

Statut d'une vaste population de Vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) récemment introduite dans l'est de la Belgique

Status of a large population of the Adder *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) introduced in eastern Belgium.

Eric GRAITSON⁽¹⁾, Thomas DUCHESNE⁽²⁾, Thibaut CUENOT⁽³⁾, Florian FONZE⁽⁴⁾, Axel JAME⁽⁵⁾, Johan DELCOURT⁽⁶⁾ & Marc DUFRÈNE⁽⁷⁾

⁽¹⁾ Natagora, Traverses des Muses, 1 - 5000 Namur, Belgique. eric.graitson@natagora.be

⁽²⁾ Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Terra, Biodiversité et paysage, Passage des Déportés, 2, 5030 Gembloux, Belgique. tduchesne@uliege.be

⁽³⁾ 10 rue des prés, 25390 Orchamps-Vennes, France. thibcuenot@gmail.com

⁽⁴⁾ Université de Liège, Bât. I1 Département de Biologie, Ecologie et Evolution, 22 Quai Van Beneden, 4020 Liège, Belgique. florian.fonze@gmail.com

⁽⁵⁾ 20 rue des grandes terres, 16410 Dignac, France. axel.jamesmnqn@gmail.com

⁽⁶⁾ Université de Liège, Bât. I1 Département de Biologie, Ecologie et Evolution, 22 Quai Van Beneden, 4020 Liège, Belgique. johann.delcourt@uliege.be

⁽⁷⁾ Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Terra, Biodiversité et paysage, Passage des Déportés, 2, 5030 Gembloux, Belgique. marc.dufrene@uliege.be

Résumé – La Vipère péliade (*Vipera berus*) étant une espèce en forte régression en Europe, ses populations relictuelles font l'objet d'efforts de conservation importants dans de nombreux pays. La population des Hautes Fagnes (Belgique), découverte récemment, paraît, quant à elle, en pleine expansion. Son étude constitue une opportunité unique d'appréhender la dynamique d'une population introduite sur une vaste zone. Pour établir la répartition de cette espèce discrète sur ce vaste site tourbeux, nous avons utilisé une technique de modélisation de l'occupation de sites afin de déterminer la probabilité d'utilisation de 52 stations réparties sur près de 5 000 ha. L'effectif a quant à lui été estimé au sein de six zones échantillons étudiées par capture-recapture. Il a ensuite été extrapolé en quantifiant la surface d'habitats favorables sur le périmètre actuellement occupé. Les résultats indiquent que la zone d'occupation principale couvre actuellement un peu plus de 800 ha dont environ 450 sont favorables à la reproduction de l'espèce. Les densités sont élevées, atteignant entre six et 14 individus par hectare selon les stations. L'effectif est estimé entre 3 000 et 6 000 individus. Nos résultats suggèrent que moins de 10% des zones potentiellement favorables à l'espèce au sein de la réserve naturelle sont actuellement occupées. La population pourrait donc abriter à terme plusieurs dizaines de milliers d'individus. Nos résultats montrent également que la probabilité d'utilisation des stations est négativement influencée par la couverture arborée, et ce même lorsque cette dernière est peu présente, démontrant ainsi l'importance du maintien du caractère non arboré des landes pour la reproduction de la Vipère péliade. De plus, la probabilité d'utilisation des stations est positivement corrélée à l'abondance d'éricacées (*Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum*), de sphaignes (*Sphagnum* sp.) et de polytrics (*Polytrichum* sp.) et négativement corrélée au recouvrement en molinie (*Molinia caerulea*). De ce fait, la Vipère péliade peut être considérée comme un bon indicateur de l'état de conservation des landes.

Mots-clés : Modélisation spatiale, dynamique de population, serpents.

Summary – The common Adder (*Vipera berus*) is a species in sharp decline in Europe, and relict populations are subject of major conservation planning in several countries. The recently discovered population of the Hautes Fagnes (Belgium) seems to be in full expansion. This particular case constitutes a unique opportunity to understand the dynamics of a founder population over a vast area. We used site-occupancy modelling to assess the distribution of this discrete species in this vast peatland habitat by determining the probability of use of 52 sample areas spread over nearly 5 000 ha. The population size was estimated within six sample areas through capture-recapture method. The total population size was then extrapolated by quantifying the surface of favourable habitats on the perimeter currently occupied. Our results indicate that the occupation area covers at present just over 800 ha, of which around 450 ha are

suitable for breeding. Densities are high, counting between six and 14 individuals per hectare depending on the locality. The population size is estimated between 3 000 and 6 000 individuals. Our results suggest that less than 10% of the potentially suitable areas within the nature reserve are currently occupied. The population could therefore contain several tens of thousands of individuals in the future. Our results also show that the probability of using the sites is negatively influenced by the tree cover, even when these are in small numbers. This demonstrates the importance of maintaining open areas that are crucial for the breeding process. Additionally, the probability of occupancy is positively correlated to the abundance of ericaceous plants (*Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Vaccinium myrtillus* and *V. uliginosum*), sphagnum (*Sphagnum* sp.) and polytrichs moss (*Polytrichum* sp.). On the other hand, the cover of *Molinia caerulea* is negatively correlated to the occupancy probability. The Adder can therefore be considered as a good indicator of the conservation status of heathlands.

Key-words: spatial modelling, population dynamics, snakes.

INTRODUCTION

Nouvel emblème de faune sauvage, la Vipère péliade est une espèce en forte régression en Europe depuis la fin du petit âge glaciaire (Ursenbacher *et al.* 2015). Ces populations relictuelles font l'objet de projets de conservation importants dans de nombreux pays tels que la Grande-Bretagne, la France, la Belgique, les Pays-Bas ou encore l'Allemagne (Julian & Hodges 2019).

De nombreuses populations sont, ou ont été, étudiées en Europe occidentale, notamment dans le but de mieux connaître l'utilisation des habitats au cours du cycle biologique de l'espèce (Prestt 1971 ; Neumeyer 1987 ; Phelps 2004 ; Graitson 2008 ; Gleed-Owen & Langham 2012 ; van Leeningen & van Dorp 2015 ; McNerny 2018 ; Bauwens & Claus 2019 ; Hodges & Seabrook 2019) et leur démographie (Ursenbacher & Monney 2003 ; Guiller & Legentilhomme 2006 ; Madsen & Ujvari B 2011 ; Lenders *et al.* 2012 ; Rey & Timmermans 2017 ; Graitson *et al.* 2018 ; Gardner *et al.* 2019). Ces études font appel à des protocoles de capture-recapture ou à des comptages standardisés. Ces protocoles peuvent toutefois nécessiter des moyens importants pour les études menées sur de larges échelles spatiales, en particulier avec des espèces élusives comme les serpents. Les protocoles d'occupation de sites basés sur une estimation de la probabilité d'occupation des différentes stations plutôt que sur une estimation des effectifs permettent de pallier en partie à ces difficultés (MacKenzie *et al.* 2003).

En Belgique, la répartition, les effectifs et les tendances des populations de la Vipère péliade sont bien connus. Le statut de l'espèce est fort différent entre le nord (Flandre) et le sud (Wallonie) du pays qui abritent deux sous-clades différents issus de deux

refuges glaciaires distincts (Ursenbacher *et al.* 2015). L'espèce est classée « en danger » sur la dernière liste rouge de Flandre (Jooris *et al.* 2013) où seules deux populations subsistent dans le nord-ouest de la région dont une particulièrement bien portante à proximité d'Anvers (Groot Schietveld) (Bauwens & Claus 2019). En Wallonie, l'espèce est classée « en danger critique d'extinction » sur la dernière liste rouge (Graitson *et al.* 2022). Les populations subsistantes y sont toutes isolées, d'effectifs très réduits, pour la plupart en forte régression et n'occupent que des surfaces restreintes (Graitson 2010 ; Graitson *et al.* 2018). La répartition wallonne de la Vipère péliade, limitée à l'extrême sud-ouest de la région, est particulièrement bien connue depuis plusieurs décennies (Parent 1968, 1969, 1984 et 1997 ; Hussin & Parent 1998 ; Paquay & Graitson 2007 ; Graitson 2010). L'espèce est considérée comme naturellement absente de toute la partie orientale du massif ardennais, Hautes Fagnes comprises, alors que cette région abrite pourtant des habitats très favorables à la Vipère péliade. Cette absence s'explique par des raisons historiques et non écologiques (Parent 1968 ; Paquay & Graitson 2006). L'espèce a toutefois été découverte en 2007 dans la réserve naturelle des Hautes Fagnes, située dans l'extrême est de la Belgique, loin de toutes zones de peuplement ainsi que de toutes les routes de recolonisation postglaciaires connues. Des analyses génétiques révèlent que les animaux ne sont pas apparentés aux populations indigènes wallonnes (données non publiées). L'origine et l'époque de l'introduction de cette population sont inconnus. La progression du nombre d'observations fortuites au cours du temps ainsi que l'évolution de la localisation des observations laissent à penser que cette l'espèce est en expansion. La découverte récente de la Vipère péliade dans les Hautes Fagnes constitue une opportunité unique d'appréhender la dynamique d'une population introduite en

cours de colonisation d'une vaste zone et pourrait apporter des renseignements importants pour la conservation de l'espèce.

Les objectifs de l'étude sont : (1) de préciser la répartition de l'espèce au sein de la réserve naturelle et sur ses abords ; (2) d'estimer l'effectif de la population présente dans les Hautes Fagnes ; (3) de quantifier la surface d'habitats potentiellement favorables dans l'hypothèse d'une colonisation future des secteurs actuellement non occupés. Pour atteindre ces objectifs, nous avons combiné plusieurs méthodes : la modélisation de la probabilité de l'occupation de sites sur une vaste surface, des captures-recaptures pour l'estimation des effectifs sur des zones échantillons et le calcul des surfaces de strates de végétation à partir de données de hautes précisions (radar Lidar) pour la quantification de la surface d'habitats favorables. Cette étude constitue donc un premier jalon dans le but de permettre à terme d'obtenir une vision dynamique de la répartition ainsi qu'un suivi démographique de la population.

habituellement rencontrés dans des contrées plus nordiques ou de plus haute altitude. Le climat froid, particulièrement humide, et la composition des sols, assurent la persistance d'une flore et d'une faune à affinités bio-climatiques boréo-montagnardes (Wastiaux & Schumacker 2003).

Bien que fortement enrésinées au XIX^{ème} siècle, les zones de landes et de tourbières occupent actuellement près de 6 000 ha dont une grande majorité possède le statut de réserve naturelle domaniale. La réserve naturelle est majoritairement inscrite dans un vaste massif forestier au sein duquel de nombreuses clairières sont occupées par une végétation de lande.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. Site d'étude

Le plateau des Hautes Fagnes est situé dans l'extrême est de la Belgique (Fig. 1) en province de Liège. Il culmine à près de 700 mètres d'altitude. Il est compris entre 50°26' et 50°37' de latitude nord ainsi qu'entre 5°45' et 6°21' de longitude est. Il présente des paysages de landes et de tourbières (Fig. 2)

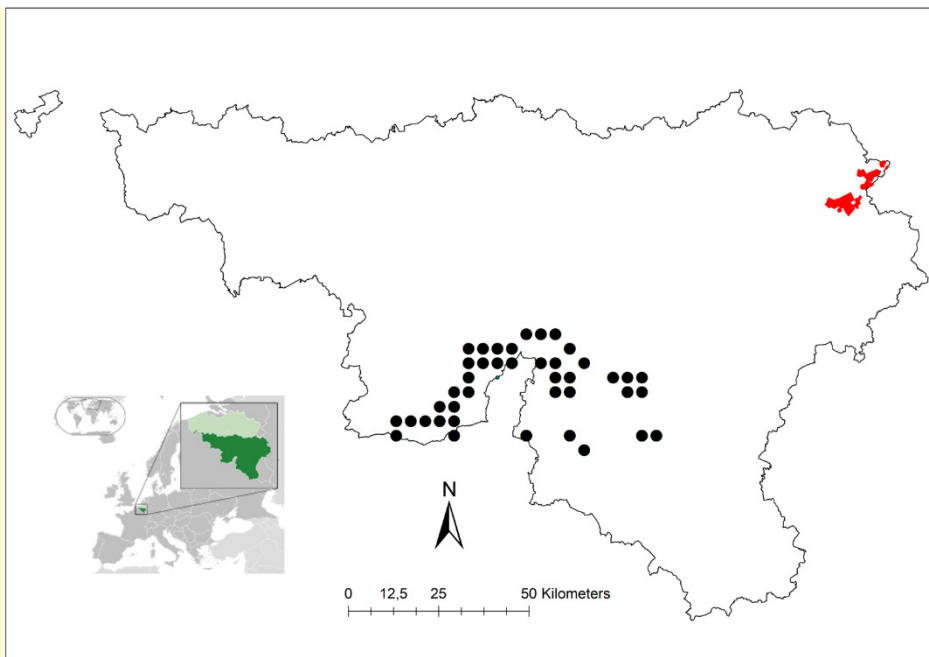


Figure 2 - Vue sur une station d'étude. Paysage typique des Hautes Fagnes (photo : Thomas Duchesne).

Figure 2 - View of a study station. Typical landscape of the Hautes Fagnes (photo: Thomas Duchesne).

Figure 1 - Répartition des populations indigènes de la Vipère péliade en Wallonie (ronds noirs) et localisation de la réserve naturelle des Hautes Fagnes (en rouge).

Figure 1 - Distribution of native populations of the Adder in Wallonia (black circles) and location of the Hautes Fagnes nature reserve (in red).



II. Étude de la probabilité d'occupation

Un protocole en occupation de sites repose sur une estimation de la probabilité d'occupation sur un ensemble de stations (unité d'échantillonnage) en prenant en compte une détectabilité imparfaite (MacKenzie *et al.* 2002). Une répartition adéquate de ces stations permet donc d'estimer la probabilité d'occupation de l'espèce sur la surface couverte par l'ensemble des stations.

A. Échantillonnage des stations

Un total de 52 stations de 2 hectares ont été sélectionnées au sein de la réserve naturelle ainsi que sur ses abords immédiats au sein de la forêt domaniale. Ces stations représentent donc une superficie cumulée de 104 hectares et sont réparties au sein d'une surface qui avoisine 5 000 ha. Cette surface ne couvre pas la totalité de la réserve naturelle ni la totalité de la forêt domaniale car les secteurs les plus éloignés des données antérieures de Vipère péliade n'ont pas été échantillonnés. Afin d'homogénéiser et de maximiser l'aire géographique prospectée, nous avons sélectionné une à deux stations par carré de 1x1 km (100 ha). Une distance minimale de 300 m entre deux stations a été retenue. La Vipère péliade étant un animal sédentaire dont le domaine vital est le plus souvent compris entre un et cinq hectares (Neumeyer 1987), le risque qu'un même individu puisse être contacté sur plusieurs stations peut être considéré comme faible. Diverses contraintes d'accès ayant été émises par le Département Nature et Forêts du Service Public de Wallonie qui assure la gestion de la réserve naturelle, l'échantillonnage n'a pas pu être entièrement aléatoire. Sur demande de ce département, la localisation des stations n'est pas publiée.

Les stations ont d'abord été pré-localisées sur des zones à priori favorables à la Vipère péliade sur base de photo-interprétation d'orthophotoplans (images satellitaires) disponibles sur le Géoportail de Wallonie (<https://geoportail.wallonie.be/walonmap>). Ces zones favorables sélectionnées sont constituées de milieux ouverts ou semi-ouverts possédant une microstructure hétérogène. Cependant, les stations dominées par une végétation sensible au piétinement (tourbières hautes actives, bas marais tremblants) ainsi que celles éloignées de voies d'accès ont été évitées. L'ensemble des stations sélectionnées a ensuite fait l'objet de validation sur le terrain. En effet, les stations trop reboisées pour être propice à la Vipère péliade, de praticabilité

trop réduite (grandes zones marécageuses) ou encore fraîchement perturbées par une exploitation forestière n'ont pas été retenues.

B. Récolte des données

La récolte de données a été effectuée entre le 23 mai et le 22 juillet 2020 ainsi qu'entre le 29 mars et le 12 juin 2021. Chacune des stations a été prospectée au minimum à deux reprises, chacune de ces prospections étant espacée de la précédente d'au minimum deux jours. L'ensemble des prospections a été effectué entre 8h et 19h. Une majorité d'entre elles a été réalisée lorsque les conditions météorologiques étaient, à priori, favorables à la détection de l'espèce, soit une couverture nuageuse majoritaire entrecoupée de rares éclaircies et une température n'excédant pas 21°C (Neumeyer 1987, Bonnet & Naulleau 1996, Graitson 2009). Afin de couvrir un large éventail de conditions météorologiques, des prospections ont également été effectuées lors de conditions moins favorables telles que par températures élevées (> 25 °C) ainsi que par un ensoleillement important.

Les différentes stations ont été prospectées durant une heure (une heure de prospection si un seul prospecteur, 30 minutes si deux prospecteurs, pendant laquelle la présence de reptiles a été recherchée. Lors de chaque événement de détection, le stade (adulte, subadulte, juvénile) et le sexe ont été notés ainsi que l'heure, la température de l'air (à un mètre au-dessus du sol) et la position GPS. Deux types de variables ont été relevés afin de modéliser la probabilité de détection et d'occupation des stations :

- Les variables de détection, propres à chaque passage sur la station. Ces variables sont : (1) la température mesurée en début de prospection à un mètre du sol et (2) l'ensoleillement calculé par l'estimation du pourcentage de temps d'exposition directe de la station durant la période de prospection. Cet ensoleillement est relevé sous forme de classes (0-5%, 6-20%, 21-50%, 51-80%, 81-100%).
- Les variables de recouvrement de la végétation sont propres à chaque station et ne sont mesurées qu'une seule fois lors de la première prospection. Ces variables correspondent au pourcentage total de recouvrement de la station en végétation basse, arbustive ou arborée. Pour chacune de ces strates de végétation, le pourcentage de recouvrement des principales espèces ou groupes d'espèces a été relevé. Cela inclut, pour la strate basse (<1 m), (1) le groupe d'espèces correspondant à la molinie

(*Molinia caerulea*) et d'autres espèces formant des touradons (ex : *Carex nigra*, etc.) ; (2) le groupe d'espèces correspondant aux éricacées : la myrtille commune (*Vaccinium myrtillus*), la myrtille des marais (*Vaccinium uliginosum*), la callune (*Calluna vulgaris*), la bruyère quaternée (*Erica tetralix*) ; (3) la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) ; (4) les sphaignes et polytrics, toutes espèces confondues (*Sphagnum* spp. et *Polytrichum* spp.) ; (5) les joncs (*Juncus* spp.) ; (6) les ronces, toutes espèces confondues (*Rubus* spp.). Pour la strate arbustive (1 à 3 m), cela inclut (1) l'épicéa (*Picea abies*) ; (2) les bouleaux, toutes espèces confondues (*Betula* sp.) ; (3) le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) ; (4) les saules, toutes espèces confondues (*Salix* sp.) ; (5) les pins, toutes espèces confondues (principalement *Pinus nigra*) ; (6) le genêt à balais (*Cytisus scoparius*). Pour la strate arborée (>3 m), cela concerne (1) l'épicéa (*Picea abies*) ; (2) les bouleaux, toutes espèces confondues (*Betula* sp.) ; (3) le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) ; (4) les saules, toutes espèces confondues (*Salix* spp.) ; (5) les pins, toutes espèces confondues (principalement *Pinus nigra*) ; (6) le chêne pédonculé (*Quercus robur*).

C. Analyse de données

Le programme PRESENCE (version 2.12.34) a été utilisé pour l'ensemble des modélisations de la probabilité de détection et d'occupation des différentes stations (MacKenzie et al. 2002). La modélisation de l'occupation prend en compte les données de détection/non-détection des passages sur les stations et permet d'estimer à la fois la probabilité de détection et la probabilité d'occupation des stations. Il s'agit donc de deux régressions logistiques imbriquées (GLMs binomiales). Il est également possible d'intégrer des variables lors de la modélisation de ces paramètres via la fonction de lien *Logit*. Ces variables peuvent être liées au site pour la probabilité de détection et d'occupation ou liées à la visite pour la probabilité de détection.

Les paramètres estimés sont : (i) la probabilité de détecter au moins un individu (« P »). Ce paramètre est dépendant des variables de détection mais la détection des individus peut également être influencée par des variables propres aux sites (variables de recouvrement de la végétation). (ii) la probabilité d'occupation des stations (« Ψ »). Ce paramètre est dépendant de variables de recouvrement de la végétation, ici considérées comme des variables d'occupation. Deux autres

paramètres peuvent être calculés. Le premier « PAOnaïve » correspond à la proportion de stations dans lesquelles au minimum un événement de détection a eu lieu (proportion non-corrigée pour les problèmes de détection). Le second « PAOestimated » correspond à la proportion de stations occupées par la Vipère péliade estimée par le meilleur modèle sélectionné (donc tenant compte de la détection imparfaite).

Avant la modélisation du paramètre P, l'ensemble des variables de détection a été centré-réduit. Afin de rendre aisée l'intégration de la variable d'ensoleillement, il a été nécessaire de la transformer en variable continue et non catégorielle. Pour ce faire, nous avons utilisé la valeur centrale de chaque classe d'ensoleillement pour la modélisation. Les variables de détection ont également été élevées au carré afin de prendre en compte l'éventuel effet quadratique de certaines variables (présence d'un optimum).

Pour la modélisation du paramètre Ψ , les différentes variables de recouvrement de végétation étant fortement corrélées, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur ces variables d'occupation (analyse abrégée sPCA dans la suite de ce document). Les coordonnées des stations sur les trois premières composantes principales (abrégées sPC1-3 et expliquant près de 40% de la variation totale des données) ont été utilisées comme trois nouvelles variables composites. Cette manipulation nous permet de contourner les problèmes de corrélation des variables tout en permettant une interprétation des modèles à l'aide des coefficients de corrélation entre les variables d'occupation avec chaque sPC (Tableau. 1). Ces trois variables résultant de l'analyse en composante principale ont également été intégrées à la modélisation du paramètre P et ce, afin de déterminer si les variables de l'habitat peuvent influencer la probabilité de détection.

Pour construire nos modèles de suivi en occupation, nous avons procédé en trois étapes : Premièrement, en fixant le modèle nul pour le paramètre Ψ , le paramètre P a été modélisé suivant les différentes combinaisons de variables de détection (température, ensoleillement et effet quadratique de celles-ci). Ensuite, à partir du meilleur modèle, les variables d'habitat propres aux sites résultant de l'ACP (sPC1-3) ont été ajoutées indépendamment une à une afin de déterminer le meilleur modèle pour le paramètre P intégrant aussi bien les variables

de détection que les variables propres aux sites. Enfin, à partir des deux meilleurs modèles pour le paramètre P, les variables propres aux sites (sPC1-3) ont également été intégrées indépendamment une à une dans la modélisation du paramètre Ψ . La sélection du meilleur modèle a été réalisée sur base du critère AIC. L'ensemble des représentations graphiques ont été réalisées à l'aide du programme R (version 3.6.1).

Tableau 1 - Coefficients de corrélation entre les variables de recouvrement végétal des stations et les trois premières composantes (sPC1-3) de l'analyse en composante principale. Entre parenthèse est indiqué le pourcentage de la variance expliquée pour chaque sPC. (rase) correspond à la végétation rase, (arbu) à la végétation arbustive et (arbo) à la végétation arborée.

Table 1 - Correlation coefficient between the vegetation cover variables of the stations and the first three components (sPC1-3) of the principal component analysis. The percentage of variance explained for each sPC is indicated in brackets. (rase) corresponds to short vegetation, (arbu) to shrubby vegetation and (arbo) to tree vegetation.

Variable	sPC1 (16,3%)	sPC2 (13,3%)	sPC3 (10%)
Molinie (rase)	0,81	0,02	0,35
Ericacées (rase)	-0,74	0,39	0,13
Fougère aigle (rase)	0,00	-0,54	-0,10
Sphaignes / Polytrics (rase)	-0,56	0,10	-0,39
Jonc (rase)	0,07	-0,12	-0,62
Ronce (rase)	-0,11	0,08	0,10
Total vég. arbustive	-0,33	0,54	0,43
Epicéa (arbu)	0,26	0,63	-0,18
Bouleau (arbu)	-0,06	-0,31	0,73
Sorbier (arbu)	-0,23	0,25	-0,02
Saule (arbu)	-0,56	0,04	0,21
Genêt (arbu)	0,01	-0,36	-0,04
Pin (arbu)	-0,05	-0,04	0,42
Total vég. arborée	0,69	0,51	0,08
Epicéa (arbo)	0,73	0,44	-0,11
Bouleau (arbo)	-0,03	-0,02	0,52
Sorbier (arbo)	-0,15	0,61	0,05
Chêne ped, (arbo)	-0,22	0,60	-0,08
Saule (arbo)	0,00	-0,07	-0,01
Pin (arbo)	0,29	-0,12	0,12

III. Estimation de la surface d'habitats favorable

Au sein des stations, les densités ont été calculées sur base de la surface prospectée. Celle-ci correspond

à la surface des stations desquelles nous avons soustrait les zones boisées ainsi que les principaux fourrés et taillis. Ces surfaces ont été déterminées sur base des hauteurs de végétation, ces dernières ont été calculées à partir du LIDAR d'altitude (MNS et MNT) disponibles sur WalOnMap (<https://geoportail.wallonie.be/home.html>) et dont la résolution est d'un mètre. Des opérations de géotraitement ont alors été effectuées via QGIS (version 3.10) afin de délimiter les surfaces non boisées.

Le même traitement a été réalisé pour le calcul de la surface d'habitat favorable pour le périmètre occupé (résultat de l'étude d'occupation) ainsi que pour le périmètre de l'entièreté de la réserve des Hautes Fagnes, de manière à déterminer respectivement la surface favorable actuellement occupée, et la surface favorable potentiellement occupée.

IV. Estimation de l'effectif

Les opérations de capture-recapture (CMR) ont été menées sur six stations d'une surface moyenne de 9 hectares (min. 3 - max. 18). Entre 10 et 15 sessions de CMR, espacées au minimum d'une semaine, ont été effectuées sur chaque station entre fin mars et fin juillet 2021. Au total, 71 sessions de CMR ont été effectuées par une moyenne de quatre observateurs simultanés. Afin de minimiser un éventuel biais dans les taux de recaptures, les prospections ont été réalisées avec des parcours aléatoires faisant intervenir différents prospecteurs. Les Vipères étaient capturées à la main gantée, sexées et photographiées puis relâchées sur place.

Les animaux ont été identifiés individuellement sur base de leur écaillage céphalique, celle-ci étant fortement variable entre les individus (Benson 1999). L'écaillage restant inchangée tout au long de la vie de l'animal, elle fournit un outil d'identification fiable et validé par analyse génétique (Bauwens *et al.* 2018). Une fois la photographie réalisée, un code est attribué à l'individu afin de pouvoir le reconnaître et ensuite créer un historique de capture pour chaque individu.

Les méthodes de CMR d'estimations des effectifs pour populations fermées donnant de meilleurs résultats sur les études à court terme sur les Vipères que les estimations pour populations ouvertes (Ursenbacher & Monney 2003), nous avons utilisé pour l'estimation d'effectif le programme CAPTURE implémenté dans le logiciel MARK et qui s'applique aux populations fermées (Otis *et al.* 1978). Le programme CAPTURE permet l'ajustement de

plusieurs modèles impliquant différents effets sur les taux de capture et recapture des individus. Pour chaque site, le mode « Appropriate » est sélectionné car celui-ci permet de tester tous les modèles possibles et propose celui qui apparaît comme le plus adapté au jeu de données analysé.

L'effectif de la zone actuellement occupée a été calculé en multipliant les valeurs de densités au sein des stations par la surface favorable de la zone occupée.

RÉSULTATS

I. Probabilité d'occupation

A. Résultats généraux

Chaque station a été prospectée en moyenne à 4,81 reprises (minimum 2 et maximum 20). Durant l'application du protocole d'occupation des sites, la Vipère péliade a été détectée au cours de 40 prospections sur 250 (Tab. 2). La proportion naïve (non corrigée pour la détection imparfaite) de stations occupées par la Vipère péliade (PAOnaïve) s'élève à 26,9%, soit 14 stations sur les 52 prospectées. L'ensemble de ces stations se concentrent dans un secteur précis de la réserve naturelle qui couvre approximativement 800 ha.

B. Modélisation de la probabilité de détection (P)

Le meilleur modèle sélectionné est celui qui intègre les variables d'ensoleillement, d'ensoleillement élevé au carré ainsi que la sPC2 (Tab. 3). L'intégration de la variable d'ensoleillement au carré montre un effet quadratique de l'ensoleillement sur la probabilité de détection (Fig. 3). En effet, la probabilité de détection de la Vipère croît légèrement entre 0% et 30% d'ensoleillement. Ensuite, une faible diminution de la probabilité de détection est constatée, suivie d'une rapide chute au-delà de 50% d'ensoleillement. Il est cependant intéressant de constater que, sous les conditions d'ensoleillement les plus propices, la probabilité de détection de la Vipère estimée par

Station	Nombre de passages	Nombre de passages positifs	Probabilité d'occupation conditionnelle	Intervalle 95%
A1	5	0	0,03	0 - 0,14
A2	3	0	0,04	0,01 - 0,17
B1	4	0	0,06	0,01 - 0,31
B2	3	0	0,02	0 - 0,19
B3	3	0	0,01	0 - 0,08
B4	6	0	0,38	0,06 - 0,84
B5	7	1	1,00	-
B6	7	0	0,07	0,01 - 0,45
B7	10	5	1,00	-
B8	17	2	1,00	-
B9	8	2	1,00	-
B10	7	1	1,00	-
B11	7	5	1,00	-
C1	3	0	0,15	0,05 - 0,37
C2	5	0	0,29	0,08 - 0,64
C3	5	0	0,23	0,1 - 0,45
C4	4	0	0,05	0,01 - 0,22
C5	5	0	0,12	0,03 - 0,36
D1	5	0	0,04	0,01 - 0,14
D2	6	0	0,03	0,01 - 0,1
D3	20	9	1,00	-
D4	4	0	0,00	0 - 0,04
D5	5	0	0,04	0,01 - 0,13
D6	4	0	0,00	0 - 0,41
D7	4	0	0,09	0,02 - 0,27
D8	4	0	0,01	0 - 0,07
D9	4	0	0,00	0 - 0,16
D10	4	0	0,05	0,01 - 0,15
D11	4	0	0,00	0 - 0,05
D12	4	1	1,00	-
D13	2	2	1,00	-
E1	5	0	0,75	0,32 - 0,95
E2	5	0	0,32	0,1 - 0,65
F1	6	0	0,07	0,01 - 0,27
F2	8	7	1,00	-
F3	5	2	1,00	-
F4	2	1	1,00	-
F5	2	1	1,00	-
F6	2	1	1,00	-
G1	4	0	0,00	0 - 0,03
G2	4	0	0,04	0,01 - 0,13
G3	3	0	0,02	0 - 0,1
G4	3	0	0,02	0 - 0,1
G5	3	0	0,04	0,01 - 0,14
G6	3	0	0,01	0 - 0,1
H1	4	0	0,05	0,01 - 0,16
I4	2	0	0,09	0,02 - 0,34
I5	2	0	0,21	0,1 - 0,38
K1	2	0	0,00	0 - 0,3
K2	2	0	0,01	0 - 0,26
K3	2	0	0,02	0 - 0,28
K4	2	0	0,02	0 - 0,24

Tableau 2 - Nombre total de passages, nombre de passages ayant permis la détection de la Vipère péliade, paramètre de probabilité d'occupation conditionnelle de chaque station et son intervalle de confiance 95%. On retrouve, en gras, les paramètres des stations dans lesquelles l'espèce a été détectée au minimum une fois.

Table 2 - Total number of surveys, number of surveys that resulted in Adder detection, conditional probability of occupancy parameter for each station and its 95% confidence interval. The parameters of the stations where the viper was detected at least once are shown in bold.

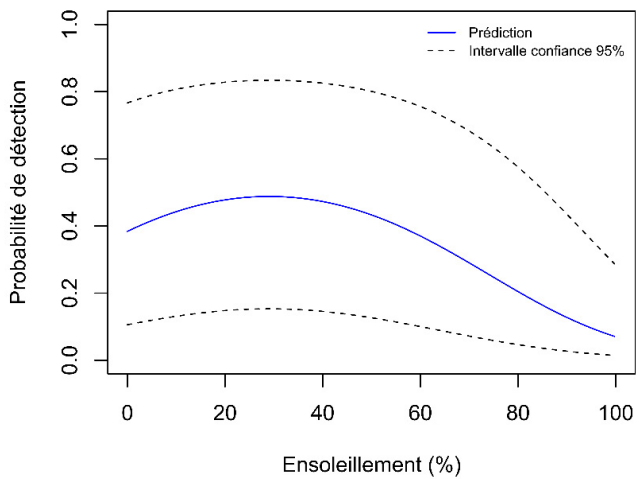


Figure 3 - Estimation de la probabilité de détection en fonction des conditions d'ensoleillement pour la Vipère péliade (*Vipera berus*) selon le modèle sélectionné. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95% de l'estimation.

Figure 3 - Predicted detection probability of Adder (*Vipera berus*) as a function of sunlight conditions according to the best selected model. The dotted lines represent the 95% confident interval of the estimate.

Modèle	AIC	Δ AIC	AICw	n. param.
$\Psi(sPC1)$ P (ensoleillement + ensoleillement² + sPC2)	177,37	0	0,5	6
$\Psi(sPC1)$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC1)	179,31	1,94	0,19	6
$\Psi(sPC2)$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC2)	180,74	3,37	0,10,09	6
$\Psi()$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC2)	181,55	4,18	0,10,06	5
$\Psi(sPC1)$ P (ensoleillement + ensoleillement ²)	181,9	4,56	0,05	5
$\Psi(sPC1)$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC3)	182,49	5,12	0,04	6
$\Psi(sPC3)$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC2)	183,55	6,18	0,02	6
$\Psi()$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC1)	185,06	7,69	0,01	5
$\Psi()$ P (ensoleillement + ensoleillement ²)	185,32	7,95	0,01	4
$\Psi()$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC3)	186,07	8,70	0,01	5
$\Psi(sPC2)$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC1)	186,72	9,35	0	6
$\Psi(sPC3)$ P (ensoleillement + ensoleillement ² + sPC1)	187,06	9,69	0	6
$\Psi()$ P (ensoleillement)	187,48	10,11	0	3
$\Psi()$ P (T° + ensoleillement)	189,45	12,08	0	4
$\Psi()$ P ()	194,52	17,15	0	2
$\Psi()$ P (T°)	195,45	18,08	0	3
$\Psi()$ P (T° + T° ²)	196,83	19,46	0	4

Tableau 3 - Classement des modèles de suivi en occupation testés et paramètres associés. Le modèle sélectionné est indiqué en gras.

Table 3 - Ranking of site-occupancy models that have been tested and associated parameters. The selected model is shown in bold.

le modèle reste modeste (environ 50%), et présente un intervalle de confiance large. La variable sPC2 intégrée dans notre meilleur modèle reflète, quant à elle, les variables d'habitat influençant la probabilité de détection (Fig. 4). L'analyse des coefficients de corrélation entre les variables de recouvrement de la végétation et cette sPC2 nous permet de dégager certaines tendances. Ainsi, la probabilité de détection est corrélée positivement à la présence de fougère aigle et de genêt sur le site prospecté mais négativement corrélée à la forte présence d'éricacées, de végétation arbustive/arborée totale et plus particulièrement d'épicéa, de sorbier et de chêne pédonculé.

C. Modélisation de la probabilité d'occupation des stations (Ψ)

Le meilleur modèle sélectionné pour la probabilité d'occupation des stations est celui faisant intervenir la variable sPC1 (Tab. 3). La probabilité

d'occupation des stations est négativement corrélée à cette sPC1 (Fig. 5). Par conséquent, des valeurs fortement négatives de cette sPC1 reflètent de hautes probabilités d'occupation des stations. Ici aussi, l'analyse des coefficients de corrélation entre les variables de recouvrement végétal et la sPC1 (Tab. 1, Fig. 5) nous permet de décomposer les informations apportées par cette variable comme ceci : le paramètre Ψ des stations est plus important pour les stations possédant un recouvrement en éricacées et sphaignes/polytrics plus important et un recouvrement de molinie moindre. De même, l'abondance de saules sous forme arbustive semble corrélée à une forte probabilité de présence de l'espèce mais la croissance importante de ligneux formant une strate arborée est fortement corrélée de façon négative à la probabilité d'occupation de la station. Cette modélisation globale nous permet d'estimer une proportion occupée des sites prospectés ($PAO_{estimated}$) de 33,4% alors que la proportion naïve ($PAO_{naïve}$) est de 26,9%.

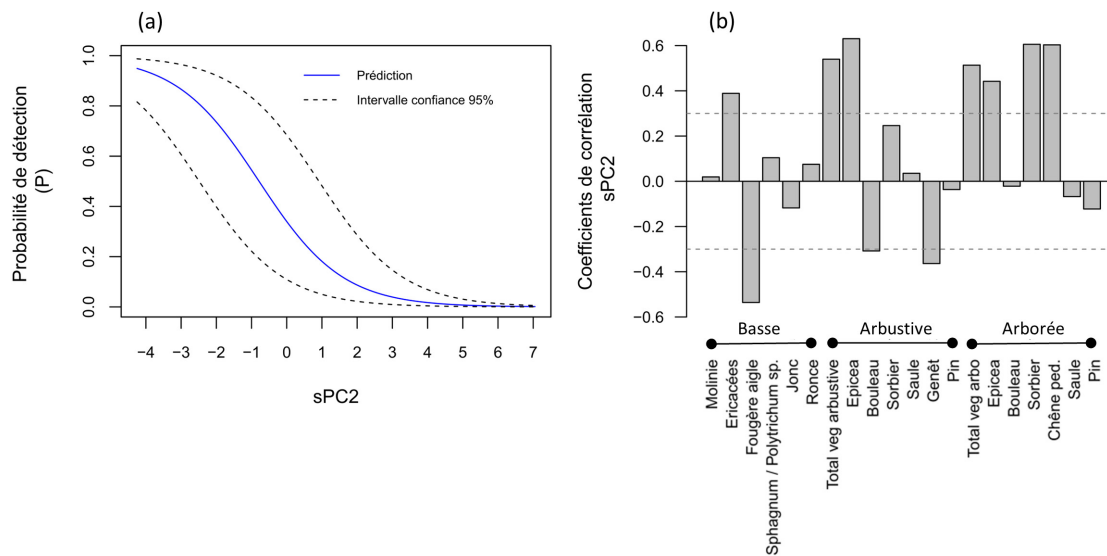


Figure 4 - (a) Évolution de la probabilité de détection en fonction de la variable sPC2. (b) Graphique en barres des coefficients de corrélation entre les variables de recouvrement végétal et la variable sPC2. (rase) correspond à la végétation rase, (arbu) à la végétation arbustive et (arbo) à la végétation arborée. Les lignes pointillées représentent à titre indicatif le seuil de corrélation de 0.3. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95% de l'estimation.

Figure 4 - (a) Evolution of the detection probability according to the sPC2 variable. (b) Barplot of the correlation coefficients between the vegetation cover variables and the sPC2 variable. (rase) corresponds to short vegetation, (arbu) to shrubby vegetation and (arbo) to tree vegetation. For information, the dotted lines represent the correlation threshold of 0.3. The dotted lines represent the 95% confident interval of the estimate.

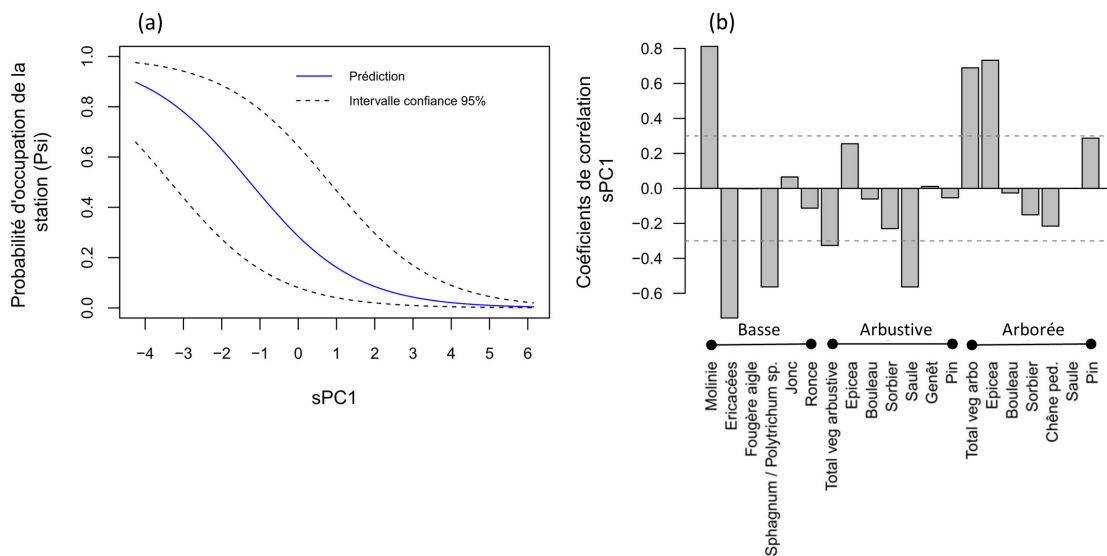


Figure 5 - (a) Évolution de la probabilité d'occupation des stations selon la variable sPC1. (b) Graphique en barres des coefficients de corrélation entre les variables de recouvrement végétal et la variable sPC1. (rase) correspond à la végétation rase, (arbu) la végétation arbustive et (arbo) la végétation arborée. Les lignes pointillées représentent à titre indicatif le seuil de corrélation de 0,3. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95% de l'estimation.

Figure 5 - (a) Evolution of the occupancy probability of stations according to the sPC1 variable. (b) Barplot of the correlation coefficients between the vegetation cover variables and the sPC1 variable. (rase) corresponds to short vegetation, (arbu) to shrubby vegetation and (arbo) to tree vegetation. For information purposes, the dotted lines represent the correlation threshold of 0.3. The dotted lines represent the 95% confident interval of the estimate.

II. Effectifs et densités au sein des stations de CMR

138 individus adultes différents ont été identifiés : 88 mâles et 50 femelles. 41 recaptures ont été effectuées pour un total de 179 captures d'individus adultes au sein des six stations de CMR (Tab.4).

Le taux de recapture moyen est de 0,23. Le taux de recapture est plus faible pour les femelles que pour les mâles hormis sur une station. Afin d'augmenter la précision des estimations, les calculs d'effectifs et de densités ont dès lors été réalisés uniquement pour les mâles (tableau 5). Le meilleur modèle sélectionné par CAPTURE est le modèle M(o) (aucun effet sur la probabilité de capture), à l'exception d'une station où le meilleur modèle est M(th) (variation dans le temps de la probabilité de capture et hétérogénéité individuelle de cette probabilité de capture).

Les densités varient entre trois et sept mâles par hectare selon les stations avec une moyenne de cinq mâles adultes par hectare. Le sex-ratio étant le plus souvent équilibré au sein des grandes populations (Prestt 1971, Dirk Bauwens com. pers.), les densités d'individus adultes sont estimées en doublant la densité estimée des mâles, c'est-à-dire une densité globale comprise entre six et 14 individus par hectare.

III. Surface d'habitat favorable et effectif actuel estimé

Le calcul de la surface d'habitat favorable sur l'ensemble de la réserve naturelle donne comme résultat 4 800 ha. Ce calcul effectué uniquement sur la zone actuellement occupée donne comme résultat 458 ha d'habitat favorable. Les densités étant comprises entre six et 14 individus par hectare, il en ressort une estimation d'effectif comprise entre 2 748 et 6 412 individus.



Figure 6 - Couple de Vipères péliades. Hautes Fagnes, Belgique (photo: Thibaut Cuenot).

Figure 6 - Pair of Adders. Hautes Fagnes, Belgium (picture: Thibaut Cuenot).

Station	Nombre de sessions positives	Nombre de captures	Nombre de recaptures	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Taux de recaptures total [%]	Taux de recaptures mâles	Taux de recaptures femelles
1	12	30	9	13	8	30,0	24,00	21,4
2	7	19	4	10	5	21,1	9,1	37,50
3	7	9	2	6	1	16,6	33,3	0
4	10	28	3	12	13	10,7	31,4	15,8
5	14	46	14	24	8	30,4	11,1	7,1
6	10	47	9	23	15	19,1	21,6	5,5
TOTAL	60	179	41	88	50	22,9	21,6	15,8

Tableau 4 - Récapitulatif des captures et recaptures dans les stations de capture-recapture. Les sessions négatives (sans captures) ne sont pas comptabilisées dans le nombre de sessions.

Table 4 - Summary of captures and recaptures at the capture-recapture stations. Negative sessions (no captures) are not counted in the number of sessions.

Station	Estimation effectif mâles adultes	Intervalle de confiance 95%	Modèle retenu	Surface (ha)	Densité
1	8	[8 ;17]	M(o)	2,3	3,5 ± 1
2	31	[13 ;141]	M(o)	9,4	3,3 ± 2
3	21	[6 ;47]	M(o)	7	3 ± 1
4	34	[13 ;185]	M(th)	11	3,1 ± 3
5	43	[27 ;93]	M(o)	6	7,2 ± 3
6	40	[28 ;76]	M(o)	8	5 ± 1

Tableau 5 - Estimations des effectifs (avec le programme CAPTURE) et des densités de mâle adulte au sein des différentes stations de capture-marquage-recapture.

Table 5 - Estimates of numbers and densities of adult males within the different capture-mark-recapture stations (using CAPTURE programme).

DISCUSSION

I. Étude de l'occupation

La méthode de suivi en occupation des sites nous a permis de caractériser la répartition de l'espèce dans les vastes paysages de landes et tourbières des Hautes Fagnes.

La modélisation de la probabilité de détection identifie la variable d'ensoleillement comme influençant la probabilité de détection de la Vipère péliade. Cette probabilité de détection chutant fortement au-delà d'un ensoleillement de 50%, il est très important de cibler les meilleures conditions météorologiques lors des sessions de prospection. Il est également intéressant de noter que sous les meilleures conditions d'ensoleillement, la probabilité de détection de la Vipère dans les Hautes Fagnes excède difficilement 50%. Cela démontre bien le caractère élusif de cette espèce et la nécessité de prendre en compte sa probabilité de détection dans les méthodes de suivi. La modélisation de l'occupation des sites s'avère donc particulièrement adéquate. Le meilleur modèle identifie également la sPC2 comme corrélée significativement à la probabilité de détection. Ceci nous démontre que les variables de végétation propres à chaque site peuvent également influencer la détection des individus. Nos résultats suggèrent ainsi qu'un important recouvrement en éricacées mais également en végétation arbustive et arborée totale influence négativement la détection de l'espèce. Une telle observation est sans doute à mettre en relation avec le caractère cryptique de l'espèce et la difficulté accrue de détection des individus dans un milieu structurellement complexe comportant de nombreuses strates de végétation (Gotceitas & Colgan 1989).

Nos résultats montrent que la probabilité d'occupation est positivement corrélée à l'abondance d'éricacées (*Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum*), de sphaignes (*Sphagnum* sp.) et de polytrics (*Polytrichum* sp.) et négativement corrélée au recouvrement en molinie (*Molinia caerulea*) ainsi qu'à la couverture arborée. Ces facteurs constituent précisément des critères déterminants pour l'évaluation de l'état de conservation des landes humides (Mistarz & Grivel 2020). La Vipère péliade peut dès lors être considérée comme un bon indicateur de l'état de conservation de ces milieux. Ces résultats ne signifient cependant pas que les zones boisées

ainsi que les landes dégradées à molinies ne soient pas utilisées par l'espèce. Les femelles non-reproductrices et les mâles utilisent notamment les espaces boisés en été pour l'alimentation (Luiselli et al. 1994).

Bien que les données récoltées dans le cadre de l'étude de l'occupation l'aient été durant deux années, elles ont été traitées selon un modèle à saison unique. En effet, l'espèce possédant une capacité de dispersion et de reproduction limitée, une différence notable de l'occupation de l'espèce en l'espace d'une seule année est peu probable. Cependant, la méthodologie de suivi en occupation de sites peut aussi se décliner en une modélisation multi-saisons (MacKenzie & al. 2003) à l'aide d'un suivi de ces stations au cours du temps. Le suivi en occupation de sites multi-saisons permet alors de mettre en évidence des changements dans l'occupation des stations. De nouvelles données acquises sur ces mêmes stations dans 5 et 10 ans devraient permettre, le cas échéant, de mettre en évidence une éventuelle expansion de l'espèce.

II. Densités

Avec une moyenne de dix individus par hectare, les densités de Vipères adultes sont particulièrement élevées dans les Hautes Fagnes.

En effet, par comparaison, dans les populations wallonnes indigènes, la densité moyenne se situe entre deux et cinq individus par hectare (Graitson 2008 ; Vynckier 2012). Sur des sites étudiés dans les Alpes et le Jura suisse, les densités sont respectivement de un et trois individus par hectare (Neumeyer 1987 ; Ursenbacher & Monney 2003). Dans les landes du Groot Schietveld, les densités moyennes sont de quatre individus par hectares mais peuvent s'avérer localement beaucoup plus élevées (D. Bauwens com. pers.). Des densités similaires à celles rencontrées dans les Hautes Fagnes sont beaucoup plus rarement citées, par exemple dans des écosystèmes particulièrement peu anthropisés au sein des Alpes sub-orientales avec onze individus par hectare (Luiselli 1993).

La densité élevée observée dans les Hautes Fagnes est probablement la résultante d'un habitat particulièrement favorable, très peu soumis au dérangement humain, au sein duquel les proies (notamment le Lézard vivipare, *Zootoca vivipara*) sont nombreuses et la prédation très faible. Il convient de souligner que dans deux stations (5 et 6)

où les densités atteignent 14 individus par hectare, le taux de prédation exercé sur des modèles d'argile représentant des Vipères péliades est le plus faible enregistré parmi toutes les stations étudiées en Wallonie (Duchesne et al. 2022), ce qui suggère que les serpents sont peu contraints par la prédation dans ce secteur ce qui pourrait favoriser une forte dynamique de population.

III. Effectif

Une capturabilité supérieure des mâles par rapport aux femelles au début du printemps est un fait bien connu chez cette espèce (Prestit 1971 ; Ursenbacher & Monney 2003 ; Bauwens & Claus 2019b). Le déséquilibre entre le nombre de mâles et de femelles que nous avons observé s'explique par le fait que les sessions de captures ont été beaucoup plus nombreuses au printemps qu'en été.

Nos résultats suggèrent que l'effectif actuel est compris dans une fourchette de l'ordre de 3 000 à 6 000 individus. Cette estimation doit être considérée avec prudence, d'une part en raison de l'intervalle de confiance important sur les estimations, d'autre part en raison du fait que les Vipères ne sont vraisemblablement pas distribuées de façon homogène sur le site d'étude. Il convient toutefois de noter que l'effectif réel pourrait être supérieur à celui estimé d'une part car le taux de recapture est très faible sur certaines stations, d'autre part car des observations ponctuelles de quelques individus ont été réalisées en marge de la réserve naturelle, au-delà des routes principales, sur des zones qui pourraient constituer le front de colonisation actuel mais où les densités sont certainement très faibles.

La population de Vipère péliade des Hautes Fagnes constitue donc, avec celle située dans le terrain militaire du Groot Schietveld près d'Anvers, estimée à environ 4 000 individus (Bauwens & Claus 2019), la plus importante de Belgique. Toutes les autres populations subsistantes en Belgique ont des effectifs très faibles. À titre de comparaison, on estime que l'effectif cumulé de l'ensemble des populations wallonnes subsistantes est compris entre 200 et 300 adultes (Graitson 2010).

Nos résultats suggèrent en outre que seuls 10% des habitats potentiellement favorables de la réserve naturelle des Hautes Fagnes sont actuellement colonisés par l'espèce. De plus, la réserve naturelle va s'étendre d'environ un millier d'hectares au cours des prochaines années suite à des déboisements

importants de peuplements d'épicéas (René Dahmen, com. pers.). En outre, d'autres surfaces conséquentes d'habitats potentiellement favorables à l'espèce mais encore non occupés par celle-ci sont présents en dehors du périmètre de la réserve naturelle, au sein de la forêt domaniale adjacente ainsi que dans le vaste terrain militaire d'Elsborn qui est contiguë à la réserve naturelle. Il n'est donc pas exclu que cette population constitue, au terme de son expansion, une des plus importantes populations européennes.

IV. Conservation

L'introduction de populations de Vipère péliade dans des tourbières d'altitude n'est pas un fait nouveau. En effet, des individus ont été introduits dans les Vosges sur le site du Bonhomme en 1979, l'espèce n'y a toutefois pas été revue depuis 2003 (Vacher & Geniez 2010). La date et l'origine de l'introduction de l'espèce dans les Hautes Fagnes sont par contre inconnues.

Des introductions de serpents totalement en dehors de leur aire de répartition peuvent avoir des impacts désastreux sur la biodiversité, notamment en milieu insulaire comme en témoigne l'invasion de l'île de Guam par *Boiga irregularis* (Roda et al. 1992) ainsi que diverses espèces en Floride (Engeman et al. 2011). Le cas de l'introduction de la Vipère péliade dans les Hautes Fagnes est cependant fort différent puisque des populations indigènes existent à moins de 80 km, de plus l'espèce occupe des milieux tourbeux sensiblement similaires au sein de la même région naturelle, le massif ardennais (Hussin & Parent 1998).

Cette introduction illégale soulève néanmoins quelques questions. Comment la présence de ce serpent est-elle perçue par le public qui est très présent dans les Hautes Fagnes ? L'espèce étant en déclin massif en Europe, cette population doit-elle faire l'objet d'enjeux de conservation ?

Sans prétendre répondre à ces questions, il nous semble utile de préciser que la thématique de l'acceptabilité des Vipères dans des sites fortement fréquentés par le public a été étudié sur la Vipère aspic, notamment à la suite d'un programme de gestion des habitats forestiers (Bonnet et al. 2016), démontrant ainsi que des stratégies de conservation qui favorisent des animaux peu populaires sont réalisables.

Les densités élevées observées dans les Hautes

Fagnes indiquent que les landes et tourbières des hauts plateaux ardennais constituent des biotopes particulièrement favorables à cette espèce fortement menacée et que l'introduction bénigne (IUCN 1998) peut constituer un outil pour sa conservation. Les tourbières des hauts plateaux ardennais ont fait l'objet de restaurations à large échelle dans le cadre de projets LIFE au cours des dernières années (Dufrêne et al. 2015), plusieurs sites favorables ne sont pas occupés par l'espèce et pourraient à terme servir de récepteur afin de conserver des populations menacées de la Vipère péliade.

Remerciements - Nos remerciements vont au Département Nature et Forêt du Service Public de Wallonie pour les autorisations délivrées ainsi que pour les collaborations sur le terrain. Nous remercions particulièrement Monsieur René Dahmen pour son intérêt et son soutien à la réalisation de cette étude.

Nos remerciements vont aussi au Département d'Etudes du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA) du Service Public de Wallonie qui a contribué au financement permettant la réalisation de l'étude.

Merci à Christophe Barbraud, Aurélien Besnard, Philippe Goffart, Olivier Lourdais et Sylvain Ursenbacher pour leurs conseils méthodologiques. Merci aux stagiaires qui ont contribué à la récolte de données sur le terrain : Samuel Aptel, Louise Cools, Laurent Dufey, Corentin Fournier et Adrien Pineau. Merci également aux membres de la commission de gestion de la réserve naturelle des Hautes Fagnes ainsi qu'à ceux du groupe de travail « Serpents » de Natagora qui ont contribué aux prospections.

Nos remerciements vont également aux relecteurs pour leurs remarques et critiques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bauwens, D., Claus, K. & Mergeay, J. (2018) Genotyping validates photo-identification by the head scale pattern in a large population of the European adder (*Vipera berus*). *Ecology and Evolution*, **8**: 2985-2992.
- Bauwens, D. & Claus, K. (2019) Intermittent reproduction, mortality patterns and lifetime breeding frequency of females in a population of the adder (*Vipera berus*). *PeerJ*, **7**: e6912. DOI: 10.7717/PeerJ.6912.
- Bauwens, D. & Claus, K. (2019b) Seasonal variation of mortality, detectability, and body condition in a population of the adder (*Vipera berus*). *Ecology and Evolution*, **9**: 5821-5834.
- Benson, P. A. (1999) Identifying individual adders, *Vipera berus*, within an isolated colony in East Yorkshire. *British Herpetological Society Bulletin*, **67**: 21-27.
- Bonnet, X. & Naulleau, G. (1996) Catchability in snakes: Consequences for estimates of breeding frequency. *Canadian Journal of Zoology*, **74**: 233-239.
- Bonnet, X., Lecq, S., Lassay, J.-L., Ballouard, J.-M., Barbraud, C., Souchet, J., Mullin, S.J. & Provost, G. (2016) Forest management bolsters native snake populations in urban parks. *Biological Conservation*, **193**: 1-8.
- Dufrêne, M., Frankard, P., Plunus, J., Loute, M., Cristofoli, S., Pironet, A., Motte, G. & Parkinson, D. (2015) Le méta-projet de restauration des tourbières de Haute-Ardenne. *Hautes Fagnes*, **300**: 24-42.
- Duchesne, T., Graitson, E., Lourdais, O., Ursenbacher, S. & Dufrêne, M. (2022). Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake. *Journal of Zoology*. DOI:10.1111/jzo.13007"
- Engeman, R., Jacobson, E., Avery, M. L., & Meshaka Jr, W. E. (2011) The aggressive invasion of exotic reptiles in Florida with a focus on prominent species: A review. *Current zoology*, **57(5)**: 599-612.
- Gardner, E., Julian, A., Monk, C. & Baker, J. (2019) Make the Adder Count: population trends from citizen science survey of UK adders. *Herpetological Journal*, **29**: 57-70.
- Glead-Owen, C. & Langham, S. (2012) *The Adder Status Project: A conservation condition assessment of the adder (Vipera berus) in England, with recommendations for future monitoring and conservation policy*. Bournemouth, UK (ARC). Report to Amphibian and Reptile Conservation: 1-78.
- Gotceitas, V., & Colgan, P. (1989) Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia*, **80**: 158-166.
- Graitson, E. (2008) Eco-éthologie d'une population de vipères péliades (*Vipera b. berus* L.) dans une région de bocage du sud-ouest de la Belgique. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **128**: 3-19.
- Graitson, E. (2009) Guide de l'inventaire et du suivi des reptiles en Wallonie. *L'Echo des Rainettes*, hors série n°1 : 1-56.
- Graitson, E. (2010) Plan d'action pour la Vipère péliade (*Vipera berus*) en Wallonie. Namur, Belgique (Département Nature et Forêt, DGARNE): 1-55.
- Graitson, E. (2013) Les reptiles de Wallonie. Bilan des connaissances et évolution récentes. *L'Echo des Rainettes*, **12**: 2-19.
- Graitson, E., Barbraud, C. & Bonnet, X. (2018) Catastrophic impact of wild boars: insufficient hunting pressure pushes snakes to the brink. *Animal Conservation*, **2018**: 1-12.
- Graitson, E., Goffart, P. & et Weiserbs, A. (2022) La nouvelle liste rouge des amphibiens et reptiles en Wallonie. *L'Echo des Rainettes*, **22**: 1-7.
- Guiller, G. & Legentilhomme, J. (2006) Impact des pratiques agricoles sur une population de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (Ophidia, Viperidae) en Loire-Atlantique. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, **28**: 73-82.
- Hodges, R.J. & Seabrook, C. (2019) Emigration and annual dispersal of the northern viper (*Vipera berus*) in a chalk grassland reserve. *Herpetological Bulletin*, **148**: 1-10.
- Hussin, J. & Parent, G.H. (1998) Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique. Note 11 Données nouvelles (1985-1996) sur la chorologie et sur l'écologie de la Vipère péliade, *Vipera berus berus* Linné, en Belgique. *Les Naturalistes Belges*, **79**: 257-269.
- Jooris, R., Engelen, P., Speybroeck, J., Lewylle, I., Louette, G., Bauwens, D. & Maes, D. (2013) *De amfibieën en reptielen van Vlaanderen. Recente verspreiding en toelichting*

- bij de nieuwe Rode Lijst. Mechelen, Belgique (Rapport Natuurpunt.Studie): 2013/6.
- Julian, A. & Hodges, R. J. (2019) The Vanishing Viper: themes from a meeting to consider better conservation of *Vipera berus*. *Herpetological Bulletin*, **149**: 1-10.
- Lenders, A.J.W., Leerschool, T.E.M. & Keijsers, P.L.G. (2012) De vitaliteit van de adderpopulatie in Nationaal Park De Meinweg. *Natuurhistorisch Maanblad*, **102**: 182-186.
- Luiselli, L. (1993) Are sperm storage and within season multiple mating important components of the Adder reproductive-biology. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **14**: 705-710.
- Luiselli, L., Capula, M., Rugiero, L., & Anibaldi, C. (1994) Habitat choice by melanistic and cryptically coloured morphs of the adder, *Vipera berus*. *Bolletino Di Zoologia*, **61**: 213-216
- Madsen, T. & Ujvari, B. (2011) The potential demise of a population of adders (*Vipera berus*) in Smygehuk, Sweden. *Herpetological Conservation and Biology*, **6**: 72-74.
- McInerney, C.J. (2018) *The study and conservation of adders in Scotland*. The Glasgow Naturalist Volume 27, Supplement. *The Amphibians and Reptiles of Scotland*.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A. & Langtimm, C.A. (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, **83**: 2248-2255.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G. & Franklin, A. B. (2003) Estimating site occupancy, colonization and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, **84**: 2200-2207.
- Mistarz, M. & Grivel, L. (2020) *Évaluation de l'état de conservation des landes humides d'intérêt communautaire. Cahiers d'évaluation à l'échelle des sites Natura 2000. Version 1*. Paris (7UMS Patrinat - OFB/CNRS/MNHN): 1-88.
- Neumeyer, R. (1987) Density and Seasonal Movements of the Adder (*Vipera berus* L. 1758) in a Subalpine Environment. *Amphibia Reptilia*, **8**: 259-275.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., & Anderson, D. R. (1978) Statistical Inference from Capture Data on Closed Animal Populations. *Wildlife Monographs*, **62**: 3-135.
- Paquay, M. & Graitson, E. (2007) *La vipère péliade Vipera berus* (Linnaeus, 1758). In: Jacob J.-P. et al., *Amphibiens et reptiles de Wallonie*. Wallonie, Belgique (Aves - Rainne et Centre de Recherche de la nature, des Forêts et du Bois - MRW-DGRNE): 266-277.
- Parent, G. H. (1968) Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique. Note 1 : Quelques données sur la répartition et sur l'écologie de la Vipère péliade (*Vipera berus berus* L.) en Belgique et dans le NE de la France. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **44**: 1-34.
- Parent, G.H. (1969) Quelques indications nouvelles sur la répartition de la vipère péliade, *Vipera berus* L., en Belgique. *Les Naturalistes Belges*, **50**: 572-576.
- Parent, G. H. (1984) Atlas des batraciens et reptiles de Belgique. *Cahiers d'Ethologie appliquée*, **4**: 1-198.
- Parent, G. H. (1997) Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique - Note 10. Chronique de la régression des Batraciens et Reptiles en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg au cours du XX^{ème} siècle. *Les Naturalistes Belges*, **78**: 257-304.
- Phelps, T. (2004) Population dynamics and spatial distribution of the adder *Vipera berus* in southern Dorset, England. *Mertensiella*, **15**: 241-258.
- Prestit, I. (1971) An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *Journal of Zoology*, **164**: 373-418.
- Rey G. & Timmermans A. (2017) *Plan d'actions régional Vipère péliade. Étude de deux populations de Vipère péliade Vipera berus par capture-marquage-recapture dans le Pas-de-Calais. Le communal d'Audresselles et la Chapelle de Guémy*. Lillers (Conservatoire d'espaces naturels du Nord et du Pas-de-Calais): 1-68.
- Rodda, G.H., Fritt, T.H. & Conry P.J. (1992) Origin and Population Growth of the Brown Tree Snake, *Boiga irregularis*, on Guam! *Pacific Science*, **46**: 46-57.
- UICN. (1998). *Lignes directrices de l'UICN relatives aux réintroductions. Préparées par le Groupe de spécialistes de la réintroduction de la commission de la Sauvegarde des espèces de l'UICN*. Gland, Suisse et Cambridge, Royaume Uni (UICN): 1-20.
- Ursenbacher, S. & Monney, J.-C. (2003) Résultats de 5 années de suivi d'une population de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Jura Suisse: estimation des effectifs et discussion des méthodes d'estimation. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **107**: 15-25.
- Ursenbacher, S., Guillon, M., Cubizolle, H., Dupoué, A., Blouin-Demers, G. & Lourdais, O. (2015) Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western Europe: Patterns of genetic diversity in the adder (*Vipera berus*) support the central-marginal hypothesis. *Molecular Ecology*, **24**: 3639-3651.
- Vacher, J.P. & Geniez, M. (coord). (2010) *Les Reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Paris, Mèze (Muséum national d'Histoire Naturelle et Biotope): 1-544.
- van Leeningen, R. & van Dorp, D. (2015) Results of twelve years of Adder research Hijckerveld. *Ravon*, **59**: 68-71.
- Vynckier, T. (2012) *Estimation de l'effectif des populations de la vipère péliade (Vipera b. berus L.) en Wallonie et mise au point d'une stratégie d'actions pour sa conservation*. Liège, Belgique (Université de Liège, faculté des sciences. Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de master en biologie des organismes et écologie): 1-63.
- Wastiaux, C. & Schumacker, R. (2003) *Topographie de surface et de subsurface des zones tourbeuses des réserves naturelles domaniales des Hautes Fagnes*. Liège. Belgique (Ministère de la Région Wallonne, DGRNE): 1-53.

Date de soumission : mercredi 26 janvier 2022

Date d'acceptation : samedi 27 Août 2022

Date de publication : 2022