant le comportement des animaux. Ces effets sont souvent très localisés dans l'espace et variables dans le temps, ce qui les rend difficiles à quantifier et à intégrer précisément dans les modèles.

Pour finir, les indices nocturnes d'abondance constituent un outil largement utilisé pour le suivi des populations de cervidés, mais ils restent des indicateurs indirects de la taille réelle des populations. Les variations observées dans les comptages peuvent refléter à la fois des changements d'effectifs et des modifications comportementales influençant la détectabilité des animaux. Dans un contexte marqué par le retour du loup, il est possible que certains changements de distribution ou d'activité des cerfs modifient leur détectabilité lors des comptages, indépendamment d'une variation réelle de la population.

7. Conclusion

Ce travail visait à corriger les biais d'observation des indices nocturnes d'abondance (INA) du cerf en intégrant explicitement la probabilité de détection, et à évaluer comment les facteurs environnementaux et la présence du loup structurent l'abondance et l'observabilité des populations dans les Hautes-Fagnes et l'Eifel.

Le modèle N-mixture a permis de séparer deux processus distincts : l'abondance réelle et la détectabilité. Cette distinction s'est avérée cruciale, révélant que les variations observées résultent d'une combinaison de changements démographiques, redistributions spatiales et modifications comportementales.

Les résultats confirment le rôle central des milieux ouverts (prairies, fagnes) sur l'abondance du cerf, tandis que les peuplements forestiers fermés présentent des effets négatifs. L'interaction MNH $\times$ loup constitue le résultat majeur : en absence de loup, les forêts hautes sont associées à des abondances plus élevées ; en présence du loup, cette relation s'inverse, suggérant un ajustement spatial des cerfs face au risque de prédation (landscape of fear).

Contrairement à une hypothèse de régulation directe, le loup n'est pas associé à une diminution locale de l'abondance : les zones occupées par le prédateur correspondent à des secteurs riches en proies. En revanche, le loup influence significativement la détection, avec un effet positif suggérant que les cerfs sont davantage observables dans les zones de présence du prédateur, probablement dû à des modifications comportementales.

Une tendance générale à la diminution est observée entre 2015 et 2025, masquant d'importantes variations spatiales suggérant une redistribution plutôt qu'un déclin uniforme. La chasse constitue probablement un facteur majeur, potentiellement plus important que l'impact démographique direct du loup.

En conclusion, ce travail démontre l'intérêt capital d'exploiter pleinement la richesse des données INA répétées dans le cadre d'une modélisation N-mixture. En structurant les comptages nocturnes sous forme de détections répétées sur des sites fixes, cette approche permet de contrôler explicitement la détectabilité variable dans l'espace et dans le temps. Une dimension que l'analyse classique des INA bruts, qu'il s'agisse de moyennes ou de valeurs maximales, ne peut pas capturer. Si les tendances globales des effectifs sur la zone d'étude entre 2015 et 2025 restent relativement comparables entre les deux approches, l'approche N-mixture révèle des dynamiques spatiales et comportementales que l'INA brut masque entièrement.

Pour les gestionnaires, cela représente un apport décisif : là où un INA brut ne fournit qu'un indice relatif soumis à des biais de détection non quantifiés, le modèle N-mixture délivre une estimation corrigée de l'abondance, accompagnée d'une carte explicite de la détectabilité. Cette information permet de distinguer une baisse réelle des effectifs d'une simple modification de la visibilité des animaux — distinction essentielle dans un contexte de retour du loup où les comportements spatiaux des cerfs sont en pleine réorganisation. Ces résultats apportent ainsi une base méthodologique solide pour une gestion adaptative des populations de cerfs en Wallonie dans un écosystème en recolonisation.

8. Contribution personnelle de l'étudiant

Dans le cadre de ce travail de fin d'études, l'ensemble des étapes du projet a été réalisé de manière autonome, en collaboration étroite avec mes co-promoteurs, Monsieur Lhoest et Monsieur Fattebert.

L'encodage des observations de cerf ainsi que la préparation des données ont été entièrement effectués par mes soins. J'ai également réalisé l'ensemble des traitements spatiaux et construit les différentes variables utilisées dans les analyses.

La modélisation statistique ainsi que le développement du code sous RStudio ont été réalisés personnellement, en m'appuyant sur les acquis méthodologiques développés au cours de la formation, notamment en télédétection. L'intelligence artificielle a été utilisée ponctuellement comme outil d'assistance afin d'aider à résoudre certains problèmes techniques liés au codage et au débogage.

Pour la section *Matériel et Méthodes*, l'utilisation de l'intelligence artificielle s'est limitée à des améliorations rédactionnelles mineures visant à clarifier certaines formulations.

Les sections *Résultats* et *Discussion* ont été réalisées de manière autonome, tant pour l'analyse que pour l'interprétation scientifique des résultats. Aucun contenu analytique ou interprétatif n'a été généré par intelligence artificielle. Celle-ci a uniquement pu être mobilisée ponctuellement pour améliorer certaines tournures de phrases ou effectuer une vérification orthographique et linguistique du texte.

Enfin, l'intelligence artificielle a été utilisée de manière limitée lors de la rédaction de la conclusion, exclusivement afin de vérifier que les principaux éléments du travail étaient correctement synthétisés et que le texte conservait une cohérence globale.

9. Bibliographie

- Acevedo, P., Apollonio, M., Blanco-Aguilar, J.A., Bevilacqua, C., Brivio, F., Casaer, J., Ferroglio, E., Grignolio, S., Jansen, P., Illanas, S., Kavčič, K., Keuling, O., Palencia, P., Plis, K., Podgórski, T., Rowcliffe, M., Ruiz, C., Soriguer, R., Šprem, N., Smith, G., Scandura, M., Vada, R., Zanet, S., Vicente, J., 2021. A practical guidance on estimation of European wild ungulate population density. ENETWILD Consortium.
- Acevedo, P., Ruiz-Fons, F., Vicente, J., Reyes-García, A.R., Alzaga, V., Gortázar, C., 2008. Estimating red deer abundance in a wide range of management situations in Mediterranean habitats. *Journal of Zoology* 276, 37–47.
- Barrere, J., Boulanger, V., Collet, C., Walker, E., Siat, V., Henry, L., Saïd, S., 2020. How does oak mast seeding affect the feeding behavior of sympatric red and roe deer? *Basic and Applied Ecology* 47, 83–94. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.04.006>
- Bertouille, S., 2008. Dynamique des populations de cerf en Région wallonne. *Forêt Wallonne* 94.
- Bertouille, S. & Manet, B. (2017). Le constat de tir ou de mortalité : des informations de qualité pour une exploitation pertinente des résultats. *Forêt.Nature*, 144, 51–55.
- Bison, M., Loison, A. (dir.), 2022. Les ongulés sauvages de France métropolitaine : fonctions écologiques, services écosystémiques et contraintes. Rapport Efese. Commissariat général au développement durable (CGDD), Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires, Paris, 386 p.
- 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>
- Boitani, L., Linnell, J.D.C., 2015. Bringing large mammals back: Large carnivores in Europe, in: Pereira, H.M., Navarro, L.M. (Eds.), *Rewilding European Landscapes*. Springer International Publishing, Cham, pp. 67–84. https://doi.org/10.1007/978-3-319-12039-3_4
- Burbaitė, L., Csányi, S., 2010. Red deer population and harvest changes in Europe. *Acta Zoologica Lituanica* 20, 179–188. <https://doi.org/10.2478/v10043-010-0038-z>
- Carpio, A.J., Apollonio, M., Acevedo, P., 2021. Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review* 51, 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Carpentier, C.A.E., Heurich, M., Devineau, O., Gimenez, O., Linnell, J.D.C., 2026. Adaptive harvesting of two trophic levels stabilises predator–prey dynamics: Simulations with Eurasian lynx and European roe deer. *Wildlife Biology*, e01628. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01628>
- Candaele, Romain ; Ligot, Gauthier ; Licoppe, Alain ; Lievens, Julien ; Fichet, Violaine ; et. al. Interspecific Growth Reductions Caused by Wild Ungulates on Tree Seedlings and Their Implications for Temperate Quercus-Fagus Forests. In: *Forests*, Vol. 14, no.7, p. 1330 (2023) <http://hdl.handle.net/2078.1/276129> DOI : 10.3390/f14071330
- Ciucci, P., Artoni, L., Crispino, F., Tosoni, E., Boitani, L., 2018. Inter-pack, seasonal and annual variation in prey consumed by wolves in Pollino National Park, southern Italy. *European Journal of Wildlife Research* 64, 5. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1166-1>

- Coppes, J., Burghardt, F., Hagen, R., Suchant, R., Braunisch, V., 2017. Human recreation affects spatio-temporal habitat use patterns in red deer (*Cervus elaphus*). PLOS ONE 12, e0175134. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175134>
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35, 113–147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>
- Creel, S., Christianson, D., 2008. Relationships between direct predation and risk effects. Trends in Ecology & Evolution 23, 194–201.
- Creel, S., Winnie, J.A., Maxwell, B., Hamlin, K., Creel, M., 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. Ecology 86, 3387–3397.
- Daburon, H., 1963. Les dégâts de cerf et de chevreuil en forêt. Revue forestière française 11, 860–874.
- Delbeauve, A., 2025. Impact of the wolf (*Canis lupus*) presence on the density and behavior of red deer (*Cervus elaphus*): a camera trap and acoustic sensor approach. Travail de fin d'études, Master Bioingénieur en Gestion des Forêts et des Espaces Naturels, Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech.
- Della Libera, F., Lievens, J., 2017. Le DEMNA ne compte pas que les cervidés ! Chasse Nature, mai 2017, pp. 43–44.
- European Commission, 2023. Distribution of the grey wolf (*Canis lupus*) in Europe – Mapping 2017–2022/23.
- Fattebert, J., Morelle, K., Jurkiewicz, J., Ukalska, J., Borkowski, J., 2019. Safety first: seasonal and diel habitat selection patterns by red deer in a contrasted landscape. Journal of Zoology 308, 111–120. <https://doi.org/10.1111/jzo.12657>
- Faure, C. et al., 2011. Suivi des populations de cervidés : apports et limites des indices d'abondance. Faune Sauvage 292.
- Fiske, I., & Chandler, R. (2011). *unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance*. Journal of Statistical Software, 43(10), 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- Garel, M., Bonenfant, C., Hamann, J.-L., Klein, F., Gaillard, J.-M., 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer *Cervus elaphus* populations? Wildlife Biology 16, 77–84. <https://doi.org/10.2981/09-022>
- 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, 355–368.
- Halford, M., 2005. Étude des facteurs écologiques de l'habitat du cerf (*Cervus elaphus* L.) dans les sites LIFE du massif forestier de Saint-Hubert. Mémoire de Diplôme d'Études Approfondies, Université de Liège.
- Hamann, J.-L., Bonenfant, C., Michallet, J., Holveck, H., Klein, F., Garel, M., 2011. L'indice nocturne : un indicateur des variations d'abondance des populations de cerfs. Faune Sauvage 292.

- Hardalau, D., Codrean, C., Iordache, D., Fedorca, M., Ionescu, O., 2024. The expanding thread of ungulate browsing — a review of forest ecosystem effects and management approaches in Europe. *Forests* 15, 1311. <https://doi.org/10.3390/f15081311>
- Hebblewhite, M., Merrill, E., 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45, 834–844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x>
- Herman, R., 1991. Observation sur le comportement social chez le cerf (*Cervus elaphus* L.) en été. *Cahiers d'Ethologie*, 11(3), 379–388.
- Herrin, T., Fichet, V., Licoppe, A., Arne, S., 2024. Dynamique des trois meutes de loups installées en Wallonie. SPW-DEMNA.
- Imperio, S., Ferrante, M., Grignetti, A., Santini, G., Focardi, S., 2010. Investigating population dynamics in ungulates: do hunting statistics make up a good index of population abundance? *Wildlife Biology* 16, 205–214. <https://doi.org/10.2981/08-051>
- Institut Royal Météorologique de Belgique (IRM), n.d. Statistiques climatiques des communes belges : Jalhay. URL <https://www.meteo.be> (consulté le 11/02/2026).
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Zub, K., Musiani, M., 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 81, 197–212.
- Jensen, T.S., 1985. Seed–seed predator interactions of European beech (*Fagus sylvatica*) and oak (*Quercus* spp.). *Oecologia* 66, 169–176.
- Kauffman, M.J., Varley, N., Smith, D., Stahler, D., MacNulty, D., Boyce, M., 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator–prey system. *Ecology Letters* 10, 690–700.
- Keever, A.C., McGowan, C.P., Ditchkoff, S.S., Acker, P.K., Grand, J.B., Newbolt, C.H., 2017. Efficacy of N-mixture models for surveying and monitoring white-tailed deer populations. *Mammal Research* 62, 413–422. <https://doi.org/10.1007/s13364-017-0319-z>
- Kidwai, Z., Jimenez, J., Louw, C.J., Nel, H.P., Marshal, J.P., 2019. Using N-mixture models to estimate abundance and temporal trends of black rhinoceros (*Diceros bicornis* L.) populations from aerial counts. *Global Ecology and Conservation* 19, e00687.
- 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, 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>
- Kuijper, D.P.J., Diserens, T.A., Say-Sallaz, E., Kasper, K., Szafrńska, P.A., Szewczyk, M., Stępiak, K.M., Churski, M., 2024. Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. *Journal of Applied Ecology* 61, 906–921. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14602>
- Kuijper, D.P.J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., Cromsigt, J.P.G.M., 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 20161625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1625>

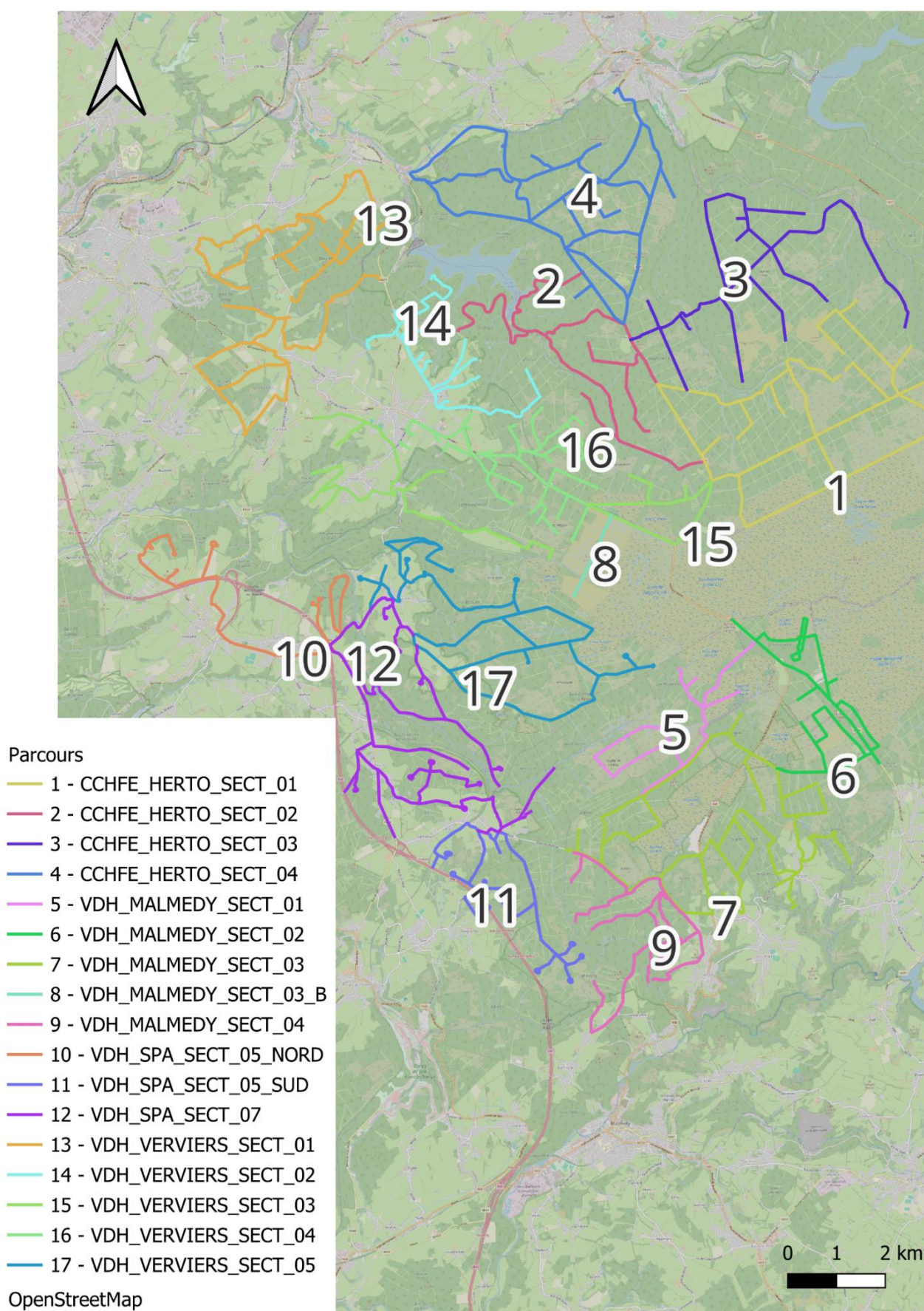
- Laundré, J.W., Hernández, L., Ripple, W.J., 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecology Journal* 3, 1–7. <https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>
- Lenoir, L., 2023-2024. Impacts de la présence du loup (*Canis lupus*) sur les populations de ses espèces proies dans les Hautes Fagnes. Travail de fin d'études, Master Bioingénieur en Gestion des Forêts et des Espaces Naturels, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège. URI: <http://hdl.handle.net/2268.2/21628>
- Licoppe, A., 2006. The diurnal habitat used by red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Haute Ardenne. *European Journal of Wildlife Research* 52, 164–170. <https://doi.org/10.1007/s10344-006-0027-5>
- Licoppe, A., 2025. Gestion de la faune tempérée. Cours magistral, Belgique.
- Licoppe, A., Herman, R., 2012. Observation et suivi d'une population de cerfs en Hertogenwald. Hautes Fagnes.
- Licoppe, A., Lievens, J., 2010. Utilisation de la plaine agricole par le cerf élaphe et effets sur les résultats de comptages aux phares : cas des prairies de la Vesdre en Hertogenwald. Inédit.
- Licoppe, A., Lievens, J., Verheyden, H., 2005. Mesure par télémétrie de l'impact du dérangement humain sur le cerf (*Cervus elaphus* L.) en parcours libre. URL: <https://www.wildlifeandman.be> (consulté le 25/03/2026).
- Licoppe, A., Malengreaux, C., 2012. Vers une généralisation de l'indice nocturne pour le suivi du cerf : aspects pratiques, premiers résultats et implications pour l'élaboration des plans de tir. *Forêt Wallonne* 117, 27–37.
- Licoppe, A., Malengreaux, C., Duran, V., Bertouille, S., 2018. Le plan de tir « cerf » en Wallonie. *Forêt.Nature* 146, 42–48.
- Licoppe, A., Malengreaux, C., Duran, V., Bertouille, S., n.d. Le plan de tir « cerf » en Wallonie. Inédit.
- Ligot, G., Gheysen, T., Arne, D., Perin, J., Candaele, R., Licoppe, A., Claessens, H., Lejeune, P., 2023. Quel est le coût des dégâts d'écorcement dans les plantations d'épicéa ? *Forêt.Nature*.
- Ligot, G., Lehaire, F., Gheysen, T., Licoppe, A., Lejeune, P., 2013. Analyse spatio-temporelle des dégâts d'écorcement dans les plantations résineuses en Région wallonne. *Forêt Wallonne*.
- Link, W.A., Schofield, M.R., Barker, R.J., Sauer, J.R., 2018. On the robustness of N-mixture models. *Ecology* 99, 1647–1653.
- Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), 2003. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, 448 p.
- Middleton, A.D., Kauffman, M.J., McWhirter, D., Cook, J., Cook, R., Nelson, A., Jimenez, M., Klaver, R., 2013. Animal migration amid shifting patterns of phenology and predation. *Science* 339, 1207–1210.
- Milner, J.M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., Stenseth, N.Chr., 2006. Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology* 43, 721–734. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01183.x>

- Mols, B., 2024. Landscapes of fear in anthropogenic environments: how landscapes of fear created by humans and wolves affect deer behavior and structure ecosystems. Doctoral thesis, University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.999187051>
- Mols, B., Cromsigt, J.P.G.M., Kuijper, D.P.J., Smit, C., 2024. Wolves and humans create a landscape of fear for deer in a human-dominated landscape, in: *Landscapes of Fear in Anthropogenic Environments*, p. 123.
- Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A.J.M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., Maillard, D., 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44, 634–643.
- Mormal, P., Tricot, C., 2004. Aperçu climatique des Hautes-Fagnes. Institut Royal Météorologique de Belgique.
- Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C., Langvatn, R., 2001. Effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer. *Proceedings of the Royal Society B* 268, 911–919.
- Palmer, M.S., Gaynor, K.M., Abraham, J.O., Pringle, R.M., 2023. The role of humans in dynamic landscapes of fear. *Trends in Ecology & Evolution* 38, 217–218.
- Pérez-Barbería, F.J., Hooper, R.J., Gordon, I.J., 2013. Long-term density-dependent changes in habitat selection in red deer (*Cervus elaphus*). *Oecologia* 173, 837–847. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2686-8>
- Pettersson, H.L., Von Essen, E., 2025. Now what? The conundrum of successful recovery of wolves and other species for European conservation. *Conservation Letters* 18, e13143.
- Pierce, B.M., Bleich, V.C., Monteith, K.L., Bowyer, R.T., 2012. Top-down versus bottom-up forcing: evidence from mountain lions and mule deer. *Journal of Mammalogy* 93, 977–988. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-014.1>
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Simons, T. R., Farnsworth, G. L., Bailey, L. L., & Sauer, J. R. (2002). *Large scale wildlife monitoring studies: Statistical methods for design and analysis*. *Environmetrics*, 13(2), 105–119. <https://doi.org/10.1002/env.514>
- Proudman, N.J., Churski, M., Bubnicki, J.W., Nilsson, J.-Å., Kuijper, D.P.J., 2020. Red deer allocate vigilance differently in response to spatio-temporal patterns of risk from human hunters and wolves. *Wildlife Research* 48, 163–174. <https://doi.org/10.1071/WR20059>
- Reimoser, F., Putman, R., 2011. Impacts of wild ungulates on vegetation: costs and benefits, in: Putman, R., Apollonio, M., Andersen, R. (Eds.), *Ungulate Management in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 144–191. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974137.007>
- Rocquencourt, A., Denis, M., Boscardin, Y., 2007. Le suivi des populations de cerfs par indice nocturne : retour d'expériences sur sa mise en œuvre en forêts de plaine. *Rendez-vous techniques de l'ONF* 16.
- Rouault, L., 2025. Retour du loup (*Canis lupus*) en Belgique : caractérisation du paysage de la peur dans la zone de présence permanente. Mémoire de Master en Biologie des organismes et écologie, Université de Liège
- Royle, J. A. (2004). *N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts*. *Biometrics*, 60(1), 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>

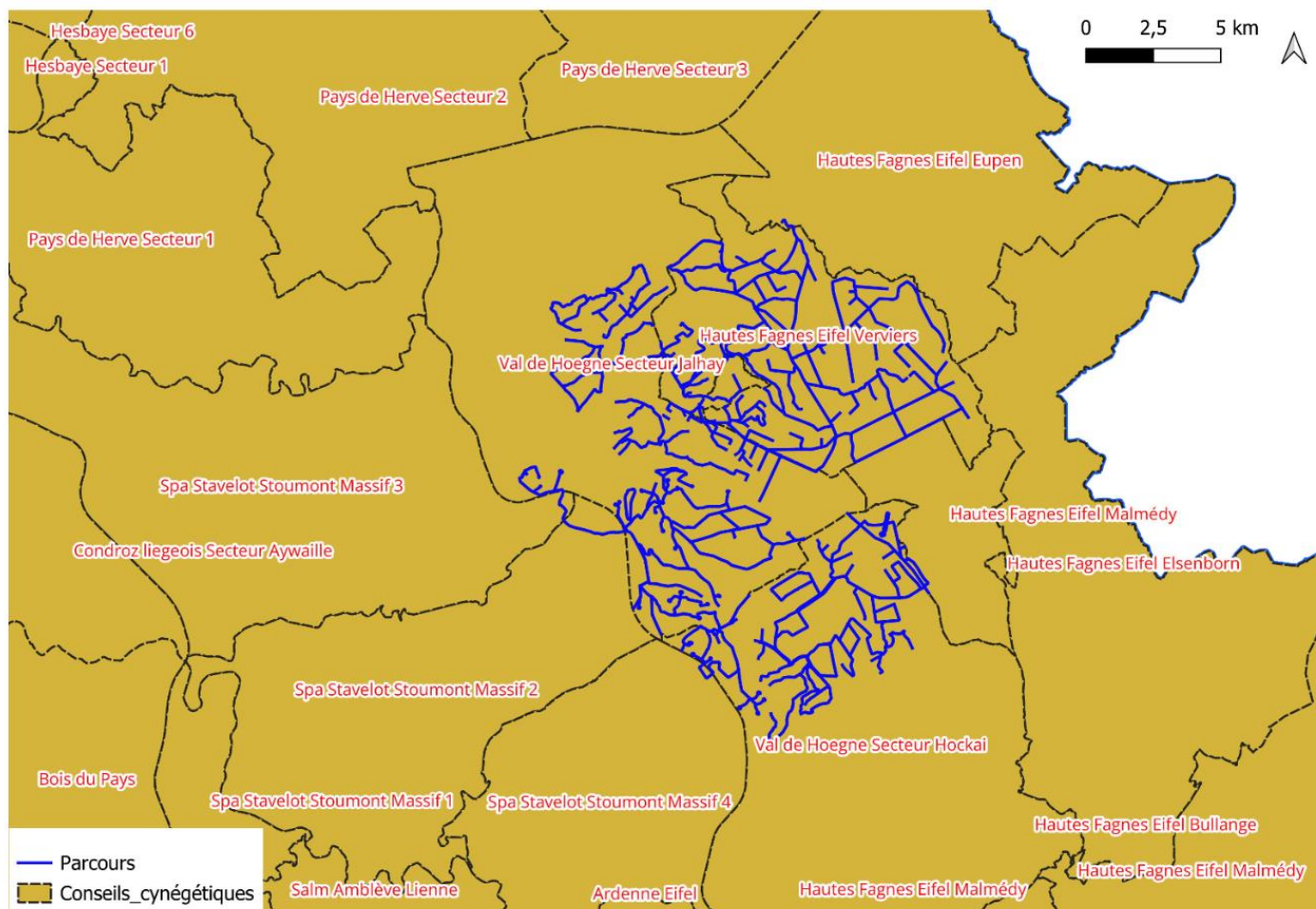
- Schmidt, K., Kuijper, D.P.J., 2015. A « death trap » in the landscape of fear. *Mammal Research* 60, 275–284. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0229-x>
- Schockert, V., Fichet, V., Licoppe, A., 2020. Plan d'action pour une cohabitation équilibrée entre l'homme et le loup en Wallonie. SPW-ARNE.
- Service public de Wallonie (SPW), 2016. Carte des principaux types de sols de Wallonie à 1/250 000. URL <https://geodata.wallonie.be/id/64bbc088-367c-485c-bd7c-d2d08baedf9d> (consulté le 28/01/2026).
- Service public de Wallonie (SPW), n.d.-a. Évolution des populations d'ongulés sauvages. État de l'environnement wallon. URL https://etat.environnement.wallonie.be/contents/indicatorsheets/FFH_10.html (consulté le 03/02/2026).
- Service public de Wallonie (SPW), 2025. Le retour du loup en Wallonie : état de la situation. URL <https://www.wallonie.be/fr/actualites/le-retour-du-loup-en-wallonie-etat-de-la-situation> (consulté le 27/12/2025).
- Service public de Wallonie (SPW), n.d.-c. Le retour du loup en Wallonie : un couple de loups en forêt d'Anlier. URL <https://spw.wallonie.be/actualites/le-retour-du-loup-en-wallonie-un-couple-de-loups-en-foret-danlier> (consulté le 13/02/2026).
- Service public de Wallonie (SPW), n.d.-d. Territoires, meutes et loups installés. La biodiversité en Wallonie. URL <https://biodiversite.wallonie.be/home/evaluation-biologique/monitoring-des-especes/mammiferes/loup/meutes-et-loups-installes.html> (consulté le 05/04/2026).
- Theuerkauf, J., Rouys, S., 2008. Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieża Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 256, 1325–1332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.030>
- Van Beeck Calkoen, S.T.S., Kuijper, D.P.J., Apollonio, M., Blondel, L., Dormann, C.F., Storch, I., Heurich, M., 2023. Numerical top-down effects on red deer (*Cervus elaphus*) are mainly shaped by humans rather than large carnivores across Europe. *Journal of Applied Ecology* 60, 2625–2635. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14526>
- Van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M., Myrsterud, A., 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology* 79, 910–922. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01701.x>

10. Annexe

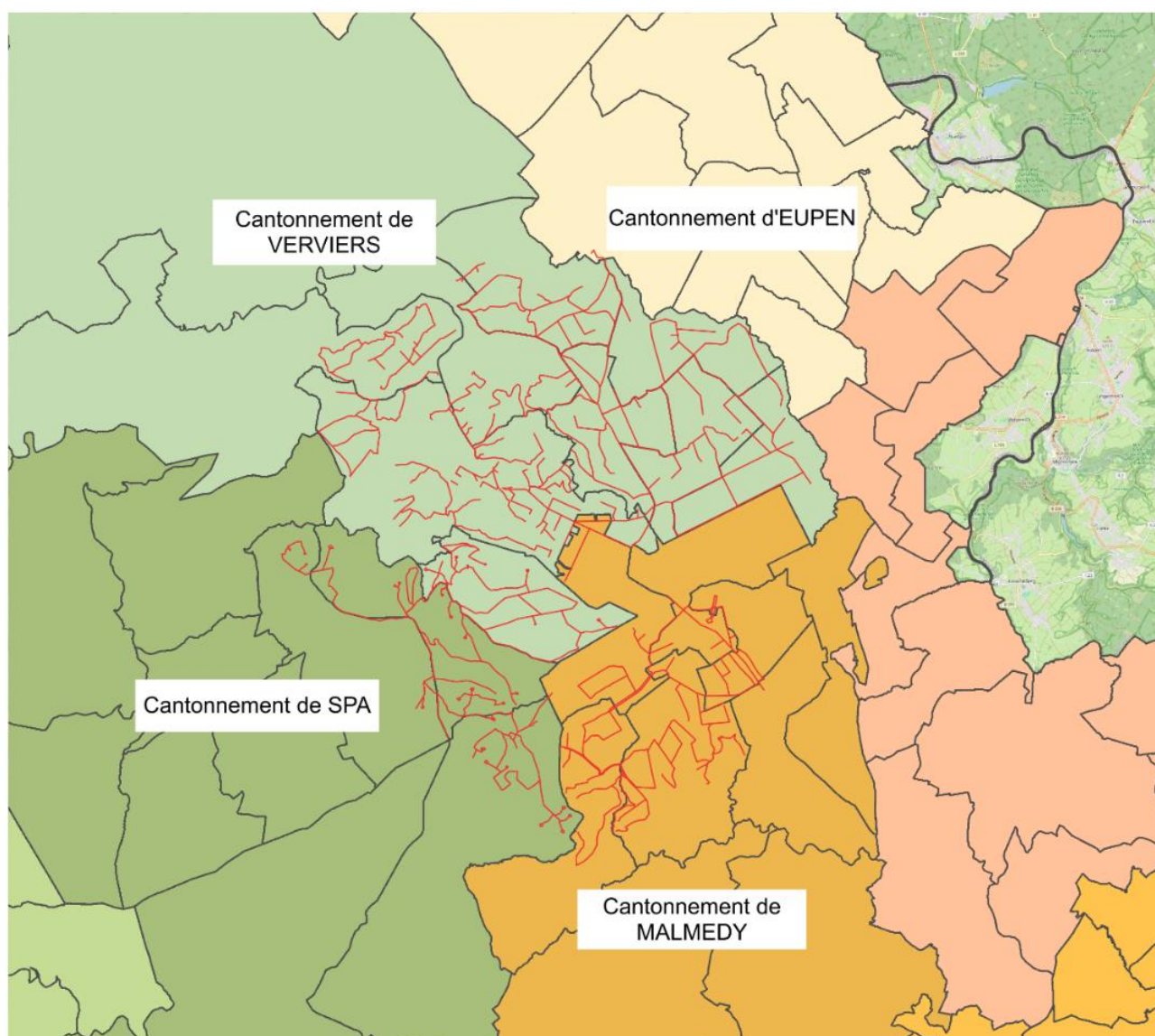
Annexe 1 : Carte représentant les parcours au sein de la zone d'étude



Annexe 2 : Carte représentant les parcours de la zone d'étude au sein de chaque conseil cynégétique.



Annexe 3 : Carte représentant les parcours sur les différents cantonnements du département nature et forêt au sein de la zone d'étude.



Annexe 4 : Tableau Dynamique spatio-temporelle des populations de loups en Wallonie, exprimée en nombre d'individus estimés et en surface des territoires (ZPP), pour les périodes A (novembre à avril) et B (mai à octobre) entre 2017 et 2026.

ZPP					
Périodes	Territoire	n loup A	Surface A (ha)	n loup B	Surface B (ha)
2017-2018	NHF	0	0	1	43000
2018-2019	NHF	1	43000	1	43000
2019-2020	NHF	1	43000	1	43000
2020-2021	NHF	2	43000	7	43000
	NE	0	0	1	14905
2021-2022	NHF	7	43000	10	28166
	NE	1	14905	2	14905
	SHF	0	0	1	14864
2022-2023	NHF	9	28166	11	28166
	NE	2	14905	8	14905
	SHF	2	17731	6	17731
2023-2024	NHF	10	28166	6	28166
	NE	8	14905	13	14905
	SHF	5	17731	9	17731
2024-2025	NHF	3	19487	3	19487
	NE	10	14905	15	14905
	SHF	8	18481	12	18481
	RE	2	10675	6	10675
	Anlier	0	0	2	24458
2025-2026	NHF				
	NE				
	SHF				
	RE				
	Anlier	2	24458		
	StH	2	25700		

Modèle n° 1

Hypothèse écologique :

L'abondance du cerf est influencée par l'ensemble des variables environnementales (habitat, climat, fructification) ainsi que par la présence du loup.

Détection

$$p \sim \text{passage} + jday + jday^2 + \text{loup} + \text{prairie} + \text{fagnes}$$

Abondance

$$\begin{aligned} \lambda \sim & \text{prairie} + \text{loup} + \text{MNH} + \text{chêne} + \text{hêtre} + \text{résineux} + \text{fagnes} + \text{climat} \\ & + \text{fructification}_{\text{chêne}}(t-1) + \text{fructification}_{\text{hêtre}}(t-1) + \text{année} \\ & + (\text{prairie} \times \text{loup}) \end{aligned}$$

Modèle n°2

Hypothèse écologique : l'abondance du cerf est expliquée par les principales variables d'habitat, de climat et de dynamique annuelle, sans interaction entre la structure forestière et la présence du loup.

Détection

$$p \sim \text{passage} + jday + jday^2 + \text{loup} + \text{prairie} + \text{fagnes}$$

Abondance

$$\begin{aligned} \lambda \sim & \text{prairie} + \text{loup} + \text{MNH} + \text{chêne} + \text{hêtre} + \text{résineux} + \text{fagnes} + \text{climat} \\ & + \text{fructification}_{\text{hêtre}}(t-1) + \text{année} \end{aligned}$$

Modèle n°4

Hypothèse écologique :

L'abondance du cerf est influencée par la structure forestière, la composition en essences (chêne et hêtre), les conditions climatiques, la fructification des essences dominantes et la présence du loup. Une interaction prairie $\times$ loup est intégrée afin de tester si l'utilisation des milieux ouverts varie en fonction du contexte de prédation.

Détection

$$p \sim \text{passage} + jday + jday^2 + \text{loup} + \text{prairie} + \text{fagnes}$$

Abondance

$$\begin{aligned} \lambda \sim & (\text{prairie} \times \text{loup}) + \text{MNH} + \text{chêne} + \text{hêtre} + \text{résineux} + \text{fagnes} + \text{climat} \\ & + \text{fructification}_{\text{chêne}}(t-1) + \text{fructification}_{\text{hêtre}}(t-1) + \text{année} \end{aligned}$$

Variable	Estimate	SE	z	p-value
Intercept	1.10407	0.061388	17.985	2.55E-72
prairie	0.83099	0.045462	18.279	1.22E-74
loup	0.03236	0.006187	5.23	1.69E-07
MNH	0.29589	0.008292	35.681	7.69E-279
chêne	-6.39282	0.416435	-15.351	3.47E-53
hêtre	-4.48334	0.333443	-13.446	3.27E-41
résineux	-3.45449	0.132208	-26.129	1.70E-150
fagnes	4.28367	1.986545	2.156	3.11E-02
climat	-0.00216	0.000186	-11.634	2.78E-31
fructification_chene_t-1	0.11562	0.146142	0.791	4.29E-01
fructification_hetre_t-1	0.41862	0.1451	2.885	3.91E-03
annee	-0.09794	0.017955	-5.454	4.91E-08
prairie × loup	0.00927	0.007067	1.311	1.90E-01

Variable	Estimate	SE	z	p-value
Intercept	-0.0373	0.05191	-0.718	4.73E-01
passage	-0.569	0.01381	41.205	<0.001
jday	0.5233	0.01554	33.674	1.41E-248
jday ²	0.0518	0.01156	4.484	7.31E-06
loup	0.0416	0.00594	7.007	2.44E-12
prairie	-0.1236	0.05023	-2.461	1.39E-02
fagnes	-5.3703	2.06454	-2.601	9.29E-03

Annexe 8 : Effets des covariables environnementales sur l'abondance estimée du cerf (λ) du modèle m°2.

Variable	Estimate	SE	z	p-value
Intercept	1.12513	0.056762	19.82	1.93E-87
prairie	0.84546	0.042344	19.97	1.08E-88
loup	0.03425	0.005862	5.84	5.11E-09
MNH	0.29623	0.008021	36.93	1.39E-298
chêne	-6.13433	0.27078	-22.65	1.27E-113
hêtre	-4.61251	0.331571	-13.91	5.43E-44
résineux	-3.45125	0.124729	-27.67	1.60E-168
fagnes	3.34305	1.090696	3.07	2.18E-03
climat	-0.00226	0.000177	-12.76	2.87E-37
fructification_hetre_t-1	0.4603	0.142964	3.22	1.28E-03
annee	-0.09224	0.016964	-5.44	5.41E-08

Annexe 9 : Effets des covariables d'observation sur la probabilité de détection du cerf (p) du modèle n°2.

Variable	Estimate	SE	z	p-value
Intercept	-0.0383	0.05135	-0.746	4.56E-01
passage	-0.5705	0.0137	-41.652	<0.001
jday	0.5253	0.01545	34.005	1.89E-253
jday ²	0.0516	0.01156	4.467	7.92E-06
loup	0.0412	0.00588	6.997	2.62E-12
prairie	-0.1282	0.04996	-2.567	1.03E-02
fagnes	-4.3826	1.15327	-3.8	1.45E-04

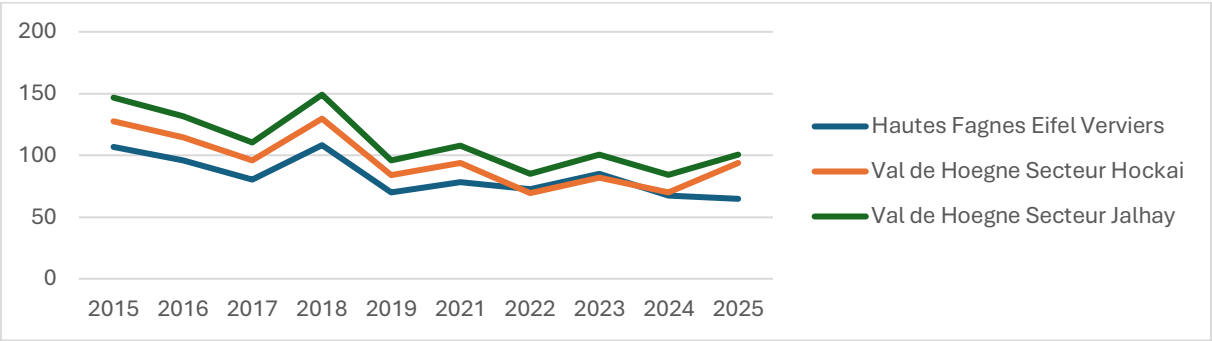
Annexe 10 : Effets des covariables environnementales sur l'abondance estimée du cerf (λ) du modèle n°4.

Variable	Estimate	SE	z	p-value
Intercept	1.10407	0.061388	17.985	2.55E-72
prairie	0.83099	0.045462	18.279	1.22E-74
loup	0.03236	0.006187	5.23	1.69E-07
MNH	0.29589	0.008292	35.681	7.69E-279
chêne	-6.39282	0.416435	-15.351	3.47E-53
hêtre	-4.48334	0.333443	-13.446	3.27E-41
résineux	-3.45449	0.132208	-26.129	1.70E-150
fagnes	4.28367	1.986545	2.156	3.11E-02
climat	-0.00216	0.000186	-11.634	2.78E-31
fructification_chene_t-1	0.11562	0.146142	0.791	4.29E-01
fructification_hetre_t-1	0.41862	0.1451	2.885	3.91E-03
annee	-0.09794	0.017955	-5.454	4.91E-08

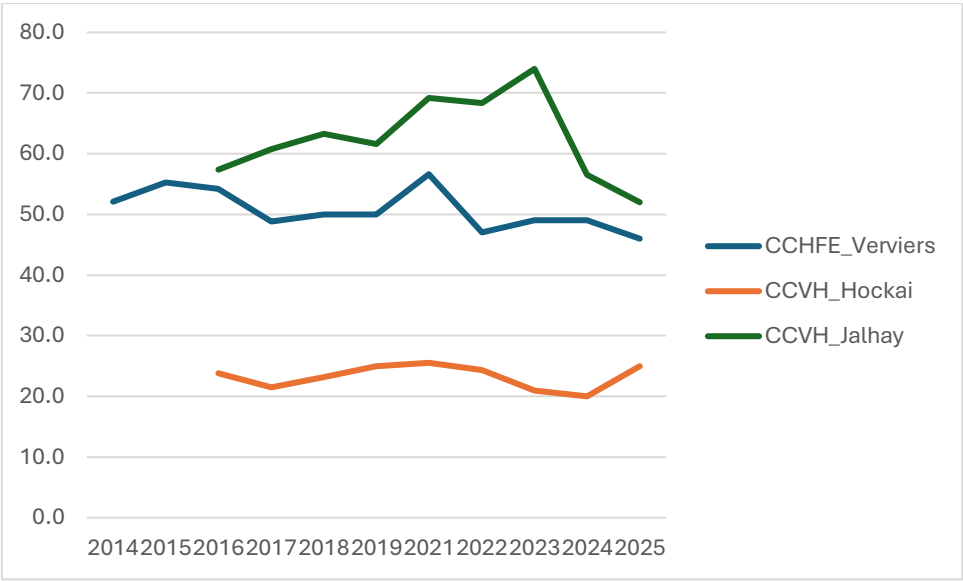
Annexe 11 : Effets des covariables d'observation sur la probabilité de détection du cerf (p) du modèle n°4.

Variable	Estimate	SE	z	p-value
Intercept	-0.0373	0.05191	-0.718	4.73E-01
passage	-0.569	0.01381	-41.205	<0.001
jday	0.5233	0.01554	33.674	1.41E-248
jday ²	0.0518	0.01156	4.484	7.31E-06
loup	0.0416	0.00594	7.007	2.44E-12
prairie	-0.1236	0.05023	-2.461	1.39E-02
fagnes	-5.3703	2.06454	-2.601	9.29E-03

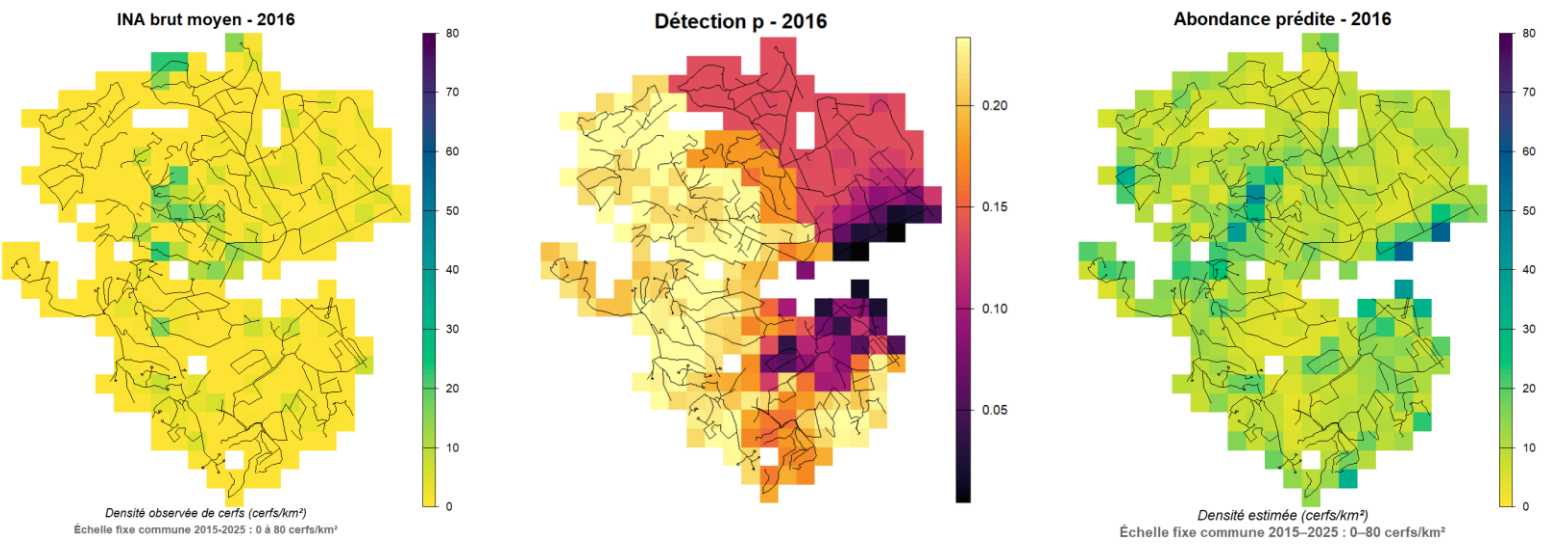
Annexe 12 : Évolution annuelle de l'abondance estimée de cerfs par le modèle N-mixture par conseil cynégétique.



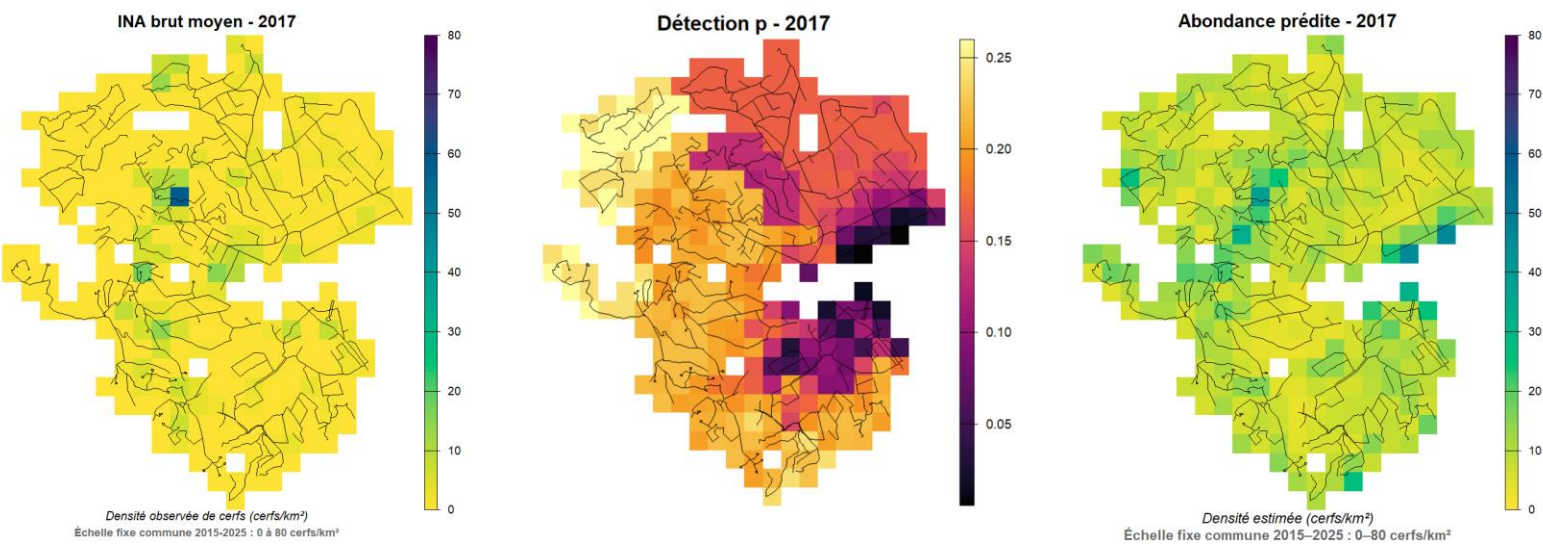
Annexe 13 : Évolution annuelle de l'abondance estimés par le DEMNA.



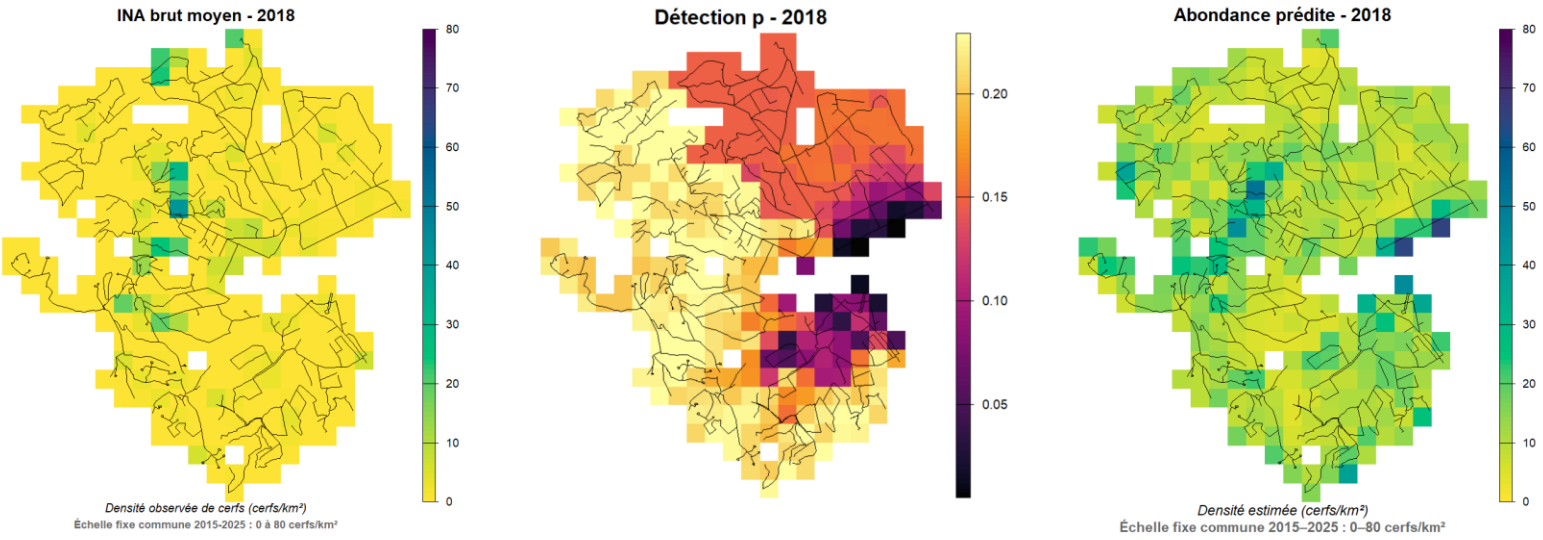
Annexe 14 : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2016. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



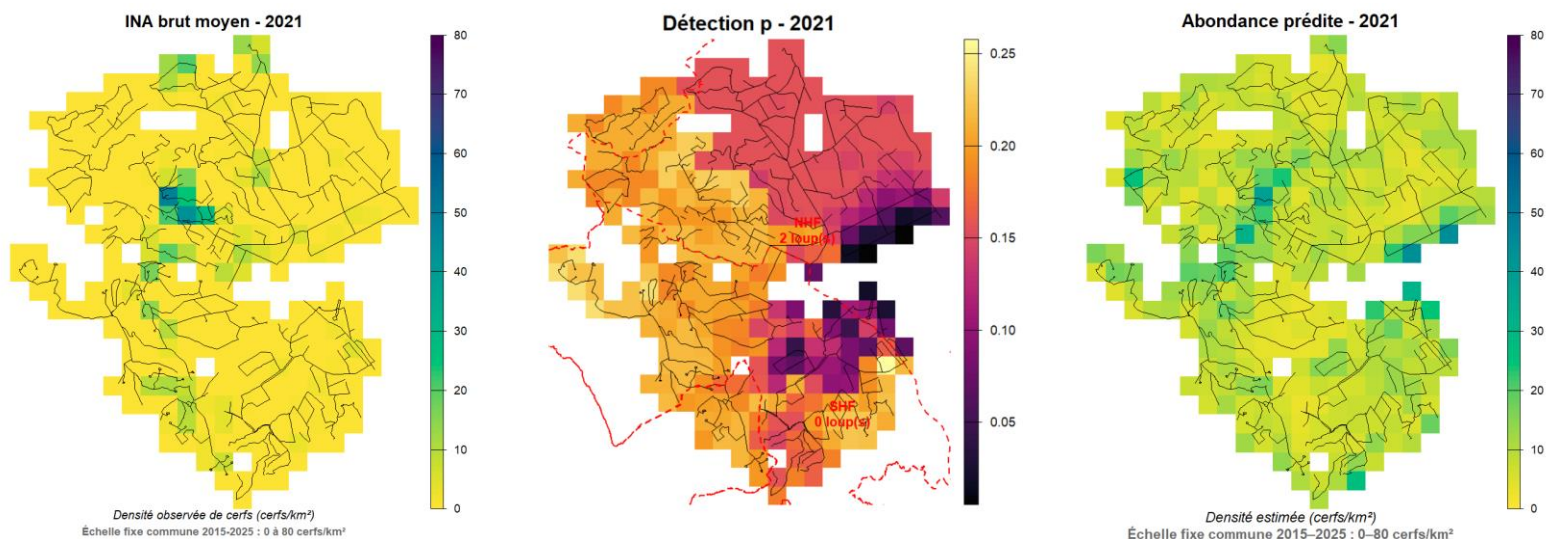
Annexe 15 : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2017. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



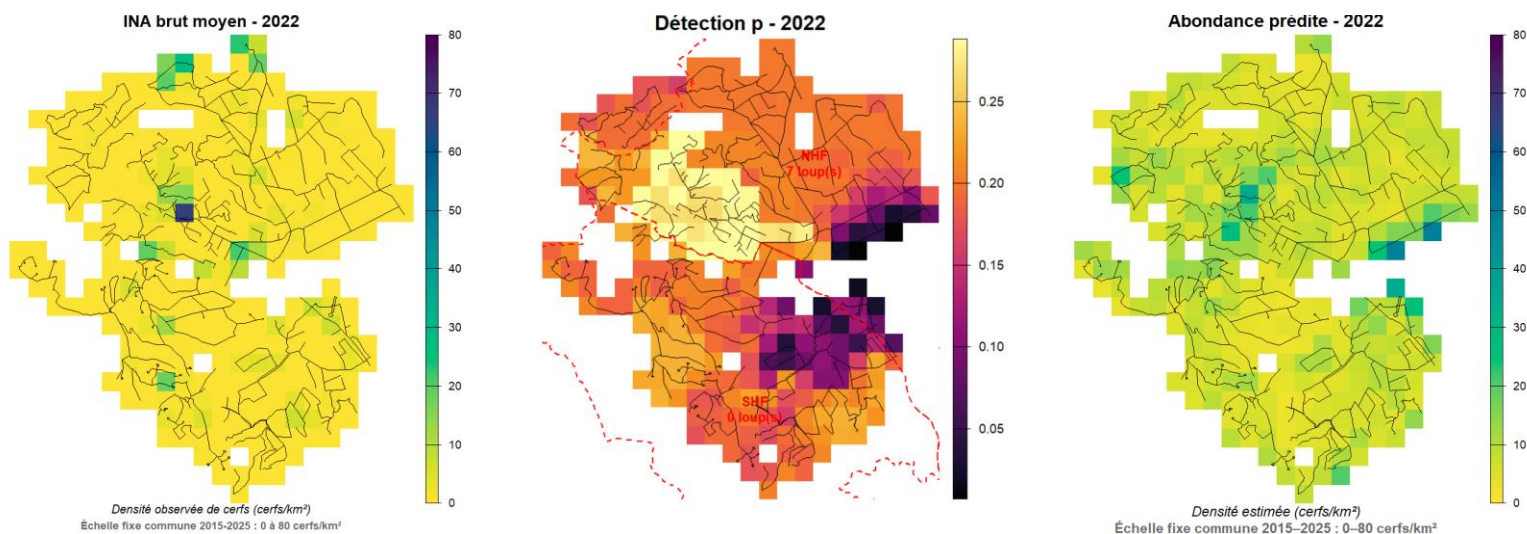
Annexe 16 : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2018. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



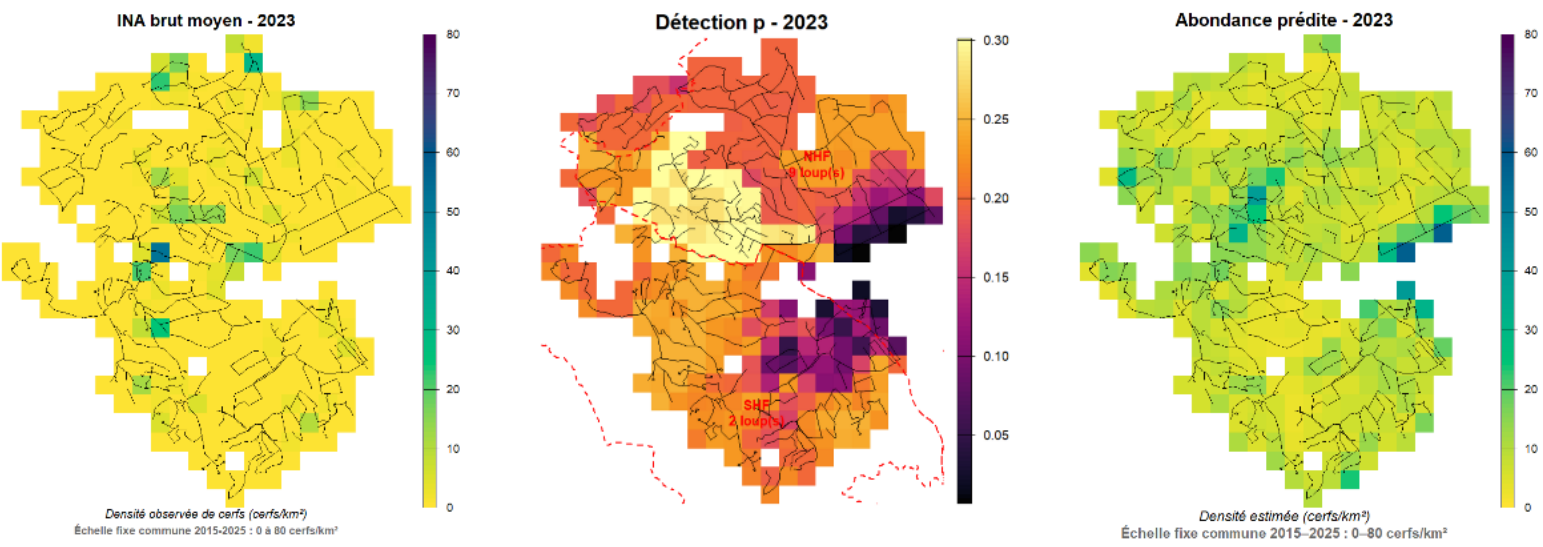
Annexe 17 : : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2021. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



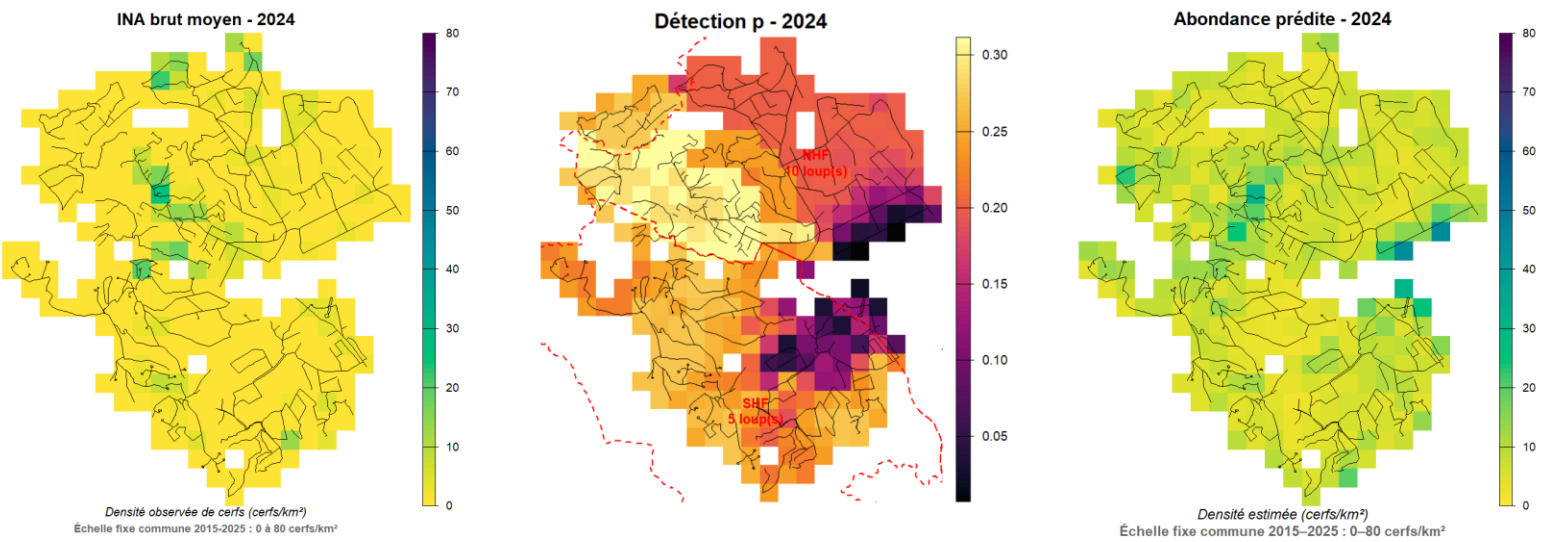
Annexe 18 : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2022. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



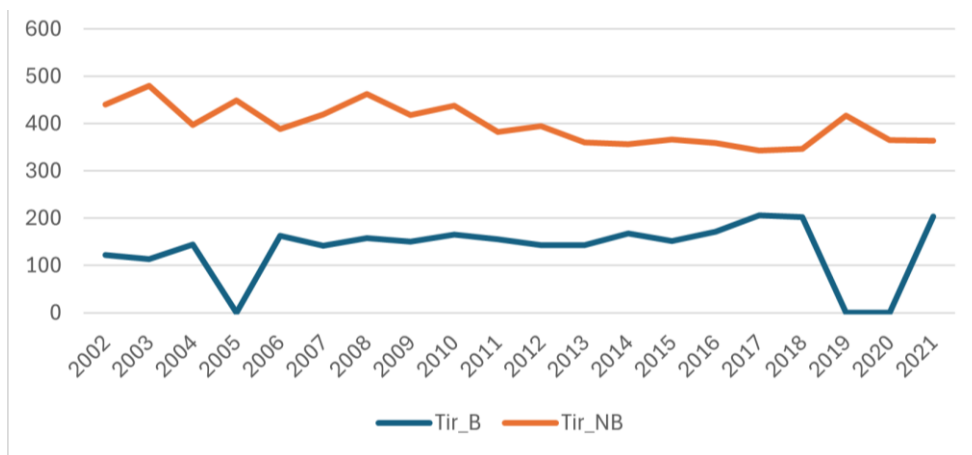
Annexe 19 : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2023. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



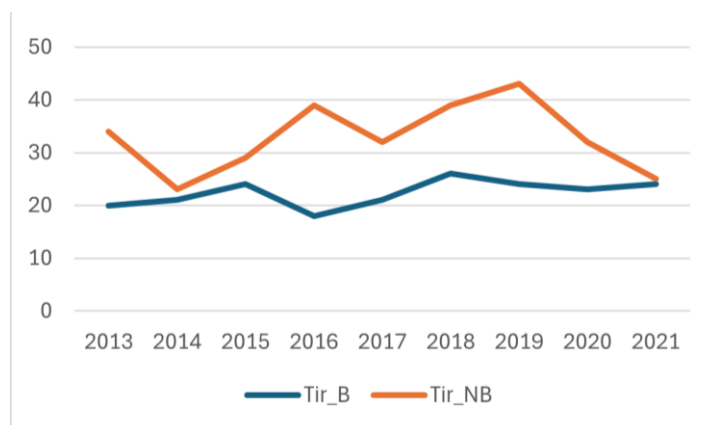
Annexe 20 : Distribution spatiale de l'abondance prédite de cerf (λ) dans la zone d'étude pour l'année 2024. Les valeurs correspondent au nombre d'individus estimés par pixel de 800 × 800 m.



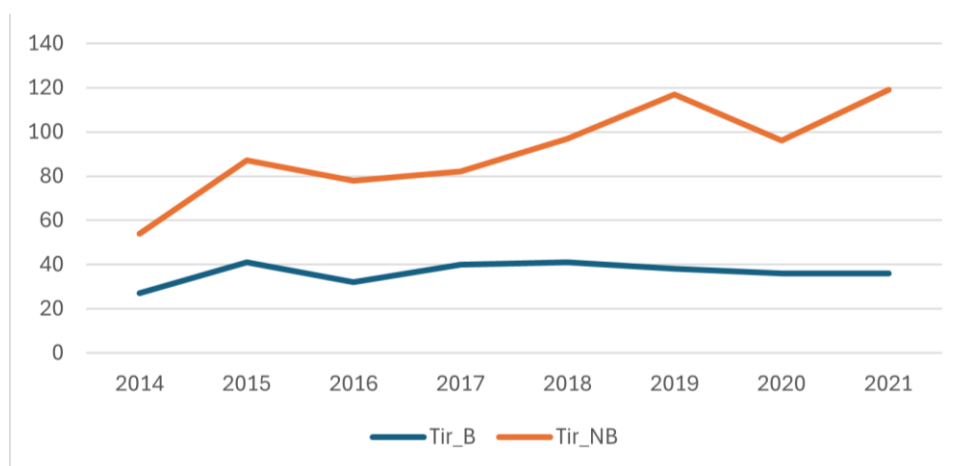
Annexe 21 : Évolution du nombre annuel de cerfs prélevés dans le Conseil Cynégétique des Hautes Fagnes-Eifel (CCHFE) entre 2002 et 2021 selon la catégorie de tir : cerfs boisés (Tir_B) et cerfs non boisés (Tir_NB).



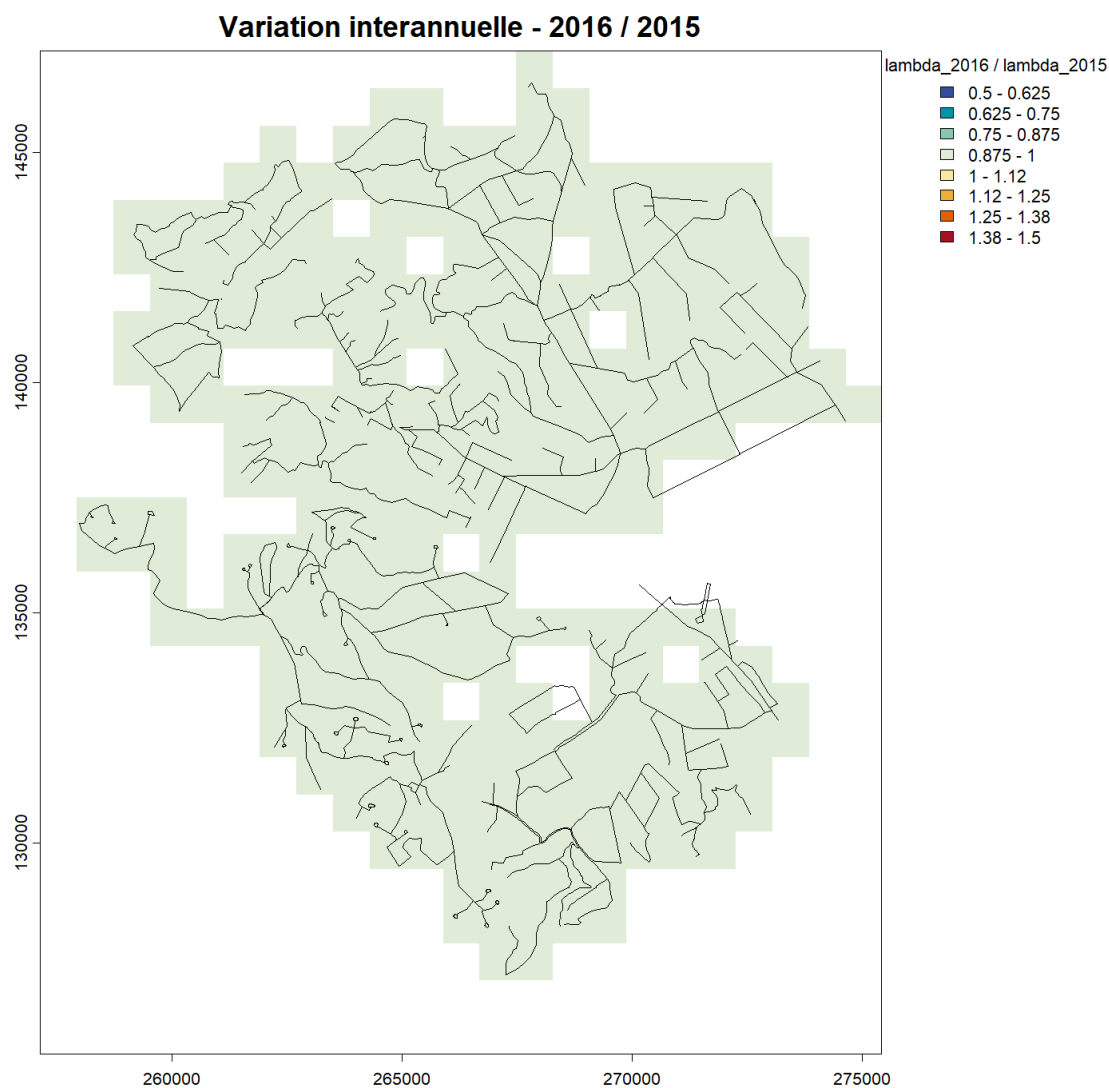
Annexe 22 : Évolution annuelle des prélèvements de cerfs dans le CCVH-Hockai entre 2013 et 2021, distinguant les cerfs boisés (Tir_B) et les cerfs non boisés (Tir_NB).



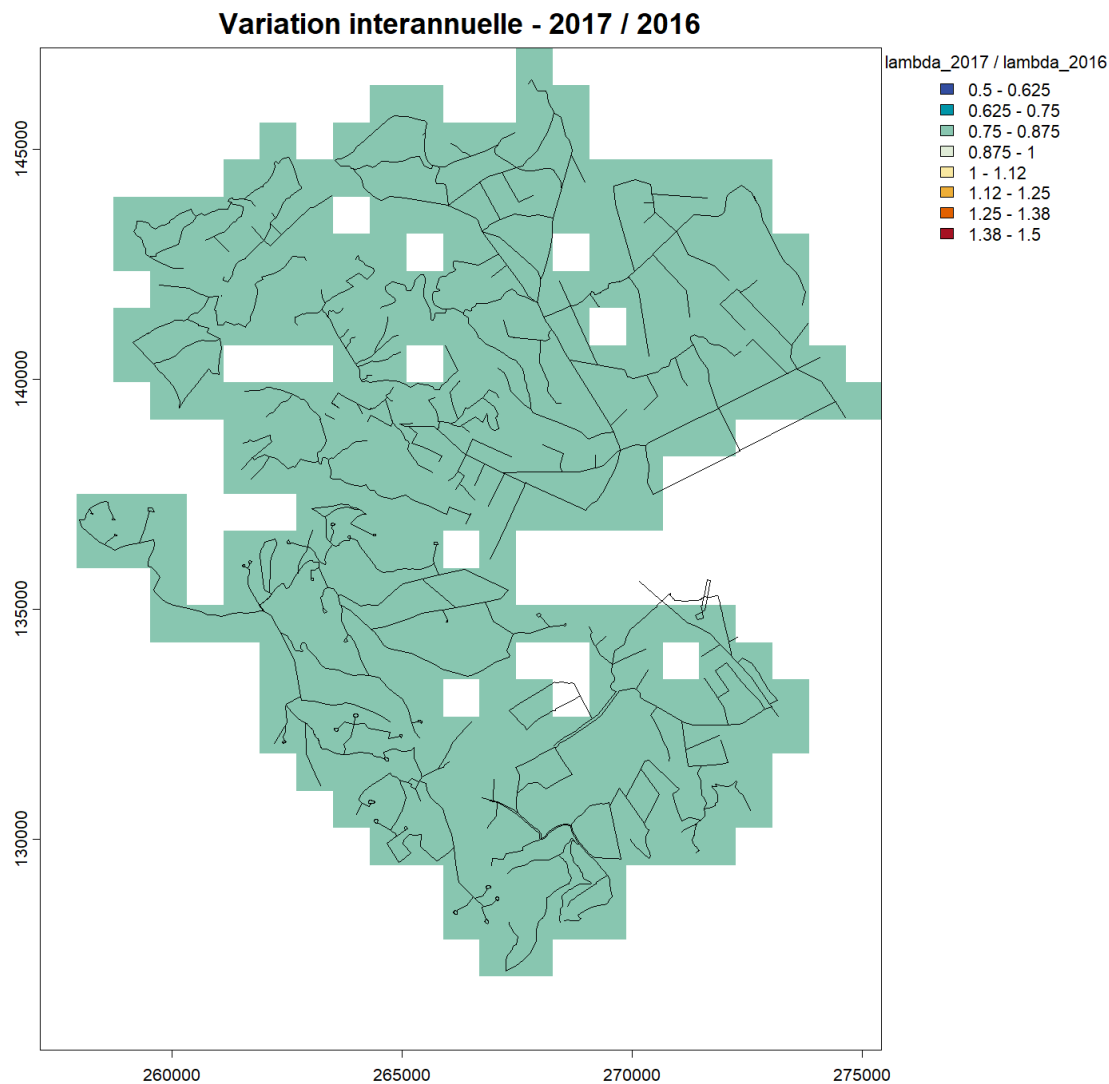
Annexe 23 : Évolution annuelle des prélèvements de cerfs dans le CCVH-Jalhay entre 2014 et 2021, distinguant les cerfs boisés (Tir_B) et les cerfs non boisés (Tir_NB).



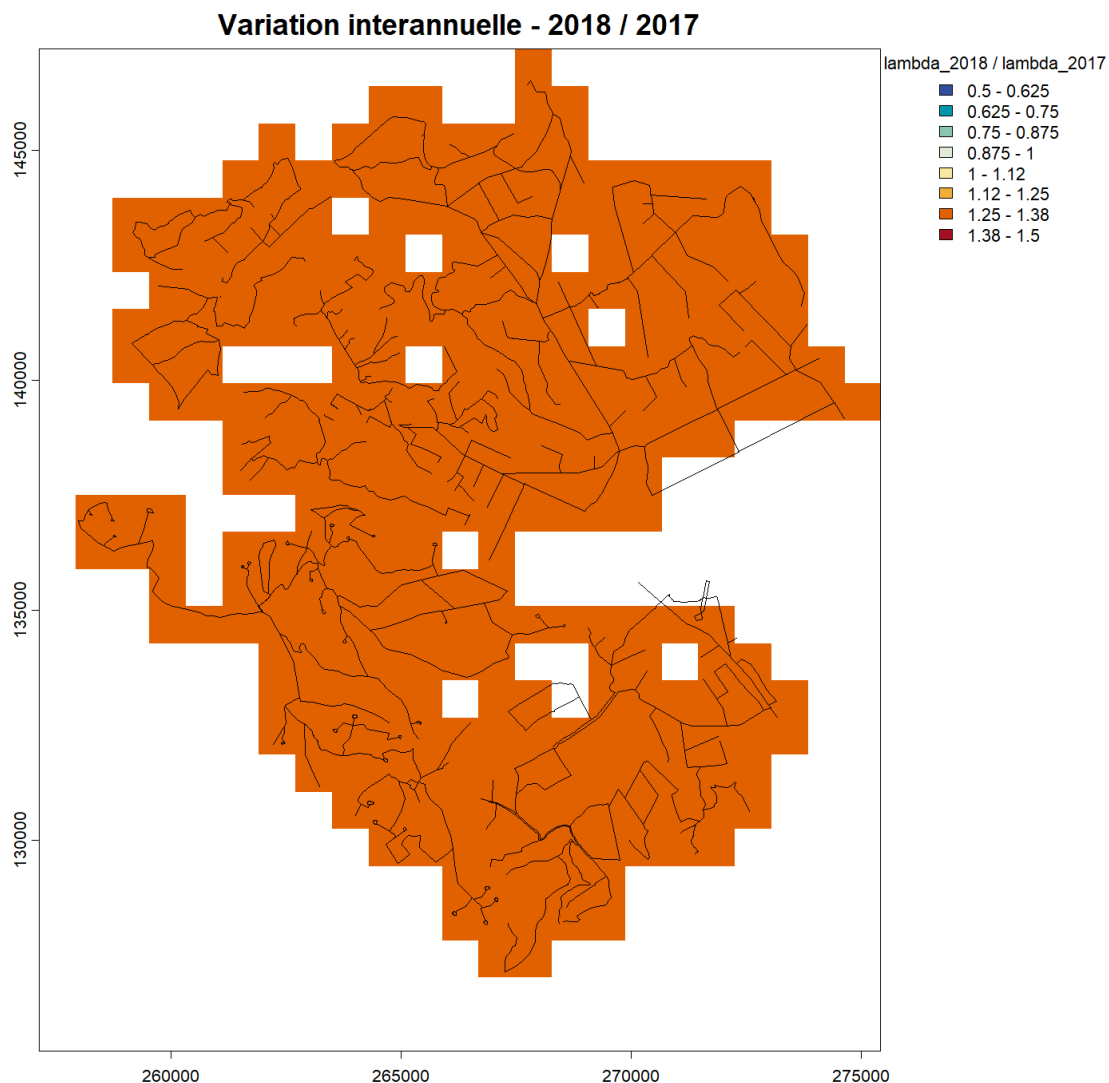
Annexe 24 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2015 et 2016 ($\lambda_{2016} / \lambda_{2015}$). Les valeurs inférieures à 1 indiquent une diminution de l'abondance prédite. Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne.



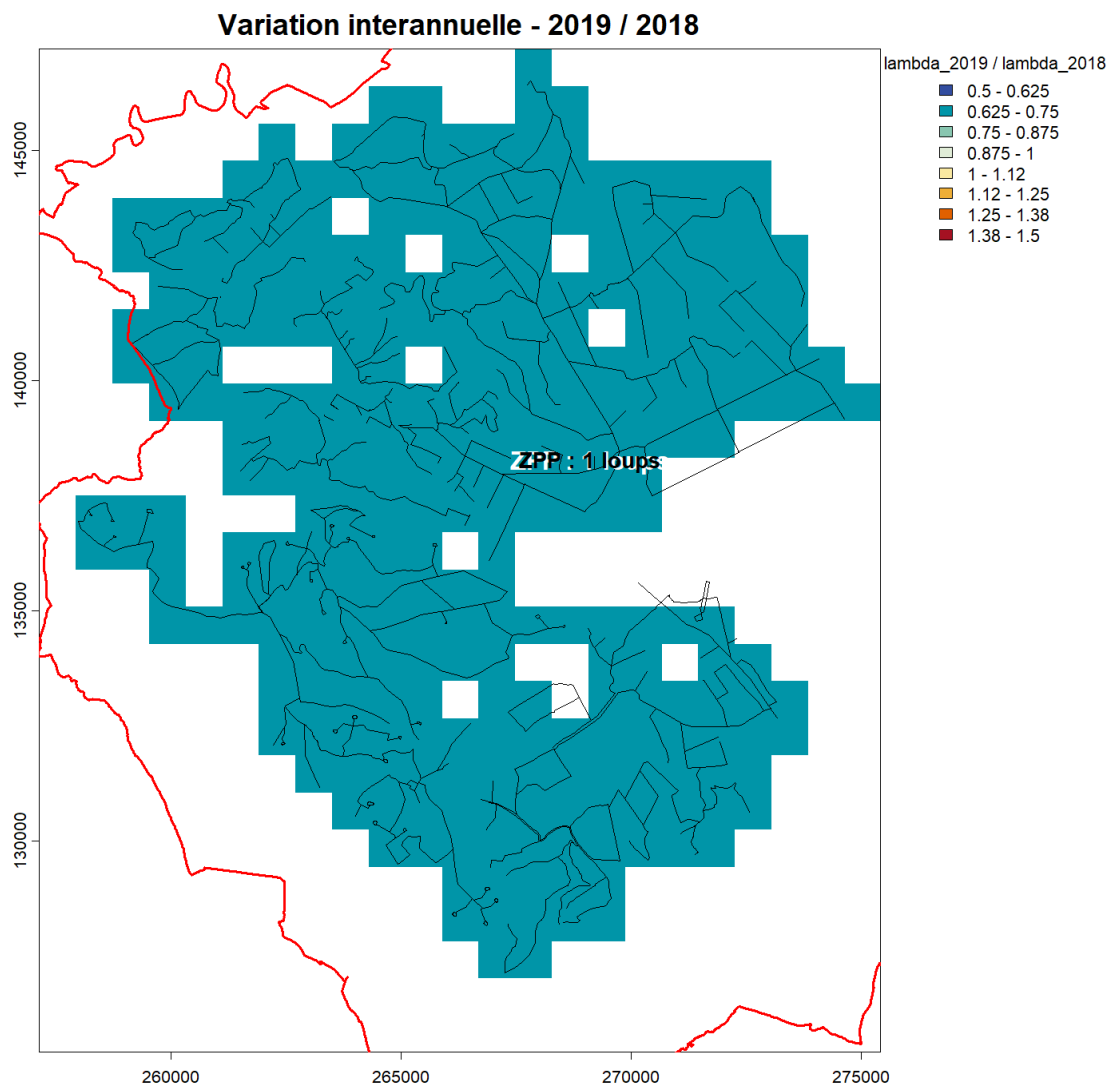
Annexe 25 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2016 et 2017 ($\lambda_{2017} / \lambda_{2016}$). Les valeurs inférieures à 1 indiquent une diminution de l'abondance prédite. Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne.



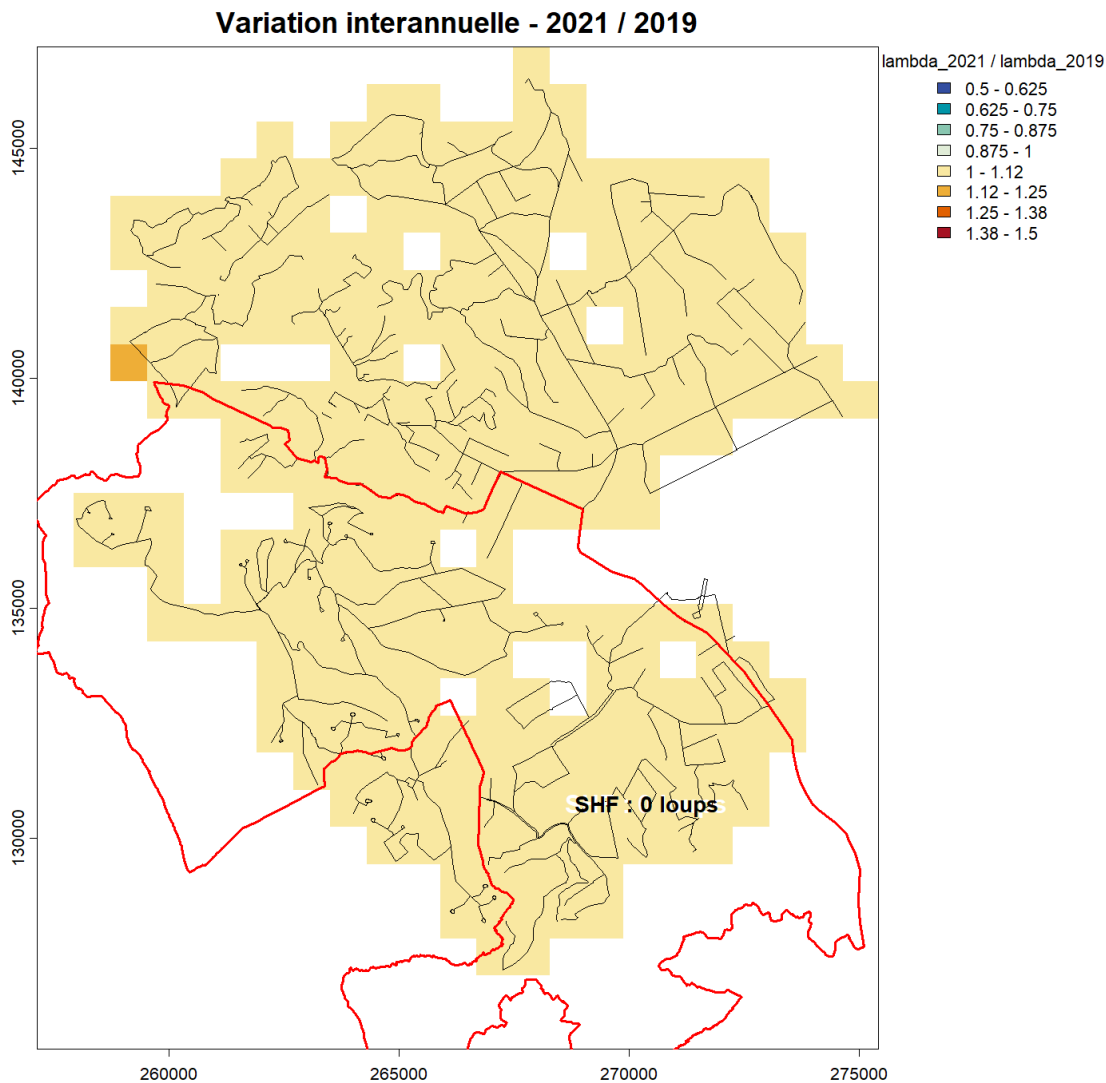
Annexe 26 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2016 et 2017 ($\lambda_{2017} / \lambda_{2016}$). Les valeurs inférieures à 1 indiquent une diminution de l'abondance prédite. Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne.



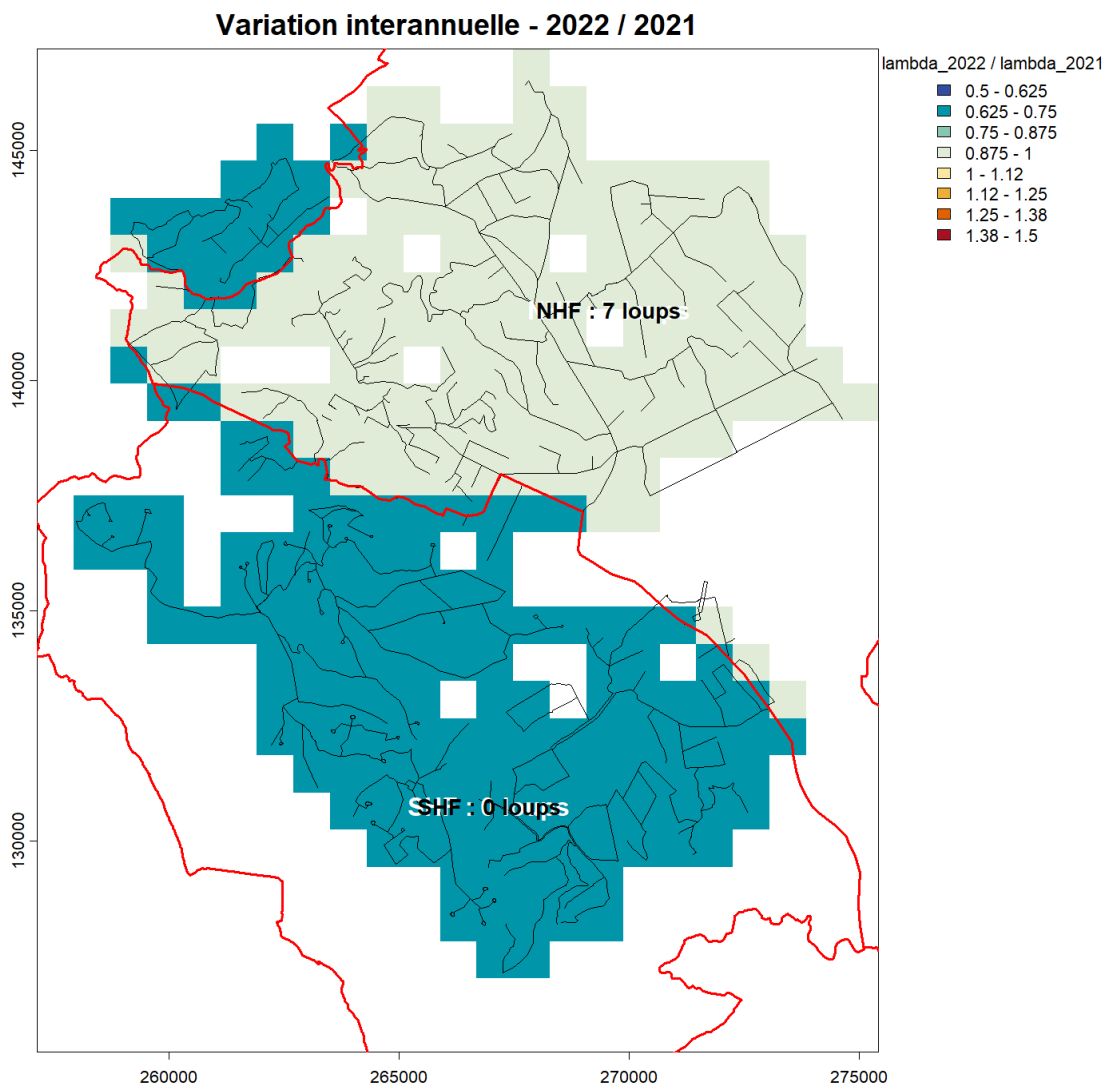
Annexe 27 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2018 et 2019 ($\lambda_{2019} / \lambda_{2018}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Le contour rouge indique la zone de présence permanente (ZPP) du loup identifiée dans la zone d'étude (1 loup).



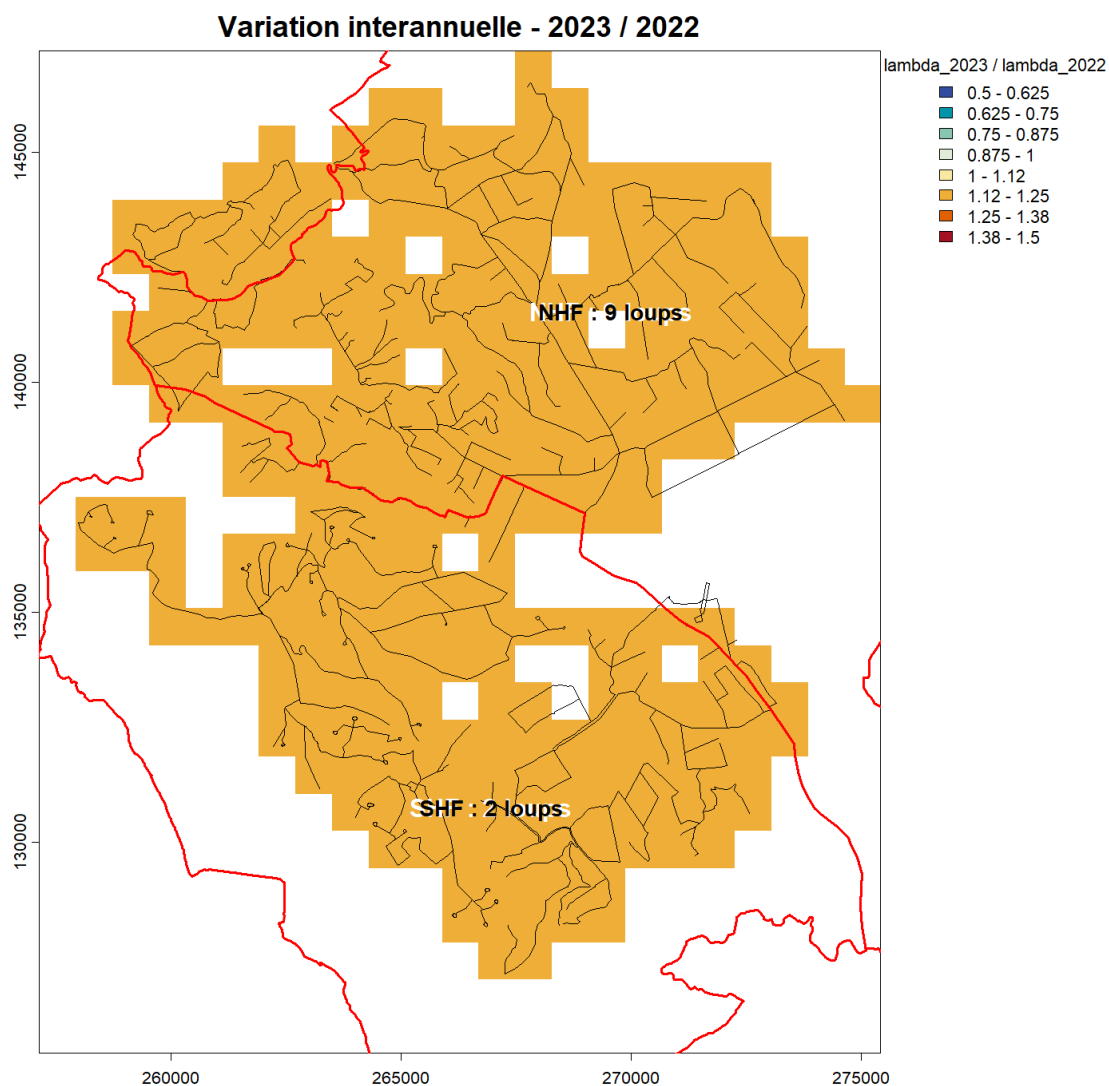
Annexe 28 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2019 et 2021 ($\lambda_{2021} / \lambda_{2019}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Le contour rouge indique le territoire de la meute SHF identifié dans la zone d'étude (0 loup).



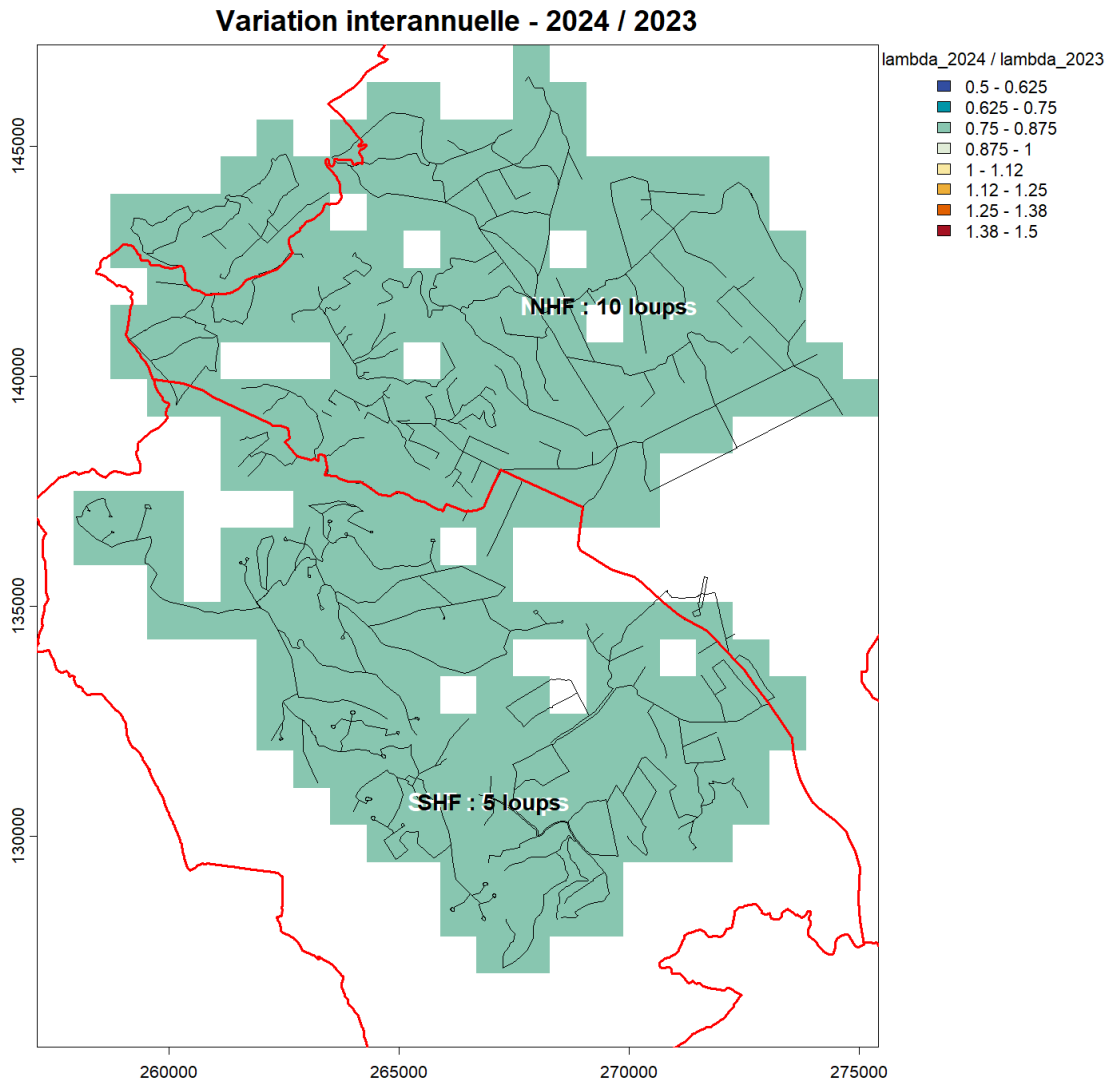
Annexe 29 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2021 et 2022 ($\lambda_{2022} / \lambda_{2021}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (7 loups) et SHF (0 loup).



Annexe 30 : : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2022 et 2023 ($\lambda_{2023} / \lambda_{2022}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (9 loups) et SHF (2 loups).



Annexe 31 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2023 et 2024 ($\lambda_{2024} / \lambda_{2023}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (10 loups) et SHF (5 loups).



Annexe 32 : Ratio d'abondance prédite du cerf élaphe entre 2024 et 2025 ($\lambda_{2025} / \lambda_{2024}$). Les lignes noires représentent les parcours d'observation nocturne. Les contours rouges indiquent les territoires des meutes NHF (3 loups) et SHF (8 loups).

