

COLLECTION

COMPRENDRE POUR AGIR

Espèces arctico-alpines face à la crise climatique

**De nouvelles connaissances en faveur
de leur conservation**

Étude de cas : Lièvre variable et Lagopède alpin

Sous la direction de Charlotte Perrot



Pour citer cet ouvrage :

Charlotte Perrot et al. 2026. *Espèces arctico-alpines face à la crise climatique. De nouvelles connaissances en faveur de leur conservation. Étude de cas : Lièvre variable et Lagopède alpin*. Office français de la biodiversité, *Comprendre pour agir*. 132 p.

Cet ouvrage est présenté sur le site de l'Office français de la biodiversité :

ofb.gouv.fr/node/13250

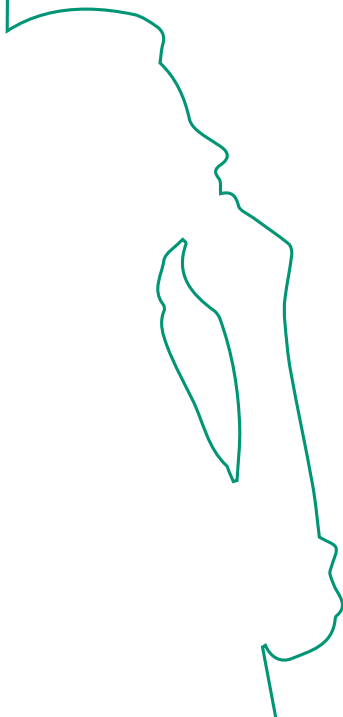
et référencé dans le portail documentaire partenarial Eau & Biodiversité :

documentation.eauetbiodiversite.fr

Espèces arctico-alpines face à la crise climatique

**De nouvelles connaissances en faveur
de leur conservation**

Étude de cas : Lièvre variable et Lagopède alpin



Sous la direction de Charlotte Perrot

RÉSUMÉ ET MOTS-CLEFS

Le Lagopède alpin (*Lagopus muta*) et le Lièvre variable (*Lepus timidus*) sont deux espèces emblématiques des écosystèmes alpins de haute altitude. Elles ont en commun d'être adaptées à la neige et au froid et d'avoir trouvé refuge dans les Alpes après la dernière glaciation. Aujourd'hui, les changements de régime de précipitations neigeuses et pluvieuses ainsi que les périodes de fortes chaleurs estivales dus au changement climatique, mettent ces deux espèces à rude épreuve. De plus, lièvres et lagopèdes souffrent d'une fréquentation humaine de leur aire de répartition de plus en plus forte, liée notamment à l'essor des activités récréatives de plein air.

Bien qu'emblématiques, ces espèces sont peu connues. La connaissance de leur mode de vie discret, au cœur de milieux montagnards à l'accès difficile est donc lacunaire. Le programme POIA (Programme inter-régional du massif des Alpes) Espèces arctico-alpines s'est donné pour mission d'acquérir de nouvelles données pour une meilleure compréhension de leur écologie et de leur comportement dans un but de conservation. Ceci a été possible grâce à l'utilisation de technologies récentes : génétique, bioacoustique, balise GPS, pièges photographiques, etc. Cet ouvrage présente l'ensemble des résultats des suivis réalisés ainsi que les applications potentielles qui en découlent pour la conservation de ces espèces.

MOTS-CLEFS

- Lagopède alpin
- Lièvre variable
- Écosystèmes alpins
- Conservation
- Écologie des populations
- Populations relictuelles
- Changement climatique

SOMMAIRE

INTRODUCTION	8
PARTIE 1 Santé et viabilité des populations	16
1.1 Fragmentation des populations : ce que nous apprend la génétique	17
1.1.1 Contexte	17
1.1.2 Méthodologie	18
1.1.3 Résultats	20
1.2 Évolution du parasitisme chez le Lagopède alpin dans les Alpes françaises : apport du volet sanitaire	25
1.2.1 Contexte	25
1.2.2 Un parasitisme globalement stable ou en léger déclin	27
1.2.3 Des situations locales parfois contrastées et préoccupantes	31
1.2.4 Avancées dans la connaissance	33
1.2.5 Conclusion et perspectives	33
PARTIE 2 Habitats et espèces arctico-alpines	36
2.1 Évolution spatio-temporelle des habitats favorables dans les Alpes françaises	37
2.1.1 Contexte	37
2.1.2 Méthodologie	38
2.1.3 Résultats	42
2.1.4 Les modèles, une des représentations de la réalité	45
2.1.5 L'échelle spatiale	45
2.2 Lièvre d'Europe dans les vallées et Lièvre variable sur les sommets : quand l'un peut monter et l'autre est acculé	47
2.2.1 Contexte et objectifs	47
2.2.2 Des massifs aux contextes topographiques et bioclimatiques variés	47
2.2.3 La sélection des zones à prospector (échantillonnage)	49
2.2.4 La collecte de fèces sur le terrain	49
2.2.5 Les analyses génétiques et statistiques	50
2.2.6 Un important effort de terrain déployé pendant cinq hivers	51
2.2.7 Le Lièvre d'Europe occupe des altitudes différentes selon les massifs	51

2.2.8	L'aire d'occupation du Lièvre variable a une limite altitudinale inférieure changeante selon les massifs	52
2.2.9	Le Lièvre variable a une limite altitudinale supérieure plafonnée dans les massifs préalpins	52
2.2.10	Des altitudes de coexistence variables entre massifs	52
2.2.11	Conclusions et perspectives	54
2.3	Que révèlent les pièges photographiques sur l'utilisation saisonnière des habitats par le Lièvre variable ?	55
2.3.1	Contexte	55
2.3.2	Méthodologie	55
2.3.3	Résultats	59
2.3.4	Conclusion	63
2.4	Quelles zones préserver pour une meilleure reproduction du Lagopède alpin ?	64
2.4.1	Contexte	64
2.4.2	Des oiseaux connectés	65
2.4.3	Choisir en fonction de l'offre	66
2.4.4	Des oiseaux spécialistes du froid plus que de la montagne	68
2.4.5	Subvenir aux besoins de ses poussins	70
2.4.6	Des oiseaux sensibles au dérangement durant l'été	71
2.5	Mise en place de dispositifs de quiétude en faveur du Lagopède alpin : retours d'expérience dans le Mercantour, le Queyras et les Écrins	73
2.5.1	Contexte	73
2.5.2	Zone de quiétude du col de la Cayolle, Parc national du Mercantour	74
2.5.3	Zone de quiétude du col du Galibier, Parc national des Écrins	80
2.5.4	Zone de quiétude du col Agnel, Parc naturel régional du Queyras	82
2.5.5	Conclusion et perspectives	84

PARTIE

Surveillance des populations 86

3.1	Déploiement d'un suivi acoustique à large échelle des lagopèdes dans l'arc alpin	87
3.1.1	Contexte et problématique de l'étude	87

3.1.2	État de l'art sur le suivi acoustique et cas du Lagopède alpin	88
3.1.3	Zones d'études et enregistrements acoustiques	88
3.1.4	Analyse acoustique et indices extraits	89
3.1.5	Résultats de l'activité vocale et nombre d'individus	90
3.1.6	Discussion et perspectives	92
3.2	Étude des paramètres démographiques d'une population de Lièvre variable dans le Parc national des Écrins	95
3.2.1	Contexte	95
3.2.2	Méthodologie déployée	95
3.2.2	Résultats et discussion	98
3.2.4	Conclusion et perspectives	102
PARTIE 4	Sensibilisation et communication	106
4.1	Comprendre pour protéger	107
4.1.1	Une appropriation locale au travers de la concertation, gage de la réussite du dispositif	108
4.1.2	Sur le terrain, la nécessité d'informer et de sensibiliser les visiteurs	109
4.2	Rendre visible l'invisible	110
4.2.1	Mobiliser des bénévoles pour collecter des données	110
4.2.2	Former les acteurs socio-professionnels pour en faire des relais d'information	111
4.3	Rendre la science digeste	112
4.3.1	Conception d'outils partagés entre territoires	112
4.3.2	Valorisation des études auprès de différents publics	114
4.4	Pour conclure	115
	MOT DE LA FIN AUX COORDINATEURS DE LA RECHERCHE	116
	RÉFÉRENCES	118
	Sitographie	126
	Pour aller plus loin	126
	GLOSSAIRE	127
	Sigles et abréviations	127
	Définitions	128



Lièvre variable
© B. Muffat-Joly / OFB

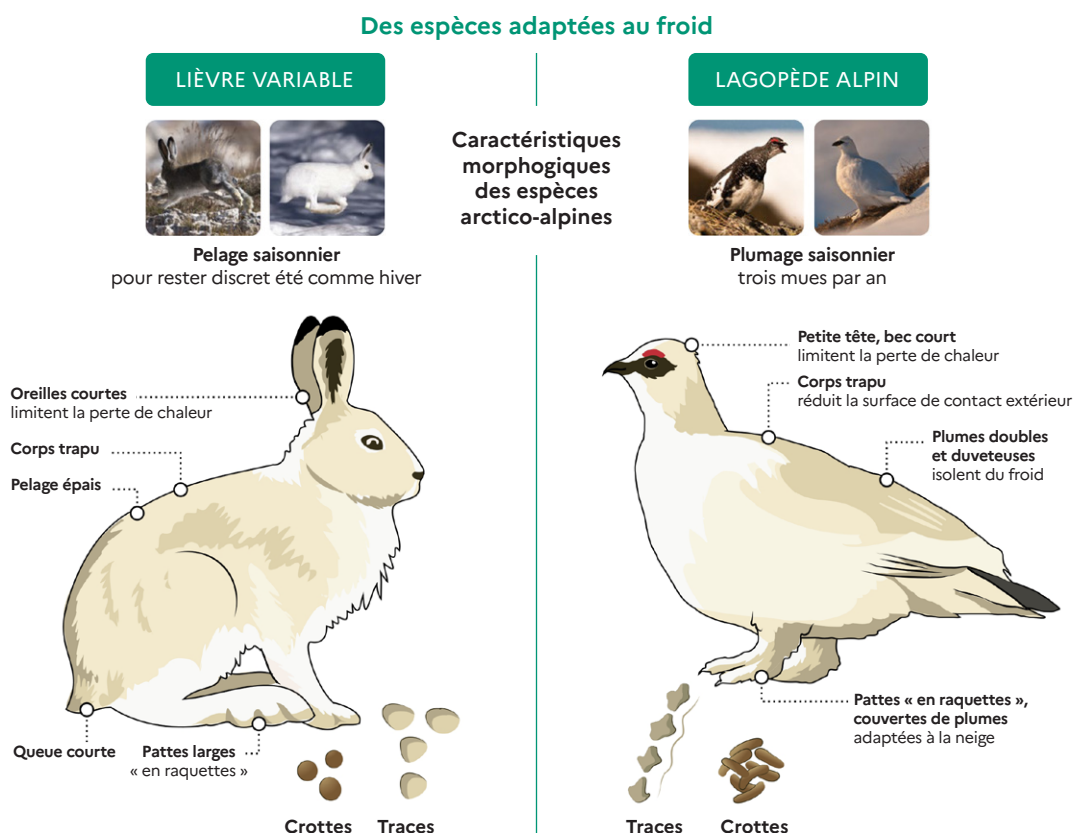
Des espèces spécialistes du froid à l'avenir incertain

Le Lagopède alpin (*Lagopus muta*) et le Lièvre variable (*Lepus timidus*) sont deux espèces remarquables des hautes altitudes des Alpes françaises, monde du froid et de la neige. Au-dessus de la forêt, entre 1800 et 3000 m d'altitude, vit le Lagopède alpin dans les pelouses rases, les éboulis et les combes à neige. Le Lièvre variable préfère les zones de transitions entre la forêt, les landes et les pelouses, dans une strate altitudinale comprise entre 1400 et 2500 m. Les habitats de ces deux espèces sont rudes et contraignants autant pour les conditions météorologiques extrêmes que pour la topographie très accidentée.

Ces deux espèces y survivent grâce à de nombreuses adaptations morphologiques (**Figure 1**). Par exemple, le plumage du Lagopède alpin est composé de plumes doubles et duveteuses qui le protègent des basses températures. Ses pattes, particulièrement emplumées, font office de « raquettes » facilitant son déplacement sur la neige. Quant à ses narines, elles sont recouvertes de duvet qui réchauffe l'air inhalé. Les oreilles du Lièvre variable sont courtes, ce qui limite la perte de chaleur, et son pelage est épais. Ces deux espèces arborent en hiver une robe blanche qui leur permet de se fondre dans la neige et de ne pas être détectés par les prédateurs.

Figure 1

Adaptations morphologiques du Lièvre variable et du Lagopède alpin au froid



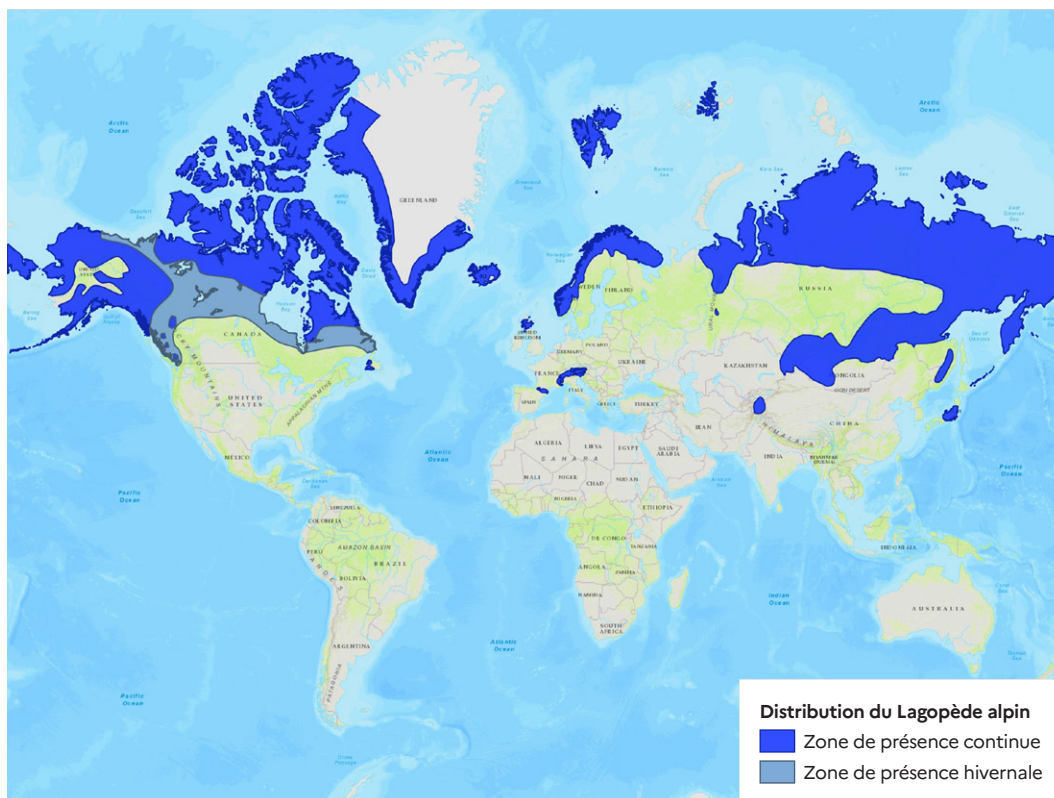
© Iris de Véricourt / CREA Mont-Blanc Éditions

Ces deux espèces sont qualifiées d'« arctico-alpines* » du fait de leur distribution naturelle qui comprend les régions arctiques et plus au sud, les chaînes de montagnes (**Figure 2A et 2B**). Cette aire de distribution particulière témoigne d'un passé plus favorable, avec une large répartition étendue jusqu'au sud de l'Europe lors de la dernière glaciation (- 100 000 à - 10 000 ans avant notre ère). Mais lors de la période interglaciaire qui a suivi et dans laquelle nous vivons aujourd'hui, ces espèces se sont « repliées » vers le nord où perdurent les conditions extrêmes (froid, neige, etc.) auxquelles elles sont adaptées. Au sud, certaines populations ont pu trouver refuge en altitude, dans les massifs montagneux. C'est pourquoi des populations isolées de Lagopède alpin se retrouvent dans les Alpes, dans les Pyrénées, dans le Pamir et dans Alpes japonaises, et des populations isolées de Lièvre variable dans les Alpes. Ces populations sont dites « relictées glaciaires* ».

Étant donné la large distribution de ces deux espèces, celles-ci sont répertoriées, à l'échelle mondiale et européenne, en niveau de « préoccupation mineure » dans la liste rouge des espèces menacées (*The IUCN Red List of Threatened Species*, 2016). Cependant Lagopède alpin et Lièvre variable sont des espèces considérées « quasi menacées » en France, et plus localement « vulnérables » en Auvergne-Rhône-Alpes. Le Lagopède alpin est de surcroît classé « en danger » en Provence-Alpes-Côte d'Azur et en Occitanie. Les statuts de conservation de ces deux espèces arctico-alpines soulignent le mauvais état de santé des populations alpines et la régression qu'elles connaissent actuellement.

Figure 2A

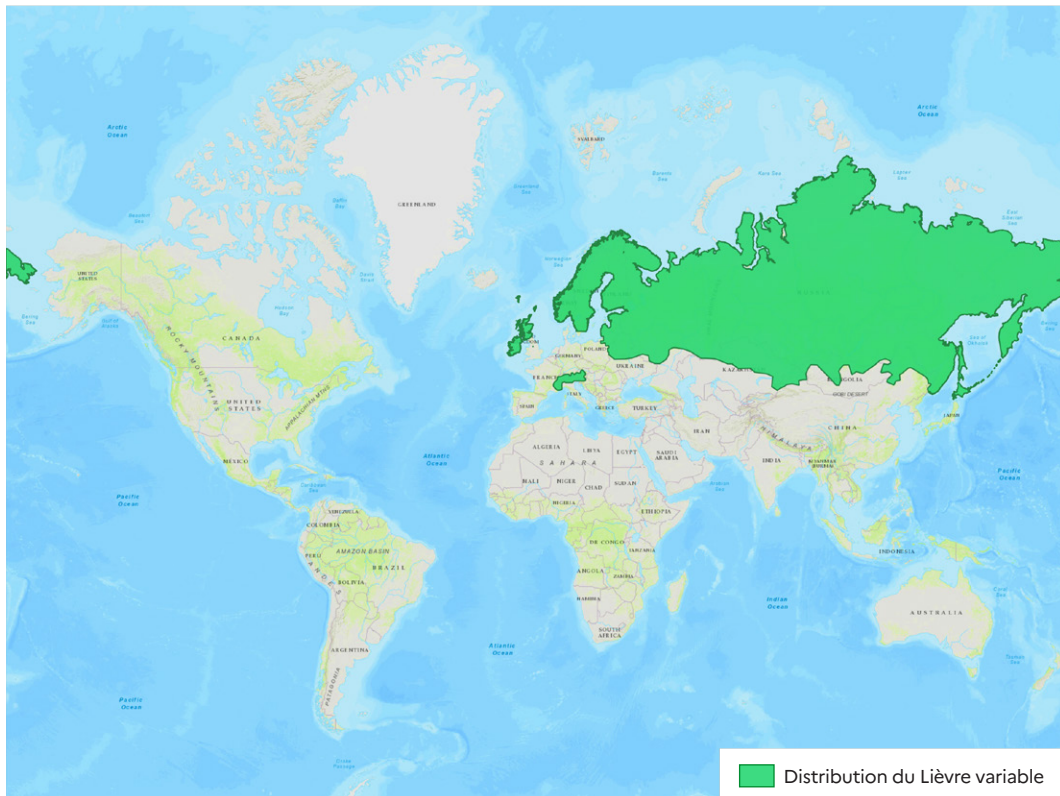
Carte de la distribution mondiale du Lagopède alpin



Sources : BirdLife International and Handbook of Birds of the World, 2006

Figure 2B

Carte de la distribution mondiale du Lièvre variable



Sources : IUCN, 2019

Le changement climatique n'est pas étranger à ce mauvais état de conservation. En effet, la montagne est en première ligne face au réchauffement climatique (Pepin *et al.*, 2015). Dans les Alpes et les Pyrénées françaises, la température a augmenté de 2°C au cours du xx^e siècle, contre +1,4°C dans le reste de la France (Morin, 2022). En Europe, les Alpes ont perdu près d'un mois d'enneigement ces cinquante dernières années (Matiu *et al.*, 2021). Le manteau neigeux s'amincit, tend à se former plus tard en hiver et à fondre plus tôt au printemps. Les espèces des hautes altitudes, spécialistes du froid sont particulièrement sensibles à ces changements. L'augmentation continue des températures ces dernières années s'avère déjà être un problème. En effet, ont été observés en été, dans les Alpes, des lagopèdes alpins haletant et se refroidissant dans l'eau ou la neige pendant les journées chaudes et ensoleillées, ce qui trahit des difficultés de thermorégulation*. Des décalages entre la phénologie* de la mue et la phénologie de la neige ont aussi été mis en évidence que ce soit chez le Lagopède alpin ou le Lièvre variable (Imperio *et al.*, 2013 ; Zimova *et al.*, 2020). Plus précisément, en automne et au printemps, des lièvres et des lagopèdes portant leur manteau blanc sont observés dans un paysage dépourvu de neige car celle-ci n'est pas encore tombée ou a déjà fondu. La fonction de camouflage de ce manteau n'est plus assurée. Au contraire, ces individus sont alors très visibles et donc potentiellement plus exposés au risque de prédation.



Femelle de Lagopède alpin haletant sur son nid
© T. Vaisy



Lièvre variable et sa livrée blanche sur un sol dépourvu de neige
© C. Joulot / PNM

À l'échelle du massif alpin, l'augmentation des températures induit un déplacement des étages de végétation vers les sommets (Lenoir & Gégout, 2010). Ainsi les habitats favorables au Lièvre variable et au Lagopède alpin se déplacent actuellement vers de plus hautes altitudes. Cependant, du fait de la forme des montagnes, généralement conique, cette remontée est limitée et les zones favorables à leur maintien risquent de se réduire et de se fragmenter en isolats déconnectés les uns des autres (Guegen *et al.*, 2019). Cela aurait pour conséquence de réduire à la fois les effectifs des populations et la fréquence des échanges d'individus entre sous-populations isolées, mettant ainsi en péril leur viabilité à long terme pour des raisons démographiques et génétiques.

L'augmentation des températures et le bouleversement des régimes de précipitation peuvent aussi perturber les interactions entre espèces. Par exemple, on peut s'attendre à une altération des équilibres hôtes / parasites (Tylianakis *et al.*, 2008). Ce déséquilibre peut avoir lieu « en faveur de l'hôte » si des facteurs défavorables empêchent le parasite d'accomplir son cycle. Ce fait semble à première vue profitable à l'hôte mais signe en général une dégradation environnementale défavorable pour les deux. De plus, un nouveau parasite plus pathogène est susceptible de venir combler le vide laissé. À l'inverse, un déséquilibre en faveur du parasite permettrait à ce dernier d'accroître ses effets jusqu'à mettre en péril la survie de son hôte. Qu'en est-il pour le Lièvre variable, le Lagopède alpin et leurs parasites ? Par ailleurs, la modification des conditions abiotiques* des milieux peut avoir d'autres conséquences telles que l'apparition de nouveaux prédateurs et de nouveaux compétiteurs (Tylianakis *et al.*, 2008). La question se pose notamment pour le Lièvre d'Europe qui gagne de nouveaux territoires en altitude et empiète de plus en plus sur le territoire du Lièvre variable (Thulin, 2003).

Ces espaces de haute altitude subissent également des pressions d'origines anthropiques plus locales. Citons le pastoralisme qui, lorsqu'il est trop intense, conduit à une dégradation des milieux en raison notamment du piétinement et du surpâturage des troupeaux (EFESE, 2018). À l'inverse, ces espaces peuvent être soumis à la déprise pastorale, entraînant une nouvelle dynamique végétale de fermeture des milieux. Les ligneux progressent en altitude, les milieux se ferment et s'homogénéisent, et les habitats favorables au Lagopède alpin et au Lièvre variable se réduisent (ministère de l'Écologie & MNHN 2012 ; Rehnus *et al.*, 2016).

Le Lièvre variable et le Lagopède alpin sont contraints non seulement de partager leur territoire avec les troupeaux mais aussi avec les hommes. L'aménagement du territoire montagnard perturbe et grignote progressivement les habitats favorables à ces espèces. Par exemple, l'emprise spatiale des domaines skiables concorde avec les habitats favorables à ces deux espèces. Les travaux et infrastructures associées sont donc à l'origine d'une réduction nette des habitats favorables, de fragmentation du milieu ou encore de mortalité comme en témoignent les cas de collisions de Galliformes avec les câbles des remontées mécaniques (Dos Santos *et al.*, 2023). La forte fréquentation hivernale de ces zones par les humains est aussi source de stress pour les individus, avec un impact potentiel sur leur survie et leur reproduction (Novoa *et al.*, 2014). La fréquentation estivale de ces espaces par les hommes ne doit pas non plus être négligée. Aujourd'hui, été comme hiver, la montagne est considérée comme un immense terrain de jeux par les usagers et non plus comme un espace sauvage et inaccessible. En effet, ces dernières années, l'accès aux milieux de hautes altitudes a été facilité par l'aménagement de routes, de parkings toujours plus hauts, ou encore l'utilisation des remontées mécaniques et des téléphériques même en dehors des périodes hivernales. Ainsi, l'emprise spatiale et temporelle de ces activités est de plus en plus importante, pouvant affecter fortement la biodiversité par des mécanismes de piétinement, de dérangement de la faune ou encore de pollution (Huddart, 2019). Quid du Lièvre variable et du Lagopède alpin ? Comment font-ils face à cette nouvelle pression ? Comment installer une cohabitation respectueuse et durable entre ces deux espèces et les activités de pleine nature ?

Enfin, le Lièvre variable et le Lagopède alpin sont deux espèces encore chassables. L'activité cynégétique bien que supervisée par des plans de chasse plus ou moins stricts, constitue une pression supplémentaire dans certains départements alpins.

Malgré les menaces qui pèsent sur ces deux espèces et sur leurs habitats, le Lièvre variable et le Lagopède alpin sont restés peu étudiés en raison des fortes contraintes physiques et climatiques qui rendent les conditions d'accès et de travail difficiles en haute altitude. Pourtant, connaître leur répartition spatiale et temporelle, leur phénologie ou encore leurs comportements est essentiel pour leur conservation. Depuis peu, l'utilisation des nouvelles technologies telles que la bioacoustique*, les pièges photographiques, ou encore le *biologging**, permettent aux agents de terrain de recueillir des informations de meilleure qualité et de manière plus rapide (Wilmers et al., 2015). L'opportunité a été saisie et ces outils déployés sur différents massifs (Mercantour, Écrins, Haut-Giffre, Mont-Blanc, Vanoise, Dévoluy, Queyras) bien répartis dans les Alpes et contrastés en termes de climat et de pressions anthropiques dans le but de répondre à différents objectifs :

- déterminer l'état de conservation des populations alpines de lièvres variables et de lagopèdes alpins par l'étude de leur état de santé et de leur viabilité ;
- étudier l'utilisation et la sélection des habitats de ces deux espèces à différentes échelles spatiales pour une meilleure gestion des habitats qui leur sont favorables ;
- mettre en place des dispositifs de surveillance démographique des populations.

Qu'est-ce que POIA ?

Notre programme de recherche nommé POIA Espèces arctico-alpines a pu voir le jour grâce au dispositif Programme opérationnel inter-régional du massif alpin (POIA-FEDER), qui vise entre autres à la protection et à la valorisation des espaces naturels et de la biodiversité alpine. Il s'agit d'un dispositif à financement européen (FEDER-POIA 2014-2020, Europe en Région Sud).

Notre programme est multi-partenarial, comptant initialement cinq partenaires : le Parc national du Mercantour (PNM*), le Parc national des Écrins (PNE*), le Parc naturel régional du Queyras (PNRQ*), le Centre de recherches sur les écosystèmes d'altitude (CREA*) Mont-Blanc et l'Office français de la biodiversité (OFB*). D'autres établissements ont par la suite rejoint le projet : le Parc national de la Vanoise (PNV*), le Parc naturel régional du Vercors (PNRV*), le Groupe de recherches et d'information sur la faune dans les écosystèmes de montagne (GRIFEM*).

**** Ce symbole renvoie chaque fois que nécessaire aux noms des co-auteurs des résultats présentés**

PARTIE

Santé et viabilité des populations



Lièvre variable
© J. Blanc / PNM

Fragmentation des populations : ce que nous apprend la génétique**

1.1.1 Contexte

Depuis la fin de la dernière glaciation, il y a environ 10 000 ans, les chaînes de montagnes constituent des refuges bioclimatiques pour différentes espèces arctico-alpines. C'est le cas pour le Lièvre variable dans les Alpes, ainsi que pour le Lagopède alpin que l'on rencontre aussi dans les Pyrénées. Ces populations alpines et pyrénéennes sont isolées depuis plusieurs milliers d'années de la majorité des autres populations de leurs congénères, que l'on trouve principalement dans les régions boréales ou arctiques (BirdLife-International, 2017 ; Letty & Bouche, 2021). Dans les Alpes et les Pyrénées, ces espèces adaptées au froid sont contraintes, du fait du climat, de vivre à des altitudes élevées (généralement au-dessus de 1 500 m pour le Lièvre variable et de 2 000 m pour le Lagopède alpin). Or, leur avenir pourrait être compromis dans un contexte de réchauffement climatique, dont le corollaire est la remontée en altitude des étages de végétation utilisés par ces espèces (pelouses alpines et zone nivale, mais aussi landes et forêts ouvertes pour le Lièvre variable). Les zones favorables à leur maintien risquent ainsi de se réduire en superficie et de se fragmenter en « îlots », séparés les uns des autres. Cela aurait pour conséquence de réduire simultanément les effectifs des populations et les possibilités d'échange d'individus entre sous-populations isolées, mettant ainsi en péril leur viabilité à long terme pour des raisons démographiques et génétiques. En effet, la diminution du nombre d'individus d'une population se traduit progressivement par une perte de diversité génétique et finalement par des risques accrus liés à la consanguinité. Ce processus naturel a vraisemblablement contribué à la disparition du Lièvre variable dans les massifs préalpins les plus isolés (notamment la Chartreuse et les Bauges). Mais le déclin d'une population peut aussi résulter d'autres changements environnementaux ou d'interactions entre différents facteurs (évolution de l'habitat, apparition d'une espèce concurrente, maladie, prédation, surexploitation, dérangement...).

Chez les espèces sédentaires de petite taille, telles le Lièvre variable et le Lagopède alpin, les individus évoluent sur des domaines vitaux pouvant couvrir, selon la saison, de quelques hectares à quelques dizaines ou centaines d'hectares (Muffat-Joly *et al.*, 2020a). Il faut toutefois noter la capacité de dispersion* d'une partie des individus, le plus souvent les jeunes de l'année, lesquels peuvent quitter leur lieu de naissance pour aller s'installer quelques kilomètres plus loin pour se reproduire à l'âge adulte. Grâce à la capacité de voler du Lagopède alpin, son rayon de dispersion est potentiellement plus grand que celui du Lièvre variable. De plus, on observe chez le Lagopède alpin des déplacements saisonniers, parfois sur plus d'une dizaine de kilomètres, amenant les individus à changer de massif (Courbin *et al.*, 2022). Ainsi, ces déplacements d'individus contribuent au brassage génétique des populations et favorisent leur pérennité. Cependant, ces échanges d'individus entre populations peuvent être limités par un trop grand éloignement géographique, mais aussi par la présence entre les populations de barrières physiques empêchant la dispersion (large cours d'eau, falaise, autoroute) ou de milieux défavorables (large vallée de basse altitude, zone urbanisée). Les possibilités de déplacement dépendent ainsi des exigences écologiques et de la capacité de dispersion de chaque espèce. L'étude génétique des populations doit permettre de caractériser le niveau de diversité génétique des populations et ainsi de mieux appréhender leur degré d'isolement ou d'interconnexion.

* ** JEROME LETTY (OFB), JEREMY LARROQUE (MNHN), AURELIE COULON (MNHN), SALOME DOVAL (MNHN) & NICOLAS BECH (EBI - UNIVERSITE DE POITIERS)

1.1.2 Méthodologie

Échantillonnage des populations et analyses génétiques

Dans le cadre du programme POIA, un échantillonnage génétique des populations de Lièvre variable et de Lagopède alpin a été réalisé dans l'ensemble des Alpes françaises en utilisant les méthodes d'étude génétique développées pour ces espèces (Bech *et al.*, 2009 ; Beugin *et al.*, 2017 ; Letty *et al.*, 2017 ; Imberdis *et al.*, 2018 ; Couturier *et al.*, 2021). Les analyses génétiques ont été réalisées à partir de différents types de prélèvements biologiques : essentiellement des crottes et des plumes trouvées sur le terrain, mais aussi peau, muscle ou autre tissu d'individus tués à la chasse. De cette façon, 1 564 échantillons ont été collectés et analysés pour le Lièvre variable (**Figure 3**). Concernant le Lagopède alpin, les résultats présentés ici sont issus d'individus échantillonnés antérieurement au programme POIA et provenant à la fois des Alpes (N = 61) et des Pyrénées (N = 243). Les analyses génétiques ont été réalisées par différents laboratoires.

L'analyse (ou génotypage*) du patrimoine génétique (génome*) d'un individu permet de déterminer ses singularités génétiques (génotype*), et de le distinguer des autres individus ayant des génotypes différents. Le génotypage des individus n'est pas mené sur la totalité de leur génome, mais uniquement sur quelques petites zones (locus*), généralement une dizaine, appelées « marqueurs microsatellites* ». Ces microsatellites sont des séquences d'ADN connues pour pouvoir fortement varier entre individus. Chaque variation de séquence d'ADN est appelée « allèle* » et chaque individu possède deux allèles par microsatellite, hérités de ses deux parents. On peut ainsi distinguer les individus entre eux en comparant les allèles* qu'ils possèdent et déterminer leur degré d'apparentement ou de ressemblance génétique. Les dix marqueurs microsatellites respectivement utilisés pour le Lièvre variable et le Lagopède alpin étaient propres à chaque espèce.

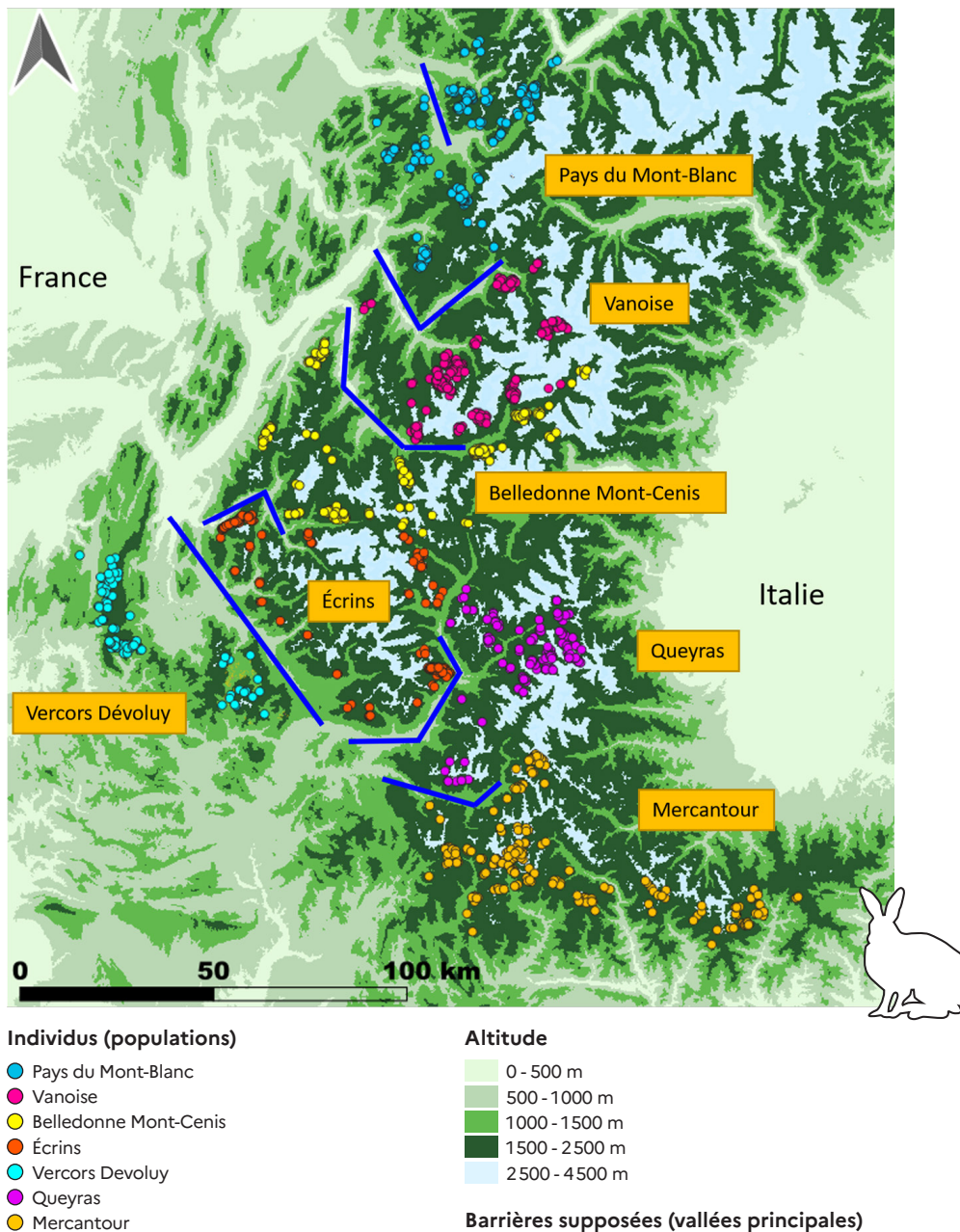
Du patrimoine génétique individuel au fonctionnement des populations

Le degré d'apparentement entre individus apporte des informations sur les processus démographiques et évolutifs tels que la diversité génétique des populations ou encore la fréquence des échanges d'individus entre les populations (degré de connectivité). Au-delà du génotype d'un individu, il est en effet possible de caractériser la diversité génétique d'une population à condition d'échantillonner un nombre suffisant de ses individus. Ainsi, on pourra comparer la diversité génétique ou le degré de consanguinité entre les populations de différents secteurs ou massifs. Théoriquement, selon le principe d'un isolement génétique lié à la distance géographique, deux individus issus d'un même massif ou d'une même population auront une plus grande probabilité d'avoir un génotype très ressemblant que deux individus géographiquement plus éloignés. Parallèlement, le degré d'apparentement ou de distance génétique entre deux individus pourra aussi dépendre de la géographie physique du milieu qui les sépare. À l'échelle populationnelle, s'il y a peu de différenciations génétiques entre deux massifs voisins, cela indiquera qu'il y a vraisemblablement des échanges fréquents d'individus entre eux et qu'ils forment en fait une seule population. Si, par contre, il y a des différences génétiques significatives entre ces deux massifs, cela indiquera plutôt l'existence de deux populations séparées échangeant peu ou pas d'individus et qui seront donc relativement génétiquement isolées l'une de l'autre. Grâce à différentes méthodes statistiques visant à regrouper au mieux des individus en ensembles génétiques homogènes, il est également possible de rechercher l'existence d'une structuration génétique des populations à l'échelle d'une région ou d'un pays. Le but est de pouvoir expliquer cette structuration génétique des populations par la géographie réelle (relief, type d'environnement ou de paysage), en essayant d'intégrer le degré de « perméabilité » des différents milieux pour le déplacement des individus et d'identifier ainsi d'éventuelles « barrières » séparant ces populations (**Figure 3**).

Figure 3

Carte représentant l'échantillonnage des populations de Lièvre variable dans les Alpes françaises et les barrières de séparation supposées (vallées principales) entre les différentes populations

Chaque point indique la localisation d'un individu échantillonné. Les populations ont été définies *a priori* selon la géographie alpine.



Sources : J. Letty / OFB

Échantillons génétiques

Les échantillons analysés pour notre étude sur le Lagopède alpin et le Lièvre variable proviennent de différents partenaires du POIA Espèces arctico-alpines (*), ainsi que de fédérations départementales de chasseurs (FDC*) et parcs naturels, tous listés ci-dessous :

- Centre de recherches sur les écosystèmes d'altitude (CREA Mont-Blanc) *
- Fédération départementale des chasseurs des Alpes-de-Haute-Provence (FDC04)
- Fédération départementale des chasseurs des Hautes-Alpes (FDC05)
- Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes (FDC06)
- Fédération départementale des chasseurs de la Drôme (FDC26)
- Fédération départementale des chasseurs de l'Isère (FDC38)
- Fédération départementale des chasseurs de la Savoie (FDC73)
- Fédération Départementale des chasseurs de la Haute-Savoie (FDC74)
- Office français de la biodiversité (OFB) *
- Parc national des Écrins (PNE) *
- Parc national du Mercantour (PNM) *
- Parc national de la Vanoise (PNV)
- Parc naturel régional du Queyras (PNRQ) *
- Parc naturel régional du Vercors (PNRV)

1.1.3 Résultats

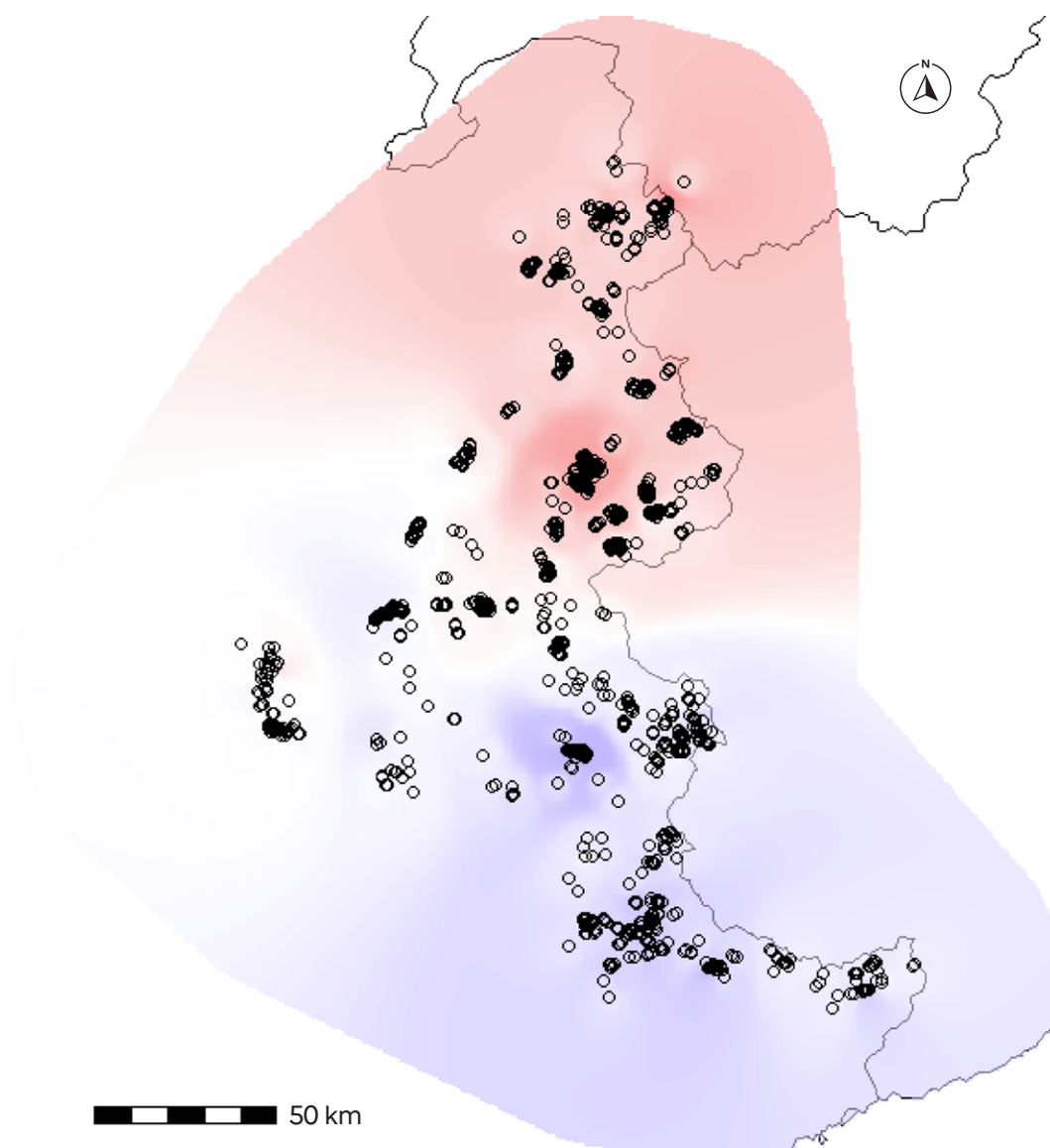
Une structuration nord-sud des populations de Lièvre variable

Les analyses de regroupement des individus sur la base de leur ressemblance génétique révèlent une structuration génétique des populations de Lièvre variable dans les Alpes françaises avec deux groupes (Nord et Sud). La séparation se situerait approximativement entre les massifs de Belledonne, des Grandes Rousses, des Arves et des Cerces, d'une part, et ceux du Taillefer et des Écrins, d'autre part (**Figure 4**). Cependant la frontière exacte entre ces groupes varie légèrement selon la méthode précise d'analyse utilisée, certains individus étant associés au groupe Nord par une méthode, ou au Sud par une autre. De plus, certains individus rattachés à un groupe génétique se retrouvent dans la zone géographique où les individus de l'autre groupe prédominent, montrant que la séparation entre les deux groupes, bien que présente, reste perméable aux échanges.

Figure 4

Interpolation de la structure génétique spatiale des populations de Lièvre variable dans les Alpes françaises

La méthode d'analyse sPCA* (Jombart *et al.*, 2008) utilisée ici identifie deux grands groupes d'individus (zone bleue ou rouge). La différenciation génétique est maximale entre le bleu foncé et le rouge foncé, le blanc représentant la zone intermédiaire entre les deux groupes. Chaque point représente un individu échantillonné.



© J. Larroque / OFB

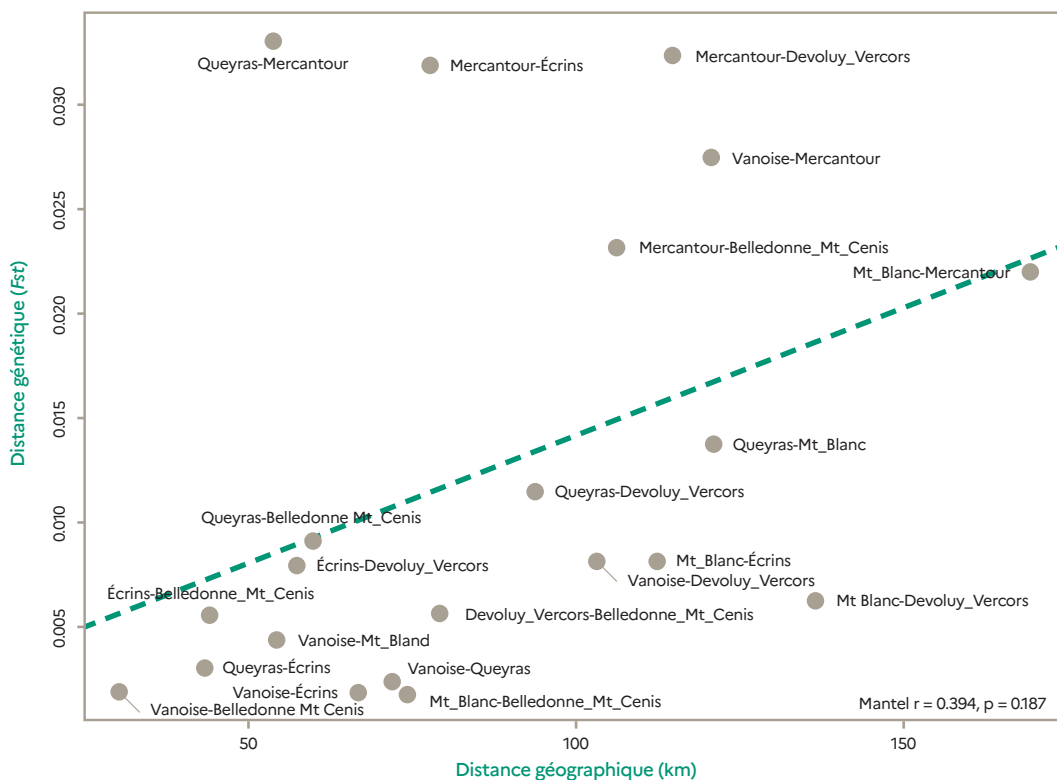
Quelles différences de diversité génétique entre les populations de Lièvre variable ?

La diversité génétique chez le Lièvre variable a également été analysée en regroupant les individus par population, massif ou ensemble de massifs voisins (Belledonne-Mont-Cenis, Dévoluy-Vercors, Écrins, Mercantour, Pays du Mont-Blanc, Queyras et Vanoise). La diversité génétique était similaire entre tous ces groupes, avec une richesse allélique (nombre moyen d'allèles par locus, A_r) de $A_r = 7.54 \pm 4.31$ allèles. Ces valeurs sont dans la gamme rencontrée dans d'autres populations européennes (Hamill et al., 2006), mais plus faible que pour le Lièvre d'Europe sur la même zone ($A_r = 11.21 \pm 7.92$ allèles). De plus, aucune de ces populations n'a montré d'indice de consanguinité significatif. L'analyse des taux de différenciation génétique (F_{st}) entre ces groupes de populations prises deux à deux révélait par contre un niveau de différenciation plus important entre la population du Mercantour et toutes les autres populations (**Figure 5**). Ce résultat n'est pas forcément surprenant étant donné la situation du Mercantour à l'extrémité sud de l'arc alpin, ce massif n'étant relié au reste des populations de Lièvre variable que par un seul côté.

Figure 5

Graphes d'isolement génétique par la distance géographique des populations de Lièvre variable des Alpes françaises.

L'indice F_{st} mesure le degré de différenciation génétique entre des populations prises deux à deux. La ligne verte indique la courbe de régression entre la différenciation génétique et la distance géographique entre deux populations (test de Mantel). Les points situés au-dessus de cette ligne révèlent des situations où l'isolement génétique observé est plus élevé que celui causé par le seul effet de la distance géographique.



Structuration génétique des populations de Lagopède alpin : le cas du massif des Pyrénées

En l'état actuel des données disponibles, il n'est pas encore possible d'avoir une vision claire de la structuration génétique des populations de Lagopède alpin dans les Alpes françaises. Des travaux préliminaires menés principalement dans les Pyrénées, où l'espèce est également présente, permettent cependant d'éclairer cette question.

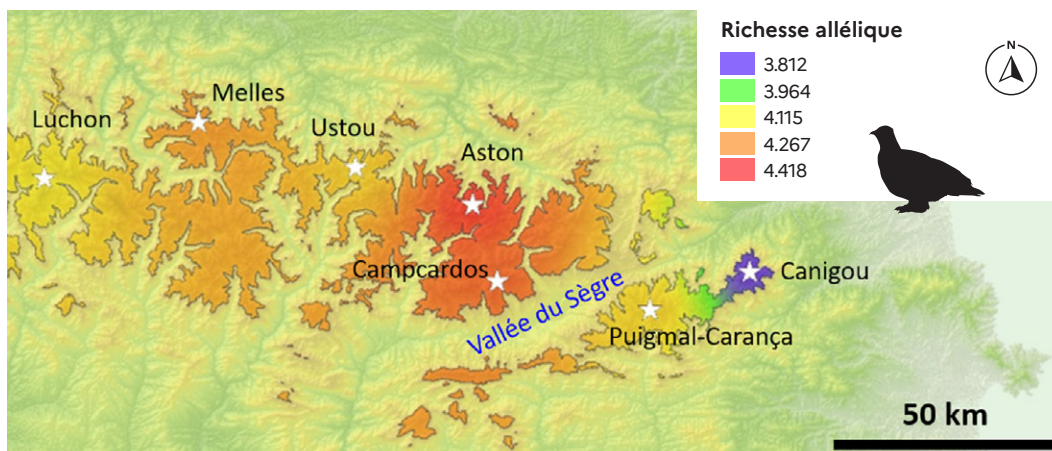
Lors du réchauffement qui a suivi la dernière glaciation, outre les régions circumpolaires le Lagopède alpin s'est aussi réfugié dans les Alpes et les Pyrénées. L'isolement ancien de ces populations méridionales a conduit à la différenciation de deux sous-espèces : *Lagopus muta helvetica* dans les Alpes et *Lagopus muta pyrenaica* dans les Pyrénées. Des analyses génétiques récentes corroborent l'importante divergence génétique entre ces deux sous-espèces et viennent affiner les résultats antérieurs (Caizergues *et al.*, 2003 ; Caizergues *et al.*, 2005 ; Bech *et al.*, 2009). Elles confirment également que les populations de Lagopède alpin ont une diversité génétique significativement moins importante dans les Pyrénées que dans les Alpes. Cette différence de diversité génétique sur la chaîne des Pyrénées serait en partie d'origine ancienne, liée à un nombre relativement faible d'individus fondateurs présents lors du réchauffement postglaciaire. Mais elle aurait aussi une origine plus récente, les Pyrénées ayant connu depuis le ^{xix}^e siècle les effets combinés d'une déprise agro-pastorale et d'un réchauffement des températures. Ces deux facteurs auraient eu pour conséquence une fermeture des milieux d'altitude entraînant une contraction de l'habitat favorable au Lagopède alpin dans les Pyrénées et une réduction de la taille de ses populations (Bech *et al.*, 2013).

La partie orientale des Pyrénées fournit un cas exemplaire de fragmentation des populations de Lagopède alpin (Bech *et al.*, 2009 ; Bech *et al.*, 2013). La population occupant le chaînon le plus à l'est, constitué par les massifs du Puigmal-Carança et du Canigou (**Figure 6**), semble en effet isolée du reste des populations pyrénéennes par la présence manifeste d'une barrière qui fait obstacle à la dispersion pour l'espèce : la Vallée du Sègre. Les lagopèdes ne fréquentant pas les zones de basse et moyenne altitude, ils ne peuvent traverser les vallées qu'en volant. Cependant, leurs capacités de vol étant limitées, les vallées trop larges et trop basses comme celle du Sègre (≈ 20 km de large et 1 100 m d'altitude) bloquent la dispersion du Lagopède alpin (Novoa *et al.*, 2021). Si les valeurs de diversité génétique ne semblent pas indiquer d'appauvrissement génétique important dans les populations situées sur la partie principale de la chaîne des Pyrénées, à l'ouest de la vallée du Sègre, les populations du Puigmal-Carança et du Canigou, à l'est de cette vallée, présentent par contre des indices de faible diversité génétique, révélateurs d'un isolement génétique (**Figure 6**). Celui-ci représente un handicap, et à terme une menace, pour le maintien de l'espèce sur le chaînon oriental des Pyrénées. Dans les Alpes, une situation similaire serait également susceptible de se présenter dans les massifs périphériques les plus isolés de la chaîne principale, comme le Vercors ou le Dévoluy.

Figure 6

Modélisation spatiale du gradient de la richesse allélique des populations de Lagopède alpin dans les parties centrale et orientale des Pyrénées

Les populations échantillonnées sont indiquées par des étoiles blanches ; les zones d'altitude supérieures à 2000 m sont surlignées.



© N. Bech

En résumé

- L'étude de la structuration génétique des populations apporte des informations sur leur **fonctionnement démographique** et l'intensité des **échanges d'individus entre ces populations**.
- Une différenciation génétique apparaît chez le Lièvre variable entre les populations du nord et du sud des Alpes françaises, mais ces deux groupes restent quand même connectés.
- **La population de Lièvre variable du Mercantour a le niveau de différenciation génétique le plus élevé** par rapport aux autres populations, ce qui indique un isolement génétique plus prononcé pour cette population située à l'extrémité sud de l'arc alpin.
- Dans les Pyrénées, l'isolement génétique de la population de Lagopède alpin du chaînon oriental montre que les **larges vallées de basse altitude peuvent constituer des obstacles majeurs pour les échanges d'individus entre populations**.
- **Le fonctionnement des populations de Lagopède alpin et de Lièvre variable est grandement contraint par la topographie et la géographie des massifs montagneux.**
- Dans le contexte d'un **réchauffement climatique**, une **fragmentation** et un **isolement** accrus des populations de Lièvre variable et de Lagopède alpin sont prévisibles, **ce qui pourrait menacer à terme leur viabilité**.
- Des analyses combinant la génétique des populations, la géographie et l'écologie du paysage pourraient permettre d'**identifier pour ces espèces les corridors écologiques importants** pour les **déplacements** des individus et la **connectivité** entre les populations.

1.2 Évolution du parasitisme chez le Lagopède alpin dans les Alpes françaises : apport du volet sanitaire**

1.2.1 Contexte

Espèce remarquablement bien adaptée aux zones froides de haute altitude, le Lagopède alpin subit de plein fouet les perturbations de son biotope* liées au dérangement anthropique et au changement climatique. Le suivi sanitaire par coproscopie* (**Encadré 1**) en place depuis plus de 30 ans sur l'arc alpin a montré son intérêt dans l'évaluation du niveau de stress hivernal des oiseaux vivant au sein des domaines skiables (Novoa *et al.*, 2014). Les résultats obtenus laissent pressentir des changements importants au niveau des populations parasites du lagopède, notamment en lien avec le climat.

Pour le Lièvre variable, l'approche de la parasitologie n'a pas été retenue par manque de données historiques. En effet, rares sont les coproscopies réalisées sur cette espèce, du fait de la difficulté de dépister les espèces de parasites chez le lièvre (coccidies*, oxyures* et cestodes*) et la quasi-impossibilité de différencier les parasites du Lièvre d'Europe de ceux du Lièvre variable.

Figure 7

Répartition géographique des données de coproscopie de Lagopède alpin, analysées dans cette étude.

Les prélèvements POIA (en orange) ont permis d'actualiser le jeu de données total (en jaune).

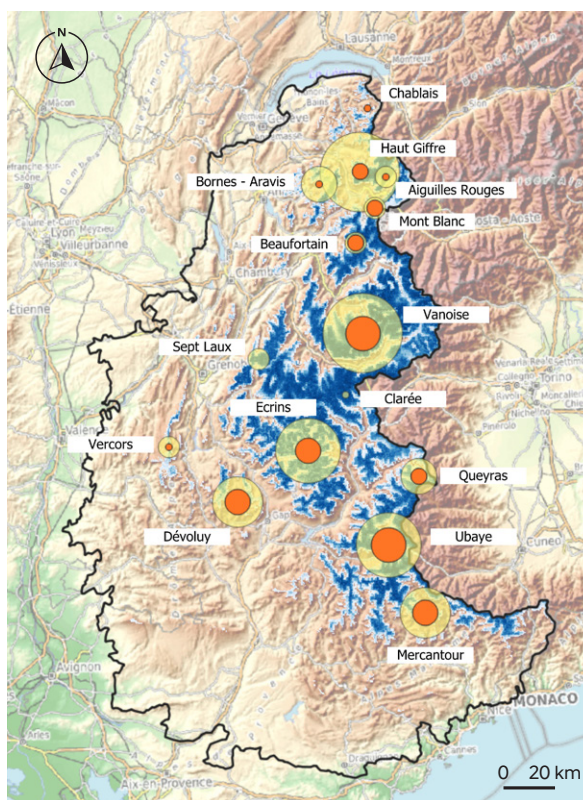
Données POIA 2021-2023
(nombre de prélèvements)

- < 10
- 10 - 50
- 50 - 100
- > 100

Base de données complète 1986-2023
(nombre de prélèvements)

- < 10
- 10 - 50
- 50 - 100
- 100 - 200
- 200 - 500
- > 500

- Habitat favorable au Lagopède alpin (Cesbio)
- Massif des Alpes françaises



Fond de carte : OpenTopoMap © P. Bouvet / PNE

* ÉRIC BELLEAU (VÉTÉRINAIRE), THIERRY CHAMBERT (OFB), PIERRE BOUVET (PNE), YOANN BUNZ (PNE)

En revanche, le projet POIA Espèces arctico-alpines a donné l'opportunité d'étudier de façon plus poussée cette évolution des charges parasitaires chez le lagopède grâce à un renforcement de la collecte d'échantillons (**Figure 7**) et via la mise en œuvre d'une analyse statistique des données récoltées, permettant ainsi de comparer résultats historiques et résultats nouvellement obtenus (Belleau & Chambert, 2021).

Encadré 1

La coproscopie parasitaire sur crottes fraîches

La coproscopie (examen des fèces au microscope) est la méthode principale de suivi sanitaire du lagopède (**Figure 8**). Cette méthode est utilisable en tout lieu et en toute saison, non invasive et peu coûteuse. Elle nécessite néanmoins du temps et de la persévérance pour la collecte des échantillons, notamment en terrain accidenté ou enneigé.

En laboratoire, le travail d'analyse consiste à observer le contenu des prélèvements au microscope et à compter le nombre d'œufs de parasites présents par gramme de fiente, de façon à estimer la charge parasitaire des oiseaux – soit le nombre et la virulence des parasites hébergés. Lorsque l'on étudie cette charge parasitaire, on distingue deux métriques différentes :

- la fréquence d'excrétion : proportion d'échantillons contenant un parasite donné. Il s'agit d'une métrique binaire, qui informe de la présence/l'absence d'un parasite chez un individu ;
- l'intensité d'excrétion : nombre moyen de parasites comptabilisés dans les échantillons contenant ce parasite. Il s'agit d'une métrique quantitative qui informe de la charge parasitaire des lagopèdes.

Figure 8

Photographie illustrant la méthode de collecte de crottes fraîches de Lagopède alpin sur le terrain



© E. Belleau

1.2.2 Un parasitisme globalement stable ou en léger déclin

Du point de vue de la diversité des parasites, les résultats obtenus sont conformes à ce qui était attendu : les parasites retrouvés correspondent à ceux historiquement connus (coccidies, *Ascaridia compar*, *Capillaria caudinflata* et Trématodes) et utilisés comme indicateurs de changement écologique (ICE* ; **Encadré 2**). Les analyses permettent de mettre en évidence deux grandes tendances (**Tableau 1**) :

- les **fréquences d'excrétion (FE*)** sont globalement moyennes mais assez hétérogènes entre massifs. En effet, de grandes tendances régionales sont distinguables, détaillées en suivant ;
- les **intensités d'excrétion (IE*)** sont très modérées à part quelques exceptions : bien qu'infestés par les parasites considérés, cela signifie que les oiseaux vont relativement peu « contaminer » leur habitat.

Ces grandes tendances masquent des situations contrastées entre les différentes régions biogéographiques qui composent l'arc alpin français.

Encadré 2

Les parasites du Lagopède alpin utilisés comme indicateurs de changement écologique (ICE)

Chez le Lagopède alpin, espèce vivant en haute altitude, à faibles densités et dans un milieu rude, s'est produite une sélection naturelle de quelques rares espèces de parasites résistantes aux conditions extrêmes et très adaptées à leur hôte (Fanelli et al., 2020). Cette coévolution millénaire s'est longtemps caractérisée par une remarquable stabilité de l'équilibre hôte-parasite. Cet équilibre peut toutefois se rompre. Cette rupture peut avoir lieu en faveur de l'hôte si des facteurs défavorables empêchent le parasite d'accomplir son cycle. Ce fait semble à première vue profitable à l'hôte mais signe en général une dégradation environnementale néfaste pour les deux. De plus, un nouveau parasite plus pathogène est susceptible de venir combler le vide laissé. À l'inverse, un déséquilibre en faveur du parasite (sous l'effet d'une perturbation) permet à ce dernier d'accroître ses effets jusqu'à mettre en péril la survie de son hôte. Ces déséquilibres peuvent être mesurés grâce aux variations de la charge parasitaire. Quatre espèces peuvent être utilisées en tant qu'ICE, via le comptage de leurs œufs dans les crottes fraîches de lagopède :

- *Capillaria caudinflata*, Helminthe* du duodénum le plus commun chez les tétraonidés, est le meilleur ICE car l'excrétion de ses œufs réagit fortement lors de diverses formes de stress subis par les oiseaux ;
- *Ascaridia compar*, gros ver intestinal, est aussi un bon ICE dans les Préalpes de Haute-Savoie où il est très fréquent ;
- l'excrétion des coccidies, protozoaires digestifs est très dépendante de la densité en oiseaux et de l'humidité estivale du milieu. Elle est donc une donnée particulièrement pertinente à étudier ;
- *Amphimerus sp.*, douve du foie potentiellement très pathogène découverte en Haute-Savoie, est présent à bas bruit ailleurs où il doit être surveillé en tant que parasite émergent.

Tableau 1

Fréquences (FE) et intensités (IE) d'excrétion pour les quatre parasites étudiés dans les différents secteurs prospectés. Données 1986-2023

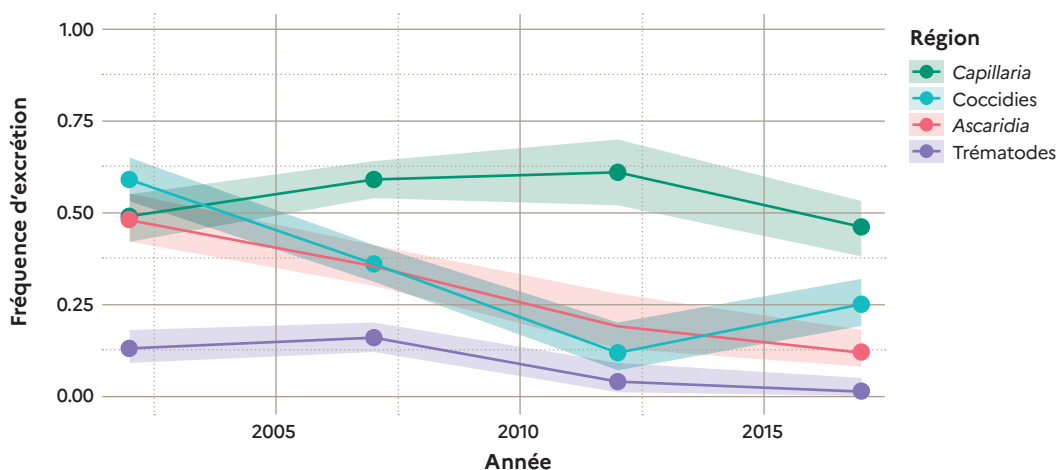
Provenance			Nombre échantillons	Ascaridia		Capillaria		Trématodes		Coccidies	
				FE	IE	FE	IE	FE	IE	FE	IE
Alpes du Nord	7 Laux		27	4%	0,48	37%	5,78			37%	80
	Beaufortain		25							20%	20
	Écrins	Briançonnais	123			4%	0,07			8%	12,2
		Champsaur	20			10%	0,1			45%	110
		Embrunais	28							4%	35,71
		Oisans	14			7%	0,14				
		Taillefer	17			24%	0,65	6%	0,47	6%	5,88
		Valbonnais	25	4%	0,04	24%	0,6			12%	64
	Mont Blanc		39			36%	2,23	3%	0,03	38%	29,23
	Vanoise	Maurienne	151			5%	0,25	1%	0,03	23%	35,89
		Belleville	21			5%	0,29			38%	35,89
		Champagny	51			14%	0,33	2%	0,02	31%	18,04
		Les Allues	92	1%	0,01	23%	0,53			43%	120,37
		Planay	10			10%	0,2			30%	14
		Pralognan	241	1%	0,07	19%	0,58	1%	0,02	29%	48,71
		St Bon	334	1%	0,01	41%	2,46	1%	0,03	38%	61,56
		Vallée Isère	149			9%	0,13	2%	0,03	5%	11,54
Alpes du Sud	Clarée										
	Mercantour	Haut Var	58			2%	0,14			9%	32,76
		Haut Verdon	33							3%	6,06
		Haute Tinée	13							15%	8,46
		Vésubie Roya	18								
	Queyras		51							31%	56,86
	Ubaye	Haute Vallée	173			7%	0,23			16%	37,69
		Rive Droite	43			19%	0,6			2%	2,33
		Rive Gauche	276			6%	0,13	1%	0,01	9%	15,22
Préalpes	Bornes Aravis	Aravis	34	47%	16,29	59%	5,74	3%	0,03	35%	32,65
		Bargy	40	30%	4,35	68%	4,8	17%	0,28	28%	58,25
		Tournette	7	71%	3,71	29%	1,86	29%	0,29		
	Chablais	Aiguilles Rouges	16	6%	0,19	12%	0,44			50%	51,25
		Haut Giffre	554	40%	4,97	49%	3,73	14%	0,31	45%	147,04
		Nord Massif	5			60%	1,8			20%	20
	Dévoluy		124	2%	0,06	73%	19,17			10%	495,97
	Vercors		34			68%	3,68			24%	35,29

Un parasitisme fort et varié mais en déclin récent dans les Préalpes

C'est dans les Préalpes que les quatre espèces de parasites sont les plus représentées. En effet, ces massifs calcaires de faible altitude, frais, humides et présentant de fortes densités d'oiseaux sur de petites surfaces, réunissent des conditions très favorables à leur développement. Cependant, les excrétions de parasites diminuent depuis le début du suivi, en 2000, à part pour *Capillaria caudinflata* dont le déclin est plus récent (**Figure 9**). Cette tendance est probablement liée au changement climatique, avec une baisse des précipitations à la fois hivernales et estivales qui nuisent à la survie des œufs de parasites. Cette situation globale masque toutefois des différences marquées entre massifs, notamment dans les secteurs les plus soumis au dérangement anthropique.

Figure 9

Évolution au cours du temps de la fréquence d'excrétion des quatre parasites de Lagopède alpin étudiés dans les Préalpes



© T. Chambert et E. Belleau ; PNE

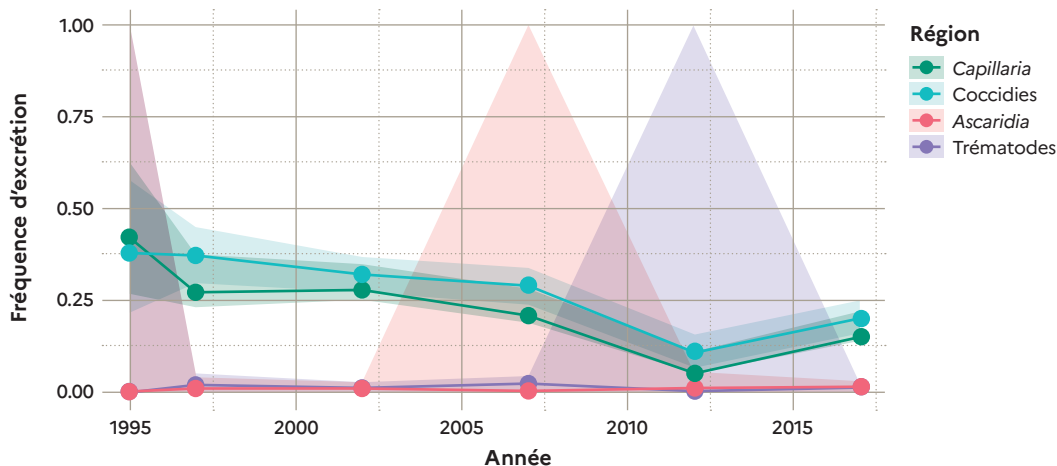
Des excrétions modérées en diminution régulière dans les Alpes du Nord

Les biotopes des Alpes du Nord, plus hauts et plus secs que les Préalpes, sont moins favorables aux parasites. Les excrétions de *Capillaria caudinflata* et de coccidies, principales espèces rencontrées, sont en baisse constante ans tout au long des trente années de suivi, en lien probable là aussi avec le changement climatique et l'augmentation des épisodes de sécheresse (**Figure 10**). Cette chute globale est en partie masquée par les fortes excrétions estivales et automnales constatées dans les massifs où se produisent de grands rassemblements estivaux d'oiseaux, augmentant le risque de transmission.

Figure 10

Évolution au cours du temps de la fréquence d'excrétion des quatre parasites du Lagopède alpin étudiés dans les Alpes du Nord

Les intervalles de confiance irréguliers illustrent la principale difficulté : obtenir un volume constant d'échantillons entre années, sites et parasites.



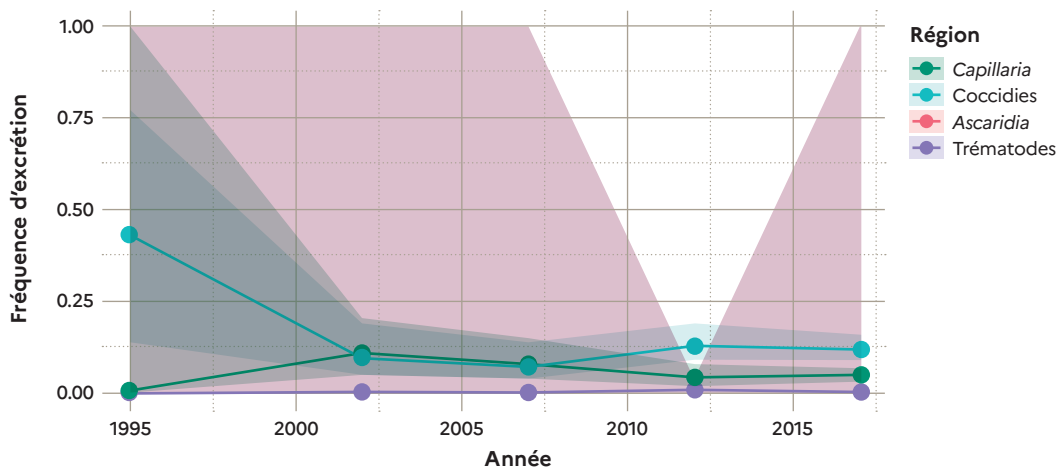
© T. Chambert et E. Belleau ; PNE

Un parasitisme peu varié, stable et de faible niveau dans les Alpes du Sud

Les espèces de parasites étudiées sont présentes à bas bruit dans les Alpes du Sud et n'ont sans doute jamais connu des populations florissantes dans les biotopes méridionaux du Lagopède alpin, soumis depuis longtemps à des saisons sèches. Seules les coccidies semblent avoir subi une baisse significative ancienne, avant les années 2000 (Figure 11).

Figure 11

Évolution au cours du temps de la fréquence d'excrétion des quatre parasites du Lagopède alpin étudiés dans les Alpes du Sud



© T. Chambert et E. Belleau ; PNE

L'ensemble de ces observations permet de montrer qu'historiquement, les exigences écologiques des parasites semblent avoir créé un gradient décroissant du parasitisme du nord au sud des Alpes. Par contre, le déclin (significatif pour les coccidies) des populations de parasites affecte surtout les régions où ce parasitisme est le plus fort, mais également où l'impact du changement climatique est le plus marqué, à savoir les Préalpes.

1.2.3 Des situations locales parfois contrastées et préoccupantes

De forts déclin et une extinction

Un parasite inféodé aux milieux humides, *Trichostrongylus tenuis*, présent en Vanoise jusqu'au début des années 1990 et très présent en Écosse dans les populations de Lagopède d'Écosse, *Lagopus lagopus scotica* (Williams, 1985), ne semble pas avoir survécu aux premiers étés caniculaires. Il n'a pas été retrouvé dans ses secteurs de présence historiques lors des dernières récoltes dans le cadre du projet POIA Espèces arctico-alpines.

En outre, en ce qui concerne les Alpes du Sud, la succession d'étés secs dès le début des années 2000 et la baisse des densités en lagopèdes dans plusieurs secteurs ont vraisemblablement perturbé l'accomplissement des cycles parasitaires. Cette perturbation serait à l'origine d'une rupture de l'équilibre hôte-parasite en faveur de l'hôte mais libérant la « place » à d'éventuels nouveaux pathogènes plus virulents.

Dans ce sens, il serait notamment important de mesurer la future évolution d'autres parasites, tels que les cestodes, non détectables par la méthode mise en œuvre ici dont la prévalence est forte (d'après les analyses des oiseaux prélevés à la chasse) dans certains secteurs du Queyras, de l'Embrunais et du Mercantour (Belleau & Leonard, 1991 ; Fanelli et al., 2020). En effet, même si ces parasites ne semblent avoir qu'un impact mineur sur la condition physique hivernale des lagopèdes (Thomas, 1986), il serait intéressant d'étudier l'évolution de la situation si la charge parasitaire des lagopèdes en cestodes venait à augmenter fortement dans ces secteurs.

De fortes excréctions locales en *Capillaria caudinflata*

Cette étude a permis de mettre en évidence des excréctions localement très fortes en *Capillaria caudinflata* (fréquences de l'ordre de 70 % par rapport à une moyenne de 20 % sur l'ensemble des Alpes) (**Tableau 1**).

Ces fortes excréctions semblent directement liées à deux mécanismes :

- le dérangement hivernal et le stress qui en découle rendent le système immunitaire des oiseaux moins performant comme l'a montré l'étude réalisée sur le domaine skiable de Flaine (74) au début des années 2000 (Novoa et al., 2014) ;
- l'aptitude comportementale du lagopède à constituer de grands rassemblements estivaux et automnaux. Sur certains sites en effet, les lagopèdes se regroupent tous les ans dans les mêmes combes à neige, venant parfois de très loin. À cette occasion, des échanges de pathogènes peuvent se produire. Lorsque la concentration en oiseaux est forte et de longue durée, la charge parasitaire de certains individus peut devenir particulièrement élevée. En outre, ce phénomène s'accroît car la surface de ces zones fraîches se réduit d'été en été sous l'action de la chaleur. Dans ce cas, la rupture de l'équilibre hôte-parasite est en faveur des parasites, qui accroissent alors leur impact. Dans le massif du Dévoluy, cette situation est particulièrement inquiétante.

En effet, le plateau de Bure dans le Dévoluy réunit toutes les conditions favorables à un parasitisme exceptionnel :

- il s'agit de la zone de concentration estivale majeure pour la plupart des lagopèdes du massif ;
- la surface d'habitat favorable se réduit petit à petit du fait des travaux d'extension de l'observatoire de radioastronomie installé sur le plateau ;
- la fréquentation touristique s'y accroît de façon spectaculaire en toute saison et génère un stress accru pour les oiseaux.

Il en résulterait des infestations records en *Capillaria caudinflata* touchant significativement la condition physique des oiseaux et pouvant mettre en péril leur survie. Cela a d'ailleurs été constaté lors de la manipulation des oiseaux dans le cadre des captures, de leurs suivis GPS, et autopsies : coproscopies fortes, grand nombre de vers dans l'intestin, maigreur extrême, plumage mité, etc. Ce phénomène n'était auparavant constaté que sur quelques lagopèdes fortement soumis au stress de dérangement hivernal (Novoa et al., 2014). Cela pose la question de la viabilité de la population du lagopède dans le Dévoluy.



Grand rassemblement automnal de lagopèdes alpins
© E. Belleau



Interféromètre de l'observatoire de radioastronomie du plateau de Bure (Hautes-Alpes)
© E. Belleau

1.2.4 Avancées dans la connaissance

Apparition récente de nouveaux parasites pathogènes dans les Alpes non démontrée

Ni les coproscopies, ni les autopsies réalisées dans la période couverte par le POIA n'ont révélé l'apparition de nouveaux parasites dans des régions où ils n'avaient jamais été détectés. *Amphimerus* sp, parasite du foie, isolé dans la chaîne du Bargy et pressenti comme un parasite potentiellement émergent dans les autres populations de lagopèdes, semble en déclin dans les Préalpes du Nord et stable à bas bruit ailleurs. Le spirure, *Dispharynx nasuta*, découvert dans les Pyrénées orientales où il est à l'origine de plusieurs cas de mortalité ne semble pas encore être présent chez les lagopèdes alpins (bien qu'il ait déjà été mis en évidence dans de rares cas chez la Gélinitte des bois dans ce secteur géographique) (Belleau, 2007).

Une accentuation des échanges avec la Perdrix bartavelle

La Perdrix bartavelle profite du changement climatique pour coloniser les versants frais et sa niche écologique peut se superposer partiellement à celle du Lagopède alpin. Dans les massifs où les deux espèces cohabitent une partie de l'année et où les contacts s'accroissent, *Ascaridia compar*, parasite habituel de la Perdrix bartavelle, est détecté de plus en plus souvent chez le lagopède. Inversement, ce dernier peut transmettre le *Capillaria caudinflata* aux perdrix.

Ces échanges laissent envisager l'introduction possible, à l'avenir, d'autres parasites plus pathogènes et capables de franchir la barrière des espèces et vis-à-vis desquels les lagopèdes, naïfs sur le plan immunitaire, pourraient être particulièrement sensibles.

Une grande mobilité saisonnière favorable à la propagation des parasites

La mobilité saisonnière de certains oiseaux, atteignant parfois plusieurs dizaines de kilomètres et qualifiable de « migration », peut expliquer le passage de parasites d'un secteur à un autre ou même leur apparition soudaine et fugace dans des milieux habituellement vierges. Seule l'utilisation conjointe du suivi parasitaire et du suivi télémétrique aide à la compréhension des mécanismes permettant le passage de parasites entre différents secteurs géographiques. L'importance de ces flux reste toutefois encore à évaluer tant sur le plan sanitaire que génétique.

1.2.5 Conclusion et perspectives

Les résultats de cette étude montrent une légère tendance au déclin des populations parasitaires du Lagopède alpin dans les Alpes françaises, sans commune mesure avec la forte baisse de celles du Tétralyre et de la Perdrix bartavelle, dont les biotopes ont été plus touchés par les derniers étés caniculaires (Belleau, 2023). Certaines situations remarquables rendent nécessaire une poursuite des recherches à une échelle plus fine et sur un pas de temps plus grand, de manière à détecter les tendances locales.

Les résultats de cette recherche prouvent l'intérêt du suivi sanitaire dans l'étude des impacts des changements écologiques. Le suivi sanitaire s'avère complémentaire des quelques autres rares méthodes (suivis démographiques, radiopistage, bioacoustique, génétique...) adaptées à ces espèces discrètes et vivant dans des biotopes peu accessibles.

Non invasive et simple à mettre en place, la coproscopie parasitaire se révèle être une méthode intéressante et indicatrice des changements environnementaux subis par le Lagopède alpin. Elle a cependant des limites, notamment dans la détection de certains parasites émergents et des cestodes. L'apport des analyses génétiques telles que la PCR (*polymerase chain reaction*)*, en cours de mise au point, pourrait constituer une avancée technique importante grâce à une meilleure sensibilité.

Il s'agit enfin d'insister sur la nécessité de disposer de longues séries temporelles (sur plusieurs décennies) pour être capable de mieux appréhender les tendances et les phénomènes multifactoriels et complexes qui perturbent au fil des années les fragiles écosystèmes de montagne.

En résumé

Ce projet a permis de démontrer **l'intérêt du suivi parasitaire comme indicateur des perturbations environnementales**. Plus globalement, cette étude a permis de mettre en évidence :

- un **parasitisme global en léger déclin** à l'échelle de l'arc alpin ;
- des **situations locales contrastées**.

Les observations réalisées permettent également de formuler certaines hypothèses :

- un probable impact négatif de la baisse des **précipitations** sur l'équilibre hôte-parasite ;
- un probable impact négatif du **dérangement anthropique** sur la résistance des oiseaux au développement de parasites ;
- les **grands rassemblements estivaux ou automnaux**, sur des espaces de plus en plus restreints, aboutissant à de fortes densités d'oiseaux et potentiellement à l'origine de fortes contaminations ;
- des **échanges interspécifiques** probablement liés à la superposition récente des niches écologiques ;
- des transmissions possibles entre massifs lors de **longs déplacements** de certains individus particulièrement mobiles.

Toutefois, il faut préciser qu'il ne s'agit ici que d'hypothèses basées sur l'interprétation des statistiques descriptives. Des analyses supplémentaires seraient à réaliser pour valider (ou non) ces hypothèses.

Habitats et espèces arctico-alpines



2.1 Évolution spatio-temporelle des habitats favorables dans les Alpes françaises**

2.1.1 Contexte

Les êtres vivants ne se répartissent pas de façon aléatoire dans l'espace mais suivant leurs besoins et leurs capacités à répondre aux conditions du milieu (Wiens & Graham, 2005). En effet, les espèces se maintiennent dans des milieux où les conditions sont favorables à leur survie et à leur reproduction. L'ensemble des conditions nécessaires à l'existence d'une population viable d'une espèce donnée est défini par la niche écologique*. Celle-ci comprend les conditions biotiques* (ressources trophiques, interactions entre espèces) et abiotiques (température, topographie, type de sol, etc.) favorables à l'espèce. Les organismes ont ainsi des gammes de tolérance environnementale au-delà desquelles leur survie est menacée. Connaître ces facteurs environnementaux et les aires de distribution qui en découlent est nécessaire pour la conservation et la gestion des espèces.

Les changements globaux désignent l'ensemble des évolutions dues aux effets de l'activité humaine sur l'environnement, et qui s'observent à l'échelle de la planète entière (Sage, 2020). Ils concernent entre autres le climat, la couche d'ozone, l'usage des sols, les cycles biogéochimiques, etc. Concrètement, **les changements globaux se traduisent par un changement des paramètres environnementaux des milieux dans lesquels évoluent les espèces** (température, type de sol, etc.), modifiant potentiellement la répartition et la quantité des habitats qui leur sont favorables. Ces changements environnementaux sont donc susceptibles d'altérer la distribution des espèces en modifiant leur capacité à se maintenir. Anticiper de tels changements peut nous permettre d'aider les espèces à s'y adapter.

Les milieux de haute altitude sont aujourd'hui fortement impactés par le changement climatique, composante importante des changements globaux. Dans les Alpes, le réchauffement a atteint environ +2°C depuis 1950. C'est deux fois plus que la moyenne mondiale et la région des Alpes est celle qui se réchauffe le plus en France (Chaix et al., 2017). La hausse des températures, particulièrement marquée au printemps et en été, entraîne des modifications du monde physique et des habitats naturels qui, en haute montagne, abritent une flore et une faune très spécialisées. Le Lagopède alpin et le Lièvre variable font partie de cette faune et présentent ainsi de nombreuses adaptations aux conditions de vie arctico-alpines : leurs pieds en forme de « raquette » pour mieux se déplacer sur la neige, leur corps compact pour diminuer la perte de chaleur, ou encore leur plumage ou pelage blanc en hiver pour se camoufler dans la neige. Ces deux espèces spécialistes du froid apparaissent donc très sensibles aux variations climatiques actuelles. Elles sont considérées comme des espèces sentinelles du changement climatique pour la faune de montagne. Quant au Lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*), proche cousin du Lièvre variable, il est une espèce généraliste, présente à la fois en plaine et en moyenne montagne. Sa possible remontée en altitude avec l'augmentation des températures pose la question d'une pression de compétition de plus en plus forte pour le Lièvre variable.

Cette étude comporte trois objectifs. En premier lieu, déterminer quelles sont les variables environnementales déterminantes pour la présence de ces trois espèces. En second, modéliser leur distribution potentielle dans les Alpes françaises. En troisième, projeter ces modèles en s'appuyant sur les scénarios climatiques du Groupe d'experts inter-gouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC*) pour représenter leur distribution potentielle future.

* CHARLOTTE PERROT (OFB) ET MAYA GUEGUEN (LECA)

Ces données permettront d'obtenir des informations utiles pour préciser le statut de conservation de ces espèces, mieux cibler les missions de prospections, avoir des éléments concrets d'aide à la décision pour les études d'impacts et la gestion des habitats. L'étude de l'évolution de ces distributions en lien avec le changement climatique permettra de juger de la viabilité des différentes populations alpines de ces trois espèces selon leur localisation ainsi que de déterminer les zones refuges potentielles. La modélisation permettra également d'étudier l'évolution des zones de coexistence entre Lièvre d'Europe et Lièvre variable afin de mieux estimer le degré de compétition auquel ce dernier devra faire face.

2.1.2 Méthodologie

Modèles de distribution des espèces

Les modèles de distribution des espèces (*species distribution model* – SDM*) sont actuellement les principaux outils utilisés pour obtenir des prédictions spatialement explicites des conditions favorables à la présence des espèces en fonction des habitats (Elith & Leathwick, 2009). Ils sont devenus des outils populaires d'aide à l'anticipation et à la prise de décision en matière de conservation des ressources biologiques (**Figure 12**). Les SDM sont des modèles corrélatifs visant à estimer les conditions environnementales qui conviennent à la survie d'une espèce en associant des relevés d'occurrences à des variables pouvant affecter la probabilité de présence de cette espèce.

Différentes catégories de modèles se distinguent selon le type d'observations disponibles : données uniquement de présence, ou données de présence/absence d'une espèce. Ces dernières sont plus fiables pour identifier et représenter la niche réalisée d'une espèce, un relevé d'absence apportant des informations supplémentaires potentielles sur les habitats défavorables à l'espèce, que ce soit au niveau biotique (type de végétation, présence d'une espèce compétitrice) ou abiotique (conditions du milieu non favorables). Cependant, les données de présence/absence peuvent être plus difficiles à obtenir : protocole d'échantillonnage chronophage, milieux difficilement accessibles (comme la haute montagne), problème de détectabilité d'espèces particulièrement discrètes (telles le Lièvre variable et le Lagopède alpin). Certains modèles qui utilisent uniquement des données de présence permettent de contourner cette difficulté. Ils peuvent toutefois induire des biais dans les résultats si ces données ne sont pas bien réparties dans l'espace ou dans le temps (échantillonnage uniquement dans les milieux facilement accessibles pour l'homme, seulement l'été, etc.).

Comme mentionné précédemment, les SDM ont aussi besoin d'être alimentés par des variables environnementales. Pour cela, des couches géographiques d'informations environnementales, comme le climat ou l'occupation du sol, sont utilisées (Zurell, 2020). Ces ressources sont aujourd'hui disponibles en téléchargement en libre accès, ce qui facilite l'utilisation de ces modèles.

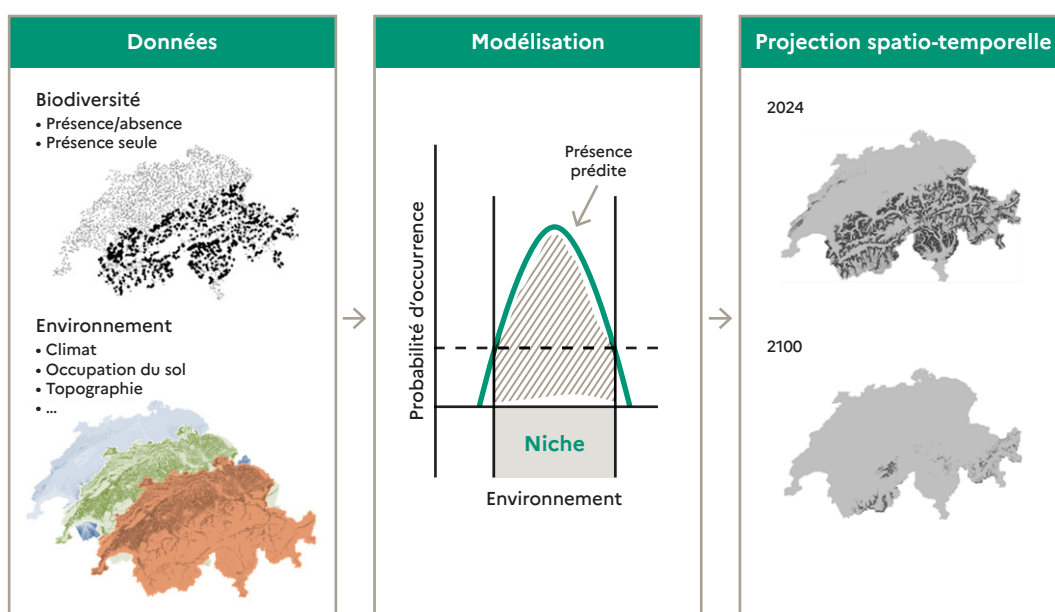
Une fois ces données recueillies, un lien peut être établi entre les observations de la biodiversité sur des sites spécifiques et les conditions environnementales qui y prévalent. La procédure employée est la suivante. D'abord, différents algorithmes mathématiques avec chacun ses spécificités, permettent de modéliser ces relations. Ensuite, ces différents modèles simples sont combinés en métamodèles ou modèles d'ensemble, afin d'obtenir une seule prédiction de probabilité de présence par site avec de meilleures qualités prédictives. Pour plus de détails, le processus de modélisation utilisé dans notre étude est décrit dans le rapport de Guéguen *et al.* (2022).

Une fois cette relation biodiversité-environnement estimée, et si la validation du modèle d'ensemble est concluante, celui-ci peut être utilisé pour prédire la présence de l'espèce dans des zones où sa répartition n'a pas fait l'objet de relevés de terrain. Pour ce faire, il est nécessaire de disposer des variables environnementales utilisées lors de la modélisation sur cette zone d'intérêt, afin d'y prédire la favorabilité des conditions pour l'espèce. Dans la

même logique, des projections peuvent être réalisées dans le temps et notamment dans le futur. Dans ce cas, les données environnementales exploitées sont elles-mêmes issues d'un travail de modélisation qui repose sur différents scénarios socio-économiques et écologiques. Enfin, il est également possible de quantifier l'influence de chaque variable sur les résultats des modèles. Pour ce faire, les prédictions d'un modèle sont comparées à des prédictions réalisées avec ce même modèle mais en « mélangeant » les valeurs de la variable étudiée. Une forte corrélation entre ces deux cartes de prédictions indique qu'elles sont similaires et que la variable a un impact faible sur les résultats ; une faible corrélation indique que modifier les valeurs de cette variable influence grandement les prédictions obtenues par le modèle.

Figure 12

Schéma explicatif du fonctionnement des modèles de distribution d'espèces en Suisse (modifié à partir de Zurell, 2020)



© C. Perrot / OFB

Données

→ Les espèces

Les données d'observations de biodiversité concernent dans notre étude le Lagopède alpin, le Lièvre variable et le Lièvre d'Europe. Elles proviennent des différents partenaires du POIA Espèces arctico-alpines (identifiés par *), ainsi que de conservatoires, fédérations de chasse, parcs naturels nationaux et régionaux ou associations naturalistes, tous listés ci-dessous :

- Asters, Conservatoire d'espaces naturels de Haute-Savoie
- Centre de recherches sur les écosystèmes d'altitude (CREA Mont-Blanc) *
- Fédération départementale des chasseurs de la Drôme (FDC26)
- Fédération départementale des chasseurs de l'Isère (FDC38)
- Fédération départementale des chasseurs de la Savoie (FDC73)
- Fédération départementale des chasseurs de la Haute-Savoie (FDC74)
- Ligue pour la protection des oiseaux, Auvergne-Rhône-Alpes (LPO AURA)

- Observatoire des galliformes de montagne (OGM*)
- Office français de la biodiversité (OFB) *
- Parc national des Écrins (PNE) *
- Parc national du Mercantour (PNM) *
- Parc naturel régional du Queyras (PNRQ) *
- Parc naturel régional du Vercors (PNRV)
- Parc national de la Vanoise (PNV)

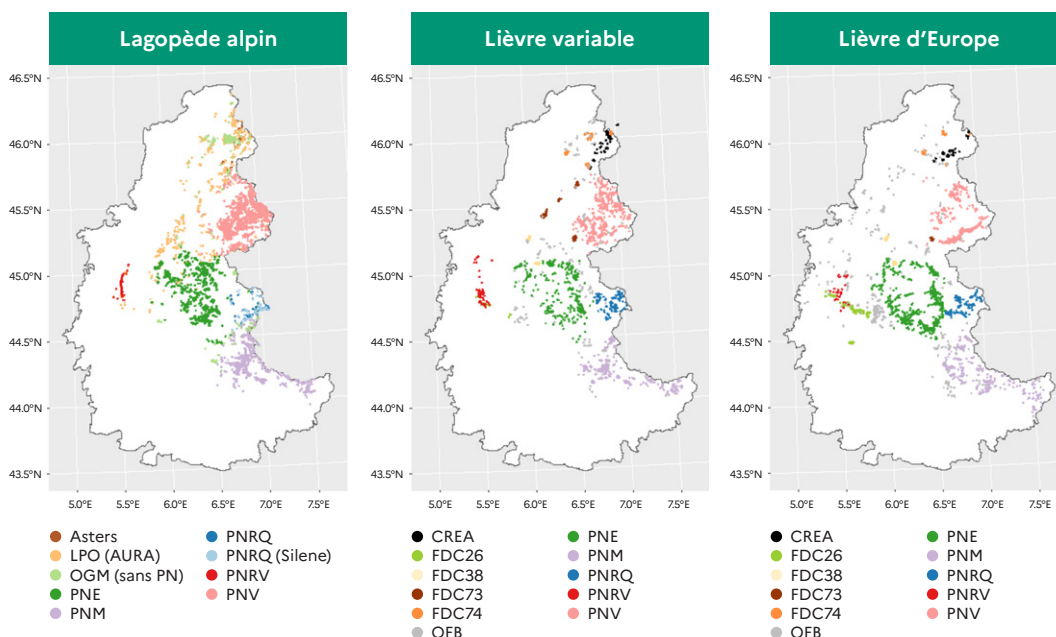
Les modèles ont été réalisés à l'échelle du massif des Alpes françaises, dans la zone délimitée par la loi Montagne en vigueur : « loi relative à la modernisation, de développement et de la protection des territoires de montagne n° 2016-1888 du 28 décembre 2016 ».

Il s'agit de données d'observations opportunistes (**Figure 13**) correspondant à des données de présences seules. C'est-à-dire qu'une absence de données à une localité donnée ne signifie pas forcément l'absence de l'espèce. Il est possible que les observateurs ne l'aient pas détectée, ou que cette zone n'ait pas été prospectée. Ces données d'occurrences s'étalent de 2000 à 2021 toutes saisons comprises ce qui correspond à :

- 10655 occurrences pour le Lagopède alpin ;
- 4076 occurrences pour le Lièvre variable ;
- 3499 occurrences pour le Lièvre d'Europe.

Figure 13

Distribution et provenance des données d'occurrences de 2000 à 2021 pour le Lagopède alpin, le Lièvre variable et le Lièvre d'Europe



© M. Guéguen / LECA

→ Les variables environnementales

En concertation avec les experts des espèces ciblées et les différents gestionnaires des espaces naturels impliqués dans le projet, douze variables environnementales ont été sélectionnées. Celles-ci doivent être représentatives du milieu et avoir une influence supposée (positive ou négative) sur la présence de l'espèce cible. Il s'agit de variables climatiques, topographiques, d'occupation du sol et d'empreinte humaine. Les caractéristiques de ces variables sont décrites dans le tableau suivant.

Tableau 2

Description des variables environnementales utilisées dans les modèles de distributions des trois espèces cibles : le Lagopède alpin, le Lièvre variable et le Lièvre d'Europe

Nom	Description	Précision	Origine
Pente (°)	Pente topographique ou tangente de l'inclinaison entre deux points d'un terrain	250 m	IGN*
Orientation	Direction de la boussole à laquelle une pente topographique fait face, généralement mesurée en degrés à partir du nord	250 m	IGN
Irradiation solaire	Quantité d'énergie solaire arrivant au sol par unité de surface	250 m	IGN
Durée d'enneigement (jour)	Nombre de jours à l'année avec une couverture neigeuse totale	100 m	CHELSA* 2.1 : variable SCD*
Précipitations moyennes annuelles (mm)	Cumul des précipitations sur un an	100 m	CHELSA 2.1 : variable bio12
Saisonnalité des précipitations annuelles	Décrit la variabilité des précipitations au cours de l'année. Écart-type des estimations mensuelles des précipitations, exprimé en pourcentage de la moyenne de ces estimations (c'est-à-dire la moyenne annuelle)	100 m	CHELSA 2.1 : variable coefficient de variation
Résidus	Issus de la régression linéaire entre la température moyenne et le nombre de jours de neige. Cela correspond à une donnée de température non corrélée avec la durée d'enneigement.	100 m	À partir de CHELSA 2.1 : variables SCD et bio1
Empreinte humaine	Représente la part de l'influence de l'Homme sur l'écosystème, au travers de ses infrastructures (comprenant les routes principales, voies navigables, chemins de fer, terres cultivées, pâturages, l'environnement bâti, la pollution lumineuse et la densité de la population)	250 m	LECA*, à partir de Sanderson <i>et al.</i> 2002
Occupation du sol	Correspond à 8 variables d'occupation du sol, représentant le pourcentage de recouvrement de différentes classes d'habitats dans un pixel* de 100 m x 100 m : Classes = bâtis diffus, cultures, prairies, forêts de feuillus, pelouses, landes ligneuses, surfaces minérales, glaciers ou neige	100 m	CESBIO*

© M. Guéguen / LECA et C. Perrot / OFB

→ Projections

Les différents modèles retenus ont été projetés pour chacune des trois espèces étudiées sur trois fenêtres temporelles différentes (1981-2010, 2041-2070, 2071-2100), en faisant varier uniquement les variables climatiques. Les variables topographiques sont supposées être stables à cette échelle de temps et les variables d'occupation du sol et anthropiques ne sont pas disponibles pour les périodes futures.

Les variables climatiques pour les périodes futures sont calculées à partir de trois scénarios plus ou moins optimistes provenant du GIEC (Baude et al., 2023). Ces scénarios intègrent des profils représentatifs d'évolution de concentration (*representative concentration pathways* – RCP*) de gaz à effet de serre (GES*) et des hypothèses socio-économiques (*shared socioeconomic pathways* – SSP*). Trois combinaisons de scénarios SSP-RCP sont utilisées dans cette étude :

- SSP 1 - RCP 2.6 : forte coopération internationale et priorité au développement durable, combiné à de faibles émissions de GES ;
- SSP 3 - RCP 7.0 : monde fragmenté, croissance économique lente et peu soucieuse de l'environnement, combiné à une stabilisation des émissions de GES ;
- SSP 5 - RCP 8.5 : croissance rapide avec forte consommation d'énergie et émission de carbone, sans changement des émissions de GES actuelles (même augmentation).

Ces différents scénarios sont donnés en entrée de modèles climatiques globaux (GCM*) qui vont permettre de produire les différentes variables climatiques d'intérêts pour nos modèles. Pour plus d'informations, le processus de modélisation des projections est décrit dans le rapport de Guéguen et al. (2022).

Afin d'évaluer l'influence des conditions climatiques futures sur la distribution des espèces étudiées, il est enfin possible de comparer leurs aires de répartition dans les conditions actuelles et futures, et d'obtenir une valeur de changement d'aire (*species range change* – SRC*). Le SRC est calculé à partir du pourcentage de pixels* gagnés et du pourcentage de pixels perdus selon la formule suivante :

$$SRC = \% Gain - \% Perte$$

2.1.3 Résultats

Relations espèces-environnement : l'importance de la neige

Les modèles indiquent une forte influence de la couverture neigeuse sur la présence du Lagopède alpin, du Lièvre variable et du Lièvre d'Europe. La probabilité de présence du Lagopède alpin augmente à partir de 200 jours de neige à l'année pour atteindre une valeur d'environ 40 % à partir de 300 jours de neige. Cette tendance est plus marquée pour le Lièvre variable, sa probabilité de présence augmentant à partir de 150 jours de neige pour atteindre une valeur d'environ 80 % à partir de 250 jours de neige. Quant au Lièvre d'Europe, les modèles estiment que sa probabilité de présence est la plus forte entre 120 et 260 jours de neige à l'année, et est comprise entre 50 et 75 %.

La saisonnalité des précipitations joue aussi sur la présence prédite du Lièvre d'Europe, celui-ci préférant une faible variation des pluies dans le temps. Il devient également moins présent lorsque la pente est supérieure ou égale à 40°.

Des aires de distribution qui bougent et qui se réduisent

Les valeurs suivantes représentent les tendances prédites par les modèles sur la période 2041-2070, tous scénarios SSP-RCP confondus. En moyenne, les trois espèces perdent environ 41 % de leur aire de distribution respective – ces pertes concernant les zones ayant les altitudes les plus basses et/ou les plus chaudes (illustrées en rose sur la **Figure 14** pour le scénario SSP 1 - RCP 2.6, le plus optimiste sur la période 2041-2070). Cela se traduit par une disparition progressive des populations du Lagopède alpin et du Lièvre variable dans les Préalpes et dans

les Alpes du Sud. En comparaison les surfaces gagnées pour ces deux espèces sont faibles avec 2,6 et 1,5 % de gain respectivement en moyenne (**Figure 14**, en bleu foncé), tandis que les modèles prédisent un gain moyen de 35,3 % pour le Lièvre d'Europe. Ceci s'explique par le fait que les surfaces gagnées se situent à haute altitude, traduisant ainsi une remontée des aires de distribution dans les Alpes françaises, forcément plus favorables pour le Lièvre d'Europe dont l'aire de distribution actuelle n'est pas en haute montagne contrairement aux deux autres espèces. En résumé, ces évolutions représentent des changements d'aires de distribution (SRC) de -36 % pour le Lagopède alpin, de -40 % pour le Lièvre variable et de -10 % pour le Lièvre d'Europe.

Par ailleurs, plus le scénario du GIEC est pessimiste, plus les pourcentages de perte d'aire de distribution sont importants (respectivement -31, -42 et -48 % pour les scénarios SSP 1 - RCP 2.6, SSP 3 - RCP 7.0 et SSP 5 - RCP 8.5, en moyenne pour les trois espèces sur la période 2041-2070). Ces pertes étant plus fortes que les gains, les changements d'aires de distribution deviennent eux aussi plus importants pour les trois espèces.

De même, ce changement d'aire s'accroît fortement dans le temps entre les périodes 2041-2070 et 2071-2100 pour les scénarios les plus pessimistes, passant de -31 à -47 % de SRC pour le scénario SSP 3 - RCP 7.0, et de -35 à -55 % pour le scénario SSP 5 - RCP 8.5. En comparaison, le scénario le plus optimiste SSP 1 - RCP 2.6 indique un changement d'aire moyen de -21 % constant entre les deux périodes.

Des aires de distribution qui se fragmentent

Les modèles prédisent une remontée en altitude des habitats favorables pour le Lagopède alpin et le Lièvre variable dans le futur. En conséquence, les populations vont potentiellement se retrouver sur des « îles d'altitude » de plus en plus exiguës et éloignées les unes des autres. Le risque de cette situation est l'arrêt total du flux d'individus et de gènes entre ces populations, et donc un appauvrissement génétique diminuant leur viabilité à long terme.

Par exemple, les populations des massifs préalpins du Vercors et du Dévoluy seraient déjà séparées l'une de l'autre par une zone défavorable d'une distance de 16 km pour le Lièvre variable et de 20 km pour le Lagopède alpin. Il s'agit d'une distance non négligeable à parcourir, en particulier pour le Lièvre variable qui est dans l'obligation de traverser ces habitats défavorables, contrairement au Lagopède alpin qui peut voler sur une dizaine de kilomètres. De la même façon et particulièrement pour le Lièvre variable, les populations du Dévoluy sont isolées du reste des Alpes par le seuil Bayard et la vallée du Drac, couloir pouvant jouer le rôle de barrière à la dispersion du fait de sa faible altitude (600 à 1 250 m) et de sa largeur (5 à 15 km). Néanmoins, d'ici 2070, les prédictions indiquent une disparition quasi totale des habitats favorables à ces deux espèces dans le Vercors et le Dévoluy. Ainsi, les populations des massifs préalpins de ces deux espèces sont les plus exposées à une chute de leur viabilité.

Les prédictions sur la période 2040-2070 indiquent que cette déconnexion des populations pourrait intervenir aussi dans les Alpes internes. En effet, le modèle prédit une disparition des habitats favorables au Lièvre variable dans la vallée de la Clarée (Hautes-Alpes, massif de Cerces, **Figure 14**) au niveau du col de l'Échelle (1 762 m d'altitude). Ce col se trouve sur la ligne de crête principale des Alpes qui participe à la structuration globale des populations de Lièvre variable. Il s'agit d'un point de connexion incontournable entre les populations de Lièvre variable du sud des Alpes (Queyras, Mercantour) et celles du reste des Alpes (Écrins, Belledonne, Vanoise, Mont-Blanc, Alpes centrales et orientales). Si ce col devient défavorable à la dispersion de l'espèce, une scission de ses populations de part et d'autre de la Durance est possible. Celles des Alpes du Sud (massif du Queyras et du Mercantour) seraient alors séparées de celles du reste des Alpes menant à un potentiel isolement de ces deux groupes de populations.

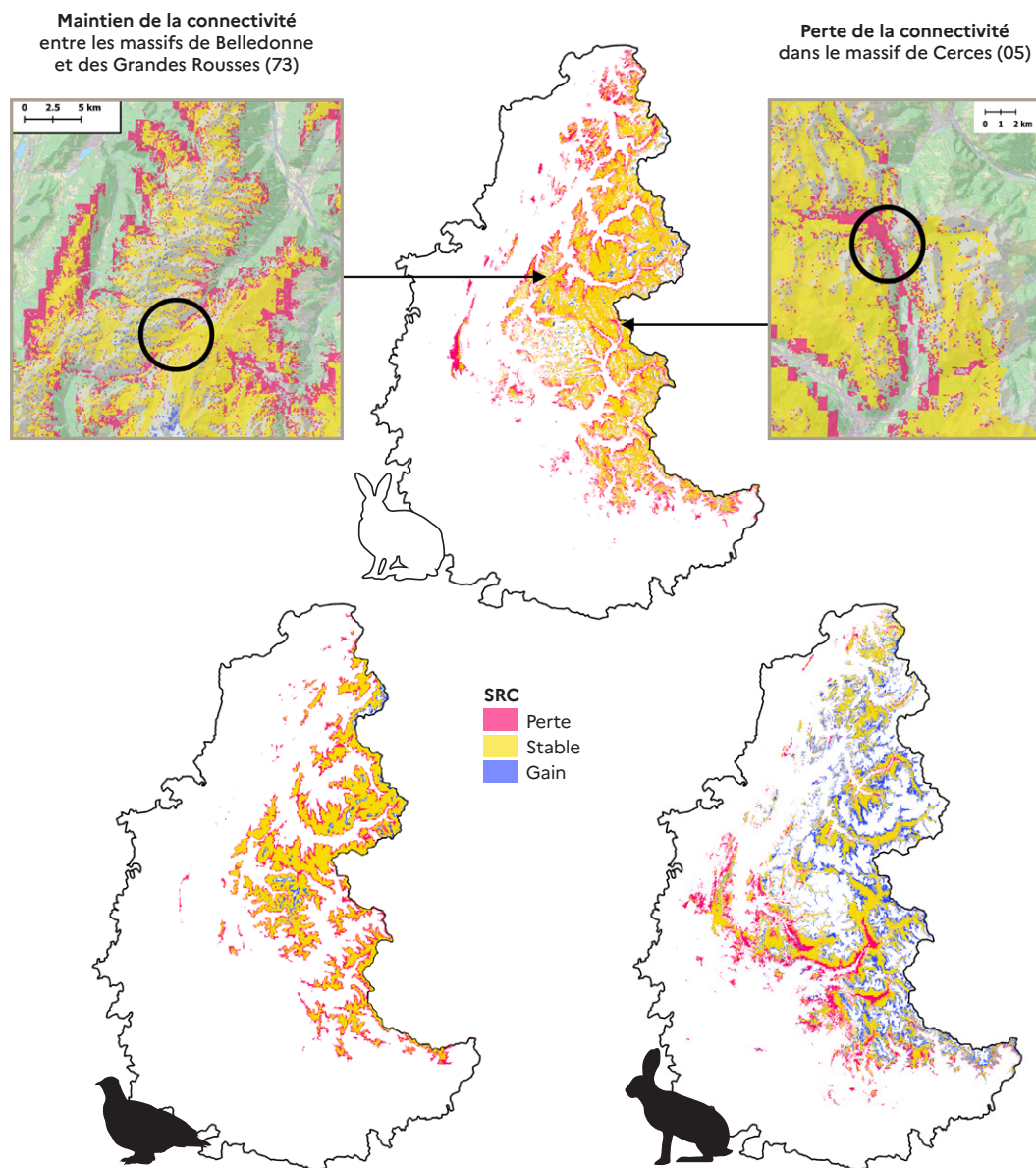
Toujours pour le Lièvre variable, les habitats resteraient par contre favorables au niveau du col du Glandon (1 922 m d'altitude, Savoie ; **Figure 14**), ce qui maintiendrait la connexion entre les massifs de Belledonne et des Grandes Rousses. Protéger cette connexion en préservant

les habitats associés permettrait le maintien des flux de gènes entre les populations de ces deux massifs et représenterait une forte action de conservation pour l'espèce. Ceci souligne l'importance des corridors écologiques pour leur conservation.

Figure 14

Changement d'aire de distribution (SRC) pour le Lièvre variable (haut), le Lagopède alpin (bas gauche), et le Lièvre d'Europe (bas droite) pour la période 2040-2070.

Ces projections sont réalisées d'après le scénario climatique SSP 1 - RCP 2.6 du GIEC, scénario le plus optimiste. Il est important de souligner ici, que même sous l'hypothèse du scénario climatique le plus optimiste, il est prédit une réduction importante des aires de distribution du Lièvre variable et du Lagopède alpin.



2.1.4 Les modèles, une des représentations de la réalité

Comme toute modélisation, les modèles de distribution des espèces (SDM) sont une représentation de la réalité. Bien qu'imparfaits, ils permettent de mettre en lumière différents mécanismes (Nicvert, 2022), comme ici la montée en altitude des espèces arctico-alpines. Toutefois, ne pouvant saisir l'entière complexité des mécanismes écologiques, les SDM présentent certaines limites qu'il est important de prendre en compte lors de l'interprétation des données.

Premièrement, un biais d'échantillonnage peut fausser les projections. Notons que l'étude est ici concentrée sur le massif des Alpes françaises délimité par la loi Montagne. Or le Lièvre d'Europe est aussi présent à très basse altitude et dans les Préalpes du Sud, zones non contenues dans cette délimitation et présentant des caractéristiques environnementales différentes, notamment concernant le climat. Nos modèles ne prennent donc en compte qu'une partie de la niche écologique du Lièvre d'Europe conduisant probablement à des projections sous-estimant son aire de distribution potentielle.

Ensuite, seules les variables environnementales sont prises en compte pour la modélisation de la niche écologique. Pourtant, il est connu que différents facteurs biologiques sont tout aussi importants pour la détermination de cette niche, comme les interactions interspécifiques. En l'occurrence, il est su qu'une compétition existe entre le Lièvre d'Europe et le Lièvre variable. Le Lièvre d'Europe étant plus compétitif que son cousin, ne pas prendre en compte ce facteur peut amener à une surestimation de l'aire de distribution potentielle du Lièvre variable.

De même, les projections dans le temps sont basées sur les différents scénarios du GIEC, et ceux-ci prennent en compte uniquement l'évolution des variables climatiques et non l'évolution de l'occupation du sol et de l'empreinte anthropique. Ainsi les distributions futures des habitats favorables à ces trois espèces sont basées sur le postulat que l'occupation du sol et l'empreinte humaine ne varient pas dans le futur. Ceci est peu réaliste dans le contexte actuel des changements globaux.

Enfin, les individus sont aussi capables d'ajuster leur comportement quand leur environnement change. C'est ce qui s'appelle la plasticité comportementale (Stamps, 2016). Dans le cas présent, il est probable que les individus modifient leur comportement pour atténuer les effets du changement climatique. Par exemple, l'hypothèse est émise que le Lagopède alpin et le Lièvre variable modifient leur utilisation de l'espace pour éviter les fortes chaleurs. En effet, en montagne, le gradient altitudinal et la topographie accidentée créent des micro-habitats présentant un gradient de température très varié. Les individus pourraient alors sélectionner des micro-refuges froids pour éviter les fortes températures. Une deuxième stratégie est la modulation des activités au cours de la journée. Il est possible d'imaginer que le Lagopède alpin et le Lièvre variable deviennent plus actifs à l'aube et au crépuscule, voire la nuit durant les fortes chaleurs. Cette plasticité comportementale chez ces espèces mériterait d'être étudiée afin de mieux prédire le futur de leurs populations.

2.1.5 L'échelle spatiale

Dans cette étude, les projections ont été réalisées à l'échelle des Alpes françaises, ce qui donne une vision globale de l'évolution des habitats favorables pour le Lagopède alpin et les deux espèces de lièvres. Cependant, pour les gestionnaires d'espaces naturels, cette échelle peut manquer de précision pour déterminer, sur leur territoire, quelles sont les zones les plus sensibles (où les populations sont vouées à disparaître en premier), et quelles sont les zones refuges (où la viabilité des populations serait la plus forte). Ces informations sont importantes pour la mise en place de mesures de gestion, qu'elles concernent l'habitat (réserve, préservation des corridors, etc.) ou la gestion cynégétique (quota ou fermeture de la chasse dans les zones sensibles).

Un des avantages des SDM est qu'ils peuvent être réalisés à différentes échelles, par exemple ici à l'échelle d'un massif alpin. Pour cela, il est nécessaire de vérifier que les données récoltées sont adaptées à l'échelle d'étude, notamment du point de vue des variables environnementales. Par exemple, si l'on veut se focaliser sur un massif des Alpes en particulier, ces variables devront être plus précises.

En résumé

- Les modèles prédisent une **forte réduction des aires de distribution** du Lagopède alpin et du Lièvre variable au cours du **xxi^e siècle**.
- Les aires de distribution des deux espèces étudiées se déplaceraient en altitude, au cours du **xxi^e siècle**, aboutissant à une **fragmentation de l'habitat** des deux espèces.
- Le Lièvre d'Europe gagnerait des territoires en altitude en raison de l'augmentation des températures. Cette évolution interroge la possible **compétition** et **l'hybridation entre les deux espèces de lièvres**.
- Les **modèles de distribution d'espèces** sont un outil efficace d'aide à la gestion pour **déterminer la viabilité des populations, les zones refuges et les corridors écologiques à préserver**. Ils peuvent être utilisés pour différentes espèces, dans différentes zones géographiques et à différentes échelles spatiales selon les objectifs de gestion.
- Ces modèles restent **une représentation simplifiée de la réalité** ; les résultats sont à interpréter au regard des données qui lui ont été procurées.

2.2 Lièvre d'Europe dans les vallées et Lièvre variable sur les sommets : quand l'un peut monter et l'autre est acculé^{*}^{**}

2.2.1 Contexte et objectifs

Le Lièvre variable (*Lepus timidus*) est un mammifère adapté aux climats froids (Rehnus et al., 2018 ; Letty & Bouche, 2021), ayant trouvé refuge dans les Alpes après la dernière grande glaciation (Thulin, 2003). Comme pour d'autres espèces montagnardes, le réchauffement climatique en cours augmente son risque d'extinction. Les habitats disponibles plus hauts en altitude, plus froids et enneigés, se restreignent en raison de la forme conique intrinsèque des montagnes (Elsen & Tingley, 2015), réduisant les possibilités de repli face à l'augmentation des températures.

Le Lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) est, quant à lui, une espèce spécialiste des paysages ouverts et adaptée aux climats plus tempérés, plutôt de basse altitude (Guitton, 2021). Cependant, les observations de Lièvre d'Europe en altitude sont de plus en plus fréquentes, probablement, là aussi, du fait de sa remontée en altitude à la faveur du réchauffement climatique. Cette remontée suscite une compétition avec le Lièvre variable (Jansson et al., 2007 ; Caravaggi et al., 2017) mais aussi des hybridations (Thulin, 2003 ; Jansson et al., 2007). Ces phénomènes peuvent accentuer le déclin des populations de Lièvre variable.

Il est important d'obtenir une vision précise de la distribution des deux espèces de lièvres le long du gradient altitudinal afin de mieux prédire les conséquences du réchauffement climatique. Il est admis que ces deux espèces de lièvres coexistent aujourd'hui dans une bande altitudinale étroite comprise entre 1 300 et 2 000 m d'altitude (Bisi et al., 2015). Toutefois, on peut s'attendre à des variations d'occupation le long de ce gradient altitudinal entre les différents massifs alpins français compte tenu de leurs différents contextes topographiques et climatiques.

Cette étude a pour objectif de caractériser les étages altitudinaux de distribution hivernale actuels du Lièvre variable et du Lièvre d'Europe dans leur zone de coexistence (**Figure 15**) à l'échelle de sept massifs alpins français (Mercantour, Vanoise, Écrins, Queyras, Vercors, Mont-Blanc et Dévoluy ; **Figure 16**). Pour répondre à cet objectif, a commencé à être testé en 2019, un protocole basé sur la collecte de fèces, dans le Parc national du Mercantour (PNM), permettant d'identifier l'espèce par analyse génétique et donc sans dérangement des individus (Letty et al., 2017 ; Imberdis et al., 2018). Une fois validé, ce protocole a été mis en œuvre sur les sept massifs au cours des cinq hivers de 2018 à 2023 (Couturier et al., 2021).

2.2.2 Des massifs aux contextes topographiques et bioclimatiques variés

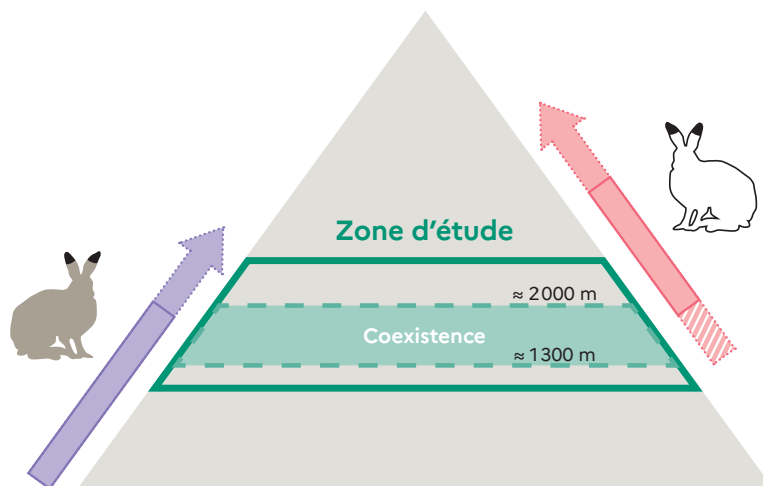
Les sept massifs étudiés (**Figure 16**) ont des contextes géo-climatiques très divers avec deux paramètres : d'abord un facteur climatique lié à des influences méditerranéennes (Mercantour, Dévoluy et Vercors) ou continentales (Mont-Blanc, Vanoise, Écrins, Queyras) ; puis une localisation variable au sein de la chaîne alpine entre les massifs préalpins (Dévoluy et Vercors) et les alpes internes (Mont-Blanc, Vanoise, Écrins, Queyras, Mercantour). Ces caractéristiques pourraient affecter la distribution altitudinale des deux espèces.

^{*} THIBAUT COUTURIER (CEFE), GUILLELME ASTRUC (BIODITORING), PIERRE BOUVET (PNE), YOANN BUNZ (PNE), MARIE CANUT (PNM), JEROME CAVAILHES (PNV), ANNE DELESTRADÉ (CREA MONT-BLANC), ANNE GOUSSOT (PNQR), JEROME LETTY (OFB), JEROME MANSONS (PNM), CHARLOTTE PERROT (OFB), GUILLAUME QUENEY (ANTAGENE), HERVE TOURNIER (RNN74), AURELIEN BESNARD (CEFE)

Figure 15

Schéma théorique de la zone d'étude de la distribution actuelle des deux espèces de lièvres dans leur zone de coexistence et prédictions futures (pointillés)

De cette zone d'étude ont été exclues les altitudes les plus hautes de l'aire de distribution du Lièvre variable et les altitudes les plus basses de celle du Lièvre d'Europe.

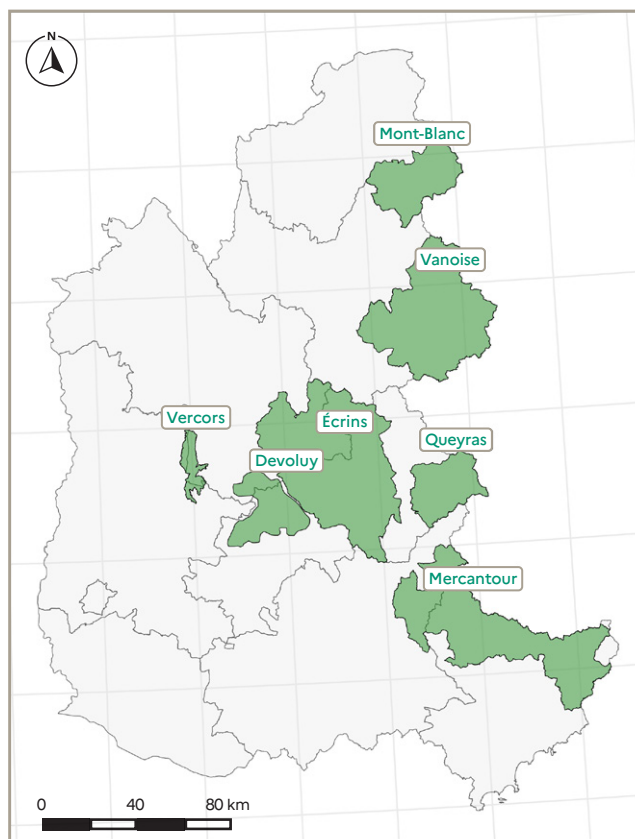


© T. Couturier / CEFE

Figure 16

Massifs alpins dans lesquels l'étude a été menée, en vert.

Le Mercantour, la Vanoise et les Écrins correspondent à l'emprise des trois parcs nationaux alpins, le Queyras coïncide avec le Parc naturel régional du Queyras, le Vercors avec la Réserve naturelle nationale des Hauts Plateaux du Vercors, le Mont-Blanc à l'emprise de l'Espace Mont-Blanc versant français et le Dévoluy à l'emprise du massif du Dévoluy.



© T. Couturier / CEFE

2.2.3 La sélection des zones à prospecter (échantillonnage)

Dans un premier temps, une aire de coexistence potentielle des deux espèces de lièvres a été estimée à partir de modèles de niche (cf. 2.1) appliqués aux données d'observation des deux espèces de lièvres en hiver et sur différents massifs (voir détails dans Couturier *et al.*, 2020). Au sein de cette aire de coexistence potentielle, des mailles de prospection ont été aléatoirement sélectionnées, de deux kilomètres de côté (400 ha). Certaines de ces mailles ont été exclues de l'échantillonnage lorsqu'elles ne respectaient pas certains critères (trop pentues pour être prospectées en toute sécurité, insuffisamment enneigées pour avoir des fèces bien conservées ou trop difficiles d'accès).

2.2.4 La collecte de fèces sur le terrain

Chaque maille sélectionnée a été prospectée en skis ou en raquettes lors d'un unique passage entre décembre et avril, systématiquement réalisé quelques jours après une chute de neige. Le protocole (détails dans Couturier *et al.*, 2021) consistait à prélever les fèces de lièvres rencontrées sur le parcours des observateurs et à les stocker individuellement dans des tubes pour les analyser ultérieurement.



Prélèvement de fèces de lièvre sur la neige en vue d'une analyse génétique qui permet d'identifier l'espèce concernée : Lièvre variable, Lièvre d'Europe, ou hybride
© T. Couturier

2.2.5 Les analyses génétiques et statistiques

Il n'est pas possible de différencier les deux espèces de lièvres par l'examen visuel de leurs fèces. Leur identification passe donc par des analyses génétiques réalisées en laboratoire.

Les résultats de ces analyses ont permis de déterminer les pixels (résolution = 100 m), occupés par chacune des deux espèces (**Figure 17**). L'analyse génétique a été réalisée soit individuellement lorsqu'une seule crotte avait été collectée sur le pixel, soit sur un lot de plusieurs fèces recueillies sur un même pixel (possiblement produites par plusieurs lièvres d'une espèce, de l'autre ou des deux). Les pixels parcourus par les observateurs (tracé GPS) sans fèces constituent les données d'absence. Ainsi, il n'y a pas de confusion entre absence d'observation et absence de prospection par les observateurs, réduisant le risque de biais lors de l'analyse statistique.

Figure 17

Exemple d'une maille de 2 km de côté, prospectée par des observateurs dont le parcours a été enregistré par GPS (ligne rose) le long duquel ont été collectées des fèces de lièvres (points vert clair).

Lors de l'analyse statistique, les données sont converties en pixels de 1 ha occupés (vert foncés) et pixels inoccupés (gris) par chaque espèce de lièvres.



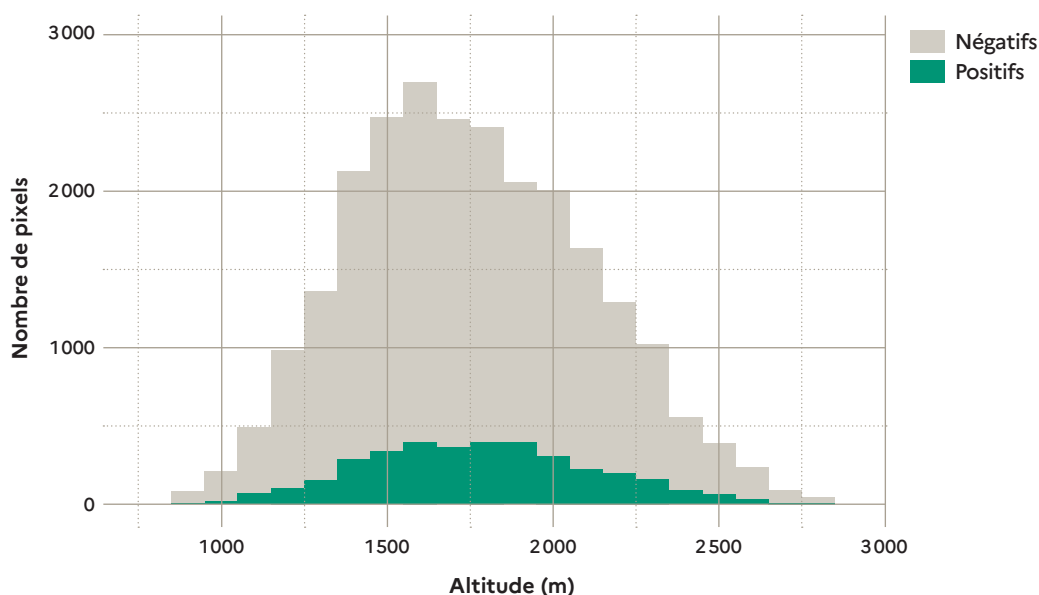
2.2.6 Un important effort de terrain déployé pendant cinq hivers

215 mailles de 2 km ont été prospectées selon ce protocole sur l'ensemble des massifs lors des cinq hivers. Les 3 092 km parcourus par les observateurs au sein de ces mailles ont permis de couvrir un gradient altitudinal compris entre 820 m et 2 870 m (**Figure 18**). Cet échantillonnage a permis de collecter 2 227 fèces de lièvres variables, 1 868 fèces de lièvres d'Europe et 4 fèces d'hybrides.

Figure 18

Nombre de pixels de 100 m de côté prospectés par tranches altitudinales de 100 m sur l'ensemble des sept massifs.

Les pixels positifs correspondent à ceux où au moins une espèce de lièvre a été enregistrée grâce à la détection de fèces sur le terrain.



© T. Couturier / CEFÉ

2.2.7 Le Lièvre d'Europe occupe des altitudes différentes selon les massifs

Les résultats des analyses montrent que la proportion de pixels occupés par le Lièvre d'Europe parmi les pixels prospectés est élevée (25 %) sur les altitudes les plus basses de la Vanoise (1 000 à 1 100 m) (**Figure 19**). Ce constat est encore plus marqué sur le Mercantour, où 42 % des pixels prospectés à 1 300 m d'altitude sont occupés par le Lièvre d'Europe. À l'exception de quelques massifs, cette proportion de pixels occupés diminue progressivement avec l'altitude. Cette proportion chute rapidement dès 1 500 m dans le Mont-Blanc. Elle est aussi globalement faible dans le Vercors où l'espèce n'est plus détectée au-dessus de 1 700 m. Dans le Queyras, la proportion de pixels occupés est au contraire encore non négligeable (environ 5 %), même à 2 500 m.

→ Sous l'effet du réchauffement climatique, le Lièvre d'Europe verra probablement son taux d'occupation augmenter en altitude, à des vitesses qui pourraient varier selon le contexte géoclimatique des sept massifs.

2.2.8 L'aire d'occupation du Lièvre variable a une limite altitudinale inférieure changeante selon les massifs

Plus de 2 % des pixels prospectés sont occupés par le Lièvre variable au-dessus de 1 300 m dans le Vercors et le Mont-Blanc. Cette limite est franchie à partir de 1 500 m sur le Dévoluy, le Mercantour, la Vanoise et les Écrins et de 1 800 m sur le Queyras.

- Ces variations de limites altitudinales inférieures pourraient être liées à des différences topographiques (ex. : plateau de moyenne altitude dans le Vercors, et massif élevé du Queyras), des différences de climats (ex. : durée d'enneigement) ou encore d'habitats (ex. : disponibilité en pelouses et forêts) sur ces massifs.

2.2.9 Le Lièvre variable a une limite altitudinale supérieure plafonnée dans les massifs préalpins

La proportion de pixels occupés par le Lièvre variable semble rester stable ou augmenter avec l'altitude sur l'ensemble des massifs. L'espèce est par exemple encore bien présente dans les mailles échantillonnées de 2 500 m d'altitude et plus (Mercantour, Vanoise). L'espèce n'est par contre détectée que jusqu'à 1 900 m sur le Vercors et 2 100 m sur le Dévoluy, mais il s'agit des altitudes maximales prospectées. Si le Lièvre variable est a priori présent plus haut en altitude, ces deux massifs n'offrent cependant que de faibles superficies d'habitats favorables dans leurs parties supérieures (**Figure 19**).

- Sous l'effet du réchauffement climatique, ces populations préalpines devraient être les premières à disparaître compte tenu de l'impossibilité pour les populations de se réfugier plus haut en altitude.

2.2.10 Des altitudes de coexistence variables entre massifs

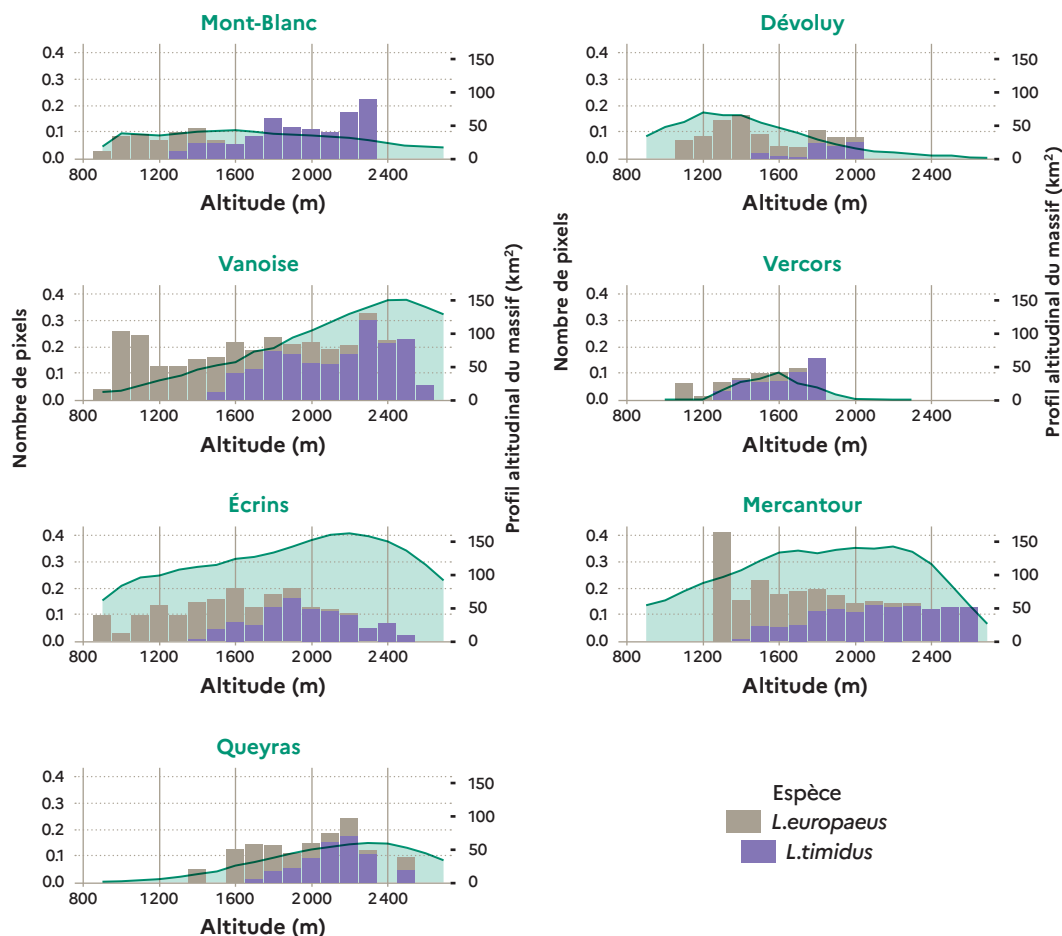
Les altitudes où coexistent Lièvre d'Europe et Lièvre variable en hiver s'étagent majoritairement entre 1 400 et 2 200 m d'altitude (**Figure 19**), avec toutefois certaines variations entre massifs. Ainsi, la bande altitudinale de coexistence des deux espèces est particulièrement étroite et basse en altitude (entre 1 300 et 1 400 m) sur le Massif du Mont-Blanc. À l'inverse les deux espèces coexistent à haute altitude dans le Queyras, sur une bande altitudinale comprise entre 1 800 et 2 500 m d'altitude.

- Sous l'effet du réchauffement climatique, ces zones de coexistence devraient s'élargir ou se décaler plus haut en altitude, entraînant une potentielle augmentation des phénomènes de compétition et d'hybridation entre les deux espèces, affaiblissant ainsi encore davantage les populations de Lièvre variable.

Figure 19

Proportion de pixels (résolution = 100 m) avec présence de Lièvre variable et de Lièvre d'Europe parmi l'ensemble des pixels prospectés par les observateurs par tranches altitudinales de 100 m (histogrammes) et profil altitudinal du massif (surface disponible) (graphe en vert).

Les tranches altitudinales où moins de 20 pixels étaient échantillonnés, ont été exclues.



© T. Couturier / CEFE

2.2.11 Conclusions et perspectives

Cette étude à large échelle révèle de fortes différences d'étagement altitudinal des deux espèces de lièvres entre les différents massifs alpins en hiver. Ces différences pourraient être dues à des variations de topographie, d'habitats ou encore de climat. De telles variables seront prises en compte lors d'analyses de niches écologiques. En lien avec l'altitude, la durée d'enneigement pourrait contribuer fortement à expliquer la distribution actuelle des deux espèces. Si cette hypothèse est confirmée, le réchauffement climatique fragilisera davantage encore le Lièvre variable dans les décennies à venir.

En résumé

- Les résultats montrent pour la première fois que les **limites altitudinales des deux espèces varient fortement entre massifs** ;
- **les populations de lièvres variables des massifs préalpins** tels que le Vercors et le Dévoluy sont les plus **menacées par le réchauffement climatique** ;
- ce protocole a vocation à être répété à moyen long terme pour documenter les changements de distribution des deux espèces.

2.3 Que révèlent les pièges photographiques sur l'utilisation saisonnière des habitats par le Lièvre variable ?^{**}

2.3.1 Contexte

Le Lièvre variable semble aujourd'hui en forte régression dans les Alpes (Dos Santos & Montadert, 2023). Ses habitats sont en pleine mutation, accentuant les pressions sur l'espèce. En effet, les zones de montagne subissent la déprise agricole conjuguée aux effets du changement climatique et au développement des pratiques touristiques. Dans ce contexte, une connaissance détaillée de l'utilisation de l'espace par l'espèce est essentielle pour définir une stratégie pertinente de conservation de ses habitats.

En Europe, le Lièvre variable occupe des habitats hétérogènes. Ce peut être des forêts où il choisit préférentiellement les zones de transition avec des clairières ouvertes (Bisi *et al.*, 2013 ; Rehnus *et al.*, 2016 ; Letty & Bouche, 2021), mais aussi des landes comme en Écosse ou les zones de toundra à grands buissons (Angerbjörn & Schai-Braun, 2023). Certains auteurs ont mis en évidence des changements d'altitude dans l'utilisation de leur habitat au cours de l'année ; les lièvres migrent ainsi des basses altitudes au printemps vers des altitudes plus élevées en automne (Rehnus & Bollman, 2020). D'autres, à l'inverse, soulignent la grande stabilité des domaines vitaux des lièvres et de l'utilisation de leur habitat entre les saisons (Bisi *et al.*, 2013). Par conséquent, il est apparu souhaitable d'identifier plus précisément les variables environnementales influençant la distribution du Lièvre variable le long de gradients d'altitude, et analyser les variations saisonnières de l'utilisation de ces habitats.

Afin de suivre l'utilisation saisonnière des habitats par le Lièvre variable depuis l'étage montagnard jusqu'à l'étage alpin, un réseau de pièges photographiques a été installé dans le massif du Mont-Blanc. Les pièges photographiques sont désormais un outil courant en écologie pour réaliser des suivis de populations à de grandes échelles spatiales et temporelles (Depauw *et al.*, 2022). De plus, dans les milieux de montagne, le travail de terrain est contraint par des conditions difficiles – pentes abruptes, durée d'enneigement prolongée, et accès difficile. Dans ces conditions, les pièges photographiques représentent une approche non invasive et prometteuse pour l'étude d'espèces rares et difficiles à observer telles que le Lièvre variable.

2.3.2 Méthodologie

Cette étude a été menée dans le massif du Mont-Blanc (Haute-Savoie) caractérisé par une topographie particulièrement abrupte. La forêt occupe les zones de basse altitude jusqu'à 1 800-1 900 m d'altitude, suivie d'un habitat semi-ouvert caractérisé par une couverture d'arbres clairsemés et de ligneux bas, entre 1 900 et 2 100 m d'altitude. Au-delà de 2 100 m, des zones mixtes de landes et de prairies occupent l'espace, suivies par des habitats rocheux et glaciaires à partir de 2 700 m d'altitude. La forêt et la lande sont donc les habitats végétalisés dominants. Elles occupent respectivement 21,5 % et 11 % de la surface du territoire contre seulement 5 % pour les prairies subalpines et alpines.

^{*} ANNE DELESTRAD (CREA MONT-BLANC), MARJORIE BISON (CREA MONT-BLANC), JEROME LETTY (OFB), NIGEL GILLES YOCOZ (CREA MONT-BLANC & UNIVERSITE DE TROMSØ)

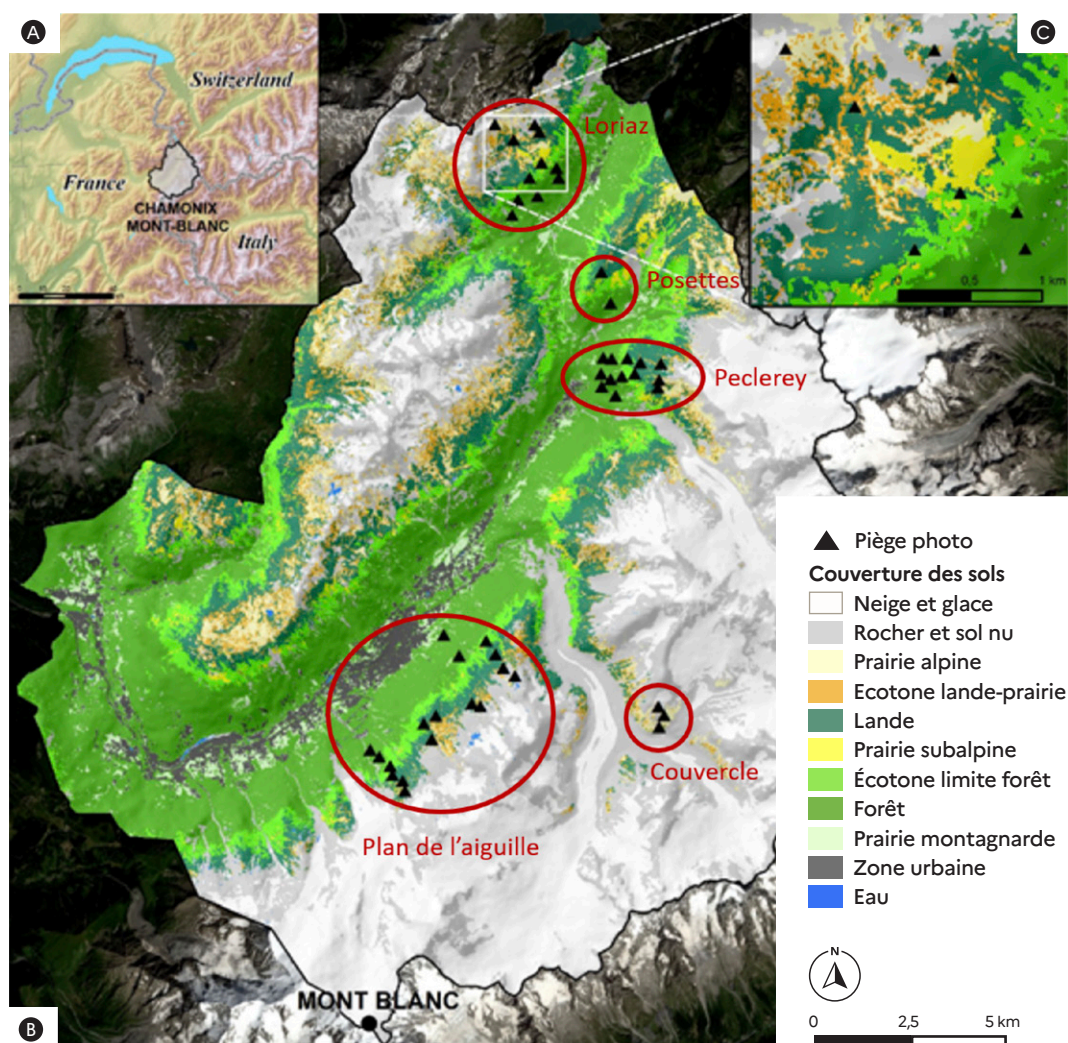
Un réseau de pièges photographiques pour suivre l'utilisation des habitats par le Lièvre variable

Afin de suivre l'utilisation des forêts, landes et prairies par le Lièvre variable au cours des saisons, un réseau de 46 pièges photographiques a été installé dans cinq zones du massif du Mont-Blanc. Ces appareils (Moultrie 40i et Reconyx HF2X) ont été disposés tous les 200 m de dénivelé le long de transects* d'altitude allant de 1 200 à 2 700 m d'altitude et couvrant des habitats similaires à chaque altitude (**Figure 20**). Ainsi 17 appareils ont été posés en forêt, 19 dans les landes et 10 en prairies. Les appareils fixés sur des arbres ou des rochers ont été programmés pour capturer trois images en rafale à chaque mouvement détecté.

Figure 20

Disposition des pièges photographiques dans les principaux habitats du massif du Mont-Blanc

Ⓐ : Situation de la zone d'étude dans le nord des Alpes. Ⓑ : Localisation des pièges photographiques dans la vallée de Chamonix et leur situation dans les différents habitats. Ⓒ : Zoom sur un secteur (Loriaz) montrant la localisation des pièges photos sur un transect altitudinal.



© CREA Mont-Blanc

Les pièges photographiques ont enregistré des données entre janvier 2018 et juin 2022 au cours de 43 053 jours cumulés de pièges photographiques actifs. Sur cette période, 845 images de lièvres variables ont été collectées. L'identification des espèces a été réalisée manuellement par un des auteurs (A. Delestrade) pour 80 % des images, et complétée par l'apprentissage machine pour les 20 % restants en 2022, à l'aide du logiciel DeepFaune (deepfaune.cnrs.fr, Rigoudy et al., 2023). Ces dernières images ont ensuite été validées manuellement afin de différencier le Lièvre variable du Lièvre d'Europe, deux espèces qui ne peuvent être distinguées par DeepFaune (**Figure 21**).



Figure 21

Images de Lièvre variable (A, C, D) et de Lièvre d'Europe (B, E) prises par les pièges photographiques de jour ou de nuit indiquant les différences de couleur du pelage et de morphologie entre les deux espèces (oreilles plus courtes, corps plus rond et pattes arrière plus larges chez le Lièvre variable).



Sources : CREA Mont-Blanc

Mesure de la structure et de la composition de la végétation

La structure et la composition de la végétation ont été caractérisées devant chaque piège photographique. Devant chaque appareil, une placette de 20 m de côté a été délimitée, ce qui correspond à la zone de détection des animaux. Sur chaque placette le pourcentage de couverture de la végétation a été relevé par strate de hauteur (5 strates : < 10 cm ; 10-40 cm ; 40 cm-1,30 m ; 1,30-4 m ; > 4 m).

À l'intérieur de chaque placette, 80 points-contact* ont été également réalisés, disposés tous les 50 cm le long de deux lignes croisées de 20 m. À chaque point-contact, la hauteur de la canopée a été notée, ainsi que le nombre de contacts de chaque groupe fonctionnel ciblé (graminoïdes, herbacées non-graminoïdes, ligneux bas [identifié jusqu'à l'espèce]). À partir de ces données, la hauteur moyenne de la canopée a été calculée ainsi que la proportion de chaque type de végétation pour chaque site (**Figure 22**).



Mesure de la végétation par des bénévoles
© CREA Mont-Blanc

Figure 22

L'habitat autour de chaque piège photographique a été défini en fonction de la composition de la végétation.



FORÊT

> 75% de couvert arboré



LANDE

< 75% de plantes à fleurs
et graminoides



PRAIRIE

> 75% de plantes à fleurs
et graminoides

Sources : CREA Mont-Blanc

Mesure de la fréquentation des lièvres

Afin d'estimer la fréquentation des différents habitats par le Lièvre variable, il est important de prendre en compte le fait que les lièvres peuvent être présents mais non détectés par les pièges photographiques. Pour corriger ce biais, il faut prendre en compte la probabilité de détection de l'espèce sachant qu'elle est présente sur le site. Pour ce faire, la fréquence de détection de l'espèce a été estimée sur une séquence de cinq jours. Par ailleurs, les lièvres sont comptés une seule fois comme fréquentant le site même s'ils sont détectés plus d'une fois sur cette période de cinq jours¹.

2.3.3 Résultats

Des lièvres variables à tous les étages

Au cours de la période d'étude, 37 caméras sur 46 ont détecté des lièvres variables. Ce réseau a permis de révéler que dans le massif du Mont-Blanc, le Lièvre variable est présent entre 1 400 et 2 500 m d'altitude. Il fréquente les principaux habitats répartis le long de ce gradient d'altitude : les forêts, les landes et les prairies alpines et subalpines. L'absence du Lièvre variable dans nos pièges photographiques au-dessus de 2 500 m d'altitude contraste avec les résultats de La Morgia et al. (2023) du sud du Grand Paradis. Ceux-ci relatent avoir observé une plus forte occurrence de lièvres au-dessus de 2 470 m d'altitude. Mais dans le sud du massif du Grand Paradis, les zones de haute altitude sont couvertes de grandes étendues de pelouse alpine. On peut donc penser que la configuration topographique particulière du massif du Mont-Blanc ne favorise pas la présence du Lièvre variable à très haute altitude. En effet, de nombreuses zones au-dessus de 2 500 m sont actuellement des habitats glaciaires ou rocheux peu accessibles. En revanche, dans la perspective du retrait glaciaire, l'émergence d'écosystèmes végétalisés sur les marges glaciaires pourrait offrir un nouvel habitat potentiel pour le Lièvre variable dans les zones de plus haute altitude.

De fortes variations saisonnières de la fréquentation des habitats

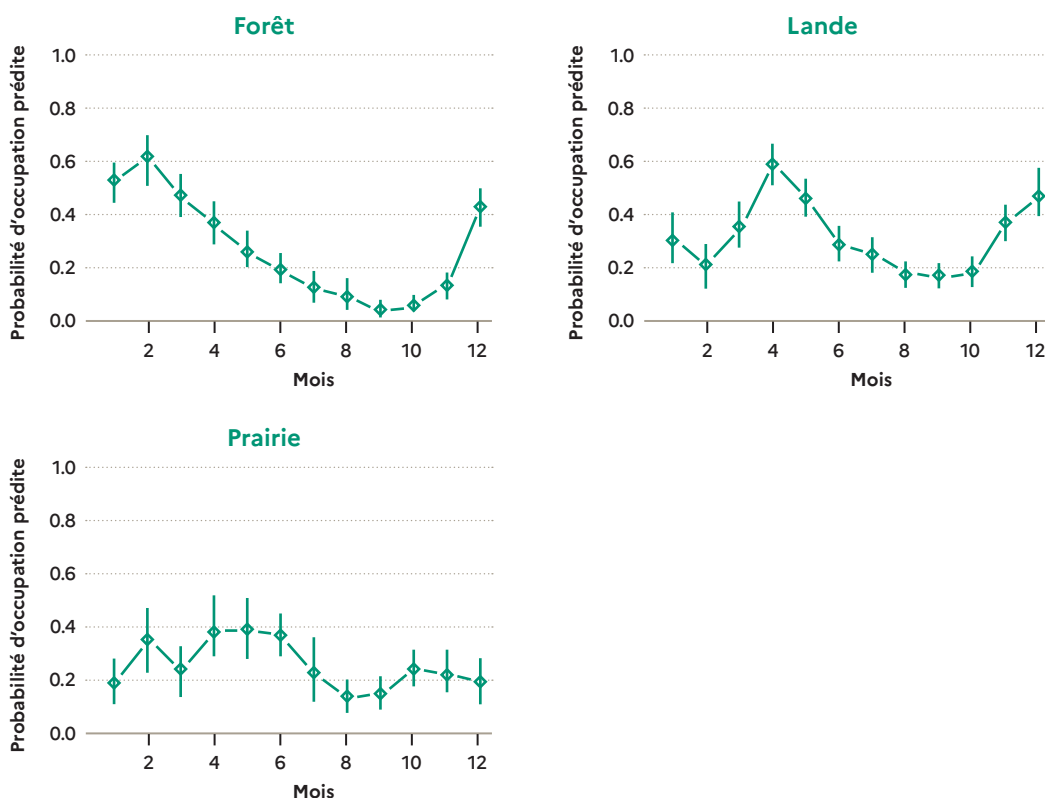
La fréquentation des habitats varie selon les saisons (**Figure 23**). En hiver (décembre à mars), les lièvres variables sont principalement en forêt (< 1 800 m d'altitude). Ceci pourrait leur permettre de réduire les dépenses énergétiques liées au froid, de trouver des ressources alimentaires et d'être moins exposés à la prédation qu'en terrain supra-forestier bien découvert à cette période. À partir du mois de mars, le Lièvre variable occupe des altitudes plus élevées et majoritairement des zones de lande. Dans le massif du Mont-Blanc, cet habitat semble actuellement offrir une diversité de types de végétation. En effet, la proportion de ligneux bas varie de 37 à 87 % sur les sites en lande, tandis que le pourcentage restant est composé de plantes herbacées. C'est donc un habitat hétérogène qui offre de la nourriture et une protection contre les prédateurs pour les lièvres variables pendant la période de reproduction (Rehnus et al., 2016, 2022). Cette couverture en ligneux bas, majoritairement composés d'Éricacées (rhododendrons *Rhododendron ferrugineum*, myrtilles *Vaccinium myrtillus*, airelles *Vaccinium uliginosum*), en réduisant les contacts visuels avec les prédateurs (Aigle royal, renard et hermine pour les jeunes lièvres) pourrait ainsi augmenter les chances de survie de l'espèce.

1. Pour plus de détails sur la méthode statistique, voir Bison et al., 2024.

Figure 23

Variation saisonnière de la fréquentation des différents habitats par le Lièvre variable

La probabilité d'occupation a été prédite par habitat via un modèle d'occupation multi-saison ayant pris en compte la probabilité de détection (Bison *et al.*, 2024).



Sources : CREA Mont-Blanc

Dans le massif du Mont-Blanc, la fréquentation des prairies alpines par le Lièvre variable est faible par rapport aux autres habitats, mais les résultats montrent tout de même qu'il peut occuper ces zones de haute altitude (2 300 à 2 500 m d'altitude) tout au long de l'année où il peut trouver une nourriture de haute qualité (Rehnus *et al.*, 2016). La plus forte exposition au risque de prédation dans ces habitats très ouverts pourrait en partie expliquer la faible fréquentation de ces habitats. Mais la présence de refuges, tels que des gros blocs rocheux, réduisant le risque de prédation pourrait être une caractéristique du paysage, importante à prendre en compte pour expliquer sa fréquentation par le Lièvre variable.

Les observations réalisées à l'aide de pièges photographiques montrent une diminution de la fréquentation des sites par le Lièvre variable à partir de la fin de l'été. Les moindres déplacements observés en automne au sein du domaine vital par les suivis GPS, semblent également confirmer cette hypothèse (**Encadré 3**). Cette baisse d'activité, coïncidant avec la période post-reproductive, suggère un ralentissement des déplacements de l'espèce. Ce comportement pourrait être une stratégie pour réduire le risque de prédation, notamment en raison de la mue automnale qui rend les lièvres plus visibles aux yeux des prédateurs (Bisi *et al.*, 2010).

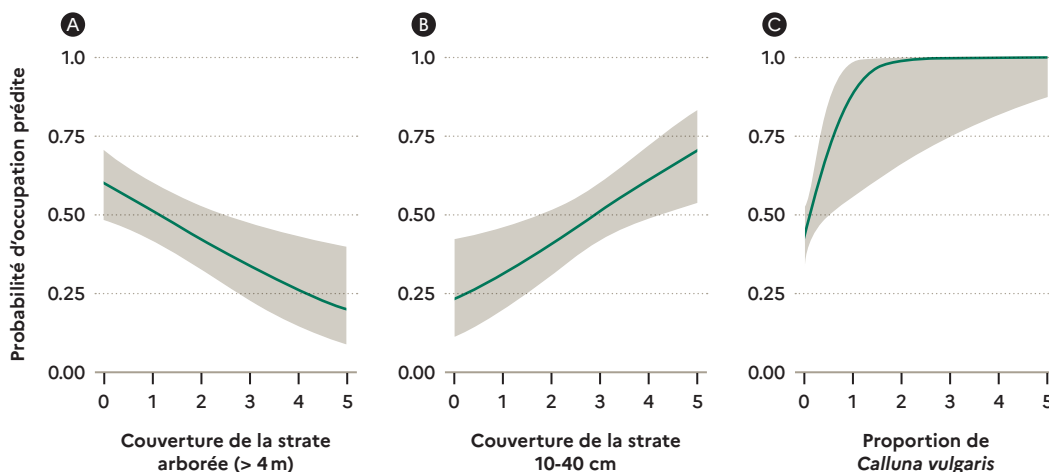
Les landes mixtes : un habitat privilégié pendant la période de reproduction

Pendant la saison de reproduction, la structure de la végétation influence fortement la présence du Lièvre variable. En effet, d'avril à août, la probabilité d'occupation augmente significativement avec la couverture de la strate mixte d'herbacées et de ligneux bas (10 à 40 cm), alors qu'elle décroît lorsque la couverture arborée augmente (**Figure 24**). Ce qui est cohérent avec la diminution de la probabilité d'occupation dans la forêt pendant cette période. L'occupation de l'espace est également influencée par la composition de la végétation. Mais parmi les espèces de lande, seule l'abondance de la Callune (*Calluna vulgaris*) influence significativement la présence de lièvres, la probabilité d'occupation augmentant avec la proportion de celle-ci.

Figure 24

Relation entre la fréquentation du Lièvre variable, la structure et la composition de la végétation

Probabilité d'occupation en fonction du pourcentage de recouvrement **A** de la strate arborée (> 4 m), **B** de la strate 10-40cm, **C** du pourcentage de contact de *Calluna vulgaris*. Le pourcentage de couverture de chaque strate de hauteur de végétation est exprimé en classe (0 : 0% ; 1 : < 10% ; 2 : 10-25% ; 3 : 25-50% ; 4 : 50-75% ; 5 : > 75%).



Sources : CREA Mont-Blanc

Encadré 3

Suivi télémétrique des lièvres variables

Le suivi d'individus équipés de collier GPS et d'un accéléromètre* est une autre méthode permettant d'étudier le comportement animal. Si le collier GPS permet d'enregistrer la localisation géographique des individus avec une précision de quelques mètres, l'accéléromètre informe sur leur niveau de mouvement et d'activité. Cependant la présence d'obstacles occultant la liaison entre le collier et les satellites affecte le taux de succès et la précision des localisations GPS. De tels échecs de localisation peuvent se produire lorsque l'animal évolue sous des arbres, entre des rochers, ou en contrebas d'une falaise. Quatre lièvres variables ont pu ainsi être suivis à Flaine et dans le Val d'Arly (Haute-Savoie) pendant 9 à 16 mois entre 2022 et 2024, permettant de collecter jusqu'à huit localisations GPS par jour,

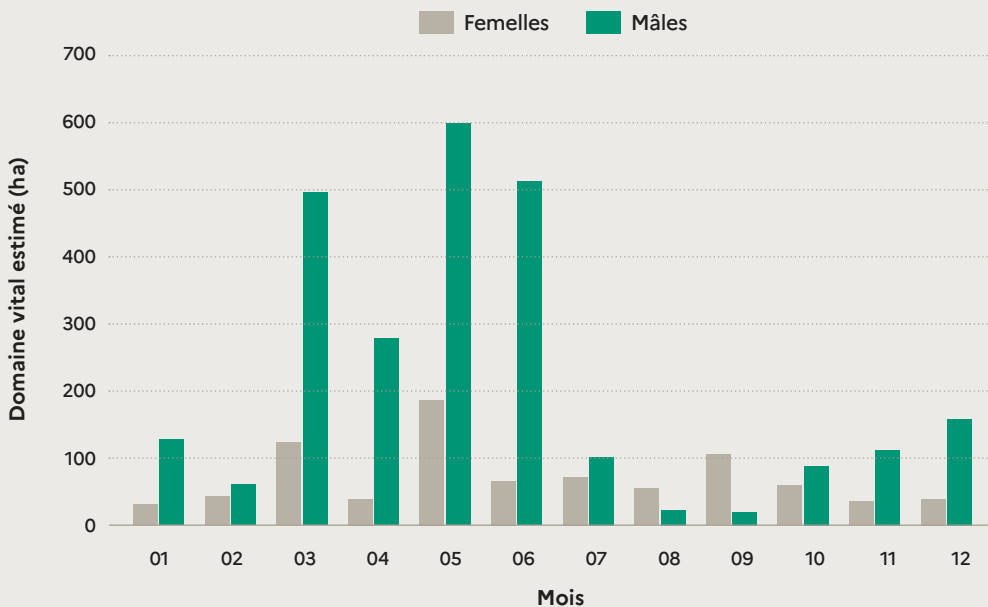
essentiellement durant la phase d'activité nocturne, et d'enregistrer chaque demi-heure un indice d'activité moyen (*vectorial dynamic body acceleration* – VeDBA*). Les données ont ensuite été téléchargées à distance par transmission radio sans avoir à recapter l'animal. Le modèle de collier utilisé (type LOTEK LiteTrack 40) pèse environ 45 g, respectant ainsi le poids maximum recommandé par les normes théoriques de bien-être animal en vigueur (moins de 3 % du poids de l'animal) (Kenward, 2000).

Les suivis GPS révèlent que les lièvres variables utilisent généralement un domaine vital* mensuel d'environ 100 ha, mais avec des variations saisonnières (**Figure 25**). En particulier, les mâles agrandissent considérablement leur zone de prospection de mars à juin, vraisemblablement en lien avec la saison de reproduction, alors que leur domaine vital devient minimal en fin d'été et début d'automne. Au total, le domaine prospecté englobait 2 000 ha pour un mâle et 500 ha pour une femelle. La forme exacte de ce domaine vital épouse en outre la topographie, les individus suivis ayant été localisés entre 1 500 et 2 600 m d'altitude. Parallèlement, les données d'activité montrent que les lièvres variables sont généralement très peu actifs de jour et qu'ils se déplacent surtout durant la nuit, limitant probablement ainsi les risques de prédation par l'Aigle royal. Les femelles seraient aussi un peu plus actives que les mâles en hiver, ainsi qu'en fin d'été et jusqu'au début de l'automne, peut-être du fait de plus grands besoins énergétiques induits par la reproduction. On observerait ainsi chez le Lièvre variable un niveau d'activité globalement un peu plus élevé au printemps et en été. Il convient toutefois de rester prudent quant à ces résultats préliminaires issus du suivi d'un petit nombre d'individus.

Figure 25

Évolution mensuelle de la surface du domaine vital chez le Lièvre variable (estimation moyenne par sexe ; 2 femelles et 2 mâles adultes).

La surface du domaine vital a été estimée en prenant comme rayon la distance moyenne des localisations à leur barycentre*.



2.3.4 Conclusion

Dans les Alpes du Nord, l'abandon du pastoralisme favorise la fermeture du milieu par un processus d'embroussaillage et d'expansion de la forêt. Ce changement peut être préjudiciable à la faune de haute montagne comme le Lièvre variable. En effet, c'est l'hétérogénéité des habitats sur de petites surfaces qui semble offrir le meilleur compromis entre ressources alimentaires (herbacées, ligneux bas) et abri pour le lièvre (Rehnus *et al.*, 2016). Notre étude confirme l'importance de ces mosaïques d'habitats forestiers et de zones mixtes de landes et de prairies pour le Lièvre variable (Rehnus, 2020).

Or, les mutations actuelles liées aux effets combinés du changement climatique et de la déprise pastorale entraînent une régression des milieux semi-ouverts et mixtes. Par exemple dans le massif du Mont-Blanc, la zone supra-forestière semble aujourd'hui favorable au Lièvre variable car elle est composée de petites zones diversifiées incluant landes et prairies. À l'avenir, ces zones risquent de s'homogénéiser en lande dense et uniforme puis en forêt, devenant moins favorables.

Tempérant ces évolutions, les perturbations naturelles (avalanches, abrouissement des espèces de lande par la faune sauvage) ou anthropiques (pastoralisme, gestion forestière ou débroussaillage) peuvent aider au maintien d'habitats en îlots diversifiés favorables au Lièvre variable. Cependant, cette gestion ciblée en faveur de cette espèce peut potentiellement en desservir d'autres.

Finalement, les résultats de la présente étude démontrent l'efficacité des pièges photographiques comme outil de suivi de la fréquentation des milieux par le Lièvre variable dans les environnements montagneux (Bison *et al.*, 2024). Ce type de dispositif pourrait donc être efficace pour l'évaluation des mesures de gestion de l'habitat.

En résumé

- Le Lièvre variable fréquente préférentiellement les **forêts de conifères en hiver** puis migre vers les **zones à landes mixtes pendant la période de reproduction**. Les prairies d'altitude sont fréquentées toute l'année mais dans une moindre mesure.
- La plus faible occupation de tous les habitats semble s'expliquer par une plus **faible activité des individus en automne**. Elle a été détectée grâce aux pièges photographiques.
- Les modèles d'occupation, qui prennent en compte la probabilité de détection, permettent l'analyse de la fréquentation des lièvres dans différents habitats à partir des données issues de pièges photographiques.

Quelles zones préserver pour une meilleure reproduction du Lagopède alpin ?^{*}^{**}

2.4.1 Contexte

En France, l'avenir des populations de Lagopède alpin du massif des Alpes est alarmant. Il est avéré (cf. 2.1) que l'augmentation des températures se traduira au cours de ce siècle par une réduction sensible de leurs habitats. Quant à leurs effectifs, leur déclin a déjà été démontré dans les Alpes suisses (Furrer *et al.*, 2016) et dans quatre populations des Alpes françaises (Canonne, 2020) : massif des Bornes (74), massif du Haut-Giffre (74), massif du Beaufortain (73) et massif du Mercantour (04). Chez cette espèce considérée comme longévive*, la survie des oiseaux adultes est le paramètre qui contribue le plus au taux de croissance de la population (Canonne *et al.*, 2020). Mais la fécondité peut aussi contribuer au déclin des populations, même si ce n'est pas le facteur le plus fort. Par exemple, la population du Haut-Giffre dans les Alpes du nord décline de 19 % par an (Canonne *et al.*, 2020). Cette population fait face à un succès reproducteur très faible (0,55 poussin par poule), empêchant le renouvellement de la population et expliquant son déclin. Pour tenter de l'enrayer, il est donc important de se pencher et d'agir aussi sur la reproduction. Plusieurs facteurs non exclusifs sont susceptibles d'être responsables d'une mauvaise reproduction :

- des précipitations élevées durant la période d'élevage diminuent le succès reproducteur de ces oiseaux (Novoa *et al.*, 2008 ; Novoa *et al.*, 2016) ;
- une perte et des modifications des habitats liées aux infrastructures associées aux activités récréatives de pleine nature comme les domaines skiables ;
- un changement de la distribution et de l'abondance de prédateurs, dû à la présence humaine et aux infrastructures, par exemple les renards très présents dans les domaines skiables ;
- un dérangement des zones de reproduction caractérisé par la fréquentation récréative (randonneurs, traileurs, vététistes) ;
- une incompatibilité dans le partage du territoire avec l'activité de pastoralisme (Maillard *et al.*, 2012).

Ainsi, en plus d'une diminution des habitats favorables au Lagopède alpin due au changement climatique, la présence de l'homme est de plus en plus prégnante sur les habitats restants disponibles. Pour une conservation efficace de cette espèce, il est donc urgent et opportun de maintenir la quiétude de leur zone de reproduction en envisageant une forme de sécurisation spatiale et temporelle de ces zones. Pour cela, il est nécessaire de mieux appréhender les préférences et les besoins de ces oiseaux lors de cette période cruciale de reproduction.

Pour répondre à cet objectif, un suivi GPS de lagopèdes alpins dans quatre massifs a été mis en place : massif du Mercantour (04), massif du Dévoluy (05), massif de la Vanoise (73) et massif du Haut-Giffre (74). Ce suivi a permis d'étudier la sélection d'habitat de ces oiseaux à deux échelles spatio-temporelles, lors du choix du domaine vital et lors des décisions fines de déplacement à l'intérieur du domaine vital. Les résultats ici présents valent pour la période de reproduction, et plus précisément pour la période d'élevage des jeunes.

* CHARLOTTE PERROT (OFB), MARC MONTADERT (OFB), CLAIRE ANCEAU (OFB), JÉRÔME CAVAILHES (PNV), FREDERIC SEBE (OFB),
 ** JÉRÔME MANSONS (PNM), NICOLAS COURBIN (CEFE)

2.4.2 Des oiseaux connectés

72 lagopèdes alpins, mâles et femelles, ont été capturés et équipés d'une balise GPS entre mai 2016 et avril 2022, répartis sur les quatre massifs. Cela représente environ 600 000 localisations (1 localisation/heure, précision ≈ 7 m). Plus précisément, 64 oiseaux (32 femelles et 32 mâles) ont été suivis sur un ou plusieurs étés, dont 16 dans le Mercantour, 15 dans le Dévoluy, 13 dans la Vanoise et 20 dans le Haut-Giffre. Les oiseaux sont capturés dans des filets dans lesquels ils sont attirés par de la repasse ou piégés via un rabattage selon la saison. Ils sont ensuite équipés de balises GPS type OrniTrack-10 de chez Ornitela, ou Bird Solar 10 de chez e-obs via un baudrier en téflon et pour les plus récents en silicone. Ces deux modèles pèsent chacun 10 g, soit entre 1,5 % et 2,5 % du poids de l'oiseau. Ils sont équipés de panneaux solaires, ce qui permet une grande autonomie de la batterie et un suivi sur plusieurs années. La différence entre ces deux modèles est le mode de transmission des données. Les balises OrniTrack transmettent leurs données via le réseau GSM* (*Global system for mobile communications*). Les données sont ainsi reçues directement sur une plateforme internet qui leur est dévolue. Cependant, la couverture GSM du massif des Alpes n'est pas totale. Dans le Dévoluy, par exemple, où cette couverture est très partielle, le transfert de données est rendu difficile voire impossible dans certains cas. En l'absence de couverture du réseau GSM, des balises dont le téléchargement de données se fait par ondes radio ultra haute fréquence (UHF*) sont utilisées ; cela implique de se déplacer sur le terrain pour capter les oiseaux et recueillir les données les concernant.

Une fois équipés, les oiseaux sont libérés immédiatement. De la capture à la remise en liberté, l'opération dure deux à huit minutes.



Lagopède alpin femelle équipée d'une balise et ses poussins âgés d'environ deux jours
© B. Rochedy / OFB

2.4.3 Choisir en fonction de l'offre

Le jeu de données GPS utilisé se concentre sur la période d'élevage des jeunes, de mi-juillet à début septembre, et les localisations aberrantes (données GPS erronées n'ayant pas de sens biologiquement) ont été retirées. La sélection de l'habitat a été étudiée à deux échelles spatio-temporelles, les variables clés pouvant varier selon l'échelle d'étude (**Figure 26**) :

- l'échelle du domaine vital, décrivant les variables environnementales sélectionnées par les lagopèdes pour installer leur domaine vital ;
- l'échelle du « pas », précisant les choix des lagopèdes lors de leurs déplacements au sein du domaine vital.

La sélection de l'habitat est le processus par lequel un animal choisit son habitat. On parle d'utilisation sélective si celui-ci est utilisé de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité, cette dernière correspondant à la quantité d'habitats accessibles pour le Lagopède alpin. Pour cela, il est nécessaire de connaître ce dont les individus ont besoin mais aussi ce qui est disponible pour eux. Concernant les caractéristiques de l'habitat, sept variables ont été choisies qui, via avis d'expert, semblaient importantes pour la biologie du lagopède :

- **l'altitude** à partir d'un modèle numérique de terrain (MNT*) avec une précision d'environ 3 m x 3 m et extraite à partir du package R *elevatr* ² ;
- **la pente** (en °) dérivée d'un MNT avec une précision d'environ 3 m x 3 m et calculée avec le package R *raster* ³ ;
- **un indice d'exposition au soleil**, le *diurnal anisotropic heat* (DAH* ; Cristea et al., 2017). Le DAH dépend de la pente et de l'orientation. C'est un indicateur à la fois de la température et de la radiation solaire au sol. Le DAH varie de -1 à 1 et vaut 0 sur un terrain plat. Le DAH est le plus élevé sur les fortes pentes exposées au sud-ouest, et le plus faible sur les fortes pentes exposées au nord. Les cartes du DAH ont une résolution spatiale de 30 m x 30 m ;
- **un indice de rugosité** (*vector ruggedness measure* – VRM* ; Sappington et al., 2007) dérivé du MNT à 3 m. Le VRM est égal à 0 quand le terrain est plat ou pentu mais de manière homogène non rugueuse sur la surface considérée. Le VRM vaut 1 quand le terrain est dit rugueux, c'est-à-dire avec des pentes ou expositions hétérogènes sur la surface considérée. Il correspond à la complexité du microrelief du terrain ;
- **un indice de la fréquentation humaine**, basé sur les cartes de chaleurs de STRAVA (avril 2022). La carte indique la fréquentation relative des randonneurs. L'indice va de 0 (pas de fréquentation) à 255 (fréquentation maximale). Cette carte de fréquentation estivale a une résolution de 38 m x 38 m. Elle a été obtenue à l'aide de Vincent Prunet (PNM) ⁴ ;
- **le type de milieu** basé sur une carte d'occupation du sol dérivée des images satellites Sentinel-2 ⁵. La carte a une résolution de 10 m x 10 m et date de 2020. Ensuite, la carte d'occupation du sol a été recatégorisée en cinq catégories en fonction de l'écologie du Lagopède alpin : roches végétalisées, roches nues, milieux ouverts (prairies, pelouses et landes), glaciers (glaciers et neiges éternelles), et autres (forêt de feuillus, forêt de conifères, eau, milieux urbains).

2. Hollister J. W. 2021.

3. Hijmans R. J. 2021.

4. Les détails sont consultables sur github.com/PnMercantour/heatmap.

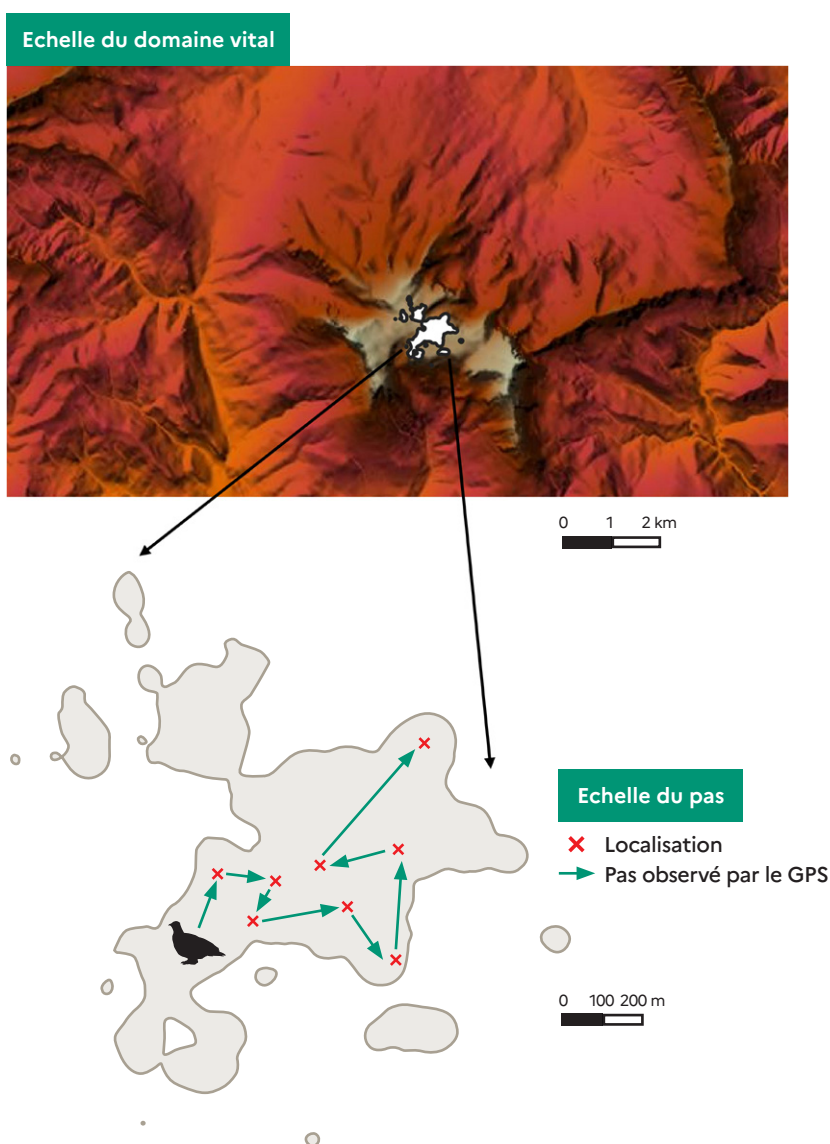
5. Les images satellites sont disponibles sur theia-land.fr.

- **Un indice de la phénologie de la végétation** (*plant phenology index seasonal trajectories* – ST-PPI*) qui permet de suivre la trajectoire saisonnière de la phénologie. L'indice varie de 0 (pas de végétation) à 3 (végétation avec une qualité maximum). Les cartes de phénologie sont dérivées des images satellites Copernicus Sentinel-2, et produites à intervalle régulier tous les dix jours, avec une résolution spatiale de 10 m x 10 m, depuis 2017 ⁶. Au moment de l'analyse, les cartes de ST-PPI n'étaient pas disponibles après le 21 décembre 2020.

Figure 26

Sélection de l'habitat à deux échelle spatiales

En haut, échelle du domaine vital (en blanc), en bas, échelle du pas.



© POIA espèces arctico-alpines - OFB

6. Les cartes sont disponibles sur le site internet wekeo.eu.

2.4.4 Des oiseaux spécialistes du froid plus que de la montagne

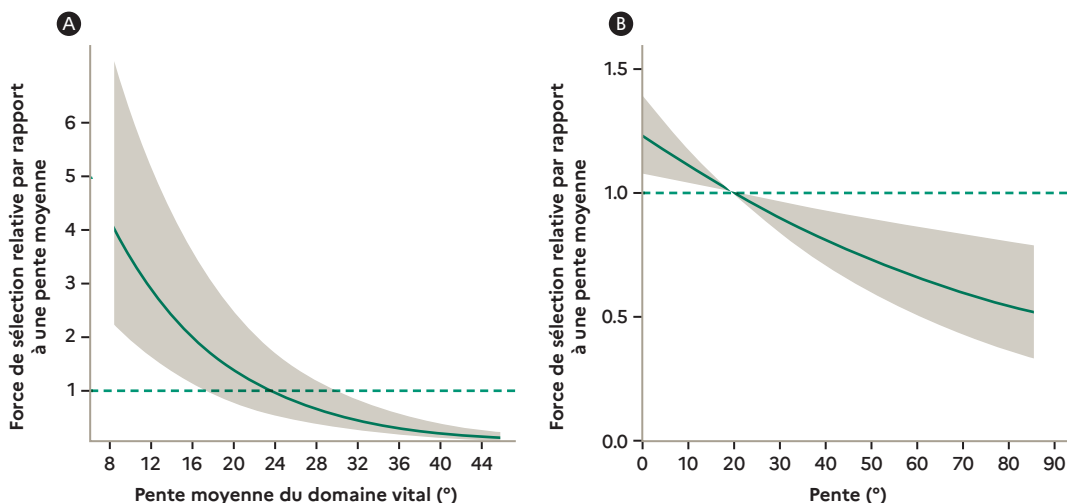
Pour établir leur domaine vital estival, les lagopèdes alpins sélectionnent des zones comprises en 2 200 et 3 000 m d'altitude, avec une altitude optimale à 2 615 m. Les domaines vitaux sont situés sur des zones qui ont en moyenne de faibles pentes (**Figure 27 A**), une faible rugosité (**Figure 28**) et qui sont peu exposées au soleil (**Figure 29 A**). Lors de leurs déplacements, les individus sélectionnent aussi les faibles pentes (**Figure 27 B**) et les zones peu exposées au soleil (**Figure 29 B**) mais sont neutres quant à la rugosité.

Ces résultats soulignent que même si on retrouve le Lagopède alpin à haute altitude dans nos montagnes, celui-ci sélectionne les milieux plats et lisses. Cela peut paraître contradictoire, et pourtant le Lagopède alpin est présent à basse altitude et sur des terrains moins accidentés sur son aire de distribution arctique et subarctique. Ainsi, ces oiseaux ne recherchent pas des territoires haut perchés, mais le froid presque toute l'année (Courbin *et al.*, 2022), un comportement exacerbé durant la période estivale. En effet, les milieux plats et lisses sont plus favorables pour les poules accompagnées de leurs poussins non volants se déplaçant difficilement dans les zones abruptes.

Le fait que les lagopèdes alpins sélectionnent des zones peu exposées au soleil, donc avec une orientation Nord ou Nord/Est montre qu'ils cherchent à se mettre au frais. Ceci est en accord avec une étude précédente chez cette espèce (Visinoni *et al.*, 2015) où les scientifiques ont montré une sélection estivale pour de petites zones légèrement plus fraîches, à l'ombre et protégées du vent, qui sont souvent de petites dépressions orientées vers le nord. Être à haute altitude ne semble donc déjà plus suffisant pour lutter contre les températures estivales. Les lagopèdes doivent jouer avec la topographie complexe du milieu montagnard pour trouver des microclimats froids. Ce comportement souligne les difficultés physiologiques auxquelles cette espèce fait déjà face dans ce contexte d'augmentation des températures.

Figure 27

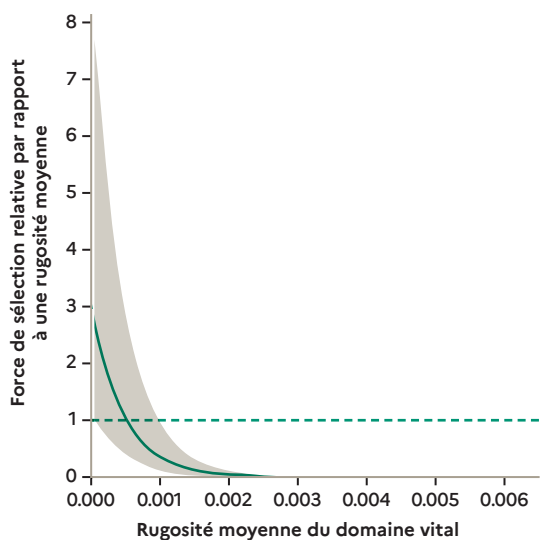
Sélection d'habitat en fonction de la pente **A** à l'échelle du domaine vital
B à l'échelle du pas



© POIA espèces arctico-alpines - OFB

Figure 28

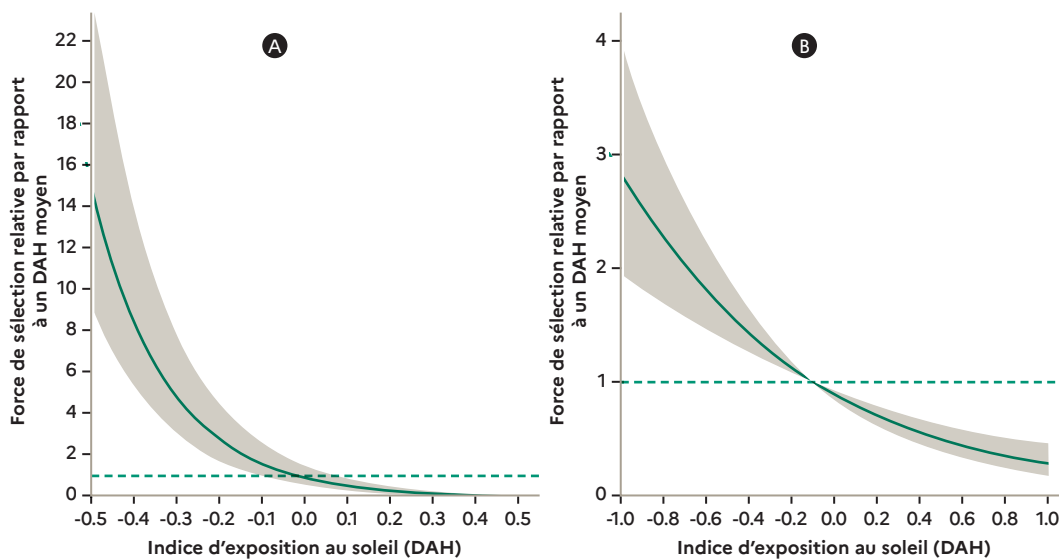
Sélection d'habitat en fonction de l'indice de rugosité à l'échelle du domaine vital



© POIA espèces arctico-alpines - OFB

Figure 29

Sélection d'habitat en fonction de l'exposition au soleil **A** à l'échelle du domaine vital
B à l'échelle du pas



© POIA espèces arctico-alpines - OFB

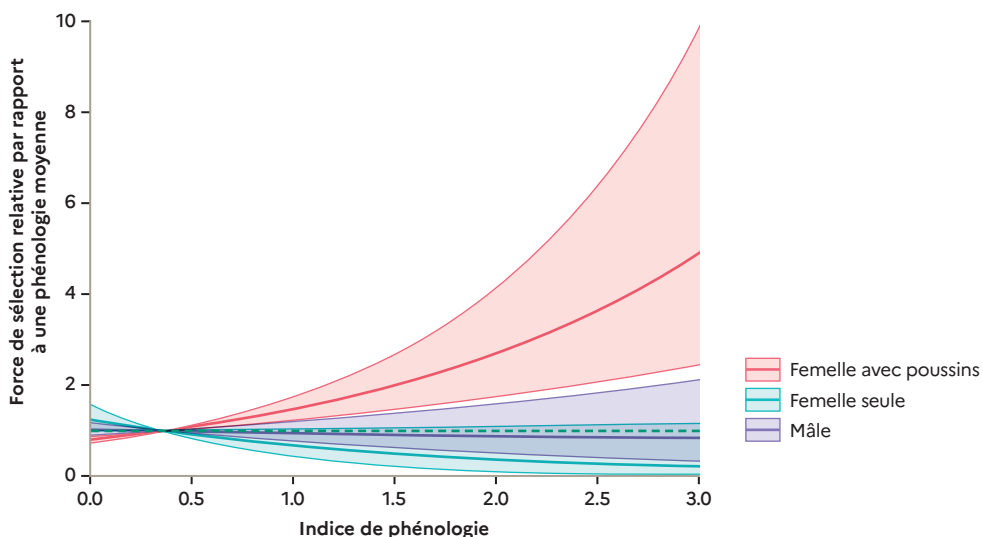
2.4.5 Subvenir aux besoins de ses poussins

Quel que soit leur sexe, pour établir leur domaine vital, les lagopèdes alpins sélectionnent en premier lieu des zones riches en roches végétalisées puis riches en habitat rocheux uniquement. Au sein du domaine vital, les critères de sélection diffèrent entre les sexes et le statut reproducteur. Les mâles et les femelles non suivies choisissent préférentiellement les habitats de roches végétalisées, puis les prairies et les pelouses et enfin les habitats rocheux. En revanche, chez les femelles accompagnées de poussins, la sélection est en faveur des prairies et pelouses alpines, puis des habitats de roches végétalisées et enfin des habitats rocheux.

Ces mêmes femelles avec poussins recherchent des zones ayant un indice de phénologie élevée, c'est-à-dire qui ont une forte productivité végétale, dans les milieux ouverts et de roches végétalisées (**Figure 30**, Courbin et al., 2022). Et qui dit forte productivité végétale, dit abondance élevée d'invertébrés. Or, les poussins durant leurs premières semaines de vie ont des besoins alimentaires élevés avec un régime alimentaire composé principalement d'herbacées et potentiellement d'invertébrés de type petits mollusques, arachnides et insectes comme chez la plupart des Tétrioninés (Moss, 1997). Quant aux femelles, elles doivent récupérer d'une perte de poids conséquente suite à la ponte et à la couvaison. Et, sur cette même période, elles entament aussi une mue complète de leur plumage ce qui est demandeur en énergie. Leurs besoins alimentaires sont donc aussi élevés. C'est la raison pour laquelle cette différence de sélection se retrouverait entre femelles accompagnées de poussins et autres individus. Les habitats de type prairies, pelouses et roches végétalisées à fort indice phénologique sont donc des zones de sauvegardes prioritaires pour la conservation du Lagopède alpin.

Figure 30

Sélection d'habitat à l'échelle du pas en fonction de la phénologie dans les milieux ouverts de type prairies / pelouses / landes



© POIA espèces arctico-alpines - OFB

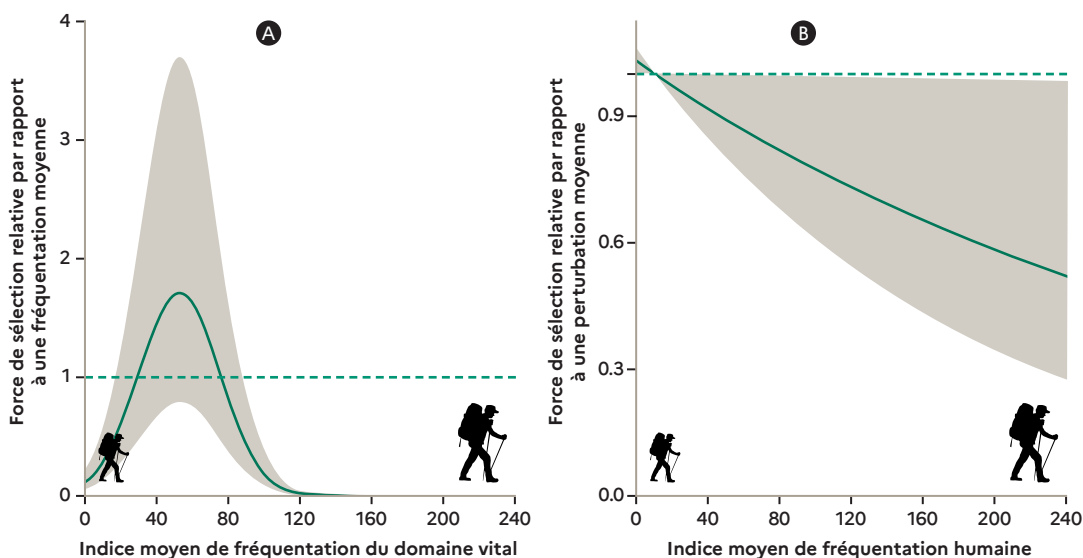
2.4.6 Des oiseaux sensibles au dérangement durant l'été

À l'échelle du domaine vital, les lagopèdes alpins sélectionnent des zones avec un indice moyen de fréquentation faible à moyen, pour un optimum à environ 20 % du niveau de dérangement maximum (**Figure 31 A**). De même lors de leurs déplacements, les individus évitent les randonneurs (**Figure 31 B**). Ce comportement est semblable pour les mâles, les femelles sans poussin et les femelles accompagnées de poussins. Le Lagopède alpin est donc une espèce sensible à la présence de randonneurs l'été, et même toute l'année (Courbin *et al.*, 2022), comme d'autres espèces d'oiseaux de haute montagne (Meeker *et al.*, 2022). Cela pose la question de l'impact de la fréquentation par les randonneurs sur ces zones de reproduction. L'intrusion de l'homme dans ces habitats peut induire des déplacements supplémentaires chez les lagopèdes, modifier leur rythme d'activité (augmentation de l'activité nocturne au détriment de l'activité diurne) ou encore induire du stress. Les coûts engendrés sont susceptibles d'être significatifs, en particulier pour les femelles et leurs poussins qui sont fortement contraints dans leurs déplacements et donc dans l'évitement des randonneurs.

Ces résultats soulignent l'importance de sensibiliser les randonneurs à la présence du lagopède et plus généralement à la faune et la flore de haute montagne. Des solutions existent permettant une cohabitation pérenne entre les randonneurs et la biodiversité. Par exemple, il est possible de contenir les flux de randonneurs en les encourageant à rester sur les sentiers ou en leur interdisant d'en sortir. Les zones de part et d'autre du sentier sont ainsi préservées des perturbations dues à la présence des randonneurs. La mise en place de zones de quiétude est aussi efficace pour sanctuariser des habitats sensibles. Il est aussi important de contenir l'accessibilité grandissante des milieux de hautes altitudes aux pratiques récréatives pour laisser des zones vierges de toute perturbation servant de refuge à la biodiversité. Enfin, il est primordial que ces mesures de gestion soient accompagnées d'un travail didactique expliquant les différents enjeux, pour une acceptation des usagers de la montagne.

Figure 31

Sélection d'habitat en fonction de la fréquentation des randonneurs
A à l'échelle du domaine vital et B à l'échelle du pas



© POIA espèces arctico-alpines - OFB

Cette étude est la première à décrire aussi finement la sélection de l'habitat par le Lagopède alpin en utilisant une approche multi-échelles et à apporter de précieuses informations pour déterminer les habitats favorables pour la reproduction. Cependant, les différences entre les sites n'ont pu être étudiées par manque de puissance statistique. Le suivi GPS des lagopèdes se poursuivant, des analyses plus fines pourront bientôt être réalisées, adaptées aux spécificités de chaque site d'étude (climat, en marge ou au centre de l'aire de distribution du lagopède, enjeux économiques locaux : domaine skiable et pastoralisme).

En résumé

- Le Lagopède alpin établit son **domaine vital estival** dans des zones situées entre 2 200 et 3 000 m d'altitude, en moyenne **peu pentues, lisses et peu exposées au soleil**, avec **une fréquentation humaine modérée voire basse**, et une prépondérance d'**habitat rocheux végétalisé**.
- Au sein de leur domaine vital, les individus se déplacent plus fortement dans des zones avec une pente douce et peu exposée au soleil. **Les lagopèdes évitent les randonneurs**. Les individus non accompagnés de poussins sélectionnent préférentiellement un habitat rocheux végétalisé. **Les femelles accompagnées de poussins préfèrent les pelouses alpines avec une forte productivité végétale** pour répondre à leurs besoins énergétiques et à ceux de leurs poussins.
- Ces résultats permettent de mieux caractériser les habitats du Lagopède alpin durant une période critique pour le maintien de la population, la reproduction, et de mettre en place des mesures de protection plus adaptées.

2.5 Mise en place de dispositifs de quiétude en faveur du Lagopède alpin : retours d'expérience dans le Mercantour, le Queyras et les Écrins^{* **}

2.5.1 Contexte

Les conclusions des études présentées précédemment le montrent : une meilleure compréhension de l'utilisation de son territoire par le Lagopède alpin est indispensable pour mettre en place des actions de préservation ciblées et plus efficaces. Comme en témoignent les résultats obtenus dans l'étude présentée plus haut (cf. 2.4), le Lagopède alpin est sensible à la présence de randonneurs l'été, et même toute l'année (Courbin *et al.*, 2022), comme d'autres espèces d'oiseaux de haute montagne (Meeker *et al.*, 2022). En outre, des études montrent que seules 22 % des poules parviennent à élever leur nichée jusqu'à l'âge de l'envol (mi-août) ; lesquelles peuvent encore faire l'objet de prédation durant l'automne (Novoa *et al.*, 2014). Au final, le nombre annuel moyen de jeunes par poule est estimé dans les Alpes à 0,55 (Canonne *et al.*, 2020). Garantir la tranquillité des oiseaux pendant la période de reproduction et préserver les milieux favorables pendant cette phase du cycle apparaît donc crucial pour la survie de l'espèce.

En effet, un dérangement régulier en période de reproduction engendre un stress supplémentaire pour les oiseaux et donc un potentiel impact sur leur état physiologique. Ceci peut avoir des répercussions négatives sur la démographie de l'espèce, notamment à travers l'abandon de nids ou la séparation des nichées augmentant le risque de prédation, y compris par les chiens non tenus en laisse (Bernard-Laurent *et al.*, 2002). Ce risque est particulièrement marqué pour le Lagopède alpin, dont l'habitat correspond à un milieu ouvert et de plus en plus prisé pour les activités récréatives. L'essor des sports de nature constaté dans de nombreux massifs se caractérise par une augmentation du nombre de pratiquants, des périodes d'activités plus étendues et une diversification des pratiques. Si les situations sont variables et contrastées localement, cet engouement pour les sites peu aménagés se traduit globalement par une augmentation de la fréquentation, multipliant les interactions avec la faune et donc avec le Lagopède alpin (Perrin-Malterre *et al.*, 2017 ; Perrin-Malterre, 2019).

En été, pour l'élevage de leurs jeunes, les poules recherchent une végétation herbacée dense d'une hauteur de 10 à 20 cm et riche en nourriture appétente pour les poussins – invertébrés, bulbilles de renouée vivipare, etc. (Coussoulet, 2016). Dans d'autres contextes, les nichées fréquentent également les pelouses et les landes à végétation rase, parfois assez rocheuses. De fait, il s'avère que les habitats propices à l'élevage des jeunes sont souvent pâturés par des troupeaux d'ovins. Ce partage de l'habitat entre les activités pastorales et les lagopèdes alpins peut être délétère pour ce dernier. En effet, des travaux menés dans les Alpes françaises ont montré que le dérangement occasionné par la présence de troupeaux conséquents en juin et en juillet générerait un risque de destruction des nids ou des poussins (Miquet & Deana 2002 pour le lagopède) ou de diminution de la qualité de l'habitat de reproduction (Magnani 1988, Cornut & Dubost 1988 pour le Tétralyre).

Ainsi, mettre en place des mesures permettant de contenir la fréquentation humaine et les troupeaux hors des zones favorables à l'espèce lors de la reproduction, apparaît clairement comme une mesure de gestion à envisager. Cela permettrait d'optimiser les chances de réussite de cette phase sensible du cycle de vie de l'oiseau.

^{*} YOANN BUNZ (PNE), PIERRE BOUVET (PNE), MARIE CANUT (PNM), ANNE GOUSSOT (PNRQ)

Forts de ces informations, trois zones de quiétude ont été mises en place durant la période estivale par trois partenaires du projet : le Parc national du Mercantour (PNM), le Parc national des Écrins (PNE), et le Parc naturel régional du Queyras (PNRQ). Un retour d'expérience est donc proposé sur la base de ces trois essais en tenant compte de la méthodologie de déploiement de cet outil ainsi que de son efficacité, en termes de conservation de l'espèce et d'acceptation par les usagers.

2.5.2 Zone de quiétude du col de la Cayolle, Parc national du Mercantour

Choix de la zone

Dans le cadre du programme franco-italien ALCOTRA CClimaTT* (Changements climatiques dans le territoire transfrontalier) 2018-2020 et afin de mieux comprendre la répartition fine des espèces sensibles au changement climatique, un suivi GPS des lagopèdes alpins était mené depuis 2018 par les équipes du Parc national du Mercantour. Plus précisément, des oiseaux ont été équipés de GPS et suivis autour du col de la Cayolle, zone connue de reproduction du Lagopède alpin. Par ailleurs, ce secteur est un site de référence du programme OGM/008 de l'Observatoire des galliformes de montagne (OGM) intitulé « Tendance des effectifs de Lagopède, *Lagopus mutus*, sur un réseau de sites de référence » (Léonard, 1995).

Ce site est particulièrement accessible et fréquenté puisqu'il dispose d'un accès direct et facile pour les promeneurs (moins de 20 minutes de marche et un dénivelé < 120 m), depuis la route du col (D2202). Le parking associé est très fréquenté par le grand public, en particulier en période estivale. Ce site est aussi un alpage pâturé par un troupeau d'ovins (production de viande) qui bénéficie d'une mesure agro-environnementale et climatique (MAEc*) avec mise en défens* des zones les plus favorables à la reproduction du lagopède. Paradoxalement, ces zones favorables à la reproduction ne sont pas protégées des randonneurs et se trouvent à proximité des itinéraires les plus fréquentés. Le relief hors sentier offrant également plusieurs panoramas sur le col et la vallée, les promeneurs divaguent autour des sentiers et traversent les zones favorables à la reproduction de cet oiseau.

Enfin, tout comme le protocole de comptage au chant (OGM008) impliquant des dénombrements réguliers, un constat empirique fondé sur des observations occasionnelles pendant plusieurs décennies suggérait également un déclin des effectifs de lagopèdes sur le site. Par exemple, aucune reproduction n'avait pu être mise en évidence depuis plusieurs années dans ces sites de nidification proches du col de la Cayolle, pourtant favorables et utilisés par le passé.



De par son accès routier particulièrement facile, le col de la Cayolle et ses abords s'avèrent très propices à la divagation des visiteurs.
© P. Bouvet ; PNM

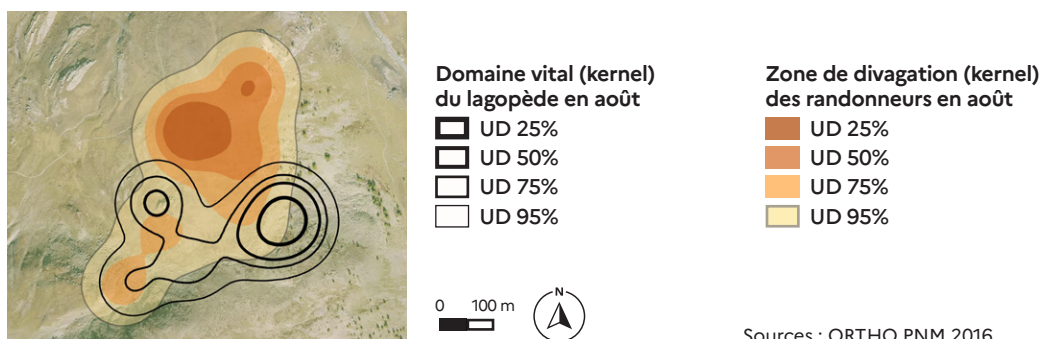
Le Parc national du Mercantour a alors décidé de considérer de manière conjointe :

- l'étude des pressions humaines via un suivi des zones de divagation des randonneurs à l'aide de pièges photographiques et d'un éco-compteur pour piétons ;
- l'utilisation du secteur du col de la Cayolle et alentours par les lagopèdes – grâce au suivi de 20 individus équipés de GPS entre 2018 et 2023.

En effet, la superposition des données relatives à l'utilisation de l'espace par les randonneurs et par les lagopèdes équipés de GPS au niveau du col de la Cayolle (**Figure 32A et 32B**) semble mettre en lumière une adaptation de l'utilisation de l'espace par les oiseaux, de manière à éviter au maximum la présence humaine hors-sentier. Car, bien que les oiseaux évoluent dans une zone soumise à une forte fréquentation humaine, on observe que le « cœur » du domaine vital de l'oiseau (zone où l'individu va passer le plus clair de son temps, $UD^* \leq 50\%$) se situe hors des secteurs où il y a le plus de divagations humaines. Ce constat semble traduire l'existence d'un comportement d'évitement des oiseaux dans un contexte de forte fréquentation humaine.

Figure 32A

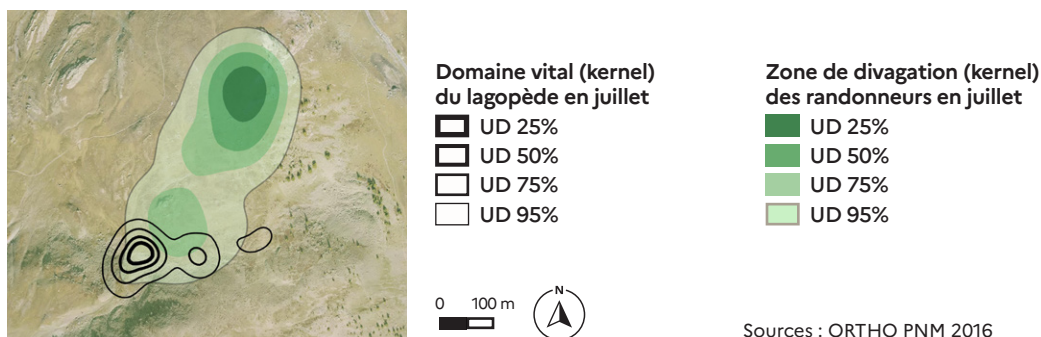
Superposition des données de divagation des randonneurs et du domaine vital de la poule nommée « Mistinguette », modélisé à partir de l'estimation par noyau* (*kernel density estimation*), août 2016.



© P. Bouvet ; PNM

Figure 32B

Superposition des données de divagation des randonneurs et du domaine vital de la poule nommée « Sam », modélisé à partir de l'estimation par noyau (*kernel density estimation*), août 2016.



© P. Bouvet ; PNM

L'étude des zones de divagation des randonneurs a été conduite en comparant le site de la Cayolle très fréquenté à celui de la Boucharde, proche du col de la Cayolle et présentant des caractéristiques environnementales similaires, mais moins facile d'accès. Ce deuxième site a été choisi pour comparaison car il reste très favorable à la reproduction des lagopèdes, en accueillant plusieurs nichées chaque année. L'étude a montré que ce site est moins fréquenté, mais présente également un phénomène de divagation des randonneurs. Cependant cette présence des randonneurs hors sentier est plus faible qu'à la Cayolle, et surtout plus localisée : elle se cantonne d'elle-même le long des crêtes permettant d'atteindre le sommet, alors qu'elle est beaucoup plus diffuse vers le col de la Cayolle. Sur le site de la Boucharde, les sites de reproduction sont ainsi plus éloignés des passages fréquents et profitent davantage de tranquillité. Les contacts entre lagopèdes et randonneurs y sont certainement plus rares.

Méthodologie de mise en œuvre

Fort de ce constat, le PNM a ainsi décidé de lancer le dispositif Lago'Quiet en mettant désormais en place deux zones de quiétude de part et d'autre du col de la Cayolle, pour contenir la divagation des visiteurs. Les zones Lago'Quiet, mises en place dès 2020, délimitent de vastes zones de quiétude sur des secteurs particulièrement importants pour la reproduction des lagopèdes alpins et fortement menacés par le développement de la fréquentation estivale.

La zone test de 2020 a été matérialisée par un dispositif amovible de clôtures souples : 600 m de rubans (largeur 20 mm pour être visible, type ruban électrique pour équins), 120 piquets plastiques (hauteur 90 cm), 45 fanions « lagopède » répartis sur la clôture et 4 panneaux d'informations (format A2) placés aux abords du site. En profitant des barrières naturelles du relief, la clôture installée en une matinée par trois agents, permet de délimiter une zone de presque 40 hectares. De manière à minimiser les contraintes représentées par ce dispositif, ce dernier est déployé de manière temporaire et uniquement pendant la période favorable à la reproduction des lagopèdes. Ainsi, en 2020, le Lago'Quiet du col de la Cayolle a été installé le 29 mai et retiré le 17 août.



La zone de quiétude du col de la Cayolle et le balisage mis en place
© P. Bouvet ; PNM

L'autre particularité du dispositif déployé par le PNM pour garantir la tranquillité des galliformes en période de reproduction est une déclinaison en trois modalités complémentaires selon les particularités propres à chaque site de reproduction. L'ensemble a été nommé « la Quiet' Attitude ».

On retrouve ainsi :

- des itinéraires de randonnée silencieuse. Sur ces sentiers, les randonneurs sont invités à rester le plus discret possible : la quiétude ainsi favorisée sera appréciée des lagopèdes et tétras-lyres mais également... de nos oreilles, qui profiteront alors sans « parasite » des sons de la nature. En 2021, cinq parcours de ce type sont mis en place, pour un linéaire de plus de 3 km ;
- des portions d'itinéraire intitulé : « On reste sur le sentier », où des panneaux informent les randonneurs de l'attitude à adopter et les invitent à ne pas s'aventurer en dehors du sentier balisé ;
- les zones Lago'Quiet précédemment décrites.

Mesure de l'efficacité

Une évaluation de l'efficacité du balisage déployé (clôtures, fanions et panneaux d'informations) sur la zone de quiétude a été mise en œuvre via un dispositif de piégeage photographique, durant les deux premières années.

Un piège photographique surplombant le secteur étudié a ainsi été déployé du 29 mai au 3 septembre 2020. Il a permis d'observer une partie de la zone, et notamment la clôture, tout en restant suffisamment éloigné pour ne pas identifier les promeneurs photographiés (**Figure 33**). Pendant cette période, une photographie était automatiquement prise toutes les cinq minutes (mode *timelapse**), en plus de la détection de mouvement. Des observations directes ont aussi été réalisées par des observateurs positionnés à proximité du site, sur différentes plages horaires, afin de valider la méthode d'évaluation par pièges photographiques. Les photographies ont ensuite été analysées en répertoriant toutes celles avec présence humaine, avec pointage des randonneurs sur un système d'information géographique.

Cette analyse a permis de mettre en évidence un respect indéniable du dispositif avec seulement 3 % du nombre de clichés correspondant à une présence humaine dans la zone de quiétude lorsque celle-ci était en place, contre 25 % après la levée du dispositif (**Figure 34**). Il s'est avéré que, pour la plupart, les usagers ignoraient l'impact potentiel de la divagation hors sentier sur des espèces fragiles. En fournissant aux randonneurs les explications concernant le dispositif, celui-ci a été très largement respecté. Et si l'on se concentre uniquement sur la période où la zone de quiétude était en place, on observe très nettement un « effet bordure » le long du balisage de la zone de quiétude (**Figure 35**), avec une très grande majorité des randonneurs qui respectent cette dernière.

Figure 33

Évaluation du respect du Lago'Quiet : exemple de photographie prise par le piège photographique le 29 juillet 2020

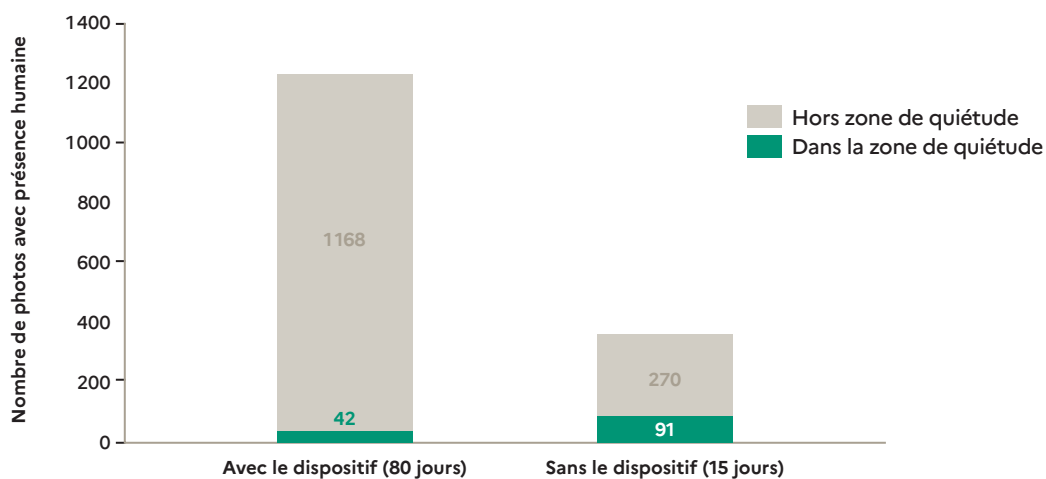
La clôture est représentée par le trait violet. Les trois randonneurs, peu visibles, sont ici entourés en rouge. Ils se trouvent bien en dehors de la zone de quiétude. Le visionnage en continu depuis ce point de vue fixe permet de détecter facilement les mouvements.



© P. Bouvet ; PNM

Figure 34

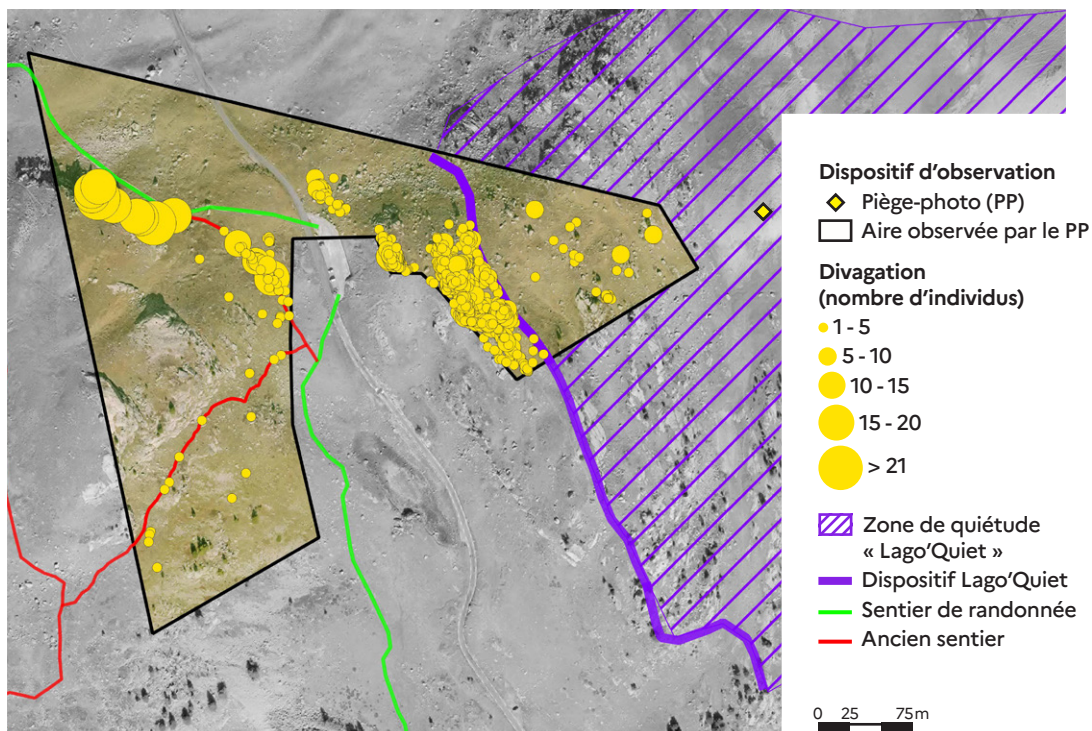
Évaluation du respect du Lago'Quiet : comparaison du nombre de clichés (piégeage photographique) montrant des randonneurs dans et en dehors de la zone de quiétude, avec le dispositif Lago'Quiet (80 jours du 29 mai 2020 au 17 août 2020) et sans le dispositif (15 jours du 18 août 2020 au 3 septembre 2020).



© P. Bouvet / PNM

Figure 35

Dispositif de mesure du respect de la zone de quiétude en faveur du Lagopède alpin, col de la Cayolle



© P. Bouvet ; PNM

2.5.3 Zone de quiétude du col du Galibier, Parc national des Écrins

Le PNE n'ayant pas de programme de suivi GPS de lagopèdes sur son territoire, le choix du site à enjeux où déployer la zone de quiétude a été fait en croisant :

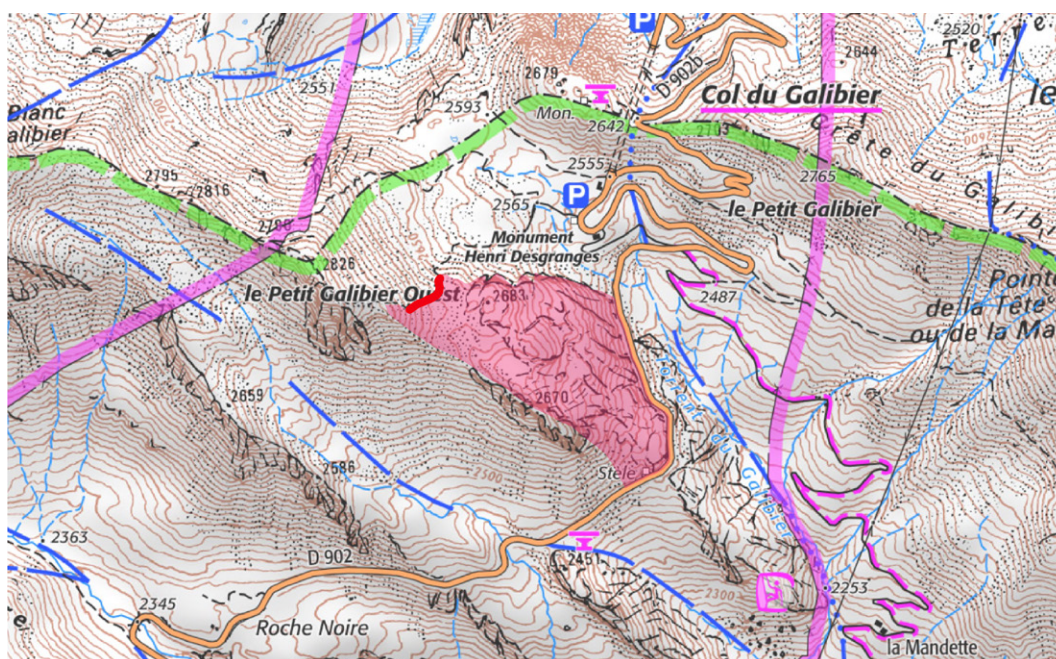
- les données opportunistes (collectées par les agents du parc national) de présence de poules de lagopèdes en période de reproduction ;
- la connaissance des zones à forte fréquentation touristique en période sensible, notamment hors sentier, présentant une menace pour le succès de la reproduction.

Le site du col du Galibier (**Figure 36**) a rapidement été envisagé. Les alentours du col rassemblent toutes les caractéristiques d'un habitat favorable à la reproduction de ce galliforme de montagne : enchevêtrements de gros rochers, de prairies alpines et d'éboulis répartis sur une large combe en partie protégée naturellement par des falaises. Ce site est aussi situé à proximité d'un parking aménagé et limitrophe d'un sentier de randonnée (accès au Petit Galibier et Pic Blanc), constituant un itinéraire régulièrement arpenté. Il présentait donc toutes les caractéristiques pour devenir une zone de quiétude.

Figure 36

Localisation de la zone de quiétude

Le site a également été choisi car la topographie du lieu permettait, avec un linéaire balisé très limité, d'empêcher l'accès à l'ensemble de la combe.



- Zone de quiétude : ne pas pénétrer
- Balisage partiel de la zone par rubans et fanions

© P. Bouvet / PNE

Prospection

Avant de décider de la création de la zone de quiétude, des prospections ont été réalisées par les agents du PNE, de manière à confirmer la présence de l'espèce dans le secteur choisi, en période de reproduction. Ainsi, en mai 2022, la présence d'au moins deux mâles territoriaux est révélée sur ce site d'une vingtaine d'hectares, lors de comptages au chant.

Concertation avec la commune et les acteurs socio-professionnels

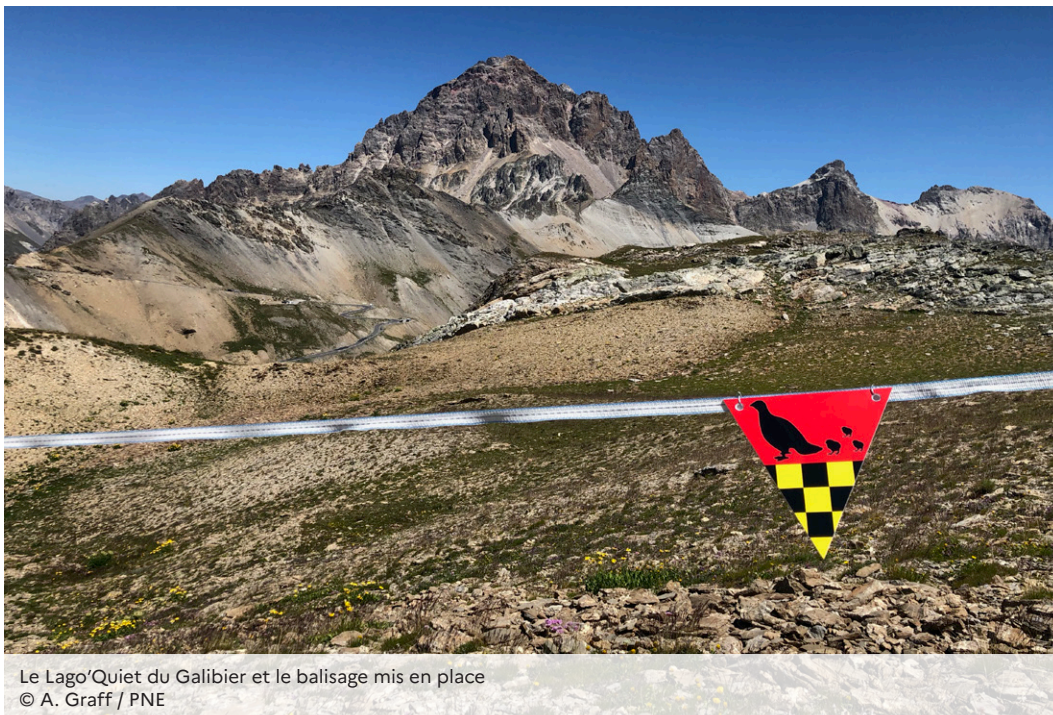
Comme pour le site de la Cayolle, une phase de concertation avec les acteurs locaux a eu lieu avant le déploiement du dispositif. Très logiquement, un échange a eu lieu entre le PNE et la commune du Monêtier-les-Bains, afin de présenter à l'équipe municipale les enjeux de préservation du lagopède sur le site de reproduction du col du Galibier et lui proposer de mettre en œuvre, avec son aval, le dispositif Lago'Quiet. À la clef : un double objectif de protection et de sensibilisation : une zone de quiétude pour les lagopèdes alpins et un programme d'animations pour informer et sensibiliser le grand public.

Les éleveurs susceptibles d'être gênés par la présence du dispositif ont également été informés du projet d'installation d'une zone de quiétude qui est un dispositif temporaire, léger et amovible pour laisser le passage des troupeaux. Plus globalement, le dispositif n'a pas d'incidence sur l'activité pastorale, puisque le troupeau bovin présent sur le secteur ne fréquente pas cette partie trop accidentée.

Enfin, les gardiens des refuges présents à proximité ont également été associés au projet, leur rôle dans l'accueil des visiteurs en séjour étant particulièrement déterminant via la communication de messages de sensibilisation.

Le dispositif déployé

Mise en œuvre pour la première fois de mi-juin à mi-août 2022, la zone de quiétude du col du Galibier reprend le dispositif déjà mis en place et testé au col de la Cayolle par le PNM depuis 2020.



Le Lago'Quiet du Galibier et le balisage mis en place
© A. Graff / PNE

La zone de quiétude est matérialisée par un ruban identique à ceux des parcs agricoles, sur lequel une signalétique invite le promeneur à éviter le secteur ainsi délimité et donc à ne pas déranger les lagopèdes pendant la phase critique qu'est la période de la reproduction. En utilisant le relief et les parties non accessibles, cette clôture légère d'environ 150 mètres permet de fermer une zone de plus de 20 hectares.

Les moyens déployés pour la mise en œuvre du dispositif sont les suivants :

- moyens humains : une seule journée et un agent suffisent pour l'installation / retrait du dispositif ;
- moyens matériels : le coût du dispositif s'avère également raisonnable. Si l'on prend pour exemple les tarifs pratiqués en 2022, le dispositif a demandé moins de 1 000 € TTC de dépenses : environ 200 € pour le matériel de clôture, 70 piquets plastiques, 2 rouleaux de ruban conducteur, du fil de fer, et 700 € pour la signalétique avec la fabrication de 60 fanions en PVC, découpés à la forme et perforés et 3 panneaux « Quiet' Attitude » en PVC de taille A2.

En effet, des panneaux pédagogiques sont également affichés. « Être léger et rester visible », est la règle du Lago'Quiet. Ce dernier n'est ainsi en place que pendant la période de nidification et d'élevage des jeunes, un moment essentiel pour accumuler suffisamment de forces et surmonter l'hiver. Il n'entrave donc pas de manière pérenne l'utilisation du site par d'autres activités.

Bilan de l'expérimentation

La zone de quiétude est ici simple à mettre en œuvre et nécessite peu d'entretien. Un passage régulier des agents du parc permet de vérifier l'état du dispositif sur la courte période de déploiement. Ces tournées sont aussi l'occasion de mener des actions d'information et de sensibilisation auprès du public, essentielles pour la compréhension et le respect de la zone de quiétude. Le Lago'Quiet, à caractère incitatif, peut ainsi être utilisé comme support pédagogique pour sensibiliser à l'environnement.

Fort de l'expérience du Mercantour, aucun protocole de suivi n'a été mis en place pour évaluer le respect du dispositif. Des prospections en fin d'été ont permis de récolter des indices de présence, même si les oiseaux n'ont pas pu être observés directement. Et petite surprise, dès la première année du dispositif en 2022 : deux lièvres variables ont été observés dans la zone de quiétude, lors du retrait de la clôture. Bonne illustration du principe d'espèce « parapluie », où les actions en faveur d'une espèce profitent à l'ensemble de l'écosystème.

2.5.4 Zone de quiétude du col Agnel, Parc naturel régional du Queyras

Choix de la zone

Parmi les sites historiquement fréquentés par le lagopède au sein du PNRQ, les environs du col Agnel accueillent chaque année les parades amoureuses, les nichées, l'élevage des poussins et le regroupement d'adultes non reproducteurs. En tout, une cinquantaine d'individus seraient présents pendant l'été. Ces effectifs font du col Agnel un des principaux sites de présence régulière du Lagopède alpin en Queyras, voire dans les Alpes du Sud.

Or, ce col emblématique des Alpes attire de nombreux pratiquants de la montagne. Avec des accès privilégiés par la route et les chemins de randonnée, le public peut facilement accéder aux pierriers et pelouses où le lagopède cherche refuge et se reproduit.

Méthodologie de mise en œuvre

De 2016 à 2021, le PNRQ a engagé une dynamique de réaménagement du site, de manière à centraliser les zones de départ de randonnées, canaliser les flux de randonneurs et revégétaliser les zones dégradées (stationnement sauvage notamment). Dans ce sens et afin de compléter ces actions de réaménagement, le projet de mise en place de la zone de quiétude pour le Lagopède alpin a logiquement vu le jour. La méthodologie de mise en place a été similaire à celle déployée dans le PNE :

- concertation préalable avec les acteurs locaux, notamment la municipalité de Molines-en-Queyras ;
- vérification de l'intérêt du secteur pour l'espèce et pendant la période ciblée via l'organisation de comptages au chant au printemps 2022. Dans ce cadre, huit coqs ont été entendus, dont trois dans la zone de quiétude projetée et une nichée a été trouvée dans la zone en 2022 ;
- mise en place du dispositif (2 km linéaires de cordes et fanions), du 15 juin à fin août avec une première pose en 2022.

Comme pour les autres exemples de Lago'Quiet, le but de ce dispositif est double : informer les visiteurs sur la présence des lagopèdes et les dissuader de pénétrer une zone où les femelles élèvent leurs petits, offrant ainsi un périmètre de quiétude à l'espèce pendant un moment critique de son cycle de vie. Bien entendu, ce périmètre est installé de manière à ne pas entraver la découverte de ce site de haute montagne.

Afin de favoriser la compréhension de l'utilité du dispositif déployé et d'en accompagner l'appropriation par le public, un certain nombre d'actions de communication a également été mis en œuvre en parallèle : maraudage où des agents présents sur place expliquent le dispositif et son utilité, soirées et journées d'information et de sensibilisation et communication autour du Lago'Quiet auprès des médias locaux (*Le Dauphiné Libéré*, 2022), sur les réseaux sociaux (PNRQ, 2022), etc.



Le Lago'Quiet du col Agnel et le maraudage mis en œuvre
© PNRQ

Bilan de l'expérimentation

La zone de quiétude du Col Agnel s'inscrit dans un projet de longue date de protection d'une des dernières zones de reproduction du massif du Lagopède alpin, sur un secteur très fréquenté en été. Ce projet inclut plus largement des actions de réaménagement et de protection du site. Un diagnostic de site a été effectué en 2010, fournissant les bases du projet global (et de la zone de quiétude en particulier). Le projet Espèces arctico-alpines a donné l'opportunité de mettre en place l'outil testé dans le Mercantour. Pour le Lago'Quiet du col Agnel, environ 2 km de fil sont nécessaires, ce qui demande beaucoup de travail pour la pose, l'entretien et la dépose du dispositif. Mais les efforts sont là encore récompensés : à l'issue de la première année de mise en œuvre (été 2022), les résultats étaient déjà présents et encourageants avec une nichée détectée dans la zone et deux poussins à l'envol. En outre, les échanges avec des pratiquants présents sur place ont permis de mettre en évidence la bonne acceptation du dispositif et son respect.

2.5.5 Conclusion et perspectives

Les trois expérimentations présentées ici (**Tableau 3**) prouvent que même sans aspect réglementaire, des espaces dédiés à la quiétude de la faune peuvent être efficaces, compris et respectés, dès lors que les visiteurs ont accès aux informations et enjeux. Les zones de quiétude sont ainsi acceptées et semblent bien répondre à leur vocation. Si ces outils ne sont pas destinés à être déployés partout en montagne, ils restent une réponse pertinente pour le contexte particulier des grands cols routiers des Alpes. Ces lieux emblématiques et très touristiques entraînent une fréquentation accrue, qui se traduit par un évitement de ces zones par les oiseaux, et donc une perte supplémentaire d'habitats favorables. Ces dispositifs temporaires et incitatifs sont relativement faciles à mettre en place et peu coûteux. Ils nécessitent tout de même une présence régulière des gestionnaires pour être entretenus, et surtout expliqués au public. C'est d'ailleurs un de leur intérêt majeur : s'ils offrent un espace de tranquillité appréciée par la faune, ils sont aussi l'occasion de mener des actions de concertation avec les acteurs locaux et de sensibiliser les usagers des espaces naturels.

Dans les trois cas, le constat a été identique, avec un résultat qui semble être un succès, que ce soit :

- au niveau de la reproduction du Lagopède alpin, avec la présence avérée de nichées de lagopèdes observées au sein des zones de quiétude du col de la Cayolle et du col Agnel après le déploiement du dispositif. En effet, jusqu'en 2022, au niveau du col de la Cayolle, aucune reproduction n'avait pu être mise en évidence depuis plusieurs années dans ces sites de nidification pourtant favorables et utilisés par le passé. Concernant le col Agnel, ce constat positif est à modérer puisqu'aucun suivi de la reproduction n'avait été mené sur le site avant la mise en place de la zone de tranquillité ;
- la compréhension et le respect du dispositif des zones de quiétude sont très satisfaisants dans les trois cas de figure.

L'un des points très positifs de ce dispositif concerne son phasage dans l'année. Avec une mise en défens très ciblée autour de la période sensible qu'est la reproduction (de mi-juin à mi-août), l'acceptation du public et des acteurs socio-professionnels est bien plus aisée.

Étant donné le succès du dispositif et sa facilité de mise en œuvre, les zones de quiétudes mises en place dans le cadre du POIA Espèces Arctico-Alpines (un peu avant pour le PNM) seront remises en place les années à venir. Les expériences menées ici ont permis de montrer clairement l'importance majeure d'accompagner le dispositif par des actions de communication, de sensibilisation et/ou de maraudage. En effet, si les enjeux sont clairs et que l'utilité du dispositif l'est également, l'acceptation de la mesure de gestion s'avère relativement aisée, favorisant, de cette manière, son efficacité.

Tableau 3

Synthèse des trois expérimentations présentées

Zone de quiétude		Lago'Quiet du col de la Cayolle	Lago'Quiet du col du Galibier	Lago'Quiet du col Agnel
Espace naturel		PNM	PNE	PNRQ
Pressions existantes	Activité pastorale	Oui (mais MAEc en cours)	Non	Oui
	Divagation de randonneurs	Oui	Oui	Oui
Première année de mise en œuvre		2020	2022	2022
Période de déploiement		Juin à début août	Fin juin à mi-août	Mi-juin à mi-août ou fin août
Surface estimative concernée		≈ 110 ha	≈ 25 ha	≈ 35 ha
Respect de la zone de tranquillité		Oui	Oui	Oui
Reproduction(s) réussie(s) depuis la mise en place de la zone		Oui	Pas de suivi réalisé	Oui
Visuel				

Sources : PNM, PNE, PNRQ

En résumé

Les zones de quiétude en faveur du Lagopède alpin :

- sont un bon **outil de gestion** pour des contextes spécifiques de forte fréquentation, surtout hors sentier ;
- sont **déployées temporairement**, sur la période critique de reproduction /élevage des jeunes ;
- sont relativement **faciles à mettre en place** ;
- nécessitent un travail de **concertation locale** ;
- sont bien **acceptés et respectés**, malgré une approche uniquement dissuasive et informative ;
- permettent de **sensibiliser** le public.

PARTIE 

Surveillance des populations



Installation d'un enregistreur acoustique
© B. Muffat-Joly / OFB

Déploiement d'un suivi acoustique à large échelle des lagopèdes dans l'arc alpin^{**}

3.1.1 Contexte et problématique de l'étude

Avec le changement climatique, le développement touristique et l'évolution des pratiques agricoles, le dernier rapport de l'IPBES* (Bongaarts et al., 2019) identifie l'écosystème rocheux d'altitude comme sujet majeur pour ces risques cumulés. Ainsi, les espèces « arctico-alpines » inféodées à ces milieux font l'objet de nombreux suivis. Chez la plupart des tétraonidés, le dénombrement des mâles chanteurs au printemps par points d'écoute est la méthode la plus utilisée pour étudier les tendances des populations (Watson, 1965). En France, les comptages printaniers de lagopèdes alpins sont effectués selon un protocole standardisé préconisé par l'Observatoire des galliformes de montagne (Desmet, 1988 ; Léonard, 1995). Pour les lagopèdes alpins, les dénombrements annuels des coqs dans les Alpes, entre 2000 et 2009, ont montré une tendance à la baisse des densités moyennes de coqs sur les sites de référence (données OGM), et par rapport aux années 1950, l'espèce a disparu de 33 % des communes où elle était autrefois présente (Dos Santos et al., 2023). Des tendances similaires ont également été démontrées en Suisse pour cette espèce (Furrer et al., 2016), mais aussi chez de nombreux passereaux (Lehikoinen et al., 2014 ; Fontaine et al., 2020).

Cependant, la connaissance des effectifs demeure incomplète. Le rapport de 2012 de la directive Oiseaux⁷ a pointé les larges incertitudes concernant l'estimation des populations de lagopèdes en France par points d'écoute (Comolet-Tirman et al., 2015). Il a antérieurement été démontré que les paramètres affectant la perception de l'observateur (compétence individuelle, topographie, distance inter-postes, conditions météorologiques) et le comportement des oiseaux (mouvements et activités vocales) influencent fortement le résultat du comptage (Muffat-Joly et al., 2020b). Ces résultats ont ainsi soulevé plusieurs biais et incertitudes relatifs aux comptages et la difficulté de réaliser des inventaires exhaustifs prenant en compte la variabilité spatio-temporelle de la détectabilité. Pour pallier ces limitations, de nouvelles méthodes basées sur la bioacoustique (discipline scientifique qui étudie les sons produits par les organismes vivants) ont été développées. De récents travaux ont ainsi montré que l'analyse des signaux acoustiques, et plus particulièrement les informations individuelles contenues dans le chant des oiseaux, peut être appliquée avec succès pour le recensement automatique des individus (Marin-Cudraz et al., 2019).

L'objectif de la présente étude est d'évaluer la faisabilité et l'efficacité de l'utilisation des signaux acoustiques pour l'estimation de l'activité vocale et du nombre de mâles chanteurs sur un échantillonnage spatial conséquent à l'échelle de l'arc alpin.

* JONAS GUIGNET (ENES / CRNL, CNRS), JEROME MANSON (PNM), JULES CHIFFARD (OFB), CHARLOTTE PERROT (OFB), MARC MONTADERT (OFB), BERTRAND MUFFAT-JOLY (OFB), YOANN BUNZ (PNE), JEROME CAVAILHES (PNV), ANNE GOUSSOT (PNRQ), JEAN-FRANÇOIS DESMET (GRIFEM), CLAUDE NOVOA (OFB), FREDERIC SEBE (OFB)

7. Directive du 30 novembre 2009 prise par l'Union européenne afin de promouvoir la protection et la gestion des populations d'espèces d'oiseaux sauvages sur le territoire européen.

3.1.2 État de l'art sur le suivi acoustique et cas du Lagopède alpin

L'utilisation de la bio et de l'éco-acoustique* en tant qu'outils de surveillance de la faune et de la biodiversité a augmenté ces dernières années grâce aux avancées techniques (Gibb *et al.*, 2019). En effet, en s'immergeant dans les réseaux de communication acoustique des espèces, on peut obtenir des informations capitales sur celles-ci (Aubin & Mathevon, 2020 ; Sèbe, 2012). L'analyse des signaux acoustiques permet de déterminer les espèces présentes, d'identifier les individus, et d'apporter de nouvelles informations sur leurs comportements et la dynamique de leurs activités (Obrist *et al.*, 2010). De plus en plus d'études utilisent les signaux acoustiques comme indicateurs de l'état des populations et de leur habitat, mais également pour la gestion et la conservation d'espèces (Teixeira *et al.*, 2019). Les enregistrements passifs, réalisés à partir de dispositifs d'enregistrements acoustiques automatiques à distance non intrusifs permettent également d'augmenter considérablement l'échantillonnage spatio-temporel (Metcalf *et al.*, 2022) tout en limitant le dérangement des espèces. Concernant le Lagopède alpin, les travaux de thèse de Marin-Cudraz (2019) ont montré qu'il est possible de déterminer le nombre de mâles présents dans une zone uniquement à l'aide des signatures individuelles codées dans les vocalisations. En effet, cette information individuelle permet aux individus de se reconnaître et d'adapter leurs réponses comportementales. De ce fait, pour les oiseaux territoriaux, le contenu informatif du signal répond aux contraintes d'ordre comportemental telles que la reconnaissance du voisin imposé par la territorialité (Molles & Vehrenchamps, 2001). C'est cette information individuelle qui a été recherchée dans les vocalisations du Lagopède alpin. Dans les précédentes études, il a été démontré qu'il est possible de discriminer acoustiquement des individus inconnus en utilisant des algorithmes de classification (*clustering**). Ce recensement acoustique a permis d'estimer le nombre d'individus présents dans une zone avec moins d'incertitude que la méthode par points d'écoute (Marin-Cudraz *et al.*, 2019). C'est cette méthode qui a été testée pour ce suivi à large échelle.

3.1.3 Zones d'études et enregistrements acoustiques

L'expérience a été menée durant deux ans dans les Alpes françaises sur six sites d'études, répartis sur six massifs le long d'un gradient nord-sud. Il s'agit des massifs du Haut-giffre (74), de la Vanoise (73), des Écrins (05, 38), du Queyras (05), du Dévoluy (05) et du Mercantour (04, 06). Au total 83 enregistreurs acoustiques automatiques (type Song Meter 4 mini, Wildlife acoustics) ont été installés en 2021 (**Figure 37A**), avec environ 10 enregistreurs par sites (à l'exception du Mercantour qui en a déployé un plus grand nombre). L'activité vocale des lagopèdes alpins a lieu principalement à l'aube et au coucher de soleil durant les périodes de parade nuptiale et de défense du territoire (**Figure 37B**) avec un pic d'activité 30 minutes avant le lever du soleil (Marin-Cudraz *et al.*, 2019). Les vocalisations territoriales des lagopèdes mâles se définissent comme une suite de trains de pulsations donnant un son guttural et sec (**Figure 37C**). Les enregistreurs ont été programmés pour enregistrer de 1 h 30 avant le lever du soleil jusqu'à une heure après le lever du soleil d'avril à juin, pour englober le pic d'activité acoustique. Une seconde campagne d'enregistrements a également été réalisée en 2022, mais les résultats de cette dernière ne seront pas présentés dans cet ouvrage.

Figure 37

- Ⓐ Exemple d'une mise en place de l'un des enregistreurs acoustiques autonomes dans le massif des Écrins Ⓑ Photo d'un lagopède mâle en train de chanter au sol
Ⓒ Représentation graphique des vocalisations d'un mâle de Lagopède alpin

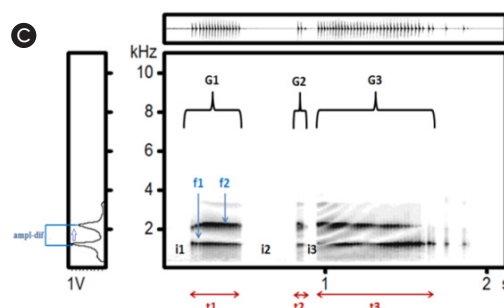
Spectrogramme*, oscillogramme* et densité spectrale avec la représentation d'une partie des paramètres acoustiques importants pour la différenciation des individus



© F. Sèbe / Université Jean Monnet (Saint-Étienne)



© B. Muffat-Joly / OFB



© J. Guignet et F. Sèbe / Université Jean Monnet

3.1.4 Analyse acoustique et indices extraits

En éco-acoustique, la principale contrainte à la détection d'un signal est l'émergence du signal dans le bruit de fond. Les conditions dans les milieux alpins (vent, pluie, neige) sont fortement contraignantes d'un point de vue acoustique. Une analyse particulière a été menée pour repérer et retirer les jours bruités afin d'enlever ce biais d'analyse (**Encadré 4**).

Les chants de lagopèdes ont été détectés avec le logiciel Kaleidoscope Pro (version 2020) qui utilise des algorithmes d'intelligence artificielle de reconnaissance des formes pour analyser automatiquement les spectrogrammes et permet de trier, d'étiqueter et d'identifier rapidement les vocalisations. Les paramètres d'apprentissage utilisés dans les études précédentes détectaient les sons correctement dans 42 % des cas. Les erreurs de détections (sons incorrects ou faux positifs) étaient corrigées manuellement après écoute. Ce sont ces vocalisations validées qui ont ensuite permis d'extraire les indices.

Le premier indice est un indice d'activité vocale moyenne par jour et par enregistreur. Cet indice d'activité vocale est la moyenne du nombre de vocalisations par jour (c'est-à-dire sur 2 h 30 d'enregistrement par jour) sur la période d'enregistrement. Il a été calculé, entre le 1^{er} mai et le 15 juin, en excluant les jours trop bruités par la pluie ou le vent. Le deuxième indice extrait est le nombre de mâles par enregistreur. Cet indice est basé sur la singularité des signatures vocales individuelles (Marin-Cudraz et al., 2019). Elle se décompose en quatre étapes : extraction des chants, calcul des paramètres acoustiques, discrimination par analyse discriminante et classification des vocalisations par clustering pour estimer le nombre de mâles distincts entendus lors des comptages.

3.1.5 Résultats de l'activité vocale et nombre d'individus

Sur la campagne 2021, parmi les 83 enregistreurs déployés, seulement deux enregistreurs n'ont pas fonctionné (2,4 %), à cause soit d'un problème de carte mémoire soit d'une erreur de programmation. La campagne 2021 a ainsi permis d'enregistrer 4 329 matinées de comptage et a généré 3 To d'enregistrements, équivalant à 10 823 heures d'enregistrement. L'analyse en amont du bruit de fond a permis de détecter et d'exclure 31 % des enregistrements considérés comme trop bruités pour la suite de l'analyse. La détection des chants par le logiciel d'analyse a permis de détecter 86 424 signaux potentiellement identifiés comme lagopède, parmi lesquels seulement 17,5 % sont des vrais positifs (c'est-à-dire qui se sont révélés être effectivement des chants de lagopède après vérification, indiquant un taux important de faux positifs à corriger pour obtenir des données fiables), le principal élément de confusion étant la pluie.

La phénologie de l'activité vocale par enregistreur pour chaque site, a ensuite été représentée graphiquement afin de comparer les différences d'activités vocales au sein d'un même site (**Figure 38**) et entre différents sites au cours du temps. On a ainsi été détectées d'importantes variations tant à l'intérieur des sites qu'entre eux. En 2021, l'activité vocale moyenne enregistrée était de cinq chants par jour et par enregistreur. Cependant, sur certains sites, ce nombre était jusqu'à cinq fois supérieur pour certains enregistreurs, révélant une forte variation au sein des mêmes sites. La comparaison entre les différents sites montre également que certains massifs, comme celui du Dévoluy, présentent une activité vocale trois fois plus élevée, soulignant ainsi une grande hétérogénéité dans cette mesure (**Figure 39**).

Concernant les résultats sur la discrimination des individus par l'acoustique, pour chaque enregistreur a été représenté le nombre d'individus trouvés par *clustering* sur la base de leur signature individuelle (Marin-Cudraz *et al.*, 2019 ; **Figure 39**). Les résultats du comptage de 2021 montrent que le nombre de coqs oscille entre 0 et 11 sur l'ensemble des enregistreurs. Une forte variabilité est observée entre les enregistreurs au sein des sites dans pratiquement tous les sites à l'exception du site de Flaine dans le massif du Haut-Giffre où cela semble plus stable. Il est intéressant de noter également que dans une grande majorité des cas, plus l'activité vocale moyenne est importante plus le nombre d'individus l'est également.

Figure 38

Représentation de la phénologie de l'activité vocale des mâles de Lagopède alpin du 22 avril au 25 juin : nombre des vocalisations au cours de la saison d'enregistrement

Les bandes grises sont les jours bruités obtenus avec le système de détection automatique.

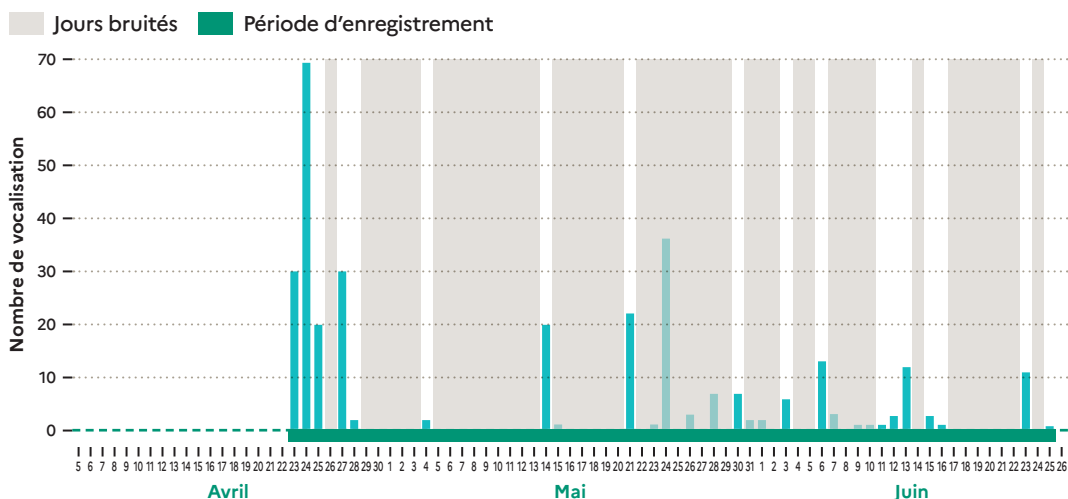
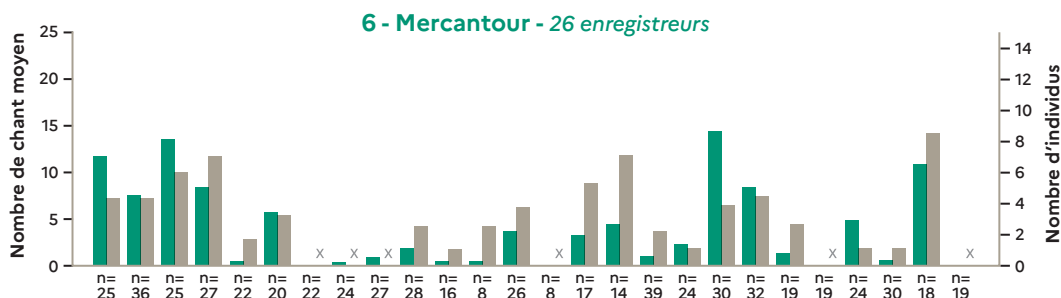
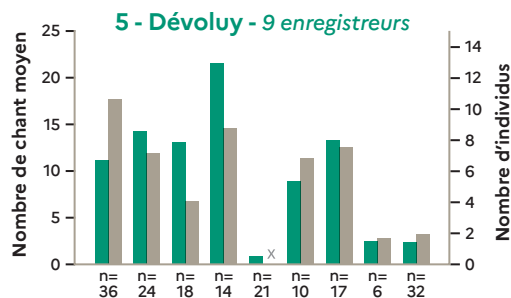
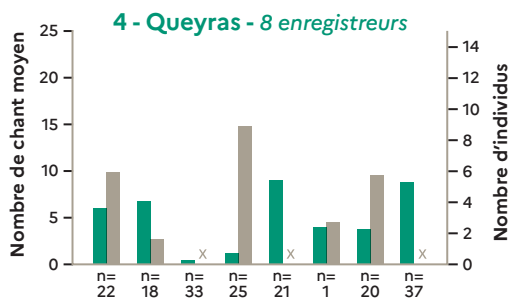
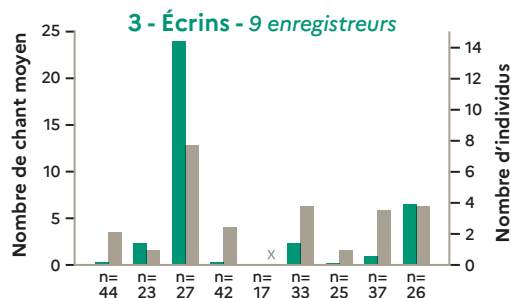
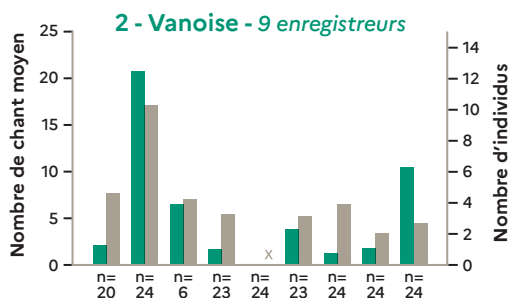
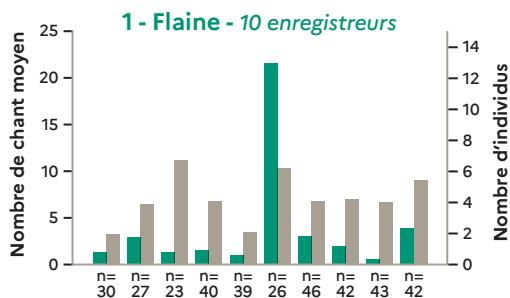
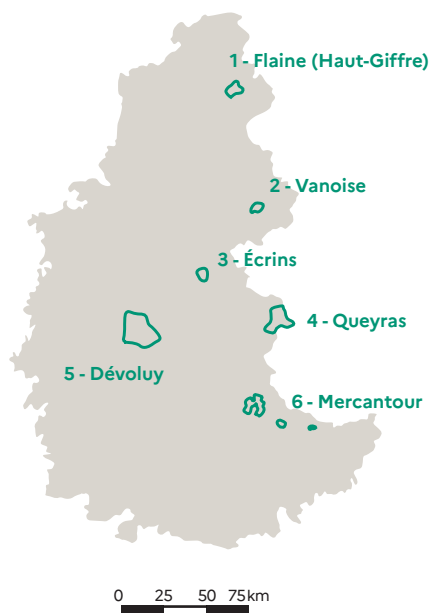


Figure 39

Valeurs des indices d'activités vocales et du nombre d'individus obtenues en 2021 de mâles de Lagopède alpin sur l'ensemble des sites.

Ces indices ont été calculés en retirant les jours bruités.
Pour chaque enregistreur est indiqué en abscisse le nombre de jours non bruité (n).

- Nombre de chants moyen
- Nombre d'individus
- Site d'études bioacoustiques



3.1.6 Discussion et perspectives

L'ensemble des déploiements des enregistreurs s'est bien déroulé, avec seulement 2,4 % de données manquantes. Face à la quantité de données, l'analyse de ces enregistrements n'aurait pas été possible sans l'automatisation des tâches avec des routines pour le traitement et l'analyse des données. L'analyse a priori du niveau de bruit a permis d'exclure 31 % des enregistrements de l'analyse finale (**Encadré 4**). Ce qui démontre la faisabilité de mener des études à cette échelle spatiale.

Bien qu'aient été obtenus plus de 215 000 vocalisations de lagopèdes, l'utilisation de Kaleidoscope Pro pour détecter les chants a posé différents problèmes. Le programme génère 80 % de faux positifs, ce qui représente 170 000 signaux à retirer manuellement. Un travail considérable, pour lequel d'autres outils d'intelligence artificielle pourraient être à l'avenir plus performants. Un nouvel outil de détection automatique des chants de lagopèdes a ainsi été récemment développé dans ce but. LagoNet a un score de détection supérieur à 90 %.

L'indice d'activité vocale permet d'obtenir rapidement une idée de la présence des individus au niveau de chaque enregistreur et donc pour chaque maille de l'échantillonnage réalisé. L'avantage de cet indice d'activité vocale est qu'il est assez simple à calculer et semble être lié au nombre d'individus (**Figure 39**). À terme, on espère qu'il puisse être utilisé comme indice d'abondance. Il pourra ainsi être mis en lien avec le nombre d'individus ou d'autres métriques environnementales.

Concernant l'identification des mâles, le nombre d'individus a pu être estimé grâce à une fourchette d'incertitude procurée par le *clustering*. Un nombre moyen d'individus aux alentours de trois individus est obtenu par capteur, ce qui est cohérent avec des contraintes de territorialité et l'espace de détection. Toutefois, avec certains enregistreurs, une dizaine d'individus sont notifiés, suggérant soit la présence de mâles satellites (sans territoire propre et plus mobiles) en plus des mâles territoriaux à proximité de ces enregistreurs, soit des problématiques de discrimination et donc une limite de notre méthode.

Concernant les problèmes et limites d'estimation par les méthodes acoustiques, le nombre de signaux de bonne qualité est un facteur limitant et il est parfois difficile d'avoir suffisamment de signaux de qualité pour chaque individu afin d'estimer précisément leur nombre. De plus, sont souvent apparus des biais par rapport à la méthode de comptage classique par points d'écoutes, potentiellement induits par des problématiques de *clustering*. Il faut garder également à l'esprit que seuls les individus qui chantent sont pris en compte et uniquement les mâles dans notre étude. Il n'est donc rendu compte ici que d'une vision partielle de la population. En outre, l'utilisation des signaux acoustiques comporte des limites, induites essentiellement par le canal de transmission, avec de fortes dépendances aux conditions météorologiques et aux caractéristiques du milieu. Actuellement, est estimé par enregistreur le nombre de mâles, et non une densité. Pourtant connaître la densité d'individus sur l'aire échantillonnée par l'enregistreur et par jour permettrait de mieux comparer les fluctuations de densité entre enregistreurs, sites ou encore massifs. Pour cela, il est nécessaire de connaître l'espace de détection des enregistreurs dans les comptages, qui peut varier en fonction de la topographie et des conditions climatiques. En utilisant ce concept d'espace de détection pour les microphones des enregistreurs, il serait possible de préciser la surface d'écoute et donc la probabilité de détection (Guibard et al., 2022).

En conclusion, il est possible de mener des études à cette échelle spatiale. Cependant, pour des projets de cette envergure, un aspect à optimiser reste la bancarisation des données (**Encadré 5**). À l'avenir, les technologies d'étude des sons ouvrent la voie à de nouvelles approches telles que la capture-marquage-recapture (CMR)* acoustique, la localisation acoustique, et des indicateurs de l'état physiologique, qui viendront améliorer la pertinence et la robustesse des analyses démographiques. De nouvelles informations émergent également sur des échelles plus globales telles que l'écosystème et le paysage (Sueur & Farina, 2015). De tels outils permettront non seulement de répondre à des questions biologiques précises, mais contribueront également au suivi, à la gestion et à la conservation des populations et de leurs habitats.

Détection du bruit

L'émergence du signal recherché dans le bruit de fond est une forte problématique en bio et éco-acoustique. Un protocole de détection du bruit spécifique aux conditions de haute montagne a été construit et adapté sur la base des travaux de Bedoya (2017). Il a permis de mesurer et quantifier l'intensité du bruit généré par le vent, la pluie et les torrents, dans chacun des enregistrements et de les discriminer par leurs bandes de fréquence. En se basant sur la densité spectrale de puissance moyenne (DSPm) et le rapport signal sur bruit moyen (SNRm), il a été possible d'établir un pourcentage de bruit par jour d'enregistrement. Au-delà de 15 %, l'enregistrement a été considéré comme étant trop bruité et n'a donc pas été inclus dans la suite de l'analyse.

Base de données

Compte tenu du développement des moyens informatiques et des problématiques scientifiques, les enregistreurs sonores ont vu leurs capacités d'enregistrement augmenter et l'échantillonnage temporel et spatial des données est de plus en plus conséquent. Afin de contenir cette charge informationnelle, l'automatisation d'un certain nombre de tâches est nécessaire. Plusieurs organismes mènent ainsi des projets de détection, discrimination et classification automatique des vocalisations via des méthodes d'intelligence artificielle (*machine learning* et *deep learning*). L'enjeu principal des différents projets de suivi acoustique consiste également en la mise en place de plateformes numériques permettant le stockage, l'archivage, la mise en réseaux et l'analyse des enregistrements acoustiques. En effet, la quantité de données à stocker et à analyser est un frein à son utilisation à grande échelle. Ainsi, pour tous les projets d'acoustique de grande envergure, il conviendra de mettre en place une plateforme numérique dédiée à la gestion et au traitement des données acoustiques, incluant ainsi :

1. la création d'une base de données ;
2. la mise en œuvre de serveurs de grande capacité capables de stocker des données froides (peu sollicitées) et chaudes (très sollicitées) ;
3. un serveur de calcul intégrant des algorithmes d'analyse acoustique et de traitement du signal.

Une telle plateforme faciliterait la mise en place d'un environnement efficace pour les acteurs du projet ainsi que le partage des données et serait un véritable catalyseur pour la création d'une communauté d'utilisateurs de ces nouvelles technologies. Ces dernières années, un certain nombre de plateformes se sont développées dans des instituts de recherche ou de gestion, ainsi que dans des entreprises d'ingénierie acoustique telles que Biophonia.

En résumé

- **La bioacoustique permet d'étudier la phénologie des chants** de mâles de lagopède et fournit une **estimation de l'activité vocale** et de **l'effectif** par enregistreur.
- **L'automatisation** des analyses bioacoustiques est en cours pour faciliter l'obtention des données biologiques. L'objectif est une prise en main autonome de ces outils par les professionnels de l'environnement. Bureaux d'études et associations de protection de la nature ont pour certains déjà commencé à les utiliser.
- **La bancarisation et l'analyse** de la grande quantité de données enregistrées sont deux points à ne pas sous-estimer et qui sont encore **à améliorer**.
- **La bioacoustique est un outil passif et peu intrusif, prometteur pour la surveillance des populations de lagopèdes alpins** à large échelle dans un contexte de changement climatique.

3.2 Étude des paramètres démographiques d'une population de Lièvre variable dans le Parc national des Écrins^{*}^{**}

3.2.1 Contexte

Dans le domaine de l'écologie, les paramètres démographiques (effectifs, sex-ratio, taux de survie, taux de reproduction, etc.), et plus encore leur évolution au cours du temps, constituent des informations essentielles pour appréhender l'évolution des populations animales à long terme et pouvoir travailler à leur conservation. Ces estimations sont précieuses pour comprendre les interactions entre individus et avec leur écosystème, en particulier dans un contexte de changement global.

C'est notamment le cas pour le Lièvre variable, espèce complètement adaptée aux contraintes relatives à la vie en haute montagne, dont l'écosystème évolue rapidement. Le Lièvre variable, en plus d'une fragmentation progressive et d'une diminution de ses habitats favorables, pourrait subir une concurrence croissante du Lièvre d'Europe, tant au niveau spatial que génétique (Letty, 2011 ; Thulin et al., 2006). Toutefois les suivis démographiques du Lièvre variable restent rares, en particulier dans les Alpes (Bouche, 1988 ; Rehnus et al., 2013). Si la présence de l'espèce est généralement connue des gestionnaires d'espaces naturels, l'évolution des populations sur leurs sites reste souvent un mystère. En effet les protocoles classiques pour estimer l'abondance (indice ponctuel d'abondance – IPA*, indice kilométrique d'abondance – IKA*, *distance sampling**, etc.) atteignent ici leurs limites : difficultés d'accès aux sites d'étude, faibles densités des populations et faible détectabilité du Lièvre variable due à son pelage/camouflage et à son comportement rendent les opérations complexes, chronophages et coûteuses.

Depuis 2013, le Parc national des Écrins (PNE) s'est lancé dans l'étude démographique d'une population de Lièvre variable, avec pour objectif de documenter l'évolution des effectifs de ce site pilote et de tester une nouvelle méthode de suivi. Suite à une première étude menée par l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS*) sur la réserve de Ristolas (05) en 2009, un protocole reposant sur l'identification génétique des individus à partir de leurs fèces et l'utilisation des méthodes d'analyse statistique dites de capture-marquage-recapture (CMR), a été élaboré (Imberdis et al., 2018). Calibré et validé scientifiquement (Besnard & Astruc, 2014), ce protocole a été répété chaque hiver depuis sa mise en œuvre en 2014. Il permet un suivi individuel et non invasif, pertinent pour apporter des réponses aux questions qui existent sur l'écologie du Lièvre variable à une échelle locale telles que : comment évolue la population de ce site ? Quels sont les taux de survie et de recrutement* ? Quelle est la longévité ? Existe-t-il une compétition entre les deux espèces de lagomorphes ? Voici les principaux résultats après 10 ans de suivi.

3.2.2 Méthodologie déployée

Le site d'étude de Mikéou est localisé sur la commune de Réotier (05) et s'étend de 1 500 m à 2 700 m d'altitude sur le versant est de la Tête de Vautisse. Principalement boisé jusqu'à 2 200 m, le site est complètement ouvert à partir d'environ 2 400 m d'altitude.

La méthode de CMR génétique repose sur un échantillonnage des crottes de lièvre, avec pour objectif d'identifier un maximum d'individus présents sur la zone d'étude pour estimer

* PIERRE BOUVET (PNE), MICHEL BOUCHE (PNE), PIERRE DUPONT (NORWEGIAN UNIVERSITY OF LIFE SCIENCES - NMBU), YOANN BUNZ (PNE)



la taille de la population. Chaque hiver, trois ou quatre parcours de prospection sont réalisés en ski de randonnée, à la journée, entre janvier et avril.

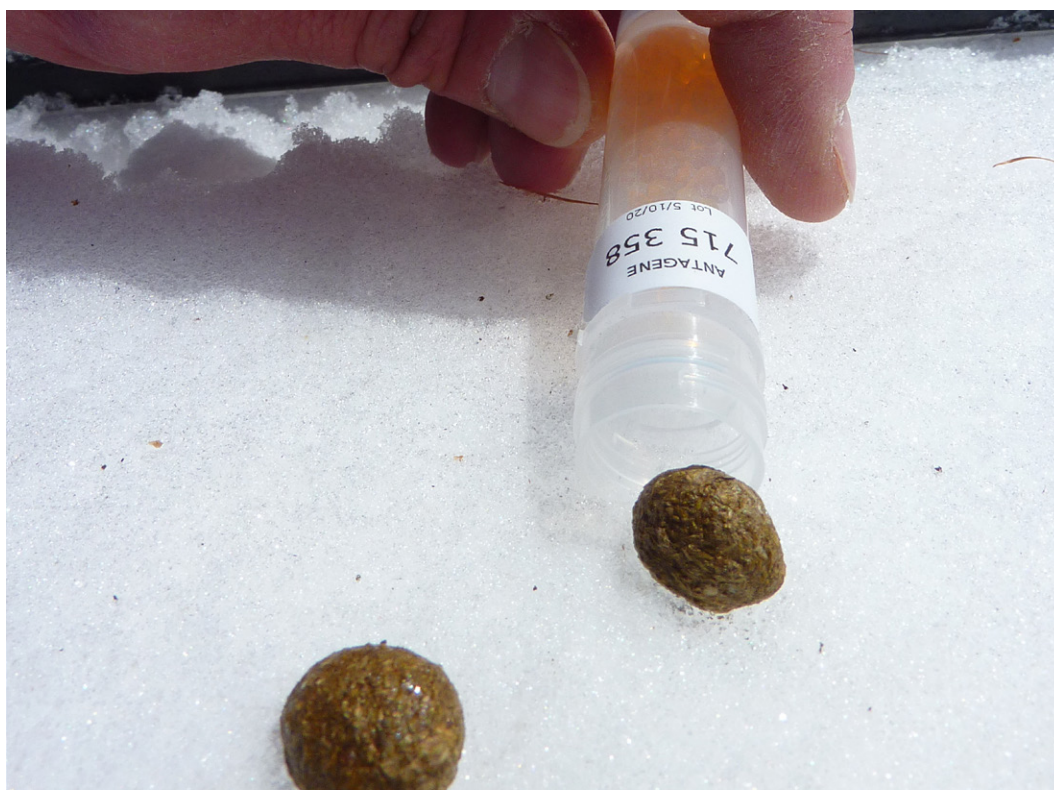
Le coût du génotypage en laboratoire (environ 71€/échantillon en 2022) limite le nombre d'échantillons analysables et constitue la principale contrainte. Cependant, cette méthode présente de nombreux avantages pour la CMR :

- les prospections sont réalisées suite à une chute de neige, assurant ainsi l'indépendance entre les sessions de collecte et permettant de dater les fèces ;
- les prospections sont plus efficaces sur la neige (traces de lièvres et fèces faciles à repérer) ;
- le froid conserve l'ADN (plus de 95 % des prélèvements sont exploitables) ;
- la population peut être considérée comme « fermée démographiquement »* car hors période de reproduction ;
- l'investissement sur le terrain reste modeste (quelques jours de prospection par an), surtout en hiver où les agents ont généralement plus de disponibilités que pendant le printemps ou l'été, beaucoup plus denses en termes de missions ;
- le génotypage permet de déterminer si les fèces proviennent d'un Lièvre d'Europe ou d'un Lièvre variable, la détermination n'étant pas possible à l'œil nu via ce type d'échantillon.

Tous les parcours de prospection (définis par les opérateurs, mais globalement semblables d'une session à l'autre) sont enregistrés et chaque point de collecte de fèces est géolocalisé. Les fèces sont conditionnées dans des tubes de silicagel et identifiées avec un numéro unique pour garantir leur traçabilité au laboratoire. Pour optimiser les coûts d'analyse, toutes les crottes ne sont pas ramassées : l'expérience montre qu'avec un espacement d'au moins 100 m entre deux prélèvements, la probabilité de contacter un même individu diminue, tout en conservant une bonne précision quant au nombre d'individus présents. Le nombre d'échantillons collectés sur la zone chaque hiver oscille entre 100 et 130.

Le génotypage est réalisé par le laboratoire ANTAGENE (69, La Tour-de-Salvagny). Pour chaque échantillon d'ADN extrait, douze marqueurs microsatellites sont amplifiés à l'aide d'une PCR multiplex* (Letty *et al.*, 2017). Une fois le sexage et le génotypage réalisés pour chaque échantillon, toutes les empreintes génétiques sont comparées deux à deux pour identifier celles identiques ou suffisamment proches pour pouvoir être associées à un même animal. Une méthode bayésienne (Falush *et al.*, 2003 ; logiciel Structure) est utilisée pour évaluer la probabilité d'assignation des profils génétiques obtenus à chacune des deux espèces (Lièvre variable ou Lièvre d'Europe). Sur la base des nouveaux résultats, une réévaluation des assignations des individus de la base de données est effectuée chaque année, permettant avec une expérience accrue d'identifier des individus nouveaux ou au contraire de regrouper des individus considérés initialement comme différents.

À partir de ces données génétiques, des analyses CMR ont été effectuées chaque année avec les logiciels Mark et Capture jusqu'en 2022. Pour l'analyse des résultats issus des prospections de l'hiver 2022-2023, le logiciel NIMBLE offrant plus de flexibilité a été utilisé (de Valpine *et al.*, 2017).



Collecte de fèces
© C. Coursier / PNE

3.2.3 Résultats et discussion

Estimation des effectifs

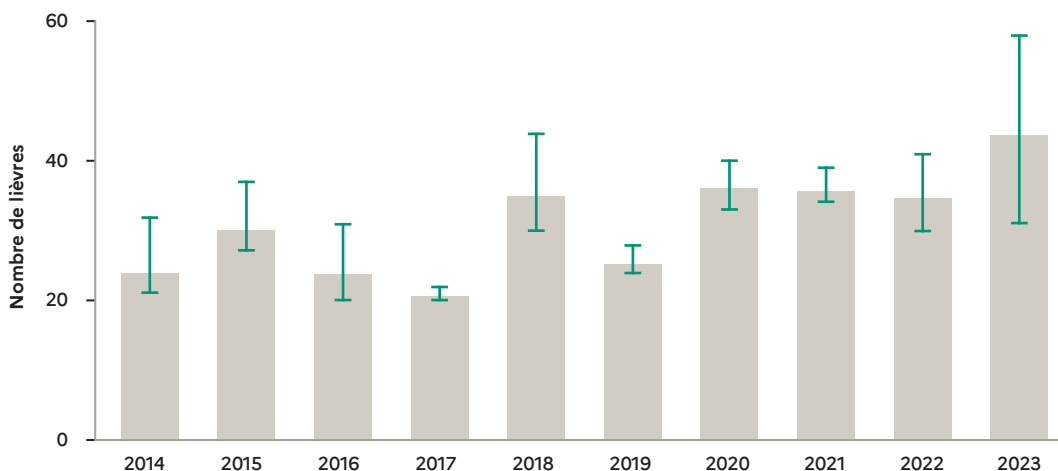
En 2023, une seule journée de prospection sur le terrain a pu être réalisée compte tenu des conditions d'enneigement. 47 échantillons ont été prélevés lors de cette session, soit moins de la moitié de ce qui était collecté les hivers précédents, ce qui limite les possibilités d'analyse cette année. En revanche les 47 prélèvements ont pu être génotypés avec succès, soit un taux de 100 % d'échantillons exploitables. Les analyses ont mis en évidence 23 empreintes génétiques différentes dont 4 de Lièvre d'Europe et 19 de Lièvre variable. Parmi les 19 empreintes de Lièvre variable, on distingue 11 mâles et 8 femelles. Les analyses ont également révélé 8 nouvelles empreintes de Lièvre variable (donc 8 individus non contactés les années précédentes), soit 42 % de renouvellement.

L'étude du jeu de données CMR de Mikéou a montré que les meilleurs modèles sont ceux pour lesquels la probabilité de capture est égale à la probabilité de recapture à chaque session, ce qui est normal pour une méthode non intrusive. Le meilleur modèle est celui pour lequel les probabilités de capture et de recapture sont égales, constantes au cours de l'année, mais variables d'une année sur l'autre, ce qui est également logique puisque, entre les années, on va naturellement observer une modification des conditions d'enneigement et de prospection.

Entre 2014 et 2023, le nombre minimum d'individus identifiés sur le site varie annuellement de 18 à 34 lièvres, et l'effectif moyen estimé varie, lui, de 20 à 43 lièvres environ. Globalement, l'effectif de la population de Mikéou semble en légère croissance (non significative), avec une augmentation notable en 2023, malgré une grande incertitude certainement due à un plus petit échantillon (**Figure 40**). Il faut rappeler que pour un suivi démographique, une dizaine d'années de données reste un intervalle de temps assez court pour détecter des évolutions. Un résultat est cependant remarquable : l'absence de grosses variations interannuelles auxquelles on aurait pu s'attendre avec une espèce considérée comme peu longévive et produisant généralement un nombre assez important de jeunes chaque année.

Figure 40

Résultats du suivi démographique du Lièvre variable sur le site de Mikéou de 2014 à 2023 : effectif estimé annuellement et nombre d'empreintes identifiées (= effectif minimal)



Estimation de la densité

Les densités sont calculées avec la méthode de Johnson (Johnson *et al.*, 2005) en appliquant un tampon spatial autour des parcours de prospections établis selon l'amplitude maximale de déplacement des lièvres. Les valeurs de densité se présentent ainsi sous la forme d'un intervalle entre une estimation minimale et une estimation maximale.

Toujours en ce qui concerne les valeurs de densité obtenues (**Tableau 4**), les résultats sont comparables à la densité estimée par le Parc national de la Vanoise en Savoie, sur le site de la Réserve naturelle nationale de la Grande Sassièr (< 2 individus aux 100 ha) (Schmitd, 2019). Cependant ils sont inférieurs aux chiffres obtenus sur d'autres sites suivis, comme sur la Réserve naturelle nationale du Plan de Tuéda dans le massif de la Vanoise (environ 3,5 individus aux 100 ha). Dans le Parc national suisse, Rehnus & Bollemann (2016) présentent des résultats de l'ordre de quatre animaux aux 100 ha avec un échantillonnage systématique et sur un site non aménagé. Cependant, il s'avère que la comparaison des résultats obtenus entre différents sites d'étude peut être délicate, car les estimations varient en fonction des méthodes d'analyses employées.

Tableau 4

Densités de Lièvre variable (estimation minimale et maximale, en fonction du tampon de prospection considéré), sur le site de Mikéou de 2014 à 2022 (non calculé en 2023)

	Densités en animal par 100 ha		Effectif	Surfaces maximales et minimales (ha)	
	min	max			
2014	1.1	1.6	21.5	2040	1340
2015	1.3	2.1	26.8	2010	1290
2016	1.0	1.5	19.6	1990	1280
2017	1.0	1.5	19.4	1910	1280
2018	1.5	2.3	29.6	1990	1300
2019	1.2	1.9	24.0	2010	1240
2020	1.6	2.7	33.1	2020	1220
2021	1.7	2.7	35.2	2090	1320
2022	1.6	2.6	32.1	1950	1230

© M. Bouche / PNE

Estimation des taux de survie, de recrutement et de sex-ratio

Depuis 2014, 1 009 fèces de lièvres variables ont été analysées, et 144 lièvres variables différents ont été identifiés sur le site (58 femelles, 75 mâles et 11 de sexe inconnu). Fait intéressant, un individu a été contacté durant huit années consécutives, ce qui constitue à ce jour la longévité maximale observée. Sur cette période, la durée de vie moyenne estimée est de 1,5 an.

L'analyse des données permet également de calculer différents paramètres démographiques de la population :

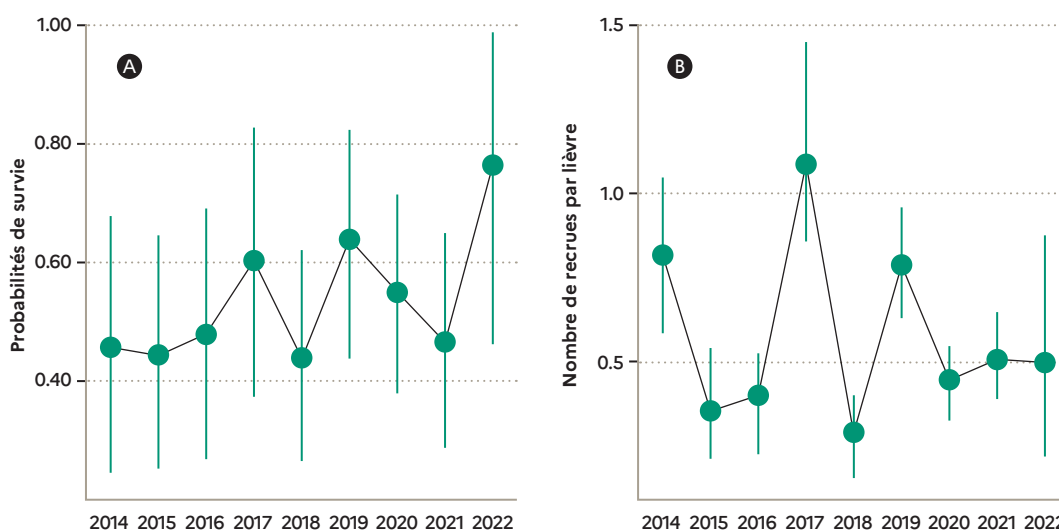
- entre 2014 et 2022, le taux de survie moyen estimé par CMR est de 0,50 (IC 95 % : 0,43-0,57), ce qui signifie que, d'une année sur l'autre, un individu a en moyenne 50 % de chance de survie. Ce chiffre est conforme à ce qui est observé en Écosse (Flux, 1970 ; Hewson, 1976) ou en Scandinavie (Marcström *et al.*, 1989 ; Dahl, 2005) ;

- la séniorité (probabilité pour un individu d'être déjà présent l'année précédente) est de 0,48 en moyenne, ce qui est comparable au taux de survie.

On observe que la disparition et le recrutement de nouveaux individus dans la population semblent ici s'équilibrer (**Figure 41**), ce qui indique une certaine stabilité de la population. Ceci étant, cette espèce n'étant pas chassée depuis de nombreuses années, il est possible qu'une éventuelle reprise des prélèvements cynégétiques, même modestes, remette en cause cet équilibre précaire.

Figure 41

Évolution du **A** taux de survie **B** taux de recrutement de la population de Lièvre variable de Mikéou entre 2014 et 2022



Sources : P. Dupont

On constate que le taux de survie entre 2022 et 2023 est plus élevé que les années précédentes. Cela pourrait expliquer la taille de la population plus élevée en 2023 (plus de 43 individus estimés), alors que le taux de recrutement reste stable. En d'autres termes, les lièvres ont survécu en plus grand nombre depuis 2022 ; à ceux-ci s'ajoutent les jeunes issus de la reproduction comme chaque année. Cependant ces résultats sont à considérer avec précaution, car l'unique session de collecte entraîne une taille d'échantillon plus faible en 2023, donc une plus grande incertitude associée à l'estimation de 2023.

En 2023, sur les lièvres variables pour lesquels la détermination du sexe a été possible, 8 sont des femelles et 11 des mâles. Sur l'ensemble des lièvres variables sexés depuis 2014, 58 sont des femelles et 75 des mâles. Le modèle de CMR estime la proportion de mâles dans la population à 0,56 (IC 95 % : 0,48-0,65). Ce sex-ratio est légèrement biaisé vers les mâles mais l'intervalle de confiance comprend toujours la valeur de 0,5, ce qui indique que le sex-ratio n'est pas significativement déséquilibré. Enfin, contrairement à ce qui a pu être observé en Suisse (Schenker *et al.*, 2020), il n'y a pas de différence de survie entre les mâles (0,45 ; IC 95 % : 0,32-0,57) et les femelles (0,44 ; IC 95 % : 0,31-0,58).

Des risques d'hybridation et de dérangement chez le Lièvre variable ?

L'analyse génétique a également porté sur la distinction entre Lièvre variable et Lièvre d'Europe, permettant de confirmer le caractère sympatrique* des populations sur ce site. La zone de cooccurrence des deux espèces est cependant limitée aux plus basses altitudes (entre 1 500 et 1 800 m environ) et varie en fonction des années. Les hauteurs de neige importantes semblent limiter la présence du Lièvre d'Europe en altitude. Assez logiquement, les densités relatives des deux espèces sont nettement en faveur du Lièvre variable sur la zone d'étude. De manière très marginale, l'étude a permis de détecter, au cœur de l'hiver, des lièvres d'Europe plus haut en altitude : un individu cantonné en janvier et février 2016 entre 2 000 et 2 400 m, un autre individu à 2 500 m en janvier 2023.

Dans cette population, les cas d'hybridation semblent encore exceptionnels. Durant les dix années de suivi un seul hybride de première génération (*Lepus timidus* x *Lepus europaeus*) a été découvert, sur les 212 lièvres génotypés. Il a été localisé à deux reprises en 2017. Au vu de la méthode d'analyse génétique, les hybrides de deuxième ou troisième génération (présentant moins de différences avec l'une ou l'autre des espèces), ne peuvent pas être identifiés. Ainsi, au-delà de la compétition spatiale, le risque d'introgression génétique* par le Lièvre d'Europe existe bien pour cette population, mais reste encore limité et peu observable jusqu'ici. Ceci étant, si les forts cumuls de neige constituent encore un facteur limitant pour le Lièvre d'Europe, la zone de contact entre les deux espèces risque de s'élargir à l'avenir au vu des projections climatiques. Ainsi les cas d'hybridation seront probablement moins rares et pourraient constituer une menace supplémentaire pour des populations de Lièvre variable déjà fragiles localement.

Autre enjeu actuellement considéré de près par les gestionnaires d'espaces naturels, l'artificialisation des espaces naturels et la fréquentation humaine croissante en altitude représentent aussi un risque potentiel pour les populations de Lièvre variable, bien que cela soit difficile à caractériser et à quantifier (**Encadré 6**).

Un autre enseignement de l'étude : la manière dont les lièvres variables utilisent leur territoire.

La géolocalisation des prélèvements a permis d'apporter un certain nombre de connaissances sur le comportement spatial des lièvres variables en hiver. Ainsi, les observations révèlent que, sur le site considéré, l'espèce / l'individu :

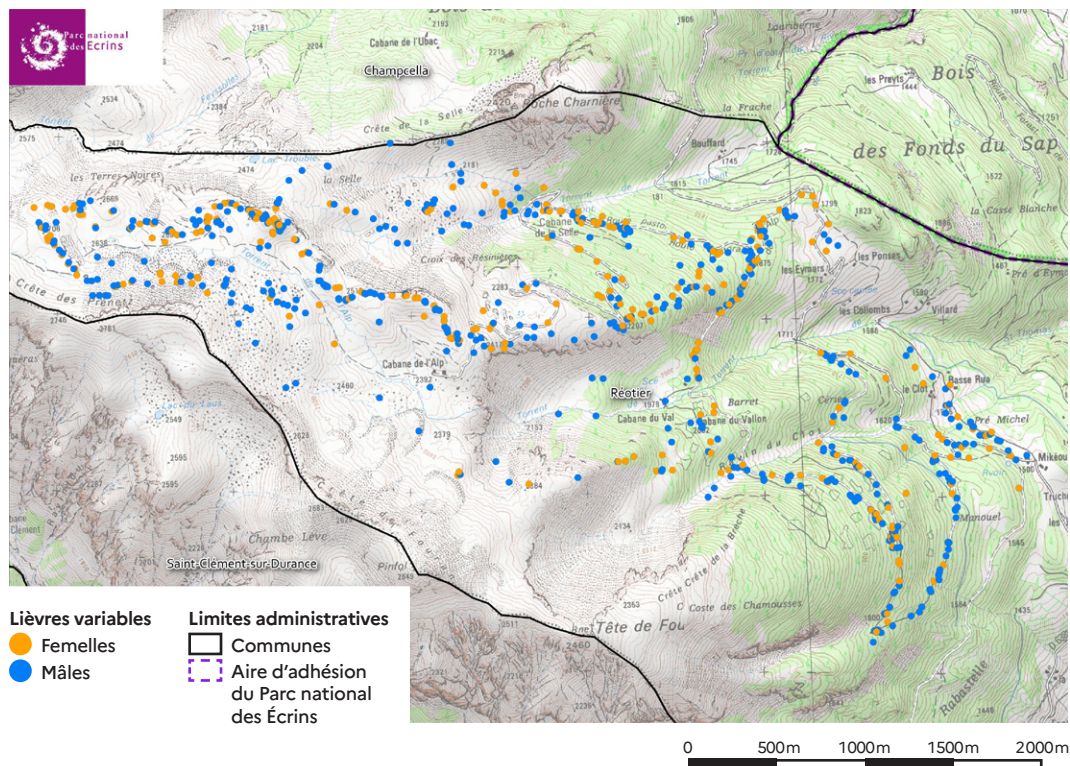
- est non territoriale en hiver ;
- ne présente pas de ségrégation spatiale en fonction du sexe (**Figure 42**) ;
- est relativement ubiquiste et semble sélectionner son habitat en fonction des accès à la ressource alimentaire et aux abris potentiels ;
- est fidèle au domaine hivernal d'une année sur l'autre ;
- utilise un domaine vital hivernal variant de 50 à 200 ha.

Il est à noter cependant que ces informations sur l'utilisation de l'espace ne reposent que sur quelques localisations pour chaque individu, ne permettant pas des analyses poussées, et ne renseignent que sur les mois d'hiver.

Figure 42

Répartition des géotypes de lièvres variables en fonction du sexe

Données de 2013 à 2022 sur le site de Mikéou



© Y. Bunz / PNE ; IGN.

3.2.4 Conclusion et perspectives

Globalement, si la méthode décrite ici permet de suivre la tendance générale de la population, elle présente néanmoins certaines limites. Les taux de survie estimés sont des taux de survie dits « apparents », c'est-à-dire qu'ils confondent mortalité et émigration en dehors de la zone d'étude. Une autre limite concerne le calcul de la densité de population, qui nécessite de faire des hypothèses (plus ou moins arbitraires) sur l'aire effective à laquelle se rapporte la taille de population estimée.

Cependant, les données génétiques non-invasives, telles que celles collectées sur le site de Mikéou, se prêtent parfaitement à un autre type d'analyse de capture-recapture relativement récent : les méthodes de capture-recapture spatialisées (SCR*) (Royle & Young, 2008). Cette méthode permet d'estimer directement la distribution spatiale des individus au sein de la population, ainsi que leur utilisation de l'espace, et semble donc être la plus pertinente pour calculer des densités avec ce type de données. Elle permettrait notamment des comparaisons plus objectives entre populations (**Encadré 7**).

Après 10 années de mise en œuvre de cette méthode, il apparaît clairement que la méthode de capture-marquage-recapture (CMR), basée sur l'analyse génétique des fèces, répond parfaitement aux objectifs de suivi d'une population de Lièvre variable au sein d'un site donné. En outre, en plus de l'estimation des paramètres démographiques de la population

– objectif premier du dispositif –, l’analyse des données ainsi récoltées permet d’acquérir d’autres informations précieuses, en particulier en ce qui concerne la cohabitation et le risque d’hybridation avec le Lièvre d’Europe, relativement marginal à ce jour.

Cette étude a également permis d’améliorer la compréhension de l’utilisation du territoire par les lièvres variables et de mieux appréhender le comportement de l’espèce en période hivernale.

Ainsi, si l’intérêt de la CMR génétique n’est plus à prouver pour le suivi démographique des tendances d’une population, cette étude a également été l’occasion d’évaluer l’amélioration apportée par une méthode d’analyse spatialisée : la SCR. En cours de déploiement sur le jeu de données du site de Mikéou, cette méthode apparaît comme une perspective prometteuse pour comprendre de manière plus fine les mécanismes de choix et d’utilisation du territoire par les lièvres variables. Ces nouvelles connaissances pourront servir de guide pour la définition de mesures de gestion permettant, sur des sites avec des activités anthropiques plus importantes que sur celui de Mikéou, de protéger les populations de ce lagomorphe emblématique et garantir leur pérennité.

Encadré 6

Les aménagements des sites ont-ils un impact sur les populations de Lièvre variable ?

Dans le cadre du programme POIA Espèces arctico-alpines, un nouveau site d’étude a été défini dans le domaine skiable de Serre Chevalier (Monêtier-les-Bains [05]). Le même protocole de suivi démographique est mis en œuvre depuis 2020, afin de comparer les résultats entre ce site fortement aménagé, et le site témoin de Mikéou. L’hypothèse étant qu’une population de Lièvre variable se porte mieux dans un espace à la naturalité plus importante, et que des aménagements dédiés au ski alpin ainsi que le dérangement humain engendré (skieurs, dameuses, etc.) ont un impact négatif sur la démographie.

Sur le site du Monêtier, l’effectif estimé en 2021 était de 20,7 individus (IC 95 % : 16-25,4), de 15,9 en 2022 (IC 95 % : 10,9-20,9) et de 21,8 en 2023 (IC 95 % : 16,9-26,7). L’effectif estimé, plus faible en 2022 (différence non significative), est certainement lié à une surface prospectée plus faible également. Sur les trois hivers, les densités estimées sont comprises entre 0,9 et 1,5 animal pour 100 ha.

Ces résultats sont très comparables à ceux obtenus par Schmitd (2019) en Savoie. Ils sont par contre inférieurs aux chiffres obtenus sur des sites non aménagés comme celui de Mikéou dans les Écrins (1,7 à 2,6 individus, sur la même période), de Plan du Lac (2 à 6,5 individus/100 ha) ou de Tuéda (2,6 à 4,8 individus) en Vanoise. Les taux de survie sont comparables à ceux estimés sur le site de Mikéou.

Avec seulement trois hivers de données analysées, aucune conclusion ne peut être établie à ce jour. En outre, le contexte de l’étude peut biaiser les résultats pour un des trois hivers. En effet, alors que la question de départ concernait l’impact du dérangement, la pandémie Covid-19 a entraîné la fermeture du domaine skiable sur la saison 2020-2021, conduisant à des prospections alors que la station n’était pas ouverte. À ce stade, on ne peut que constater que la population du Monêtier-les-Bains présente des densités parmi les plus faibles observées dans les Alpes internes. Il est essentiel de poursuivre ce suivi pour bénéficier d’une série plus longue permettant une véritable comparaison, notamment via la méthode SCR. Les résultats permettront d’établir, si nécessaire, des préconisations en termes de gestion et d’aménagement des milieux.

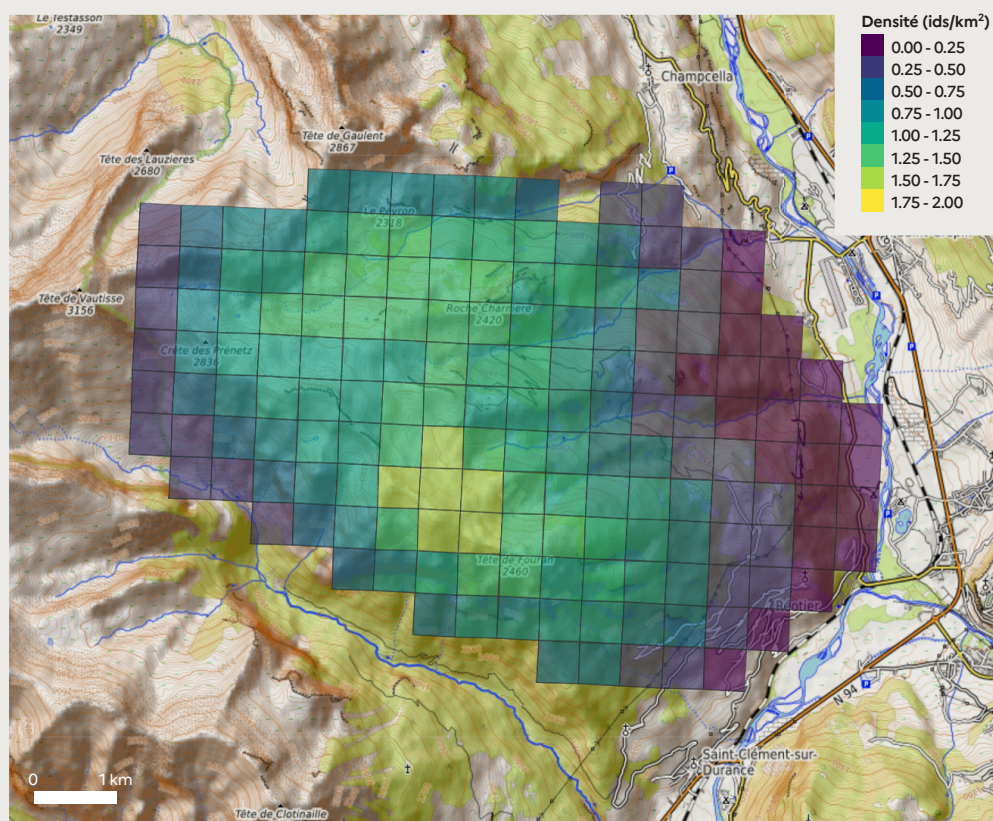
La méthode de capture-recapture spatiale (SCR) en perspective

Une analyse préliminaire du jeu de données de Mikéou a été réalisée fin 2023 à l'aide de modèles de type SCR. Cette méthode d'analyse spatialisée des données de capture-recapture permet d'estimer de manière objective les densités de population car elle ne requiert pas de définir a priori l'amplitude de déplacement des lièvres. La principale différence entre les modèles CMR classiques et SCR réside dans le fait que cette dernière modélise explicitement la répartition des individus dans l'habitat (c'est-à-dire la densité de population), en estimant la position du centre d'activité, ainsi que l'aire utilisée par chaque individu. Ces modèles permettent donc de produire des cartes de densité de population (**Figure 43**) qui offrent une observation plus fine des potentielles variations de densité en fonction de l'habitat. Cette méthode permet également d'estimer les taux de survie et de recrutement (**Figure 44**), l'utilisation de l'espace chaque année, ainsi que les mouvements interannuels des individus au sein de la population.

Figure 43

Densité de population en Lièvre variable sur le site de Mikéou en 2022, estimée par SCR.

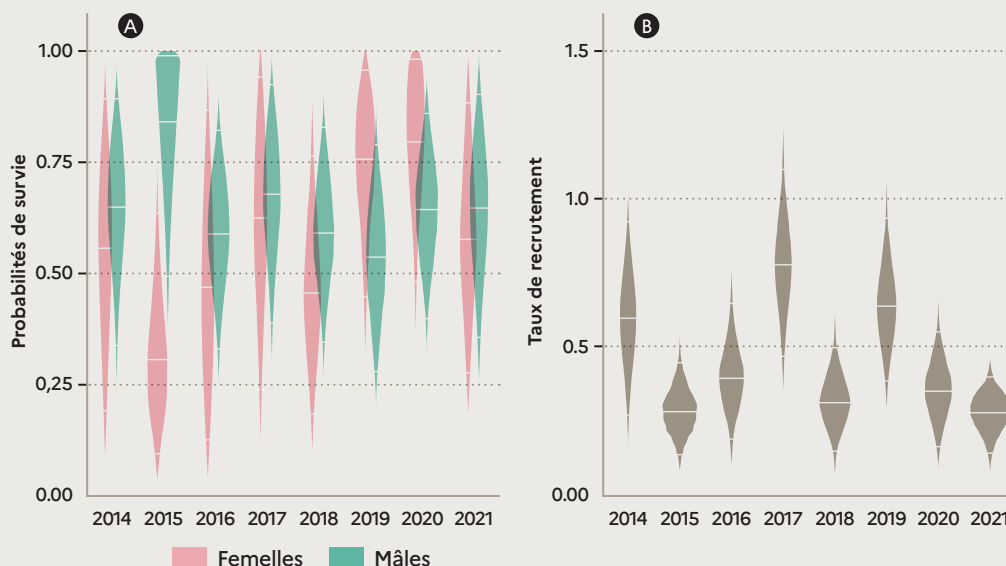
La densité est représentée pour chaque maille de 500 x 500 m et exprimée en nombre d'individus par km².



Sources : P. Dupont

Figure 44

A Probabilités de survie et **B** taux de recrutement dans la population de Lièvre variable de Mikéou entre 2014 et 2022, estimés par le modèle SCR.



© P. Dupont

En résumé

Grâce à cette étude, nous disposons désormais d'**une bonne connaissance des paramètres démographiques de la population de Lièvre variable du site de Mikéou** (commune de Réotier [05]) en hiver est désormais à disposition :

- un effectif qui semble en légère croissance (tendance à ce jour non significative : investigation en cours) ;
- une **densité de lièvres estimée entre 1,6 et 2,6 individus pour 100 ha** (chiffre de 2022), valeur comparable à celles obtenues par le Parc national de la Vanoise en Savoie, sur le site de la Réserve naturelle nationale de la Grande Sassièr (73) par exemple, mais inférieure aux chiffres obtenus sur d'autres sites suivis, comme sur la Réserve naturelle nationale du Plan de Tuéda en Savoie (3.54 / 100 ha ; [2.6-4.8]) ;
- un **taux de survie moyen de 50 %**, cohérent avec les données issues de la bibliographie.

PARTIE

Sensibilisation et communication^{***}



Animation autour du Lagopède alpin au refuge de la Lavey (Saint-Christophe-en-Oisans)
© PNE

Nous proposons ici un retour d'expérience sur les différentes actions de communication, de vulgarisation et de sensibilisation qui ont été menées dans le cadre du projet POIA Espèces arctico-alpines. Volet indispensable des programmes de cette ampleur, la communication peut toutefois se retrouver quelque peu délaissée ou réduite à son strict minimum, pour des raisons multiples : manque de temps ou de compétences, équilibre subtil à trouver entre simplification et contenu scientifique de qualité, etc. La plupart des scientifiques et techniciens ont pourtant conscience de la nécessité des actions de diffusion auprès d'un large public afin de garantir la compréhension des résultats obtenus et leur essaimage.

Convaincus que la vulgarisation scientifique joue un rôle crucial dans la diffusion des connaissances scientifiques, l'éducation du public, le développement d'un esprit critique, l'inspiration et l'engagement, ainsi que dans la promotion des avancées scientifiques et technologiques, nous avons tenté par les différentes approches présentées dans cette restitution de toucher un maximum de publics.

Le projet consacré aux espèces blanches (Lagopède alpin, Lièvre variable) a mis un accent important sur la communication. En effet, ces espèces, bien qu'étant emblématiques de la haute montagne, ne sont pas les plus connues du grand public et pour cause, elles sont particulièrement difficiles à observer. Toutefois, elles font de parfaits ambassadeurs pour évoquer les changements d'usages et surtout le changement climatique beaucoup plus marqué en montagne et face auquel ces relictés glaciaires sont en première ligne.

4.1 Comprendre pour protéger

La mise en place de zones de quiétude dans trois espaces protégés (cf. 2.5) s'est accompagnée d'un important travail de communication et de sensibilisation auprès de différents publics. En effet, comme toute action de protection de la biodiversité, celle-ci ne peut être efficace que si elle est expliquée, appropriée et comprise par les usagers des sites où ces mesures sont déployées. C'est le gage de la réussite du respect des dispositifs de protection, en particulier ceux basés sur la concertation, nécessitant compréhension des enjeux et acceptation locale.

Des zones de mise en défens de ce type avaient déjà été conçues pour la protection des secteurs d'hivernage du Tétralyre avec un grand succès. La première zone de quiétude « contractuelle » créée pour le Tétralyre en hiver a été mise en place dans le bois de Ségure à Ristolas (massif du Queyras) en 2012, grâce à une importante concertation menée par l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS), alors gestionnaire de la réserve de chasse et de faune sauvage communale. Par la suite, ce genre de dispositif a été déployé à travers toutes les Alpes, à l'initiative de nombreux acteurs et dans des secteurs variés.

Pour le Lagopède alpin, l'idée est donc venue de réaliser le même type de protection, basée sur une matérialisation légère d'une zone mise en défens, pour sa période de reproduction en été. Ce dispositif a été testé en 2020 par le Parc national du Mercantour, à proximité du col de la Cayolle (photo page 76), afin de limiter l'impact de la fréquentation par les randonneurs sur le lagopède en période de reproduction. Au vu des résultats très positifs (randonneurs contenus en dehors des zones les plus favorables à la reproduction du lagopède), cette expérimentation a ensuite été reproduite sur d'autres secteurs et par d'autres gestionnaires d'espaces naturels.

Les trois sites choisis pour mettre en place ces zones de quiétude – col de la Cayolle (PNM), col Agnel (Parc naturel régional du Queyras) et col du Galibier (Parc national des Écrins) – présentent les mêmes caractéristiques : secteurs d'altitude (2 326 m d'altitude pour la Cayolle, 2 744 m

* MARIE CANUT (PNM), ANNE DELESTRADE (CREA MONT-BLANC), ANNE GOUSSOT (PNRQ)

pour Agnel et 2 642 m pour le Galibier) traversés par des routes goudronnées, portant en plus la notoriété des « grands cols » de montagne. Le public rencontré sur ces sites d'altitude facilement accessibles est bien différent de celui fréquentant les secteurs d'altitude identique mais éloignés des axes routiers et accessibles après plusieurs heures de marche. Cette facilité d'accès accentue la fréquentation en haute montagne. Il apparaît donc primordial d'accompagner ces dispositifs de protection à la fois d'une concertation locale pour leur mise en place et d'une information et sensibilisation pendant la période de protection effective des zones.

4.1.1 Une appropriation locale au travers de la concertation, gage de la réussite du dispositif

Chacun des dispositifs de quiétude mis en place dans le cadre du projet pour la protection du Lagopède alpin en période de reproduction a été précédé d'une phase de concertation avec les acteurs locaux. Ceux-ci comprennent les élus, les représentants des chasseurs (sociétés de chasse), les acteurs du tourisme (offices de tourisme) et les autres usagers du site comme les accompagnateurs en montagne, les bergers ou les groupements pastoraux. L'ensemble de ces acteurs ont été associés à la concertation.

Au col Agnel, une visite de terrain organisée entre la maire de la commune, le Parc naturel régional du Queyras et l'OFB a permis de se rendre compte ensemble et de manière concrète à la fois des raisons qui ont mené à l'idée de ce dispositif, et des modalités de mise en œuvre d'un tel projet de protection sur le terrain. Ce faisant, les limites de la zone ont été affinées collectivement pour répondre aux attentes de chacun. Par exemple, il a été décidé que la zone de quiétude ne devait pas gêner la pratique de la randonnée : aucun sentier n'est coupé par la mise en défens. Cela permet le maintien des itinéraires de randonnée existants tout en préservant la zone la plus favorable à la reproduction du lagopède d'après les données de l'OFB (secteur avec des nichées connues).

La zone du col de la Cayolle est pâturée par un troupeau ovin et est fréquentée par les promeneurs. L'idée de cette zone de quiétude s'est construite en concertation avec l'éleveuse-bergère locale. Les brebis de celle-ci, grâce à la contractualisation d'une mesure agro-environnementale et climatique (MAEc) de report de pâturage sur le secteur le plus favorable à la reproduction du lagopède, ne fréquentaient pas la zone avant le 15 août. Cependant sur cette même période sensible, l'éleveuse-bergère y observait les randonneurs, divaguant largement autour du sentier mal délimité sur cette zone. La mise en défens est apparue comme l'outil adapté pour garantir la quiétude de la reproduction.

Pour chaque projet de zone de quiétude validé par les différents acteurs, un important travail de communication a ensuite été mené localement pour informer les usagers locaux des secteurs concernés via différents moyens de communication : réseaux sociaux, communiqués de presse, capsule vidéo, soirées-conférences à destination du grand public.

Enfin, concernant les dates de mise en défens, elles sont en principe du 15 juin au 15 août, période de couvain, éclosion et élevage des jeunes. Cependant, en fonction des conditions d'enneigement et des données sur la reproduction en cours sur les sites, elles ont pu être modifiées, toujours après concertation locale. Par exemple, au col Agnel en 2023, il restait encore beaucoup de neige sur le secteur lors de la pose de la mise en défens à la mi-juin. La question s'est posée d'un retard de ponte du fait de ces conditions d'enneigement important en cette période d'incubation. Une donnée de nichée observée courant août a conduit à proposer de reporter le retrait des clôtures à la fin août, ce qui a reçu un avis favorable de la commune.

4.1.2 Sur le terrain, la nécessité d'informer et de sensibiliser les visiteurs

Une fois le dispositif de quiétude effectivement mis en place, il est indispensable que le public fréquentant les secteurs concernés se rende compte facilement de la mise en défens et de ses raisons. Le matériel choisi pour la matérialisation des zones est bien visible tout en restant intégré au paysage : il s'agit de piquets hauts et fils discrets sur lesquels sont régulièrement positionnés des fanions de couleurs vives symbolisant les raisons de la protection (lagopède en vol, poule et poussins). Sont également apposés sur site des panneaux ou plaques d'information plus complètes (carte de la zone, explication courte des raisons de la protection temporaire).

Outre ces outils d'information apposés sur place, des relais d'information et de sensibilisation ont été mobilisés : gardes-moniteurs des parcs nationaux, éco-gardes du PNRQ, gardiens de refuge, accompagnateurs en montagne, points d'informations touristiques locaux. Tous ces interlocuteurs permettent de fournir une information plus complète et de sensibiliser le grand public aux raisons de la mise en place des dispositifs de protection, à la fragilité de l'espèce et plus globalement à la vulnérabilité des milieux d'altitude, notamment vis-à-vis des activités humaines.

Après une première expérimentation réussie dans le Mercantour, les zones de quiétude pour le lagopède en période de reproduction, ont été pérennisées et déployées dans le Queyras et les Écrins. Dans les trois cas, ces dispositifs sont un succès. Ils remplissent leur rôle de protection, avec la présence de nichées de lagopède observées au sein des zones de quiétude du col de la Cayolle et du col Agnel. Ils sont bien perçus et bien acceptés par le grand public : peu de pénétrations sont constatées sur le terrain et les retours du grand public auprès des différents agents des parcs sont très positifs. L'action en faveur de la protection d'une espèce fragilisée est très bien reçue, certaines personnes témoignant même d'une certaine fierté à y contribuer.



Panneau d'information associé à la zone de quiétude Lago'Quiet déployée au col de la Cayolle dans le PNM
© P. Bouvet ; PNM

4.2 Rendre visible l'invisible

En complément des partenaires identifiés du projet POIA, de nombreux acteurs ont contribué à améliorer la connaissance sur les espèces arctico-alpines. Des acteurs professionnels ont été associés, mais aussi des bénévoles, dans une démarche de science participative.

4.2.1 Mobiliser des bénévoles pour collecter des données

Du côté des prescripteurs, la démarche est tout à la fois de multiplier les données à travers des protocoles simples assurant leur fiabilité, de rapprocher les citoyens de la démarche scientifique de manière très pratique, et autant que possible, d'élargir le regard des participants sur la nature qui les entoure. Du côté des participants (les bénévoles), une enquête réalisée par le Centre de recherches sur les écosystèmes d'altitude (CREA) Mont-Blanc fait ressortir leurs principales motivations : collaborer à un projet plus grand que soi (la science par exemple), être connecté à d'autres (la communauté bénévole, les chercheurs...), apprendre (des connaissances, des compétences d'identification, d'observation), et enfin, se révélant au fil des séances sur le terrain, l'envie de s'immerger dans un autre monde (la nature, la montagne vécue autrement).

Deux manières de contribuer aux études ont été proposées :

- sur le terrain, pour la collecte d'échantillons sur des itinéraires prédéfinis (crottes de lièvres – 2.2), lors d'observations opportunistes (crottes et plumes de lagopèdes – 2.1), la gestion d'équipement (enregistreurs bioacoustiques – 3.1), la réalisation de relevés botaniques pour la caractérisation des habitats du Lièvre variable (2.3). Cette communauté d'une vingtaine de bénévoles⁸ était constituée de pratiquants de la montagne fréquentant régulièrement les secteurs concernés. Sur le secteur Mont-Blanc, ils ont été formés directement par les scientifiques lors de réunions d'échanges en salle et/ou sur le terrain, puis envoyés en autonomie sur le terrain ou accompagnés selon les protocoles, munis de fiches protocoles, de tubes d'échantillonnage et d'un GPS. Un groupe de discussion sur téléphone permettait aux scientifiques de les (re)mobiliser et d'inciter à sortir lorsque les conditions étaient jugées favorables. Pour les participants, ce groupe était la clé pour maintenir un contact avec les chercheurs, partager leur vécu, questions, anecdotes, photos, etc. Soulignons l'importance d'une animation territoriale forte pour mobiliser et entretenir ce réseau de bénévoles opérationnels et enthousiastes. Ceci requiert des scientifiques motivés par le contact avec ces participants bénévoles, une compétence en animation de communautés, avec parfois l'appui de stagiaires qui découvrent par la même occasion la science participative. Cette implication se trouve récompensée bien sûr par des données, mais aussi par un intérêt grandissant des participants pour l'observation et les espèces étudiées, par une fidélité aux programmes de sciences participatives, et par une autonomisation progressive de la communauté, les plus anciens ou expérimentés répondants aux questions des nouveaux et les accompagnant sur le terrain ;
- depuis chez eux et derrière leur écran, les bénévoles, beaucoup plus nombreux et venant du monde entier, ont été mobilisés, pour identifier les animaux présents sur les images issues des pièges photos du Mont-Blanc (cf. 2.3). Le projet a ainsi permis de développer la plateforme de sciences participatives Wild Mont-Blanc⁹. L'ensemble des identifications issues des contributions bénévoles a également fait l'objet d'une restitution aux participants, sous forme d'un article de blog¹⁰.

8. Voir : « Lagopèdes alpins, lièvres variables et changement climatique : les bénévoles entrent dans l'équation ! », CREA Mont-Blanc : blog.creamontblanc.org/?p=3253.

9. zooniverse.org/projects/fr/crea-mont-blanc/wild-mont-blanc.

10. Cf. « Intelligence artificielle et grand public mieux associés pour identifier la faune », CREA Mont-Blanc : blog.creamontblanc.org/?p=3705.

4.2.2 Former les acteurs socio-professionnels pour en faire des relais d'information

Du côté du PNM, le choix a été fait de former des personnes relais pour mieux faire connaître ces espèces et les études menées dans le cadre du programme. Les refuges de haute montagne ont constitué une cible particulière des actions de sensibilisation du projet, dans la mesure où ils sont des lieux privilégiés pour la sensibilisation des randonneurs et des usagers aux bonnes pratiques vis-à-vis du dérangement des espèces sensibles. Les gardiens de refuge ont généralement une connaissance pointue de leur environnement et de son évolution, situés le plus souvent à des altitudes similaires à celles des espèces arctico-alpines. Ils les côtoient, les connaissent parfois très bien, et ils ont manifesté un intérêt fort pour ces espèces. Ils peuvent ainsi jouer un rôle important dans l'observation *in situ* mais aussi en tant que vecteurs de sensibilisation.

Les accompagnateurs en montagne sont aussi d'excellents relais d'information auprès du grand public. Ils sont en capacité de fournir des informations scientifiques et pédagogiques à leurs clients au cours de sorties *in situ*.

Des temps de formations destinés aux accompagnateurs en montagne et aux gardiens de refuge ont été organisés, avec un triple objectif :

- générer une collecte de données d'observation et de témoignages historiques auprès des accompagnateurs et des gardiens ;
- sensibiliser ces acteurs sur les secteurs et les périodes clés (pour la reproduction en particulier) et si besoin les inciter à adapter leur pratique ;
- relayer les connaissances disponibles auprès de leurs clients randonneurs à la fois sur l'écologie de ces espèces mais aussi sur leur vulnérabilité et les bons gestes à adopter.

Suite à cette formation, certains accompagnateurs se sont vus confier l'organisation de soirées d'animation en refuge auprès des randonneurs. Le parc national a fourni divers supports de présentation ainsi que des ressources documentaires leur permettant d'en apprendre plus sur ces espèces et de pouvoir répondre aux questions du grand public.

Cette action a reçu un accueil très positif à la fois des accompagnateurs qui ont pu développer leurs connaissances, mais aussi du grand public présent aux différentes soirées d'animation. Le bilan étant largement positif, cette démarche a été répétée sur d'autres programmes et thématiques.



Animation au refuge de Vallonpierre, PNE
© L. Balaguer / PNE

4.3 Rendre la science digeste

Les espèces arctico-alpines sont à même de générer un intérêt et une émotion. Elles sont de parfaites ambassadrices pour sensibiliser à la haute montagne en général. Nous nous sommes appuyés sur cet aspect emblématique afin de mettre en lumière les enjeux de conservation de ces espèces qui subissent très fortement les effets des changements globaux. Différents publics aux profils très divers, ont ainsi été ciblés : le grand public dont les usagers de la montagne, les professionnels de la montagne et les gestionnaires du territoire. Deux approches ont été adoptées : la conception et la diffusion d'outils « passifs » communs à tous les territoires et l'échange direct avec les parties prenantes, adapté à chaque configuration territoriale.

4.3.1 Conception d'outils partagés entre territoires

Les partenaires ont conçu différents supports de sensibilisation, afin de toucher un public très large allant des visiteurs et randonneurs, aux socio-professionnels, opérateurs touristiques, décideurs territoriaux et le grand public éloigné de la montagne. Ces supports permettent de poursuivre la sensibilisation au-delà du projet.

Réalisation d'un livret de vulgarisation

L'idée a consisté à rassembler, dans un document unique et de vulgarisation, l'essentiel des résultats obtenus grâce aux actions menées dans le cadre du projet POIA Espèces arctico-alpines (**Figure 45**). L'objectif de ce livret, *Sur les traces du Lagopède alpin et du Lièvre variable*, consiste à fournir une information complète, scientifiquement robuste, mais explicite pour le plus grand nombre. Il aborde la biologie et l'écologie des deux espèces cibles, qui restent aujourd'hui mal connues, ainsi que la démarche scientifique et les protocoles mis en œuvre pour les étudier (pour en savoir plus, consulter la rubrique « Aller plus loin »). Ce livret est disponible dans les points d'accueil du public (offices du tourisme, maisons de Parc, etc.) en vallée ainsi que dans les refuges de montagne ou certains hébergements qui en font la demande. Il est également distribué lors de rencontres avec les élus et techniciens des collectivités territoriales, ou en soutien des formations délivrées aux guides-accompagnateurs, animateurs nature ainsi qu'aux agents des espaces protégés et bénévoles qui y perçoivent l'importance de leur contribution.

Figure 45

Sur les traces du Lagopède alpin et du Lièvre variable, livret de vulgarisation



© CREA Mont-Blanc Éditions, 2023

Production d'un film d'animation

Un outil déjà expérimenté sur des projets précédents a été à nouveau mobilisé : il s'agit de la création d'un film d'animation, en motion design, d'une durée de quatre minutes résumant la biologie du Lièvre variable et du Lagopède alpin, les principales études menées dans le cadre du projet et les menaces qui pèsent sur ces deux espèces. Le parti pris de ce film est volontairement décalé et humoristique dans une idée de rendre la science plus ludique et de toucher un large public. Cet outil est une très bonne entrée en matière lors de conférences ou d'animations grand public. Il ne laisse personne indifférent et suscite toujours beaucoup de questions. Il est disponible en ligne et peut largement être utilisé au-delà du projet. Il comptabilise plus de 4 500 vues.



Photogramme du film d'animation *Le Lièvre variable et le Lagopède alpin*, diffusé sur YouTube.
© Rektangle Production ; PNM

Conception d'une exposition itinérante

Cette exposition intitulée *Sur les traces des espèces blanches* a été déclinée en deux formats. Une version synthétique (deux panneaux) a été conçue à destination des refuges pour tenir compte des contraintes d'espace. Une version exhaustive (cf. « Aller plus loin ») en neuf panneaux est destinée à des espaces d'exposition permanents tels que les maisons d'accueil d'espaces protégés, les offices de tourisme ou tout espace accueillant du public (**Figure 46**).

À travers la simplicité du propos, l'accessibilité graphique, et un ton humoristique faisant écho au petit film d'animation, cette exposition cherche à faire connaître les espèces arctico-alpines, à sensibiliser à leur devenir dans un contexte de changement climatique et à prévenir les effets dommageables de certaines activités humaines sur leur conservation, en particulier le dérangement humain lié à la pratique de la randonnée hors sentier balisé.

Elle a été exposée à travers les Alpes : dans le cadre du Festival de l'Image du Dévoluy, à l'office du tourisme de la Jolie du Loup et de Superdévoluy, aux maisons des Parcs nationaux du Mercantour et Écrins, dans des refuges dans le Parc national des Écrins, au Chalet de la Réserve Naturelle de Passy en Haute-Savoie.

Exemple d'un des neuf panneaux de l'exposition *Sur les traces des espèces blanches*

Sources : CREA Mont-Blanc

4.3.2 Valorisation des études auprès de différents publics

À partir des outils produits et de rencontres « humaines », les partenaires du projet ont disséminé les méthodes et résultats des études menées sur chaque territoire.

Diffusion auprès du grand public dont les usagers de la montagne

L'objectif était en premier lieu de susciter l'émerveillement pour la haute montagne, en particulier pour les espèces arctico-alpines que peu de personnes rencontrent. Plusieurs formats ont été mobilisés : des temps de conférences et d'échanges, des articles dans les médias, l'animation d'un blog par le CREA Mont-Blanc avec divers articles écrits sur le sujet et diffusés sur les réseaux sociaux.

Diffusion auprès des socio-professionnels de la montagne

Ce public essentiellement composé de guides, accompagnateurs en montagne, gardiens de refuge, animateurs nature ou territoriaux, était ciblé en tant que relais d'information afin de démultiplier ce message auprès de leur clientèle : soirées-conférences, sortie terrain, site web (voir par exemple la page dédiée au Lièvre variable sur le site du Centre de recherche).

Échanges avec les gestionnaires territoriaux et d'espaces naturels

L'objectif était ici de parler des résultats mais aussi des méthodes de suivi pour mieux comprendre la dynamique actuelle de ces espèces et informer des actions de gestion.

Les partenaires du projet étaient très divers, certains eux-mêmes gestionnaires, d'autres plutôt scientifiques. L'approche de la restitution territoriale a par conséquent été très diverse. Pour exemple, dans le Mont-Blanc, une réunion d'échange sur les résultats du projet a rassemblé Asters, la LPO, la Fédération des chasseurs, le département et les communautés de communes concernées par l'étude. Le PNE est intervenu lors des journées techniques des réserves naturelles nationales de la région Auvergne-Rhône-Alpes pour présenter le projet et ses résultats.

Enfin ce programme a fait l'objet d'un séminaire de clôture, qui a regroupé une centaine de participants venus d'horizons variés : collectivités, associations, partenaires institutionnels, scientifiques, bénévoles, etc. Il a été l'occasion de faire le bilan de l'ensemble des actions et études menées sur les trois années du projet, et bien entendu de les restituer aux acteurs et aux structures qui n'étaient pas bénéficiaires des financements mais qui en ont suivi les avancées, voire ont participé à certains volets.

4.4 Pour conclure

Nous soulignons que le volet communication et sensibilisation a été conséquent au cours de ce projet et que de nombreuses actions ont perduré à l'issue du projet.

Les actions qui ont le mieux fonctionné sont les suivantes : les animations en refuge et le maraudage sur le terrain pour expliquer l'intérêt des zones de quiétude et du respect de leur périmètre. Cela s'explique par le fait que le public rencontré est parfaitement ciblé et surtout présent sur site ou en haute montagne ce qui rend les explications d'autant plus concrètes.

La mobilisation citoyenne a également été plébiscitée, il convient toutefois de noter que ce type de dispositif demande une grande disponibilité et réactivité des agents permanents, mais elle crée une réelle adhésion au sujet et autant d'ambassadeurs qui portent nos messages.

Enfin le film en motion design a été salué par ceux qui ont pu le visionner, malgré tout il est difficile de le diffuser très largement pour toucher un maximum de public. Au regard du coût de ce type d'outil, il faudrait veiller à avoir une meilleure audience à l'avenir.

À l'issue de ce projet, nous sommes convaincus que la vulgarisation scientifique est indispensable. Elle rend la science accessible au grand public, favorisant ainsi la compréhension des enjeux actuels et contribuant à la démocratisation du savoir. De plus, elle lutte contre la désinformation en rendant les faits scientifiques clairs et compréhensibles, sur un sujet aussi concret que l'effet du changement climatique sur des espèces « taillées » pour le froid.

Mot de la fin aux coordinateurs de la recherche

Le programme multipartenaire POIA Espèces arctico-alpines n'aurait pas été possible sans son coordinateur scientifique, Jérôme Mansons, ni sa coordinatrice administrative, Chantal Toso. Qu'ils soient ici vivement remerciés pour leur engagement au long de ces différents projets, pour leur efficacité et leur enthousiasme. Place leur est cédée en un mot chaleureux, témoignage vivant de leur investissement et de leur conviction, plein d'espoir.

— Jérôme Mansons, chef de projet, Parc national du Mercantour

Les rencontres avec le Lagopède alpin en France sont souvent brèves et entourées de mystère. Cet oiseau menacé fait partie intégrante de l'expérience de la haute montagne. Pour le rencontrer, il faut monter, entreprendre une incursion dans le domaine alpin. C'est le premier oiseau à chanter le matin, il réveille la montagne et annonce le lever du soleil. Dans une ambiance brumeuse, au détour d'un sommet ou d'une croupe, une forme s'envole et disparaît aussitôt en se laissant planer derrière une ligne de crête, après quelques coups d'aile seulement. Il ne nous reste que l'image fugace des ailes blanches et le souvenir d'un cri rauque. Ce sont des moments rares et chargés d'émotion.

Nous étudions cette espèce car elle est une bonne candidate pour examiner les évolutions du milieu alpin dans un contexte de changement global. Son recul, quasi inexorable, nous renseigne sur le recul du froid et sur les changements écologiques qui s'opèrent aux plus hautes altitudes. Étudier une espèce qui représente une relictte glaciaire, c'est donc se mettre en quête d'un fantôme en devenir. C'est rechercher des lambeaux de milieux arctiques qui drapent encore les sommets et les crêtes des Alpes.

Pour contribuer à préserver l'espèce et son biotope, nous travaillons sur deux volets. La mise en place de mesures de gestion pour accroître sa quiétude pendant la période de reproduction. C'est crucial au moment où la demande de nature par le public s'accroît de manière si forte. La montagne symbolise la liberté et l'évasion, mais cette fréquentation en hausse n'est pas sans conséquences pour la faune qui y vit. Nous travaillons en parallèle sur la localisation et la caractérisation des zones froides qui resteront favorables à l'espèce et nous cherchons les endroits où elle pourra se réfugier. Car si nous ne sommes pas en capacité de sauvegarder le Lagopède alpin, nous avons toutefois la responsabilité de lui accorder un retrait qui préserve sa dignité.

— Chantal Toso, chargée de mission administrative et financière, Parc national du Mercantour

Le projet POIA Espèces arctico-alpines m'a permis de connaître deux espèces rarissimes en Europe occidentale et qui se trouvent sur le massif des Alpes : le Lagopède alpin et le Lièvre variable. Dites relicttes glaciaires, ces deux espèces se réfugient de plus en plus en altitude à cause du réchauffement climatique. Rejoindre le partenariat français de ce projet en cours de route pour aider à sa gestion a été une vraie prise de conscience sur les enjeux des changements climatiques et de la fréquentation en montagne. Cela vaut aussi pour d'autres espèces endémiques des Alpes. Je suis convaincue que ce projet, avec toutes les données recensées, contribuera non seulement à la mise en place d'actions pour aider à la préservation du Lagopède alpin et du Lièvre variable, mais que les solutions envisagées pourront aussi se reproduire, avec des adaptations bien sûr, à d'autres espèces.

Si du côté du changement climatique la marge de manœuvre pour mettre en place des actions est plus limitée et découle d'une synergie d'actions plus globales et mises en place à différents niveaux socio-politiques, ce que les partenaires ont fait pendant le projet et poursuivront continuer à faire, avec des évolutions si nécessaire, c'est d'agir sur la fréquentation et la perturbation des activités humaines sur ces espèces. Par exemple, en sensibilisant les skieurs ou les randonneurs ainsi que les socio-professionnels autour des aires de reproduction de ces espèces et sur les bons comportements à adopter pour ne pas les déranger.

Je me rappelle la première fois que j'ai vu des traces du Lièvre variable lors d'une sortie en raquettes à Auron. N'ayant jamais vu des traces auparavant, cela a été surprenant et grâce au travail effectué avec le projet, j'ai eu pleine conscience de ce que j'étais en train de regarder. Sur le plan personnel, grâce à ce projet, je peux désormais reconnaître les traces du Lagopède alpin et du Lièvre variable sur la neige et par conséquent adopter les bons gestes ainsi que transmettre ces informations sur le terrain si j'en ai l'occasion.

En conclusion, j'espère que le travail sur ces deux espèces ainsi que sur le changement climatique en montagne continuera pour trouver des solutions et des actions pour protéger l'environnement et les espèces endémiques de nos montagnes qui font face à cette situation toujours plus inquiétante.

RÉFÉRENCES

- Angerbjörn A. & S.C. Schai-Braun 2023. « Mountain Hare *Lepus timidus* Linnaeus, 1758 » in K. Hackländer, FE Zachos dir. *Handbook of the Mammals of Europe*. Springer : 1-29. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65038-8_12-1.
- Aubin T. & N. Mathevon 2020. *Coding Strategies in Vertebrate Acoustic Communication*. Springer.
- Baude M., Duvernoy J., Herry M. & B. Mesqui 2023. *Chiffres clés du climat France, Europe et Monde*. Ministère de la Transition énergétique. <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/chiffres-cles-du-climat-france-europe-et-monde-edition-2023>.
- Bech N., Boissier J., Drovetski S. & C. Novoa 2009. « Population genetic structure of rock ptarmigan in the 'sky islands' of French Pyrenees : implications for conservation », *Animal Conservation* 12 : 138-146. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00233.x>.
- Bech N., Barbu C. M., Quéméré E., Novoa C., Allienne J. F. & J. Boissier 2013. « Pyrenean ptarmigans decline under climatic and human influences through the Holocene », *Heredity* 111 : 402-409. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.62>.
- Bedoya C., Isaza C., Daza J.M. & J.D. Lopez 2017. « Automatic identification of rainfall in acoustic recordings », *Ecological Indicators* 75 : 95-100. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.018>.
- Belleau E. & P. Leonard 1991. « Le parasitisme digestif chez la Perdrix bartavelle (*Alectoris graeca saxatilis*), le Lagopède alpin (*Lagopus mutus*) et le Tétrasyre (*Tetrao tetrix*) dans le département des Hautes-Alpes », *Gibier Faune Sauvage* 8 : 161-173.
- Belleau E. 2007. *Suivi parasitologique de la Gélinotte des bois Bonasa bonasia dans les Alpes françaises*. Actes du colloque du GEEFSM.
- Belleau E. & T. Chambert 2021. *Étude du parasitisme du lagopède alpin dans les alpes françaises*. Rapport d'étude du POIA Espèces arctico-alpines.
- Belleau E. 2023. *Suivi parasitologique du Tétrasyre en domaine skiable*. Rapport d'étude du POIA BIRDSKI.
- Besnard A. & G. Astruc 2014. *Analyses des données d'identifications individuelles de Lièvres variables à partir de prélèvements de fèces dans le Parc national des Écrins*. Rapport du Parc national des Écrins. 15 p.
- Bernard-Laurent A., Brenot J-F., Desmet J-F., Ellison L. et al. 2002. *Le lagopède alpin*. ONCFS / CNERA de la faune de montagne. 32 p.
- Beugin M.-P., Letty J., Kaerle C., Guittou J.-S. et al. 2017. « A single multiplex of twelve microsatellite markers for the simultaneous study of the brown hare (*Lepus europaeus*) and the mountain hare (*Lepus timidus*) », *Ecology and Evolution* 7 : 3931-3939. <https://doi.org/10.1002/ece3.2943>.
- BirdLife International 2016. *Lagopus muta* (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679464A89358137.en>.
- BirdLife International and Handbook of Birds of the World 2006. *Lagopus muta* (spatial data). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2025(2). <https://www.iucnredlist.org>.
- Bisi F., Nodari M., Dos Santos Oliveira N.-M., Ossi F. et al. 2013. « Habitat selection and activity patterns in Alpine mountain hare (*Lepus timidus varronis*) », *Mammalian Biology* 78 : 28-33. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.05.004>.
- Bisi F., Nodari M., Dos Santos Oliveira N.-M., Masseroni E. et al. 2010. « Space use patterns of mountain hare (*Lepus timidus*) on the Alps », *European Journal of Wildlife Research* 57(2) : 305-312. <https://doi.org/10.1007/s10344-010-0429-2>.
- Bisi F., Wauters L.-A., Preatoni D.-G., Martinoli A. 2015. « Interspecific competition mediated by climate change : which interaction between brown and mountain hare in the Alps ? », *Mammalian Biology* 80 : 424-430. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.06.002>.

- **Bison M., Yoccoz N.G., Carlson B.Z., Bayle A & A. Delestrade** 2024. « Camera traps reveal seasonal variation in activity and occupancy of the Alpine mountain hare *Lepus timidus varronis* », *Wildlife Biology*. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01186>.
- **Bongaarts, J.** 2019. « IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services », *Population and Development Review* 45(3) : 680-681. <https://doi.org/10.1111/padr.12283>.
- **Bouche M.** 1988. *Contribution à l'étude éco-éthologique du Lièvre variable dans le massif des Écrins*. Document scientifique du Parc national des Écrins.
- **Caizergues A., Bernard-Laurent A., Brenot J.-F., Ellison L. & J. Y. Rasplus** 2003. « Population genetic structure of rock ptarmigan *Lagopus mutus* in Northern and Western Europe », *Molecular Ecology* 12 : 2267-2274. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01889.x>.
- **Caizergues A., Ellison L., Bernard-Laurent A., Magnani Y. & C. Novoa** 2005. « L'organisation spatiale des populations. L'exemple du Tétrás-lyre et du lagopède alpin », *Faune Sauvage* 265 : 22-32. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage318_2018_Art7.pdf.
- **Canonne C.** 2020. *Impact des changements globaux sur la dynamique de population des galliformes de montagne*. [Thèse de doctorat, Université Paris Sciences et Lettres]. Theses.fr. <https://theses.fr/2020UPSLP035>.
- **Canonne C., Novoa C., Muffat-Joly B., Resseguier J. et al.** 2020. « Life on the edge : Common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin », *Wildlife Biology* 2 : 11. <https://doi.org/10.2981/wlb.00628>.
- **Caravaggi A., Leach K., Santilli F., Rintala J. et al.** 2017. « Niche overlap of mountain hare subspecies and the vulnerability of their ranges to invasion by the European hare ; the (bad) luck of the Irish », *Biological Invasions* 19 : 655-674. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1330-z>.
- **Chaix C, Dodier H, Nettiér B.** 2017. *Comprendre le changement climatique en alpage*. Réseau Alpages Sentinelles. <https://www.alpages-sentinelles.fr/wp-content/uploads/2020/06/Brochure-Changement-climatique-en-alpage-2017-7Mo.pdf>.
- **Comolet-Tirman J., Siblet J.-P., Witté I. & B. Cadiou** 2015. « Statuts et tendances des populations d'oiseaux nicheurs de France. Bilan simplifié », *Alauda* 83 : 35-76. https://side.developpement-durable.gouv.fr/Default/doc/SYRACUSE/355202/statuts-et-tendances-des-populations-d-oiseaux-nicheurs-de-france-bilan-simplifie-du-premier-rapport?_lg=fr-FR.
- **Cornut G. & M. Dubost** 1988. « Jeunes bovins et Tétrás-lyre : exemple de l'alpage de la Grande Sure en Chartreuse ». in Actes du colloque *Galliformes de montagne*, Grenoble, 14-15 décembre 1987. Paris : ONC / SRETIE, 249-264.
- **Courbin N., Perrot C., Montadert M. & J. Mansons** 2022. *Comportement et écologie spatiale du lagopède alpin (Lagopus muta) dans les Alpes françaises*. Office français de la biodiversité & Parc national du Mercantour, 72 p. https://oai-gem.ofb.fr/exl-php/document-affiche/ofb_recherche_oai/OUVRE_DOC/60704?fic=doc00084104.pdf.
- **Coussoulet S.** 2016, « Les galliformes de montagne : synthèse bibliographique et état des connaissances dans faune-PACA », *Faune-PACA Publication* 61 : 37 p. https://paca.lpo.fr/images/mediatheque/fichiers/section_association/editions/faune_paca_publication/fpp61_galliformes_montagne.pdf.

- **Couturier T., Mansons J., Cavailles J., Imberdis L. et al.** 2021. *Suivi des changements de distribution hivernale du lièvre variable Lepus timidus et du lièvre d'Europe Lepus europaeus sur leur zone de contact dans les Alpes françaises en lien avec le changement climatique*. Rapport méthodologique, protocole version 1. Office français de la biodiversité & Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, 47 p. http://oai.eauetbiodiversite.fr/entrepotsOAI/PNE/599_325_COU_rapport_lievres_Alpes_francaises_2021_17189.pdf.
- **Cristea N.-C., Breckheimer I., Raleigh M.-S., HilleRisLambers J. & J.-D. Lundquist** 2017. « An evaluation of terrain-based downscaling of fractional snow covered area data sets based on LiDAR-derived snow data and orthoimagery », *Water Resources Research* 53 : 6802-6820. <https://doi.org/10.1002/2017WR020799>.
- **Dahl F.** 2005. *Life and death of the mountain hare in the boreal forest of Sweden*. [PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences]. <https://pub.epsilon.slu.se/829/1/FDfin0.pdf>.
- **Depauw L., Blondeel H., De Lombaerde E., De Pauw K. et al.** 2022. « The use of photos to investigate ecological change », *Journal of Ecology* 110 : 1220-1236. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13876>.
- **Desmet J.-F.** 1988. « Densité de peuplement en période de reproduction du lagopède alpin en haute vallée du Giffre (Haute-Savoie) », *Gibier Faune Sauvage* 5 : 447-458.
- **de Valpine P., Turek D., Paciorek C. J., Anderson-Bergman C. et al.** 2017. « Programming With Models : Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE ». *Journal of Computational and Graphical Statistics* 26(2) : 403-413. <https://doi.org/10.1080/10618600.2016.1172487>.
- **Dos Santos V., Coulombier J., Champly I., Berthillot S. & P. Faverot** 2023. *Avifaune et domaines skiables : partager l'espace*. Vourles : CEN Rhône-Alpes. *Les Cahiers techniques*. 24 p. https://www.cen-rhonealpes.fr/wp-content/uploads/2024/02/CT_Birdski_Avifaune-et-Domaines-skiables_page-a-pages.pdf.
- **Dos Santos V. & M. Montadert** 2023. *Répartition communale de la petite faune de montagne en France : bilan de la décennie 2010-2019 et évolution depuis 1950*. Office français de la biodiversité. *Comprendre pour agir*. 36 p. <https://professionnels.ofb.fr/fr/doc-comprendre-agir/repartition-communale-petite-faune-montagne-en-france-bilan-decennie-2010-2019>.
- **EFES & MTE/CGDD.** 2018. *Les écosystèmes rocheux et de haute-montagne*. https://side.developpement-durable.gouv.fr/Default/doc/SYRACUSE/403567/efese-les-ecosystemes-rocheux-et-de-haute-montagne?_lg=fr-FR.
- **Elith J. & J. R. Leathwick** 2009. « Species Distribution Models : Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. Annual Review of Ecology », *Evolution, and Systematics* 40(1) : 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>.
- **Elsen P.-R. & M.-W. Tingley,** 2015. « Global mountain topography and the fate of montane species under climate change », *Nature Climate Change* 5 : 772-776. <https://doi.org/10.1038/nclimate2656>.
- **Fanelli A., Tizzani P., & E. Belleau** 2020. « Gastrointestinal parasitic infestation in the rock ptarmigan *Lagopus muta* in the French Alps and French Pyrénées based on long term sampling (1987-2018) », *Parasitology* 147(7) : 828-834. <https://doi.org/10.1017/S0031182020000517>.
- **Falush D, Stephen M & J. K. Pritchard** 2003. « Inference of population structure using multilocus genotype data : linked loci and correlated allele frequencies », *Genetics* 164 : 1567-1587. <https://doi.org/10.1093/genetics/164.4.1567>.
- **Fontaine B., Moussy C., Chiffard Carricaburu J., Dupuis J. et al.** 2020. *Suivi des oiseaux communs en France 1989-2019 : 30 ans de suivis participatifs*. MNHN, LPO BirdLife France, MTE. 46 p. https://www.vigienature.fr/sites/vigienature/files/atoms/files/syntheseoiseauxcommuns2020_final.pdf.
- **Flux J.E.C.** 1970. « Life history of the Mountain hare (*Lepus timidus scoticus*) in north-east Scotland », *Journal of Zoology* 161 : 75-123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb02171.x>.

- **Furrer R., Schaub M., Bossert A., Isler R. et al.** 2016. « Variable decline of Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites », *Journal of Ornithology* 157 : 787-796. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1324-8>.
- **Gibb R., Browning E., Glover-Kapfer P. & K. E. Jones** 2019. « Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring », *Methods in Ecology and Evolution* 10 : 169-185. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13101>.
- **Guegen G., Besnard A., Chiffard-Carribaru J. & L. Imberdis** 2019. *Modélisation de l'habitat du Lagopède alpin et du Tétralyre dans le Parc national des Écrins. État des lieux et perspectives à 2100*. PNE, LECA, CEEF. [pdf accessible sur demande au centre de documentation du Parc national des Écrins].
- **Guéguen M., Thuiller W. & J. Mansons** 2022. *Modélisation des habitats favorables au lagopède alpin (Lagopus muta) et au lièvre variable (Lepus timidus) dans les Alpes françaises*. Rapport d'étude programme POIA Espèces arctico-alpines 2020-2022. 34 p. <https://cnrs.hal.science/LECA/hal-04743162v1>.
- **Guibard A., Sèbe F., Dagna D. & S. Ollivier** 2022. « Influence of meteorological conditions and topography on the active space of mountain birds assessed by a wave-based sound propagation model », *The Journal of the Acoustical Society of America* 151 : 3703-3718. <https://doi.org/10.1121/10.0011545>.
- **Guitton J.-S.** 2021. « *Lepus europaeus* Pallas, 1778, Lièvre d'Europe » in A. Savouré-Soublet, C. Arthur, S. Aulagnier, G. Body et al. dir. *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2 : Ongulés et Lagomorphes*. Muséum national d'histoire naturelle. 181-185.
- **Hamill R. M., Doyle D. & E. J. Duke** 2006. « Spatial patterns of genetic diversity across European subspecies of the mountain hare, *Lepus timidus* L. », *Heredity* 97 : 355-365. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800880>.
- **Hewson R.** 1976. « A Population Study of Mountain Hares (*Lepus timidus*) in North-East Scotland from 1956-1969 », *Journal of Animal Ecology* 45(2) : 395-414. <https://doi.org/10.2307/3881>.
- **Hijmans R. J.** 2021. raster : Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.4-13. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- **Hollister J. W.** 2021. Elevatr : Access Elevation Data from Various APIs. R package version 0.4.1. <https://CRAN.R-project.org/package=elevatr/>.
- **Huddart D.** 2019. « Recreational Walking » in Huddart D. & T. Stott *Outdoor Recreation*. Palgrave Macmillan. 17-54. https://doi.org/10.1007/978-3-319-97758-4_2.
- **Imberdis L., Bouche M., Besnard A., Astruc G. & G. Queney** 2018. « Le lièvre variable : comment suivre une espèce aussi discrète ». *Faune Sauvage* 320 : 16-20. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage320_2018_Art3.pdf.
- **Imperio S., Bionda R., Viterbi R. & A. Provenza** 2013. *Climate Change and Human Disturbance Can Lead to Local Extinction of Alpine Rock Ptarmigan : New Insight from the Western Italian Alps*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081598>.
- **Jansson G., Thulin C.-G., & Å. Pehrson** 2007. « Factors related to the occurrence of hybrids between brown hares *Lepus europaeus* and mountain hares *L. timidus* in Sweden », *Ecography* 30 : 709-715. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05162.x>.
- **Johnson N.C., Vernes K. & A. Payne** 2005. « Demography in relation to population density in two herbivorous marsupials : testing for source – sink dynamics versus independent regulation of population size ». *Oecologia* 143 : 70-76. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1781-2>.
- **Jombart T., Devillard S., Dufour A. B., & D. Pontier** 2008. « Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method », *Heredity* 101 : 92-103. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.34>.
- **Kenward, R.E.** 2000. *A manual for wildlife radio tagging*. Academic press.

- **La Morgia V., Martini I., Tosatto E., Mazza E. et al.** 2023. « Global warming is promoting the rapid invasion of the mountain hare range by the European hare in the Alps », *Biodiversity and Conservation* 32 : 3 875-3 891. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02664-1>.
- **Le Dauphiné Libéré** 2022. « Silence, on fait pousser des lagopèdes », *Le Dauphiné libéré – Hautes-Alpes*.
- **Lehikoinen A., Green M., Husby M., Kålås J. A. & Å. Lindström** 2014. « Common montane birds are declining in northern Europe », *Journal of Avian Biology* 45 : 3-14. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.00177.x>.
- **Lenoir J.R.M.H. & J.-C. Gégout** 2010. « La remontée de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières tempérées en lien avec le réchauffement climatique récent », *Revue forestière française* 62(3-4) : 465-476. <https://hal.science/hal-03449666/document>.
- **Léonard P.** 1995. « Méthode de dénombrement des lagopèdes alpins mâles au chant et présentations des résultats », Fiche 85. Bulletin mensuel *Faune de Montagne* 199. ONC / CNERA.
- **Letty J.** 2011. *Analyse de la structuration génétique des populations de Lièvre d'Europe et de Lièvre variable dans la zone alpine*. ONCFS rapport interne.
- **Letty J., Beugin M.-P., Kaerle C. Queney G. et al.** 2017. « Des marqueurs génétiques adaptés au suivi des populations de lièvre d'Europe et de lièvre variable. Reconnaître les espèces, détecter les hybrides et recenser les individus », *Faune Sauvage* 317 : 93-96. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage317_2017_sommaire.pdf.
- **Letty J. & M. Bouche** 2021. « *Lepus timidus* Linnaeus, 1758. Lièvre variable » in A. Savouré-Soubelet, C. Arthur, S. Aulagnier, G. Body et al. *Atlas des mammifères sauvages de France*. Volume 2. *Ongulés et Lagomorphes*. MNHN.
- **Magnani Y.** 1988. « Sélection de l'habitat de reproduction et influence des pratiques sylvo-pastorales sur la population de Tétrasyre de la réserve des Frêres (Haute-Savoie) », *Gibier Faune Sauvage* 5 : 289-307.
- **Maillard D., Muffat-Joly B., Constant G., Losinger I. & J.-F. Desmet** 2012. « Gestion pastorale et conservation du lagopède alpin : une démarche novatrice », *Faune Sauvage* 296 : 6 p. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage296_2012_Art1.pdf.
- **Marcström V., Keith L.B., Engren E. & J.R. Cary** 1989. « Demographic responses in arctic hare (*Lepus timidus*) to experimental reductions of red foxes (*Vulpes vulpes*) and martens (*Martes martes*) », *Canadian Journal of Zoology* 67(3) : 658-668. <https://doi.org/10.1139/z89-095>.
- **Marin-Cudraz T.** 2019. *Potentialité de la bioacoustique comme outil de dénombrement d'espèces difficiles d'accès : Cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*)* [Thèse de doctorat, Université Lyon, Saint-Étienne]. HAL theses. <https://theses.hal.science/tel-02894049>.
- **Marin-Cudraz T., Muffat-Joly B., Novoa C., Aubry P. et al.** 2019. « Acoustic monitoring of rock ptarmigan : A multi-year comparison with point-count protocol », *Ecological Indicators* 101 : 710-719. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.071>.
- **Matiu M., Crespi A., Bertoldi G., Carmagnola C.M. et al.** 2021. « Observed snow depth trends in the European Alps : 1971 to 2019 », *The Cryosphere* 15(3) : 1343-1382. <https://doi.org/10.5194/tc-15-1343-2021>.
- **Meeker A.L., Marzluff J.-M. & B. Gardner** 2022. « Historical avifaunal change and current effects of hiking and road use on avian occupancy in a high-latitude tundra ecosystem », *Ibis* 164 : 423-436. <https://doi.org/10.1111/ibi.13034>.
- **Metcalfe O.C., Barlow J., Marsden S., Gomes de Moura N. et al.** 2022. « Optimizing tropical forest bird surveys using passive acoustic monitoring and high temporal resolution sampling », *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 8(1) : 45-56. <https://doi.org/10.1002/rse2.227>.
- **Molles L.E. & S.L. Vehrencamp** 2001. « Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with high song type sharing », *Animal Behaviour* 61 : 119-127. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1561>.

- **Ministère en charge de l'écologie, MNHN.** 2012. *Lagopus muta*. Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Cahiers Oiseaux. <https://inpn.mnhn.fr/docs/cahab/fiches/Lagopede-alpin.pdf>.
- **Miquet A. & T. Deana** 2002. « Sur des destructions de nids de lagopède alpin dues aux ongulés domestiques », *Alauda* 70(2) : 345-346.
- **Morin P.S.** 2022. « Le changement climatique en montagne : impacts, risques et adaptation », *Responsabilité & environnement* 106. *Annales des Mines*. <https://www.annales.org/re/2022/re106/2022-04-09.pdf>.
- **Moss R.** 1997. « Grouse and ptarmigan nutrition in the wild and in captivity », *Proceedings of the Nutrition Society* 56(3) : 1 137-1 145. <https://doi.org/10.1079/PNS19970116>.
- **Muffat-Joly B., Bel A., Novoa C., Marin-Cudraz T. et al.** 2020a. « Lagopède alpin : mobilité des mâles chanteurs durant les comptages printaniers en fonction de leur statut reproducteur. Exemple du suivi sur le domaine skiable de Flaine (Haute-Savoie) », *Faune Sauvage* 325 : 20-21. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage325_2020_complet.pdf.
- **Muffat-Joly B., Marin-Cudraz T., Novoa C. & Sèbe F.** 2020b. « Évaluation du protocole de comptage des mâles chanteurs de lagopède alpin au printemps », *Faune sauvage* 326 : 34-40. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage326_2020_complet.pdf.
- **Nicvert L.** 2022. *Les modèles, des outils des sciences – et de l'écologie. Projet Pangolin*. <https://www.projetpangolin.com/les-modeles-outils-des-sciences/>.
- **Novoa C., Besnard A., Brenot J.-F. & L.-N. Ellison** 2008. « Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees », *Ibis* 150 : 270–278. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00771.x>.
- **Novoa C., Desmet J.-F., Muffat-Joly B., Belleau E. & C. Birck** 2014. *Le lagopède alpin en Haute-Savoie. Biologie des populations et impact des activités humaines*. ONCFS/ASTERS/GRIFEM. https://www.researchgate.net/publication/356147464_Le_lagopede_alpin_en_Haute_Savoie_-_Biologie_des_populations_et_impact_des_activites_humaines.
- **Novoa C., Astruc G., Desmet J.F. & A. Besnard** 2016. « No short-term effects of climate change on the breeding of Rock Ptarmigan in the French Alps and Pyrenees », *Journal of Ornithol* 157 : 797-810. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1335-5>.
- **Novoa C., Resseguier J., Muffat-Joly B., Blanch Casadesus J. et al.** 2021. « Natal Dispersal and Survival of Juvenile Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the French Alps and Pyrenees », *Ardeola* 68 : 123-141.
- **Obrist M.K., Pavan G., Sueur J., Riede K. et al.** 2010. « Bioacoustics approaches in biodiversity inventories. In Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories », *ABC Taxa* 8 : 68-99.
- **Pepin N., Bradley R.S., Diaz H.F., Baraer M. et al.** 2015. « Elevation-dependent warming in mountain regions of the world », *Nature Climate Change* 5(5) : 424-430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>.
- **Perrin-Malterre C.** 2019. *Préserver la quiétude de la faune sauvage lors de la pratique de sports de nature*. Rencontres nationales Sports de nature et valorisation durable des territoires (Belfort). https://www.researchgate.net/publication/333774867_Preserver_la_quietude_de_la_faune_sauvage_lors_de_la_pratique_de_sports_de_nature.
- **Perrin-Malterre C., Chanteloup L. & L. Gruas** 2017. « Nouveaux usages récréatifs en moyenne montagne et impacts sur la faune sauvage emblématique » in *Actes du colloque Sport et tourisme en montagne face aux changements socio-économiques, climatique et technologique*. <https://labexitem.hypotheses.org/462#more-462>.

- **Rehnus M., Marconi L., Hacklaender K. & F. Filli** 2013. « Seasonal changes in habitat use and feeding strategy of the mountain hare (*Lepus timidus*) in the Central Alps », *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy* 24 : 161-165. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.2-4703>.
- **Rehnus M. & K. Bollemann** 2016. « Non-invasive genetic population density estimation of mountain hares (*Lepus timidus*) in the Alps : systematic or opportunistic sampling ? », *European Journal of Wildlife Research* 6 : 737-747. <https://doi.org/10.1007/s10344-016-1053-6>.
- **Rehnus M., Braunisch V., Hackländer K., Jost L. & K. Bollmann K.** 2016. « The seasonal trade-off between food and cover in the Alpine mountain hare (*Lepus timidus*) », *European Journal of Wildlife Research* 62(1) : 11-21. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0963-z>.
- **Rehnus M., Bollmann K., Schmatz D.-R., Hackländer K. & V. Braunisch** 2018. « Alpine glacial relict species losing out to climate change. The case of the fragmented mountain hare population (*Lepus timidus*) in the Alps », *Global Change Biology* 24 : 3 236-3 253. <https://doi.org/10.1111/gcb.14087>.
- **Rehnus M. & K. Bollman** 2020. « Mountain hares *Lepus timidus* follow the green-up wave in the pursuit of high-quality food », *Wildlife biology* 3 : 1-5. <https://doi.org/10.2981/wlb.00720>.
- **Rehnus M., Bollmann K., Gugerli F., Brodbeck S. & L. Schenker** 2022. « Le Lièvre variable : dynamique de population et utilisation de l'habitat », *Fauna VS Info* 41 : 2-7. https://www.fauna-vs.ch/?action=get_file&id=39&resource_link_id=221.
- **Rigoudy, N., Dussert G., Benyoub A., Besnard A. et al.** 2023. « The DeepFaune initiative : a collaborative effort towards the automatic identification of European fauna in camera-trap images ». *European Journal of Wildlife Research* 69 : 113. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01742-7>.
- **Royle J.A. & K.V. Young** 2008. « A hierarchical model for spatial capture-recapture data », *Ecology* 89(8) : 2281-2289. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/07-0601.1/full>.
- **Sage R.F.** 2020. « Global change biology : A primer », *Global Change Biology* 26(1) : 3-30. <https://doi.org/10.1111/gcb.14893>.
- **Sanderson E.-W., Jaiteh M., Levy M.-A., Redford K.-H. et al.** 2002. « The Human Footprint and the Last of the Wild. The human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not », *BioScience* 52(10) : 891-904. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0891:THFATL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2).
- **Sappington J.-M., Longshore K.-M. & D.-B. Thompson** 2007. « Quantifying Landscape Ruggedness for Animal Habitat Analysis: A Case Study Using Bighorn Sheep in the Mojave Desert », *The Journal of Wildlife Management* 71 : 1419-1426. <https://doi.org/10.2193/2005-723>.
- **Schenker L., Bollmann K., Rehnus M. et al.** 2020. « Hare's affairs : Lessons learnt from a non invasive genetic monitoring for tracking mountain hare individuals », *Ecology and Evolution* 10 : 1-17. <https://doi.org/10.1002/ece3.6676>.
- **Schmitd R.** 2019. *Estimation des paramètres démographiques du Lièvre variable (*Lepus timidus*) en Savoie à partir d'un échantillonnage génétique non invasif* [Mémoire, Université de Franche-Comté].
- **Sèbe F.** 2012. « La bioacoustique : un outil d'avenir pour le suivi et la gestion des espèces animales », *Faune sauvage* 295 : 4-7. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage295_2012_Art1.pdf.
- **Stamps J. A.** 2016. « Individual differences in behavioural plasticities », *Biological Reviews* 91(2) : 534-567. <https://doi.org/10.1111/brv.12186>.
- **Sueur J. & A. Farina** 2015. « Ecoacoustics : the ecological investigation and interpretation of environmental sound », *Biosemiotics* 8 : 493-502. <https://doi.org/10.1007/s12304-015-9248-x>.
- **Teixeira D., Maron M. & B. Rensburg** 2019. « Bioacoustic monitoring of animal vocal behavior for conservation », *Conservation Science and Practice* 8. 15 p. <https://doi.org/10.1111/csp2.72>.
- **The IUCN Red List of Threatened Species** 2016. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>.

- **Thomas V.G.** 1986. « Body condition of willow ptarmigan parasitized by cestodes during winter », *Canadian Journal of Zoology* 64 : 251-254. <https://doi.org/10.1139/z86-039>.
- **Thulin C-G.** 2003. « The distribution of mountain hares *Lepus timidus* in Europe : a challenge from brown hares *L. europaeus* ? », *Mammal Review* 33(1) : 29-42. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00008.x>.
- **Thulin C.G., Stone J., Tegelstrom H. & C.W. Walker** 2006. « Species assignment and hybrid identification among scandinavian hares *Lepus europaeus* and *Lepus timidus* », *Wildlife Biology* 12(1). [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[29:SAAHIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[29:SAAHIA]2.0.CO;2).
- **Tylianakis J.M., Didham R.K., Bascompte J. & D.A. Wardle** 2008. « Global change and species interactions in terrestrial ecosystems », *Ecology Letters* 11(12) : 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>.
- **IUCN** 2019. *Lepus timidus* (spatial data). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2025(2). <https://www.iucnredlist.org>.
- **Visinoni L., Pernollet C.-A., Desmet J.-F., Korner-Nievergelt F. & L. Jenni** 2015. « Microclimate and microhabitat selection by the Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) during summer », *Journal of Ornithology* 156 : 407-417. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1138-5>.
- **Watson, A.** 1965. « A population study of ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland », *Journal of Animal Ecology* 34 : 135-172. <https://doi.org/10.2307/2373>.
- **Wiens J. J. & C.H. Graham** 2005. « Niche Conservatism : Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36(1) : 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>.
- **Williams J.** 1985. « Statistical analysis of fluctuations in red grouse bag data », *Oecologia* 65 : 269-272. <https://doi.org/10.1007/BF00379228>.
- **Wilmers C.C., Nickel B., Bryce C.M., Smith J.A. et al.** 2015. « The golden age of bio-logging : how animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology », *Ecology* 96(7) : 1741-1753. <https://doi.org/10.1890/14-1401.1>.
- **Zimova M., Giery S.T., Newey S., Nowak J.J. et al.** 2020. « Lack of phenological shift leads to increased camouflage mismatch in mountain hares », *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1786>.
- **Zurell D.** 2020. *Introduction to species distribution modelling (SDM) in R*. <https://damariszurell.github.io/SDM-Intro/>.

Sitographie

- **Parc naturel régional du Queyras** 2022. *Lago'Quiet : un dispositif expérimental en faveur du lagopède alpin sera testé cet été dans le secteur du col Agnel* [Publication]. Facebook. <https://www.facebook.com/parcduqueyras/posts/1949604965231766/>.
- **CREA Science participative**. 2021. « Lagopèdes alpins, lièvres variables et changement climatique : les bénévoles entrent dans l'équation ! », *Sciences en relief*. CREA Mont-Blanc. <https://blog.creamontblanc.org/?p=3253>.
- **Wild Mont-Blanc**. Zooniverse. <https://www.zooniverse.org/projects/fr/crea-mont-blanc/wild-mont-blanc>.
- **Chilly A.** 2022. « Intelligence artificielle et grand public mieux associés pour identifier la faune », *Sciences en relief*. CREA Mont-Blanc. <https://blog.creamontblanc.org/?p=3705>.
- 2022. *La fable du lièvre et du lièvre*. Atlas CREA Mont-Blanc. <https://atlas.creamontblanc.org/explorer/lièvre/>.

Pour aller plus loin

À propos de l'écologie du Lièvre variable et du Lagopède alpin :

- Faune Auvergne-Rhône-Alpes, portail de science participative, atlas.mam.fauvergne-rhone-alpes.org/accueil/especes/lagomorphes/lièvre-variable/ ;
- fiche projet Cahiers d'habitat « Oiseaux » (MEEDDAT-MNHN), inpn.mnhn.fr/docs/cahab/fiches/Lagopede-alpin.pdf ;
- site de l'Observatoire des galliformes de montagne, observatoire-galliformes-montagne.com/Lagopede-alpin.html ;
- écouter le chant des mâles de Lagopède alpin sur : soundcloud.com/creamontblanc/sets/especes-blanches-le-lagopede?utm_source=clipboard&utm_medium=text&utm_campaign=social_sharing ;
- pour en savoir plus sur la base de données CHELSA et les variables bioclimatiques : chelsa-climate.org/datasets/chelsa_bioclim ;
- Brondex F., Delestrade A., Alvarez I. et al. 2023. *Sur les traces du Lagopède alpin et du Lièvre variable*. CREA Mont-Blanc. creamontblanc.org/files/livret-poia.pdf ;
- version longue de l'exposition *Sur les traces des espèces Blanches* à découvrir sur : creamontblanc.org/files/expo-poia.pdf.

GLOSSAIRE

Sigles et abréviations

CEFE	Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive
CESBIO	Centre d'études spatiales de la biosphère
CHELSEA	<i>Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas</i>
CMR	Capture-marquage-recapture
CREA Mont-Blanc	Centre de recherches sur les écosystèmes d'altitude
DAH	<i>Diurnal anisotropic heat</i> (indice d'exposition au soleil)
DSPm	Densité spectrale de puissance moyenne
ENES/CRNL	Équipe de neuro-éthologie sensorielle du Centre de recherche en neuroscience de Lyon
GCM	Modèle climatique global
GES	Gaz à effet de serre
GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat
GRIFEM	Groupe de recherches et d'information sur la faune dans les écosystèmes de montagne
GSM	<i>Global system for mobile communications</i> (système mondial de communication avec les mobiles)
FDC	Fédération départementale des chasseurs
FE	Fréquence d'excrétion
Fst	Indice de fixation
ICE	Indicateur de changement écologique
IE	Intensité d'excrétion
IKA	Indice kilométrique d'abondance
IPA	Indice ponctuel d'abondance
IPBES	Plateforme inter-gouvernementale pour la biodiversité et les services écosystémiques
IGN	Institut géographique national
LECA	Laboratoire d'écologie alpine
MAEc	Mesures agro-environnementales et climatiques
MNHN	Muséum national d'histoire naturelle
MNT	Modèle numérique de terrain
NMBU	Université norvégienne pour les sciences de la vie
OFB	Office français de la biodiversité
OGM	Observatoire des galliformes de montagne
ONCFS	Office national de la chasse et de la faune sauvage
PCR	<i>Polymerase chain reaction</i> (réaction en chaîne par polymérase)
PNE	Parc national des Écrins
PNM	Parc national du Mercantour
PNRQ	Parc naturel régional du Queyras
PNRV	Parc naturel régional du Vercors
PNV	Parc national de la Vanoise
RCP	<i>Representative concentration pathways</i> (trajectoire représentative de concentration)
RNHVP	Réserve naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors
SCD	<i>Snow cover duration</i> (nombre de jours d'enneigement par pixel)
SCR model	<i>Spatial capture-recapture model</i> (modèle de capture recapture spatialisé)

SDM	<i>Species distribution model</i> (modèle de distribution des espèces)
SNRm	<i>Signal-to-noise ratio mean</i> (rapport moyen du signal sur bruit)
SRC	<i>Species range change</i> (changement de l'aire de distribution de l'espèce)
SSP	<i>Shared socioeconomic pathways</i> (trajectoires socio-économiques partagées)
ST-PPI	<i>Plant phenology index seasonal trajectories</i> (indice de la phénologie de la végétation)
UD	<i>Utilisation distribution</i> (distribution d'utilisation)
UJM	Université Jean-Monnet de Saint-Étienne
UHF	Ultra haute fréquence
VeDBA	<i>Vectorial dynamic body acceleration</i> (accélération vectorielle dynamique du corps l'animal)
VRM	<i>Vector ruggedness measure</i> (mesure de la rugosité du terrain)

Définitions

- **Abiotique** : En écologie, les facteurs abiotiques désignent les éléments chimiques et physiques non vivants de l'environnement qui affectent les organismes vivants et le fonctionnement des écosystèmes.
- **Accéléromètre** : Capteur qui, fixé à un animal, permet de mesurer l'accélération non gravitationnelle linéaire de ce dernier l'accélération (m.s^{-2}) selon trois axes (x, y, z). Il permet de calculer un indice d'activité de l'animal.
- **Allèle** : Les gènes d'une espèce existent généralement sous deux ou plusieurs états différents. Ces différentes versions d'un même gène sont appelées allèles.
- **Alcotra - CCLimaTT** (Alpes latines coopération transfrontalière - Changements climatiques dans le territoire transfrontalier) : Programme transfrontalier entre la France et l'Italie, financé par l'Europe et portant sur l'amélioration des connaissances des tendances et des effets du changement climatique sur les milieux naturels et les activités humaines dans les Alpes du Sud.
- **Barycentre** : Centre de gravité d'un système de points géométriques ayant tous le même poids (non nul).
- **Bioacoustique** : Étude des communications acoustiques chez les animaux.
- **Biologging** : Méthode consistant à fixer sur un animal un dispositif électronique qui va enregistrer dans sa mémoire des paramètres physiques et/ou bio-géochimiques en fonction du temps. Les données ainsi enregistrées permettent de reconstituer l'activité de l'animal, les caractéristiques du milieu dans lequel il évolue et les interactions entre les deux.
- **Biotique** : En écologie, les facteurs biotiques représentent l'ensemble des interactions du vivant sur le vivant dans un écosystème.
- **Biotope** : En écologie, un biotope est un lieu de vie défini par des caractéristiques physiques et chimiques déterminées relativement uniformes.
- **Capture-marquage-recapture** : Outil puissant pour les gestionnaires de la conservation permettant de suivre au cours du temps des animaux marqués (ou identifiés d'une autre manière) et détectés par capture ou observation. Outre l'estimation de la taille des populations et des taux de survie, les méthodes de CMR peuvent être utilisées pour évaluer l'impact des menaces sur la survie, enregistrer les tendances démographiques, etc.
- **Cestodes** : Vers parasites vivant dans le tube digestif des vertébrés.

- **Clustering ou partitionnement de données** : Méthode en analyse des données. Elle vise à diviser un ensemble de données en différents « paquets » homogènes, en ce sens que les données de chaque sous-ensemble partagent des caractéristiques communes, qui correspondent le plus souvent à des critères de proximité que l'on définit en introduisant des mesures et classes de distance entre objets.
- **Coccidies** : Sous-classe de protistes (microorganismes eucaryotes à organisation cellulaire dite simple) de la classe des *Conoidasida*. Elles causent des infections appelées coccidioses qui peuvent parfois être confirmées par un examen parasitologique des selles.
- **Coproscopie** : Examen au microscope des excréments d'une espèce donnée et qui vise à détecter la présence de pathogènes, le plus souvent de parasites, ainsi qu'à les identifier.
- **Deep learning** : Sous-ensemble du machine learning, où les réseaux neuronaux artificiels – des algorithmes conçus pour fonctionner comme le cerveau humain – apprennent à partir de grandes quantités de données
- **Densité spectrale de puissance moyenne (DSPm)** : Représentation de la répartition fréquentielle de la puissance d'un signal suivant les fréquences qui le composent.
- **Dispersion** : Déplacement d'individus (animaux, plantes, champignons, bactéries, etc.) soit de leur lieu de naissance vers leur lieu de reproduction (« dispersion natale ») ou d'un lieu de reproduction vers un autre (« dispersion reproductive »). Techniquement, la dispersion est définie comme tout déplacement susceptible d'entraîner un flux génétique.
- **Distance sampling** : Ensemble de méthodes utilisées pour estimer la densité et/ou l'abondance d'une population et basées sur des transects linéaires ou ponctuels. Les données collectées sont les distances entre les individus détectés et ces lignes ou points.
- **Domaine vital** : Zone qu'un animal utilise pour ses activités normales, telles que la recherche de nourriture, le repos et la reproduction, pendant une certaine période.
- **Éco-acoustique** : Science qui étudie l'ensemble des sons dans un écosystème donné. Elle s'intéresse autant aux sons produits par les organismes vivants, la biophonie, qu'aux sons dits naturels, la géophonie, et aux sons générés par les activités, l'anthropophonie.
- **Espèces arctico-alpines** : Espèce dont la distribution naturelle comprend les régions arctiques et plus au sud les chaînes de montagnes, en particulier les Alpes.
- **Estimation par noyau (kernel density estimation ou KDE)** : Méthode statistique non-paramétrique qui permet l'estimation de la densité de probabilité sur base d'un ensemble de point et qui est utilisée notamment pour estimer les domaines vitaux. Cet estimateur du domaine vital permet de quantifier la probabilité de localiser un individu à un endroit déterminé. L'utilisation de différents seuils de probabilité permet d'identifier des zones exploitées de manière plus intensive, souvent appelées « zones noyaux ».
- **Fermeture démographique** : Absence d'immigration et d'émigration (vers ou depuis une population).
- **Génome** : Ensemble du matériel génétique d'un organisme, codé dans son acide désoxyribonucléique (ADN) ou acide ribonucléique (ARN) pour certains virus.
- **Génotypage** : Analyse moléculaire qui a pour objectif d'identifier la constitution génétique d'un individu à partir de son ADN, c'est-à-dire son génotype.
- **Génotype** : Ensemble des allèles qui composent le patrimoine génétique d'un individu pour l'ensemble ou certains gènes.
- **Global system for mobile communications (GSM)** : Réseau mobile numérique largement utilisé par les utilisateurs de téléphones mobiles en Europe.
- **Helminthe** : Parasites vermiformes eucaryotes appartenant à l'embranchement des Plathelminthes (ou vers plats, dont les trématodes et les vers solitaires), et à l'embranchement des Nématodes (ou vers ronds).
- **Indice de fixation (F_{st}) ou aussi indice de différenciation** : Il permet de mesurer la différenciation des populations à partir du polymorphisme génétique.

- **Indicateur de changement écologique (ICE)** : Paramètres suivis dans le temps permettant de mesurer les effets des perturbations environnementales sur les êtres vivants.
- **Indice kilométrique d'abondance (IKA)** : Méthode permettant de mesurer une abondance relative d'espèces le long d'un trajet.
- **Indice ponctuel d'abondance (IPA)** : Méthode permettant de mesurer une abondance dont le principe est de noter le nombre de contacts (visuels et auditifs) pour chaque espèce sur un point donné pendant un temps donné.
- **Introgression génétique** : Transfert de gènes d'une espèce vers le pool génétique d'une autre espèce, génétiquement assez proche pour qu'il puisse y avoir interfécondation.
- **Locus** : En génétique, un locus (pluriel : *loci*) est une position spécifique et fixe sur un chromosome où se trouve un gène ou un marqueur génétique particulier.
- **Longévive** : Qui vit longtemps
- **Maching learning** (apprentissage automatique) : Champ d'étude de l'intelligence artificielle qui se fonde sur des approches mathématiques et statistiques pour donner aux ordinateurs la capacité d'« apprendre » à partir de données, c'est-à-dire d'améliorer leurs performances à résoudre des tâches sans être explicitement programmés pour chacune.
- **Mesures agro-environnementales et climatiques (MAEc)** : Mesures de la politique agricole commune (PAC) permettent d'accompagner les exploitations agricoles qui s'engagent dans le développement de pratiques combinant performance économique et performance environnementale ou dans le maintien de telles pratiques lorsqu'elles sont menacées de disparition.
- **Microsatellite** : Segment d'ADN répétitif dans lequel certains motifs d'ADN (dont la longueur varie entre une et six paires de bases ou plus) sont répétés, généralement entre 5 et 50 fois. Les microsatellites sont présents à des milliers d'endroits dans le génome d'un organisme. Ils ont un taux de mutation plus élevé que les autres zones de l'ADN, ce qui entraîne une grande diversité génétique et permet d'identifier les individus.
- **Mise en défens** : Installation de clôtures autour d'une zone à enjeu de conservation, assortie de l'interdiction de pénétrer.
- **Niche écologique** : Place occupée par une espèce dans un écosystème. Cela concerne aussi bien l'habitat de cette espèce que le rôle qu'elle y occupe.
- **Oscillogramme** : En acoustique, représentation visuelle de données sonores expliquant la relation entre le temps et l'amplitude d'un son.
- **Oxyure** : Ver nématode de petite taille, *Enterobius vermicularis*, responsable d'une parasitose appelée oxyurose.
- **Phénologie** : Étude de l'occurrence d'événements périodiques, en général dans le monde vivant, en relation avec les variations saisonnières du climat.
- **Pixel** : Une matrice de pixels arrangés en lignes et colonnes forment une grille (ou image matricielle). La taille d'un pixel donnera le niveau de précision de l'image. Ainsi, une image matricielle composée de pixels d'une taille de 5 x 5m contiendra une information plus précise que celle composée de pixels d'une taille de 100 x 100 m.
- **Points-contact** : Méthode consistant à positionner des points d'échantillonnage à intervalles réguliers, le long de transects. Les espèces présentes à la verticale de chaque point de contact sont systématiquement relevées. Elle permet d'estimer de manière plus précise et plus objective la fréquence d'occurrence des espèces que la méthode des placettes permanentes.
- **Polymerase chain reaction (PCR)** : Technique moléculaire permettant d'obtenir, à partir d'un échantillon biologique complexe et peu abondant, d'importantes quantités d'un fragment d'ADN spécifique et de longueur définie (marqueur génétique). La **PCR multiplex** est l'utilisation d'un set de plusieurs couples d'amorces pour amplifier simultanément plusieurs cibles d'ADN en une seule réaction de PCR, plutôt qu'un seul couple d'amorces pour amplifier une cible d'ADN unique.

- **Relicte glaciaire** : Espèce adaptée à un climat froid, persistant en tant que vestige écologique des climats de l'époque glaciaire.
- **Recrutement** : Nouveaux arrivants dans la population soit par naissance soit par immigration.
- **Representative concentration pathways** (RCP) : Trajectoires représentatives de la concentration de gaz à effet de serre au cours du temps adoptée par le GIEC.
- **Signal-to-noise ratio mean** (SNRm) : Rapport moyen des puissances entre la partie du signal qui représente une information et le reste, qui constitue un bruit de fond.
- **Shared socioeconomic pathways** (SSP) : Scénarios d'évolutions socio-économiques mondiales projetés jusqu'en 2100. Ils sont utilisés pour élaborer des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre associés à différentes politiques climatiques.
- **Spatial capture-recapture** (SCR) : Méthode d'analyse spatialisée des données de capture-recapture qui permet d'estimer de manière objective les densités de population car elle ne requiert pas de définir a priori l'amplitude de déplacement des individus.
- **Spatial Analysis of Principal Component** (sPCA) : L'Analyse en Composantes Principales (ACP) est une méthode très répandue permettant de réduire le nombre de dimensions d'un jeu de données. La méthode d'analyse en composantes principales spatiales (sPCA) développée par Jombart et al. (2008) est une extension de l'analyse en composantes principales (PCA) classique, intégrant la dimension spatiale des données.
- **Species range change** (SRC) : Valeur de changement d'aire de distribution.
- **Spectrogramme** : Représentation visuelle de l'intensité d'un signal au fil du temps, à différentes fréquences d'une forme d'onde donnée.
- **Sympatrique** : Deux espèces sont dites sympatriques lorsqu'elles partagent la même zone géographique et se rencontrent régulièrement.
- **Thermorégulation** : Capacité d'un organisme à maintenir sa température corporelle dans certaines limites, même lorsque la température ambiante est très différente.
- **Timelapse** : Technique photographique consistant à prendre une séquence d'images à intervalles réguliers.
- **Transect** : Chemin le long duquel on compte et enregistre les occurrences des objets étudiés.

Gratuit

Dépôt légal à parution

ISSN print : 207-060X

ISBN web : 978-2-38170-231-5

ISBN print : 978-2-38170-232-2

Impression : Cloître

Imprimé en France sur du papier
issu de sources responsables.

La reproduction à des fins
non commerciales, notamment
éducatives, est permise sans
autorisation écrite à condition
que la source soit dûment citée.

La reproduction à des fins
commerciales, et notamment
en vue de la vente, est interdite
sans permission écrite préalable.

© OFB, mai 2026

Le changement climatique transforme profondément le massif des Alpes. La hausse des températures particulièrement marquée au printemps et en été, entraîne des modifications du monde physique et des habitats naturels, qui abritent tout autant d'activités humaines qu'une faune très spécialisée et adaptée à la haute montagne. Les impacts climatiques et les modifications du paysage commencent à être documentés mais certaines espèces, pourtant vulnérables, sont peu étudiées.

Le Lièvre variable (*Lepus timidus*) et le Lagopède alpin (*Lagopus muta*) font partie de ces espèces qui ont trouvé refuge dans les Alpes après la dernière grande glaciation et qui se trouvent aujourd'hui menacées dans leur refuge. Ces espèces dites « arctico-alpines » sont distribuées au sein de l'arc alpin de la Haute-Savoie aux Alpes maritimes. Toutefois, la connaissance de leur écologie (aire de distribution à fine échelle, comportement spatial, état de santé des populations) présente de nombreuses lacunes. Il était donc impossible de qualifier leur degré de vulnérabilité vis-à-vis des activités anthropiques ni de mettre en place des mesures de gestions ciblées.

C'est dans ce contexte qu'a vu le jour, en 2020, le programme multipartenaires POIA Espèces arctico-alpines entre le Parc national du Mercantour et des Écrins, le Parc naturel régional du Queyras, le CREA Mont-Blanc, et l'Office français de la biodiversité. L'objectif était l'élaboration d'un état des lieux de la santé des populations de ces deux espèces, l'étude de leurs habitats et la mise en place d'outils de surveillance de ces populations dans le temps.

Cet ouvrage a pour ambition de transférer ces nouvelles connaissances et les applications potentielles qui en découlent aux gestionnaires d'espaces naturels, pour une conservation efficace du Lagopède alpin et du Lièvre variable.



À PROPOS DES AUTEURS

Gestionnaires d'espaces naturels, vétérinaires, techniciens, ingénieurs et chercheurs se sont réunis ici pour transmettre les nouvelles connaissances acquises sur le Lagopède alpin et le Lièvre variable lors du programme POIA Espèces arctico-alpines. Ces 33 auteurs issus de 18 établissements différents présentent une grande diversité dans leurs missions mais aussi dans leurs domaines d'expertise. Il en résulte un travail riche de cette pluridisciplinarité et ancré dans la biologie de la conservation. Charlotte Perrot, coordinatrice de cet ouvrage, est chargée de recherche « Biodiversité terrestre, changements globaux et écosystème de montagne » à la direction de la recherche et de l'appui scientifique à l'OFB.

La collection **Comprendre pour agir** fournit une information de référence sur les thématiques de l'eau et de la biodiversité. En faisant le tour d'une question ou en donnant un état de l'art dont découlent des recommandations opérationnelles, elle accompagne le passage à l'action. La collection s'adresse à un public expert ou averti et à tout acteur concerné, selon la thématique.

Retrouvez les collections de l'OFB sur :
ofb.gouv.fr/collections

Donnez-nous
votre avis



www.ofb.gouv.fr

