

## Suivi des changements de distribution hivernale du lièvre variable *Lepus timidus* et du lièvre d'Europe *Lepus europaeus* sur leur zone de contact en lien avec le changement climatique (PNx du Mercantour, de la Vanoise, des Ecrins, PNR du Queyras, Mont-Blanc)



### Rapport méthodologique, protocole version 1 (octobre 2020)

Document élaboré dans le cadre de la coopération OFB-CEFE  
visant à fournir un appui méthodologique et statistique  
aux gestionnaires d'espaces naturels protégés

Thibaut COUTURIER (CEFE), Jérôme MANSONS (Parc national du Mercantour),  
Ludovic IMBERDIS (Parc national des Écrins), Jérôme CAVAILHES (Parc national de la  
Vanoise), Anne GOUSSOT (Parc naturel régional du Queyras), Anne DELESTRADÉ (Centre  
de recherche sur les Écosystèmes d'Altitude), Adrien JAILLOUX (OFB), Aurélien BESNARD  
(CEFE)

## AUTEURS

Thibaut COUTURIER, ingénieur de recherche, CEFE,  
[thibaut.couturier@cefe.cnrs.fr](mailto:thibaut.couturier@cefe.cnrs.fr)

Jérôme MANSON, coordinateur POIA Espèces arctico-alpines, Parc national du Mercantour,  
[jerome.mansons@mercantour-parcnational.fr](mailto:jerome.mansons@mercantour-parcnational.fr)

Ludovic IMBERDIS, chargé de mission faune vertébré, Parc national des Écrins,  
[ludovic.imberdis@ecrins-parcnational.fr](mailto:ludovic.imberdis@ecrins-parcnational.fr)

Jérôme CAVAILHES, chargé de mission faune, Parc national des Écrins,  
[jerome.cavailhes@vanoise-parcnational.fr](mailto:jerome.cavailhes@vanoise-parcnational.fr)

Anne GOUSSOT, chargée de mission biodiversité, Parc naturel régional du Queyras,  
[a.goussot@pnr-queyras.fr](mailto:a.goussot@pnr-queyras.fr)

Anne DELESTRADÉ, Centre de recherche sur les Écosystèmes d'Altitude,  
[adelestrade@creamontblanc.org](mailto:adelestrade@creamontblanc.org)

Adrien JAILLOUX, chargé de mission recherche biodiversité terrestre, parcs nationaux et aires protégées, Office français de la biodiversité, [adrien.jailloux@ofb.gouv.fr](mailto:adrien.jailloux@ofb.gouv.fr)

Aurélien BESNARD, maître de conférences, CEFE,  
[aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr](mailto:aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr)

## PEER-REVIEW (RELECTURE CRITIQUE PAR DES PAIRS)

Reviewer A, profession, structure

Reviewer B, profession, structure

## CITATION CONSEILLÉE

Couturier T., Mansons J., Imberdis L., Cavailhes J., Goussot A., Delestrade A., Jailloux A., Besnard A., 2020. Suivi des changements de distribution hivernale du lièvre variable *Lepus timidus* et du lièvre d'Europe *Lepus europaeus* sur leur zone de contact en lien avec le changement climatique. Rapport méthodologique, protocole version 1. Coopération OFB-CEFE. X pages.

## CREDIT PHOTO COUVERTURE

Fèces de lièvre d'Europe *Lepus europaeus* conservées dans la neige © Thibaut Couturier

Droits d'usage : accès libre

Niveau géographique : national

Couverture géographique : France métropolitaine

Niveau de lecture : professionnels, experts

# Suivi des changements de distribution hivernale du lièvre variable *Lepus timidus* et du lièvre d'Europe *Lepus europaeus* sur leur zone de contact en lien avec le changement climatique

## RESUME

Authentique espèce artico-alpine, le Lièvre variable (*Lepus timidus*) vit dans les Alpes en populations reliques isolées en moyenne et haute altitude. Son aire de distribution devrait se contracter avec l'élévation des températures, isolant davantage les populations. Les populations de basse à moyenne altitude pourraient ainsi disparaître dans les prochaines décennies. Le Lièvre européen (*Lepus europaeus*) pourrait quant à lui profiter de l'augmentation des températures et étendre son aire de distribution plus en altitude, entraînant des phénomènes de compétition ou d'hybridation avec le lièvre variable. Nous avons mis en place une étude pilote afin de suivre ces changements.

Le lièvre variable est difficile à observer en raison de son mimétisme, de son comportement nocturne et discret. Le développement des techniques génétiques (ADN environnemental) permet aujourd'hui l'identification des espèces et des individus à partir de fèces récoltées sur le terrain.

Notre étude-pilote a débuté en 2018 dans plusieurs massifs alpins français. Nous avons ajusté un premier modèle de niche basé sur des données de présence-simple de lièvres collectées depuis plusieurs années par les agents de terrain et combinées à des variables environnementales topographiques, d'occupation du sol et climatiques. Nous avons ensuite appliqué un maillage de 2 km sur les zones de favorabilité des deux espèces révélées par ce modèle de niche, en excluant les mailles trop pentues ou à faible enneigement. 21 mailles sélectionnées aléatoirement dans le parc national du Mercantour ont été prospectées en ski ou en raquettes par 2 à 4 observateurs qui ont collecté des fèces dans la neige au cours de deux hivers successifs. Les 375 données de présence et 2483 données d'absence obtenues par des analyses génétiques ont été utilisées pour ajuster des nouveaux modèles de niche. Ces modèles en présence-absence ont considérablement amélioré la précision de la distribution prédite pour les deux espèces. La durée annuelle de la couverture neigeuse était le meilleur prédicteur des probabilités d'occurrence des deux espèces, mettant en évidence

des distributions très ségréguées.

Nous nous appuyons sur cette étude-pilote pour proposer une stratégie de déploiement de ce protocole sur la plupart des aires protégées françaises alpines dans les années à venir. La mise en place de ce protocole devrait fournir une vision précise de la distribution actuelle des deux espèces de lièvres et aider à prévoir et mesurer les effets des changements climatiques à long terme.

Ce document justifie les choix méthodologiques réalisés et propose un cadre pour le recueil, le stockage et l'analyse des données. Il fixe également les moyens logistiques nécessaires à la mise en œuvre du protocole proposé. L'ensemble de ces informations garantit la pérennité de l'étude sur le long terme.

L'élaboration de ce protocole s'inscrit dans le cadre d'une coopération entre l'Office Français de la Biodiversité et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. Cette coopération lancée en 2018 vise à mettre en place un appui méthodologique et statistique pour un transfert continu de compétences, de savoirs, de méthodes, vers les gestionnaires des parcs nationaux et des autres aires protégées.

## AUTEURS

Thibaut COUTURIER (CEFE), Jérôme MANSON (Parc national du Mercantour), Ludovic IMBERDIS (Parc national des Écrins), Jérôme CAVAILHES (Parc national de la Vanoise), Anne GOUSSOT (Parc naturel régional du Queyras), Anne DELESTRADE (CREA Mont-Blanc), Adrien JAILLOUX (OFB), Aurélien BESNARD (CEFE)

## MOTS CLES

Parc national, Parc naturel régional, Mercantour, Écrins, Vanoise, Queyras, Mont-Blanc, montagne, altitude, changement climatique, lièvre, distribution, modèle de niche, ADN environnemental, protocole

## SOMMAIRE

Préambule .....	5
I) Introduction .....	7
1) Enjeux scientifiques et de conservation .....	7
2) Prédications et objectifs mesurables .....	9
3) Déroulement de la coopération entre le PNM, le PNE, le CEFE et les autres acteurs impliqués .....	10
II) Choix méthodologiques .....	12
1) Modèles de niche adaptatifs .....	12
2) Variables environnementales étudiées .....	14
III) Etude-pilote menée sur le Parc national du Mercantour .....	16
1) Rastérisation des données spatiales .....	16
2) Modèle de niche 1 à partir des données opportunistes .....	18
3) Stratégie d'échantillonnage hiver 1 .....	21
4) Techniques de collecte des données sur le terrain .....	22
5) Modèle de niche 2 à partir des données de présence-absence collectées lors du 1 <sup>er</sup> hiver .....	26
6) Stratégie d'échantillonnage hiver 2 .....	30
IV) Discussion et application du protocole aux autres aires protégées .....	31
1) Collecte des données sur le terrain .....	32
2) Stratégie d'échantillonnage .....	32
3) Stockage des données .....	32
V) Références citées .....	32
Annexes .....	35

## Préambule

### Coopération OFB/CEFE

L'élaboration de ce protocole s'inscrit dans le cadre d'une coopération entre l'Office Français de la Biodiversité et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (convention Réf. CNRS 169022). Cette coopération lancée en 2018 vise à mettre en place un appui méthodologique et statistique pour un transfert continu de compétences, de savoirs, de méthodes, vers les gestionnaires des parcs nationaux et des autres aires protégées.

Pour plus d'informations, consulter [le portail technique de l'OFB \(lien vers la page dédiée\)](#).

## Périmètre et transférabilité du protocole

Cette opération scientifique a pour objectif d'étudier les effets du changement climatique sur la distribution du lièvre variable et du lièvre d'Europe dans leur zone de contact. Elle est à l'initiative des parcs nationaux du Mercantour, de la Vanoise et des Écrins. Peu après le lancement de ce projet, le Centre de Recherche sur les Écosystèmes Alpains et le PNR du Queyras ont souhaité appliquer le protocole sur leur territoire. En France, le lièvre variable est distribué sur les massifs alpins, en moyenne et haute altitude. D'autres territoires montagnards inclus dans des espaces protégés (notamment les PNR du Vercors), ou non (exemple du massif du Devoluy), sont ainsi susceptibles d'être intéressés par la méthode proposée dans ce rapport.

Par rapport aux techniques usuelles de suivis individuels par marquage, l'échantillonnage génétique non invasif (« NiG ») est particulièrement adapté à l'étude d'espèces rares, élusives ou difficiles à observer (Waits and Paetkau, 2005). Les individus peuvent en effet être génotypés à partir de restes (ex. excréments ou cheveux) collectés sur le terrain sans nécessité d'être manipulés (Höss et al., 1992). Ces techniques ont particulièrement été déployées chez les grands carnivores, mais se sont également révélées efficaces chez les lagomorphes, et notamment les deux espèces de lièvres rencontrées dans les Alpes (Besnard et al., 2017; Schenker et al., 2020). Ce type de technique peut ainsi intéresser certains gestionnaires qui souhaitent mettre des suivis d'espèces complexes à étudier par des techniques d'observation directe.

Bien souvent, les suivis d'espèces-cibles par collecte d'échantillons génétiques ont pour objectifs d'estimer les paramètres démographiques de populations (abondance, survie, dispersion...) selon des approches par capture-marquage-recapture (CMR) (Lukacs and Burnham, 2005). Ceci a notamment été le cas des études menées chez le lièvre variable dans les Alpes (Besnard et al., 2017; Schenker et al., 2020). Cependant, de telles approches nécessitent un investissement important puisqu'il est nécessaire de réaliser plusieurs passages afin d'estimer les paramètres démographiques d'intérêt. Ceci réduit le nombre de sites qu'il est possible d'échantillonner à budget constant, et donc l'échelle spatiale couverte lors d'une étude. Or, des échelles spatiales réduites s'avèrent peu adaptées pour étudier les effets des changements globaux tels que le changement climatique. Notre approche a été d'utiliser les techniques génétiques non invasives pour étudier la distribution des deux espèces de lièvres à l'échelle de massifs. Elles n'impliquaient donc pas la répétition de passages sur sites. Par ailleurs, nous nous sommes affranchis de l'identification de la signature individuelle des crottes de lièvres collectées, pour nous focaliser uniquement sur la détermination de l'espèce concernée. Cette question du choix des paramètres à mesurer sur le terrain au regard des enjeux peut ainsi intéresser tous les gestionnaires d'espaces naturels qui souhaitent mettre en place des suivis à long terme d'espèces sur de vastes territoires.

Les modèles de niche (ou modèles de distribution potentielle d'espèce, SDM, Guisan and Thuiller, 2005) permettent d'étudier la répartition d'une espèce sur différents gradients environnementaux. Ils constituent des outils particulièrement intéressants pour identifier les variables environnementales qui contribuent le mieux à expliquer les patrons de distribution des espèces et à prédire leur aire potentielle. Dans cette étude, nous avons utilisé le package biomod2 sous R pour effectuer ces analyses à partir de données en présence simple récoltées de manière opportuniste, mais aussi à partir de données en présence-absence récoltées selon un protocole où l'effort était renseigné. Ces analyses impliquent un travail conséquent de rasterisation des variables environnementales sélectionnées. Toutes ces étapes, de la préparation à l'analyse des données, sont détaillées dans ce document, auquel le gestionnaire intéressé pourra se référer.

### Avertissement

Ce document justifie les choix méthodologiques réalisés lors de la définition de cette étude et propose un cadre pour le recueil, le stockage et l'analyse des données. Il fixe également les moyens logistiques nécessaires à la mise en œuvre du protocole proposé. L'ensemble de ces informations garantit la pérennité de l'étude sur le long terme. Le protocole proposé pourra évoluer dans le temps pour de multiples raisons : évolution des questions, de l'échelle de l'étude, des techniques, des moyens disponibles, développement de nouvelles méthodes d'analyse, etc. Il sera important de référencer dans ce document toute modification apportée dans le futur et de s'assurer d'un versioning clair des documents.

## I) Introduction

### 1) Enjeux scientifiques et de conservation

Le climat global de la planète se réchauffe en moyenne de 0,15-0,20°C par décennie depuis 1975 (Stocker et al., 2013). Les Alpes du Sud subissent un changement climatique plus rapide et marqué qu'en plaine, la température de l'air a d'ores et déjà augmenté de près de 2°C par rapport à l'ère préindustrielle, alors que la hausse est d'environ 1°C à l'échelle mondiale (GREC-SUD, 2018). Des déplacements d'espèces vers les pôles et vers les sommets sont déjà observés (Pereira et al., 2010). Le « verdissement » des Alpes a été démontré au travers de l'étude d'imagerie satellitaire (MODIS, Landsat-5, 7, 8) dans la zone alpine tempérée du Parc National des Écrins où plus de la moitié (56%) du territoire du parc a affiché des augmentations significatives de l'indice de végétation par



différence de pic normalisé (NDVI max) au cours des 16 dernières années (2000-2015) (Carlson et al., 2017).

Les espèces alpines et arctiques sont particulièrement vulnérable au réchauffement climatique (Hughes, 2000; Parmesan, 2006; Thuiller et al., 2005). Ceci s'explique d'une part par un réchauffement potentiellement plus rapide sur les altitudes élevées (Pepin et al., 2015). De plus, les espèces artico-alpines ont évolué vers des adaptations spécifiques aux environnements froids. Leur capacité d'adaptation peut alors être trop lente face à la rapidité de ces changements (Hof et al., 2011). Certaines espèces peuvent par ailleurs avoir déjà atteint leurs limites physiologiques (Hoffmann and Sgrò, 2011).

Une des adaptations possibles des espèces au changement climatique consiste à se déplacer vers des environnements plus froids, donc à une latitude et une altitude plus élevées (Parmesan and Yohe, 2003). Cependant, pour les espèces montagnardes, le risque d'extinctions augmente à mesure de leur remontée en altitude en raison de la diminution de la surface en habitats disponibles liée à la forme conique intrinsèque des montagnes (Elsen and Tingley, 2015). L'augmentation du niveau de fragmentation des populations associée à cette perte d'habitats entraîne des risques de réduction de flux génique, d'augmentation de consanguinité ou encore de réduction de capacité d'adaptation (van Strien et al., 2014).

Authentique espèce artico-alpine, le lièvre variable (*Lepus timidus*) a une distribution qui s'est progressivement réduite en Europe depuis la dernière glaciation (Thulin, 2003). Il est actuellement réparti en Russie, sur les forêts isolées de l'Est de la Pologne, de la plupart de la Fennoscandie et des pays baltes, en Irlande et dans les Alpes. Sur ce territoire, l'espèce vit en populations reliques isolées entre 1300 et 2500 m d'altitude, qui semblent diminuer lentement (Rehnus et al., 2018; Thulin, 2003). Ceci en fait une espèce modèle pour étudier les effets de la fragmentation de l'habitat engendrée par le réchauffement climatique des écosystèmes de montagne (Rehnus et al., 2018). En France, elle est considérée « presque-menacée » sur la liste rouge nationale (liste rouge 2015).

Le lièvre d'Europe (ou lièvre brun) (*Lepus europaeus*) est la deuxième des deux espèces de lièvres la plus répandue en Europe du Nord et centrale (Thulin, 2003). Sa distribution actuelle englobe la plupart des secteurs de basse altitude, à l'exception de l'Irlande, du nord de la Scandinavie et de la péninsule ibérique. A l'Est, elle s'étend vers la Russie et ses pays limitrophes jusqu'au lac Baïkal. Cette espèce spécialiste des paysages ouverts a probablement évolué dans les steppes d'Asie centrale, puis aurait été favorisée par les clairières forestières et l'expansion des paysages agricoles (Thulin, 2003). En France, on la retrouve du niveau de la mer jusqu'à près de 2000 mètres d'altitude.

Dans les Alpes, les deux espèces de lièvres ont des niches optimales différentes et ne coexistent historiquement en sympatrie que dans une bande altitudinale étroite comprise entre 1300 et 2000 mètres d'altitude (Bisi et al., 2015). On peut émettre l'hypothèse que le changement climatique modifiera la disponibilité de l'habitat et par conséquent leur répartition. Le lièvre variable verrait sa distribution se contracter vers les zones septentrionales et à plus haute altitude, tandis que le lièvre d'Europe coloniserait les altitudes les plus hautes (Bisi et al., 2015). Ceci entraînerait des phénomènes de compétition (Caravaggi et al., 2017, 2015; Jansson et al., 2007) mais aussi d'hybridation et d'introggression génétique (Jansson et al., 2007; Thulin, 2003) sur leurs zones de contact.



La mise en place d'un protocole harmonisé sur la plupart des aires protégées françaises alpines dans les années à venir devrait fournir une vision précise de la distribution actuelle des deux espèces de lièvres sur leur zone de contact. La répétition de ce protocole à moyen-long terme permettra de suivre finement les changements de distribution en lien avec le changement climatique, qui pourraient notamment conduire à des extinctions du lièvre variable aux altitudes les plus basses. Ce travail constitue par ailleurs une étape incontournable pour déclencher des études plus approfondies sur les mécanismes d'introgression génétique ou de compétition entre les deux espèces de lièvres.

## 2) Prédictions et objectifs mesurables

Dans un contexte de réchauffement climatique, on peut émettre les prédictions suivantes :

- Chez le lièvre d'Europe, une expansion de l'aire de distribution par colonisation des environnements les plus frais : Montée en altitude (figure 1) et avancée vers le nord.
- Chez le lièvre variable, translation de l'aire de distribution par colonisation des environnements les plus frais (montée en altitude et avancée vers le nord) et extinction dans les environnements les plus chauds (figure 1). A plus long terme, contraction de l'aire de distribution en raison de la diminution des espaces disponibles en haute altitude (forme conique des montagnes).

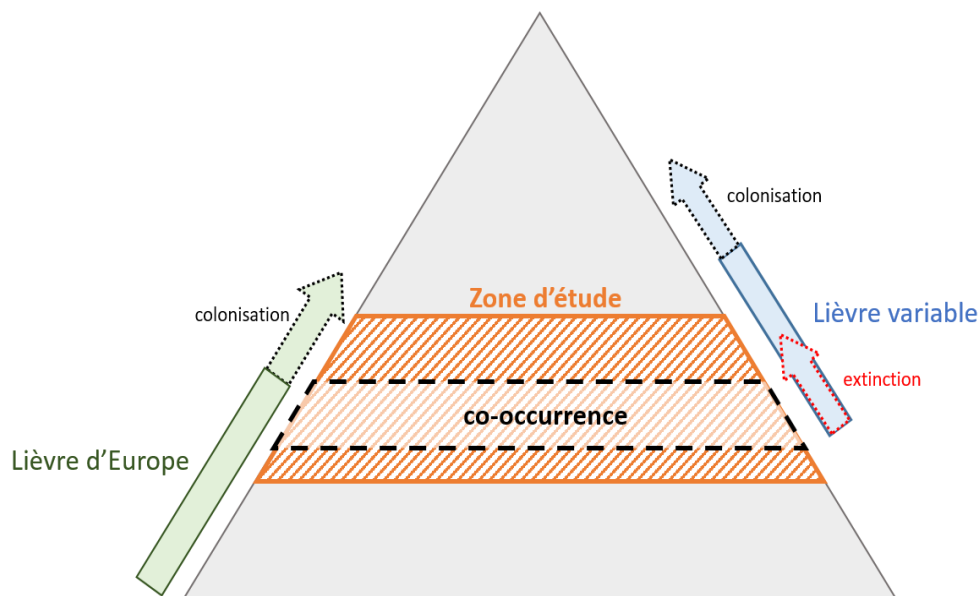


Figure 1 : Représentation des phénomènes d'extinction-colonisation des deux espèces de lièvres selon le gradient altitudinal dans un contexte de réchauffement climatique. La zone d'étude est placée sur les secteurs de co-occurrence des deux espèces, définie à partir des modèles de niche.

D'autres facteurs liés à la topographie, aux changements d'occupation du sol ou au climat, pourraient également intervenir dans ce processus. Il s'agit par exemple :

- Des versants : Les vitesses d'extinction du lièvre variable et de colonisation du lièvre d'Europe pourraient être plus rapides sur les versants exposés au sud.

- Des changements d'habitat : Dans un contexte de déprise pastorale, les pelouses pourraient disparaître sur des pas de temps plus rapides que les changements climatiques, accélérant ainsi les phénomènes d'extinction.
- D'une répétition de phénomènes météorologiques exceptionnels : En agissant sur la reproduction et/ou la survie, ils pourraient accélérer ou ralentir les phénomènes de colonisation et extinction.

Les trois objectifs suivants ont été fixés le 15 Novembre 2018 lors d'une réunion associant le PNE, le PNM, le PNV et le CREA Mont-Blanc :

- 1/ Prédire l'aire de distribution hivernale des deux espèces de lièvres sur les trois parcs nationaux à partir de modèles de niche ;
- 2/ Préciser les zones de présence et d'absence des deux espèces sur les secteurs avec une probabilité d'occurrence conjointe moyenne à forte ;
- 3/ Mesurer les phénomènes d'extinction-colonisation des deux espèces à long terme sur leurs zones de contact.

Dans un contexte de limitation budgétaire, l'objectif de mesurer les phénomènes de colonisation du lièvre variable sur les altitudes les plus hautes n'a pas été estimé prioritaire et n'a donc pas été pris en compte par ce protocole. Toutefois, compte-tenu de l'amélioration notable de la précision des aires de distribution prédites pour les deux espèces de lièvre à l'issue de la première campagne de terrain (voir résultats), l'établissement a fait le choix de travailler également sur les parties hautes de la distribution altitudinale du lièvre variable.

A noter qu'en l'absence de connaissance fine des facteurs qui gouvernent la distribution des deux espèces, les contours de la zone d'étude ne se limitent pas à une zone de co-occurrence des deux espèces trop restrictive (i.e. probabilité d'occurrence conjointe très élevée) (figure 1).

### 3) Déroulement de la coopération entre le PNM, le PNE, le CEFE et les autres acteurs impliqués

Cette étude a été commanditée par les trois Parcs nationaux alpins. L'étude-pilote présentée ici a pu se dérouler grâce au soutien financier d'un programme ALCOTRA CClimaTT (Changements Climatiques dans le Territoire Transfrontalier) 2017-2020 s'intéresse aux impacts écologiques du changement climatique sur les milieux naturels et les espèces de montagne dans les Alpes du Sud. Le PNM et le PNE sont partenaires de ce programme dont le chef de file est le Parc fluvial Gesso et Stura en Italie. Outre des travaux spécifiques sur les pratiques agricoles et sur des espèces ciblées (Lagopède alpin *Lagopus muta* et Lièvre variable *Lepus timidus*) le projet propose d'établir des outils d'observation à long terme des effets du changement climatique sur la faune et la flore. Il s'agit en particulier de mieux documenter les phénomènes de progression et de retrait d'espèces ou

d'habitats dans l'espace et dans le temps. Les orthoptères figurent parmi les taxons retenus comme indicateurs suivis. Le programme a ainsi budgété du temps de prestation en 2018 et en 2019 pour la collecte des données par un spécialiste selon le protocole défini ci-après.

Peu après le lancement de la coopération, une réunion regroupant plusieurs partenaires alpins (PNE, PNV, PNM, PNR Queyras, FDC Isère, FDC Savoie, FDC Drôme, FRC, Antagène, CEFE, AFB, ONCFS) a été organisée le 22 mars 2018 sous l'impulsion de Michel Bouche (technicien patrimoine / Secteur Embrunais PNE). Elle avait pour objectifs de présenter les résultats des suivis démographiques (CMR) obtenus sur plusieurs sites alpins, puis de discuter d'une stratégie inter-réseaux à mettre en place pour la poursuite de ce protocole, voire son déploiement sur d'autres territoires. La possibilité de lancer un protocole « inter-parcs nationaux alpins » pour suivre les changements de distribution altitudinale des deux espèces de lièvres dans le cadre de la coopération AFB-CEFE a été évoquée. Lors des mois qui ont suivi, Thibaut Couturier (ingénieur CEFE) a analysé les données collectées de manière opportuniste par les agents de terrain des trois PNx alpins. Un travail conséquent de préparation de données au format raster a précédé cette analyse, effectuée selon une approche de modélisation de niche.

Les résultats de cette modélisation ont été présentés lors d'un « groupe de travail » réuni le 15 Novembre 2018. Il était composé de Jérôme Mansons (chef de projet ALCOTRA CCLIMATT PNM), de Jérôme Cavailhes (chargé de mission faune PNV), de Ludovic Imberdis (chargé de mission faune vertébré PNE), d'Anne Delestrade (CREA Mont-Blanc), d'Aurélien Besnard (maître de conférences CEFE) et de Thibaut Couturier (ingénieur de recherche CEFE). Cette réunion a également permis d'affiner les questions ciblées dans le cadre de la coopération, le plan d'échantillonnage associé et la stratégie de collecte de données lors d'une « étude-pilote » déployée sur le PNM dès l'hiver 2018-2019. Quelques tests du protocole ont également été planifiés par le CREA Mont-Blanc et le PNR du Queyras.

Ce sujet lancé dans le cadre de la coopération AFB-CEFE a été présenté lors d'une réunion le 29 Novembre 2018 organisée par Jean-Sébastien Guitton (chef de projet - Equipe "Lièvre d'Europe", ONCFS) et Jérôme Letty (chargé de Recherche et d'Expertise ONCFS), en présence d'Adrien Jailloux (AFB), de Thibaut Couturier (CEFE), de Pierre Boursot (chercheur Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) et de Paulo Alves (chercheur CIBIO, Portugal). Cette réunion avait pour objectifs de présenter les différents projets de recherche menés sur les lièvres, et de réfléchir à d'éventuelles convergences possibles dans ces projets.

Jérôme Mansons et Thibaut Couturier ont travaillé conjointement pour préparer le plan d'échantillonnage à mettre en place le 1<sup>er</sup> hiver sur les différents secteurs du PNM. Cette stratégie a également été appliquée au territoire du Mont-Blanc, avec toutefois quelques adaptations liées aux conditions locales. Le protocole de collecte de données a été rédigé par Jérôme Mansons et Thibaut Couturier, avant d'être mis à disposition des agents des différents secteurs du PNM. Jérôme Mansons en a assuré l'animation (aspects techniques, organisationnels, logistiques) tout au long de la saison de terrain. Cela représentait X heures/journées de travail. A l'issue de la campagne de terrain il a regroupé les échantillons prélevés par lots, selon une procédure spatiale définie avec la CEFE, avant transmission à Antagène pour l'analyse génétique. Au cours de ce 1<sup>er</sup> hiver, quelques tests de

prospection de mailles selon le même protocole ont été réalisés sur le Parc Naturel Régional du Queyras.

Les résultats des analyses génétiques à partir des échantillons collectés par le PNM ont été reçus en octobre 2019. Jérôme Mansons a transmis ces données, ainsi que les parcours des observateurs (après nettoyage sous SIG) à Thibaut Couturier. Des modèles de niche à partir de ces données en présence-absence ont pu être réalisés les semaines qui ont suivi. Ces résultats ont été présentés lors du groupe de travail du 21 novembre 2019. Cette réunion a permis de faire le bilan de la campagne de terrain, y compris sur les aspects techniques du protocole de terrain, avant de proposer une stratégie à déployer lors de la saison de terrain suivante. Une réunion de restitution de la campagne de terrain a été organisée par Jérôme Mansons le 11 décembre 2019 au siège du PNM, en présence des responsables scientifiques, des agents qui ont collecté les données, de Thibaut Couturier et de Guillaume Queney (laboratoire Antagène). Quelques réajustements du protocole ont été discutés à cette occasion avec les agents. La stratégie d'échantillonnage a également été revue, pour inclure les parties hautes (hors distribution altitudinale du lièvre d'Europe). Un nouveau tirage de mailles à prospecter a ainsi été proposé.

La campagne de terrain de l'hiver 2019-2020 s'est déroulée sur le territoire du PNM, du Mont-Blanc et du PNR du Queyras. Thibaut Couturier a participé à une session de collecte de données le 6 mars 2020 sur le secteur d'Entraunes (PNM). Les résultats des analyses génétiques issus de la campagne de terrain ont été réceptionnés en août 2020.

Le PNM a déposé un projet de financement POIA sur la période 2020-2022, accepté en octobre 2020. Celui-ci prévoit des financements pour le déploiement du protocole sur les territoires du PNE, du Mont-Blanc, du PNM et du Dévoluy. A ce titre, l'OFB a souhaité caler une stratégie d'échantillonnage sur ce territoire dès l'hiver 2020-2021. Suite à une réunion avec Charlotte Perrot (Cheffe de projet "Dynamique des pop. galliformes" OFB) et Jérôme Letty, Thibaut Couturier a préparé en septembre 2020 les rasters du territoire concerné auquel il a appliqué les cartes de favorabilité obtenues préalablement à l'échelle des 3 PNx. La stratégie d'échantillonnage a ensuite été proposée en octobre 2020.

La rédaction de ce rapport a débuté en août 2020 et s'est achevée en ... Ce rapport a ensuite été soumis à la critique de deux « reviewers » : Nom (profession, structure) et Nom (profession, structure).

## II) Choix méthodologiques

### 1) Modèles de niche adaptatifs

Le modèle de niche (ou modèle de distribution potentielle d'espèce, SDM (Guisan and Thuiller, 2005) est une étude de la répartition d'une espèce sur différents gradients environnementaux (pour définir sa niche écologique locale). Il permet d'identifier les variables environnementales qui contribuent le plus à expliquer les patrons de distribution de l'espèce. Une fois projetés dans l'espace, les résultats du SDM produisent une carte de répartition potentielle.

Plusieurs types de données peuvent être mobilisés pour les SDM :

- Des présences simple d'espèces : Elles sont bien souvent issues de prospections non protocolées. L'effort de prospection n'est pas renseigné, ce qui est à l'origine de biais d'échantillonnage potentiellement importants. Il est en effet alors impossible de faire la distinction entre les vraies absences ou des défauts de prospection. L'approche consiste dans ce cas de figure à définir des « pseudo-absences », c'est-à-dire des localités en-dehors des lieux où l'espèce a été observée et où elle est donc supposée absente.
- Des présence-absence d'espèces : Un protocole de collecte des données permet de connaître l'effort de prospection et de renseigner ainsi les « vraies absences ». Toutefois, chez les espèces difficilement détectables, plusieurs passages sont parfois nécessaires pour certifier leur absence avec un bon degré de précision.

Sur les territoires couverts par des aires protégées, des données d'observation de la faune et de la flore sont collectées de manière « opportuniste » pour des objectifs multiples. Ces données d'observation en présence-simple peuvent être mobilisées pour la définition de modèles de niche. Toutefois, il est important de rester extrêmement prudents dans l'interprétation des résultats obtenus en raison des biais d'échantillonnage spatial potentiels. Bon nombre de données sont ainsi collectées sur les sentiers ou leurs abords immédiats, tandis que des territoires sont vides d'observation, faute de visite par les observateurs. Ce déséquilibre est particulièrement marqué en montagne où les accès sont fortement contraints par le relief.

L'approche retenue dans le cadre de notre étude visant à modéliser la distribution potentielle des deux espèces de lièvres repose sur un « échantillonnage adaptatif » basé sur les modèles de niche. Cette technique d'échantillonnage proposée par Guisan et al. (2006) est itérative (figure 2). Dans un premier temps, la carte de « favorabilité » de l'habitat de chaque espèce-cible (ici les deux espèces de lièvres) est construite à partir des données collectées en présence simple jusqu'en 2018. Un échantillon de sites à prospecter, tiré à partir de cette carte, sert de base à la première campagne de terrain. Le nouveau jeu de données obtenu après la première campagne de terrain, contenant des données standardisées (présence + absence des deux espèces) permet d'ajuster un nouveau modèle de niche. À partir de ce nouveau modèle, un échantillonnage de sites à prospecter lors de la seconde campagne est proposé, et ainsi de suite. Cette séquence peut être répétée autant de fois que souhaité afin de converger progressivement vers une image aussi nette que possible de la distribution de l'espèce (Guisan et al., 2006; Singh et al., 2009). + Chiffard et al.2020

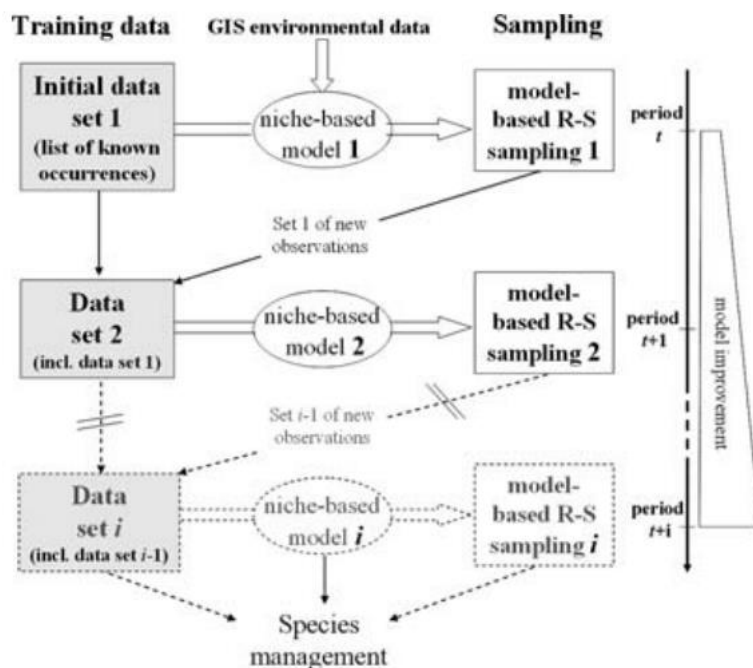


Figure 2 : schéma illustratif du principe itératif du « modèle de niche adaptatif » (extrait de Guisan et al., 2006).

Dans cette étude, nous avons fait le choix de privilégier l'échantillonnage spatial, au détriment de répétitions de passages sur des mêmes unités d'échantillonnage. Ceci exclut donc la possibilité d'utiliser des méthodes en site-occupancy (MacKenzie et al., 2002) qui permettraient d'estimer les probabilités de détection, en plus des probabilités d'occupation par les lièvres, révélées par la présence de crottes.

## 2) Variables environnementales étudiées

Outre les données de présence-simple ou de présence-absence des espèces-cibles, les modèles de niche reposent sur l'empilement de plusieurs variables environnementales qui contribuent à expliquer la distribution potentielle de ces espèces-cibles. Le choix de ces variables est complexe : elles doivent tout d'abord être disponibles sur l'ensemble des territoires concernés ; par ailleurs, l'échelle spatiale à considérer dépend fortement des traits des espèces-cibles, notamment de leur capacité de déplacement ou encore de leur domaine vital (refs).

Dans notre étude, nous nous sommes basés sur les travaux récents menés sur le lièvre variable en Suisse (Rehnus et al., 2018). Ces auteurs s'appuyaient sur la littérature publiée sur les Leporidés pour justifier les variables environnementales sélectionnées. Nous avons également reporté dans le tableau 1 ces hypothèses biologiques et écologiques, ainsi que les travaux qui s'y rattachent. Nous proposons de tester les mêmes variables environnementales sur le lièvre d'Europe, en supposant qu'elles agissent à des échelles spatiales comparables.

Comme Rehnus et al. (2018), nous avons exclu d'emblée la variable « altitude » en raison de sa forte corrélation avec plusieurs autres variables, ce qui aurait pour conséquence d'estomper leur importance relative. Concernant les variables climatiques, nous avons ciblé la période hivernale (décembre à avril) et donc écarté les variables qu'il proposait en période estivale. Il est à noter que

certaines variables climatiques étaient disponibles sur des emprises plus restreintes que les Alpes. Quelques tests additionnels ont ainsi été conduits sur le PNM avec des données de température mensuelles (1991-2010) et des données de précipitations saisonnières produites par le bureau d'étude GEOgraphR (commande région PACA). Ces tests (non fournis dans ce rapport) ont conclu que ces rasters n'avaient pas un meilleur pouvoir prédictif que ceux disponibles à l'échelle des Alpes. Des données de température et de précipitations produites par SAFRAN à l'échelle des Alpes ont quant à elles été écartées en raison de leur résolution insuffisante (6km).

Tableau 1 : Variables environnementales sélectionnées lors de cette étude pour la réalisation des modèles de niche des lièvres variables et lièvres d'Europe

Catégorie	Variable environnementale	Hypothèses biologiques/écologiques fournies par (Rehnus et al., 2018)
Topographie	pente	indicateur d'accessibilité d'habitat (Gilcrease, 2013)
	topex ("TPI")	indicateur de la disponibilité en zones de repos depuis lesquelles la détection des prédateurs est suffisamment précoce (données non publié)
	rugosité du relief	indicateur d'échappatoire possible aux prédateurs (Gilcrease, 2013)
Occupation du sol	couverture en prairies, pâturages, pelouses, buissons et végétation herbacée	indicateur de disponibilité en ressources alimentaires (Bisi et al., 2013; Caravaggi et al., 2015; Rehnus et al., 2013; Wilkening et al., 2011)
	couverture en zones buissonnantes	indicateur de disponibilité en ressources alimentaires et abris (Acevedo et al., 2012; Bisi et al., 2013; Rehnus et al., 2013)
	couverture en forêts	indicateur de disponibilité en ressources alimentaires et abris (Acevedo et al., 2012; Caravaggi et al., 2015; Rehnus et al., 2013)
	couverture en rochers	indicateur d'accès à l'habitat et abris (Bisi et al., 2013)
	distance à la lisière forestière la plus proche	distance à des abris (Caravaggi et al., 2015; Gilcrease, 2013; Rehnus et al., 2016)
	distance aux cours d'eau	indicateur de conditions topographiques adaptées à la dispersion (Gilcrease, 2013) ou accès à la ressource en eau en cas de faibles précipitations (Erb et al., 2011)
	distance aux routes	indicateur de perturbation humaine (Acevedo et al., 2012; Beever et al., 2003)
	distance aux chemins	biais d'échantillonnage (pas de données)
	distance aux zones anthropisées	indicateur de perturbation humaine (Acevedo et al., 2012; Gilcrease, 2013)



	distance aux stations de ski	indicateur de perturbation humaine en hiver (Rehnus et al., 2014)
Climat	température pendant la période hivernale (Décembre à Avril)	indicateur d'accès à la nourriture et exposition à des températures basses (pas de données)
	nombre de jours annuel avec le sol recouvert en neige	indicateur de la vulnérabilité aux prédateurs et en ressources alimentaires (pas de données)

### III) Etude-pilote menée sur le Parc national du Mercantour

#### 1) Rastérisation des données spatiales

Les modèles de niche impliquent un travail préalable de rastérisation de l'ensemble des données spatiales, selon un alignement identique (mêmes coordonnées et même résolution). L'intégralité de cette démarche a été réalisée sous R (R Core Team, 2017) version 4.0.2. Des exemples de scripts permettant d'atteindre cet objectif sont fournis en annexe.

Comme proposé par Rehnus et al. (2018), nous avons généré l'ensemble des rasters à une résolution de 100m. Nous avons assigné à chacun de ces pixels de 100m la valeur moyenne de la variable environnementale calculée sur une fenêtre mobile de 400m de rayon afin de prendre en compte les conditions environnementales d'une zone correspondant au domaine vital moyen de l'espèce (ie. 50,3 ha). Pour cela, nous avons utilisé les fonctions « focalWeight » et « focal » (package raster).

Nous avons tout d'abord défini une emprise de travail, correspondant à une zone rectangulaire qui intégrait les contours du Parc national du Mercantour, élargi d'une zone-tampon de quelques kilomètres. Un premier raster vide, de résolution de 100m, a été appliqué à cette emprise.

Les données spatiales correspondant aux variables environnementales retenues (voir partie II.2) étaient de plusieurs types (rasters, vecteurs) et provenaient de différentes sources (tableau 2). Leur système de projection a tout d'abord été uniformisé en Lambert 93. Les données vectorielles ont été rastérisées selon un même alignement avec la fonction « rasterize » (package raster). Les données rasters ont été ré-alignées avec la fonction « spatial\_sync\_raster » (package spatial.tools). A noter toutefois que la distribution de package a été interrompue en avril 2020. Dès lors, nous avons utilisé la fonction « projectRaster » du package raster. Les caractéristiques des rasters produits sont fournies dans le tableau 2.

#### *Cas des données topographiques*

Les modèles numériques de terrain ont permis de générer des rasters d'altitude, de pente, de rugosité et de TPI (indice de position topographique). Ces deux derniers rasters ont été produits à partir de l'extension "MNT/DEM" sous QGis.

#### *Cas des données d'occupation du sol*

Les pixels correspondant à chacune des catégories ocsol retenues (voir partie « Variables environnementales ») ont été filtrés puis réalignés.

Les données vectorielles linéaires (routes, chemins et cours d'eau) et surfaciques (éléments forestiers

et bâtis) sont fournies au niveau départemental. Le PNM étant concerné par les départements 04 et 06, il a fallu assembler les vecteurs des deux départements sous une même couche au préalable. A noter que la durée de ce traitement, effectué avec la fonction « spRbin » (package maptools) pouvait atteindre plusieurs heures. Nous avons par conséquent utilisé un cluster (nœuds de calcul) disponible au CEEF pour cette étape, mais aussi pour la rastérisation qui a suivi. Les distances aux éléments linéaires et surfaciques ont été calculées avec la fonction « distance » (package raster).

Tableau 2 : Origine des variables environnementales retenues lors de cette étude et procédures SIG pour générer les rasters associés

Catégorie	Variables environnementale	Source	Date de version / période couverte	Type et résolution d'origine	Traitement SIG : sélections, fonctions utilisées
Topographie	pente	Modèle numérique de terrain (IGN)	?	raster 25m	fonction "pente" de l'extension "MNT/DEM" Qgis
	topex ("TPI")	Modèle numérique de terrain (IGN)	?	raster 25m	fonction "indice de position topographique TPI" de l'extension "MNT/DEM" Qgis
	rugosité	Modèle numérique de terrain (IGN)	?	raster 25m	fonction "indice de position topographique TPI" de l'extension "MNT/DEM" Qgis
Occupation du sol	couverture en prairies, pâturages, pelouses, buissons et végétation herbacée	CESBIO	2017	raster 10m	codes 34 « pelouses » et 211 « prairies »
	couverture en zones buissonnantes	CESBIO	2017	raster 10m	code 36 « landes ligneuses »
	couverture en forêts	CESBIO	2017	raster 10m	codes 31 « forêts de feuillus » et 32 « forêts de conifères »
	couverture en rochers	CESBIO	2017	raster 10m	code 45 "surfaces minérales"
	distance à la lisière forestière la plus proche	IGN BD Forêt (= IFN)		vecteur : éléments > 0,5ha	sélection de "futaies", "mélanges de futaies et taillis", "forêts ouvertes"
	distance aux cours d'eau	IGN BD topo D_HYDROGRAPHIE	2017	vecteur	tous types/régimes de cours d'eau
	distance aux routes	IGN BD topo A_RESEAU_ROUTIER	2017	vecteur	"route à 1 chaussée", "route à 2 chaussées", "autoroute", "quasi-autoroute", "bretelle", "route empierrée"
	distance aux chemins	IGN BD topo A_RESEAU_ROUTIER	2017	vecteur	sentiers et chemins
	distance aux zones anthropisées	IGN BD topo E_BATI	2017	vecteur	sélection "bâti indifférencié" (majoritaire), "industriel", "remarquable"

	distance aux stations de ski	Observatoire des galliformes de Montagne	2018 ?	vecteur	toutes les stations
Climat	température hivernale (Décembre à Avril)	Modis ; dérivation par Kloog et al, 2016	2000-2010	raster 1km	-
	nombre de jours annuel avec le sol recouvert en neige	Modis ; snowday	2000-2016	raster 500m	-

Une fois l'ensemble des rasters produits, nous avons appliqué un « masque » qui correspondait à l'emprise du PNM, à l'aide de la fonction « mask » (package raster).

## 2) Modèle de niche 1 à partir des données opportunistes

### *Méthode*

Nous avons assemblé les rasters environnementaux produits lors de l'étape III.1 dans des objets « stack ». Nous avons préalablement centré-réduit l'ensemble des variables (fonction « scale »). Lorsque deux variables environnementales étaient fortement corrélées entre elles ( $|cor| > 0,7$ ), nous avons retenu celle qui semblait la plus pertinente du point de vue de l'écologie de l'espèce, et/ou celle qui était le plus facilement interprétable. Sur l'emprise du PNM, nous avons ainsi exclu la rugosité, très fortement corrélée à la pente ( $|cor| = 0,99$ ) ainsi que la température moyenne en hiver, fortement corrélée avec le nombre de jours d'enneigement ( $|cor| = 0,89$ ). Nous avons conservé cette dernière variable considérant son caractère intégrateur de la température et des précipitations. La couverture en rochers, corrélée au nombre de jours de neige ( $|cor| = 0,73$ ), a également été écartée des analyses. La distance aux routes montrait un niveau de corrélation acceptable sur le PNM ( $|cor| < 0,64$ ), mais au-delà du seuil fixé sur les autres parcs nationaux (analyses complémentaires non présentées ici). Dans un souci de cohérence entre tous les territoires étudiés, nous avons fait le choix d'exclure cette variable. La variable « distance aux sentiers et chemins » a quant à elle été utilisée pour le tirage des pseudo-absences (voir plus bas).

Nous avons sélectionné les données opportunistes de lièvres variables et lièvres d'Europe collectées par les agents du PNM entre décembre et mai (mois avec un manteau neigeux important) entre 1999 et 2018. 4 observations de lièvres variables en 1982 et 1983 ont également été intégrées. Nous avons exclu au préalable les données qui comportaient des doutes quant à l'identification de l'espèce de lièvre concernée (indices de présence notamment). Le nombre final de données atteignait  $n=105$  pour le lièvre variable et  $n=249$  pour le lièvre d'Europe.

Nous avons réalisé deux modèles de niche séparés : l'un comportant les données de lièvre variable et l'autre les données de lièvres d'Europe. Nous avons pour cela utilisé le package biomod2 (Thuiller et al., 2009) disponible sous R.

Nous avons tiré autant de pseudo-absences que de données de présence simple pour chacune des espèces de lièvres. Des analyses préliminaires ont révélé une présence accrue de données collectées aux abords des sentiers. Pour pallier partiellement à ce biais d'échantillonnage lié à une prospection non uniforme sur le territoire, nous avons tiré les pseudo-absences aléatoirement selon une probabilité inversement corrélée à la distance aux chemins et aux sentiers. Ainsi, plus la distance était élevée, plus la probabilité que les points de pseudo-absence soient tirés était faible.

Les données ont été analysées selon des GAM (Global Additive Models), avec un nombre de paramètres de lissage  $k$  fixé à 4. Nous avons fixé un nombre de « cross-validations » à 10, et un

pourcentage de « splitting » de 70.

Nous avons utilisé le « ROC » (Relative Operating Characteristic) pour évaluer la pertinence des deux modèles. Nous avons ensuite examiné les courbes de réponse de chacune des variables, et leur contribution respective au modèle. Enfin, nous avons projeté les cartes de favorabilité obtenues pour chacune des deux espèces.

### Résultats

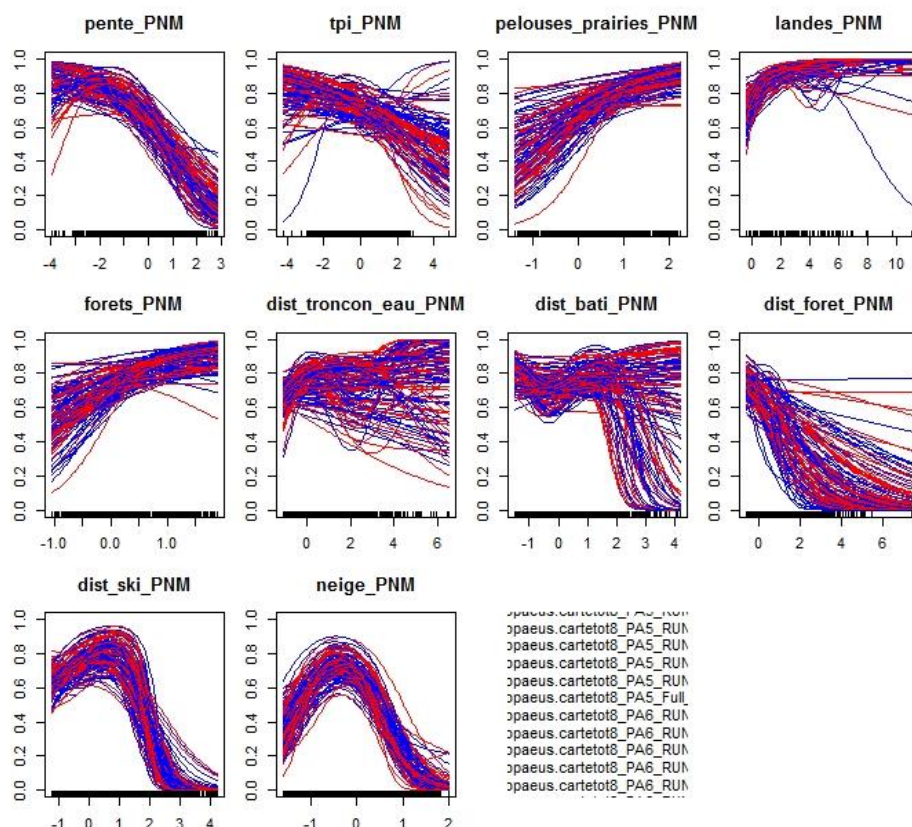
Le pouvoir prédictif des modèles selon le critère « ROC » atteint 0,82 pour le lièvre d'Europe, et 0,73 pour le lièvre variable. Ces valeurs sont donc assez moyennes, et se traduit par des courbes de réponse assez floues selon les variables environnementales considérées (figure 3).

La contribution des variables environnementales diffère selon les deux espèces de lièvres (tableau 3). Globalement, le nombre de jours de neige est une variable qui apparaît assez importante pour les deux espèces. Si l'on examine les courbes de réponse, on observe que le lièvre d'Europe est situé dans les zones d'enneigement intermédiaires, avec une probabilité d'occurrence qui augmente puis diminue avec l'augmentation du nombre de jours de neige (figure 3). Chez le lièvre variable, la tendance est plutôt à une augmentation de la probabilité d'occurrence avec le nombre de jours de neige. La distance aux forêts semble déterminante pour le lièvre d'Europe, où l'on observe une diminution de sa probabilité d'occurrence avec une augmentation de cette distance (figure 3). Les autres variables environnementales contribuent assez peu au modèle prédictif (tableau 3).

Tableau 3 : Importance relative de chaque variable environnementale estimées par les modèles de niche pour expliquer la distribution potentielle des deux espèces de lièvre en hiver sur le PNM.

	Lièvre variable	Lièvre d'Europe
pente	0,18	0,13
tpi	0,02	0,03
roches	-	-
pelouses_prairies	0,20	0,09
landes	0,12	0,06
forets	0,16	0,12
dist_troncon_eau	0,02	0,08
dist_foret	0,05	0,32
dist_bati_PNx	0,03	0,09
dist_ski	0,11	0,09
neige	0,29	0,25

### Response curves for europaeus.cartetot8's GAM



### Response curves for timidus.cartetot8's GAM

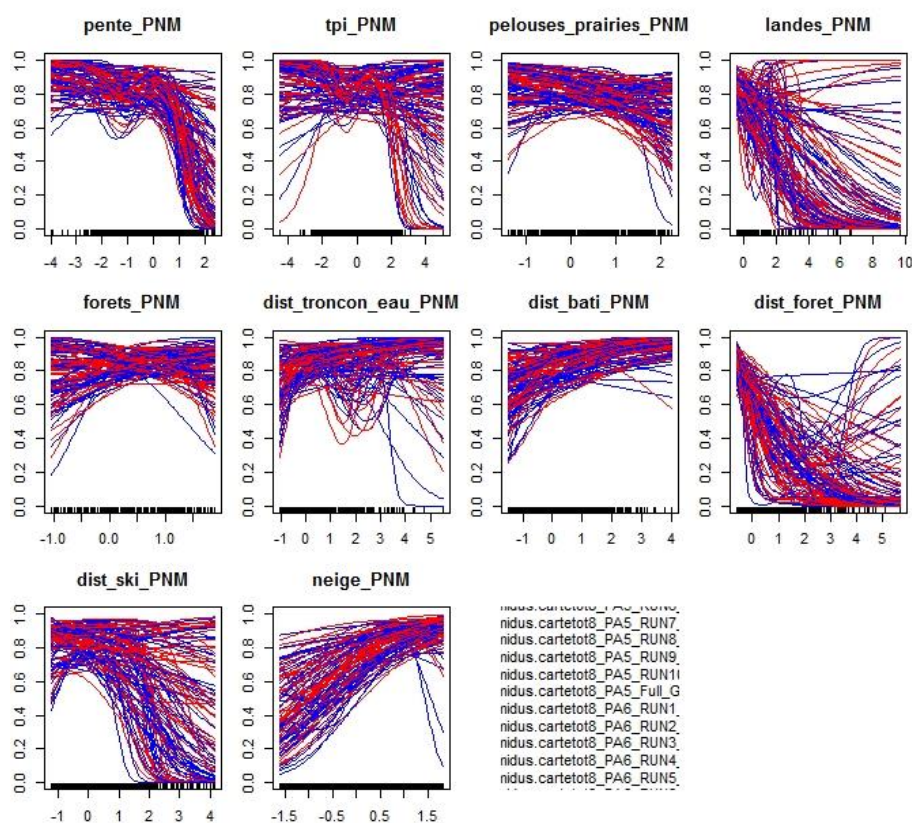


Figure 3 : Courbes de prédiction obtenues pour chaque variable selon les modèles GAM (k=4) obtenus chez les deux espèces de lièvres sur le PNM. Haut : lièvre d'Europe ; bas : lièvre variable.



Les modèles de niche ont permis de générer des cartes de favorabilité pour les deux espèces de lièvres (figure 4). Elles font apparaître des différences de probabilités d'occurrence à l'échelle du territoire, avec notamment certains secteurs où la probabilité d'occurrence du lièvre d'Europe est nulle. Elles correspondent aux altitudes les plus élevées. On remarque toutefois que les contours demeurent assez flous dans les zones intermédiaires. Par ailleurs, le lièvre variable présente une probabilité d'occurrence non nulle dans les secteurs de basse altitude, ce qui semble assez peu plausible.

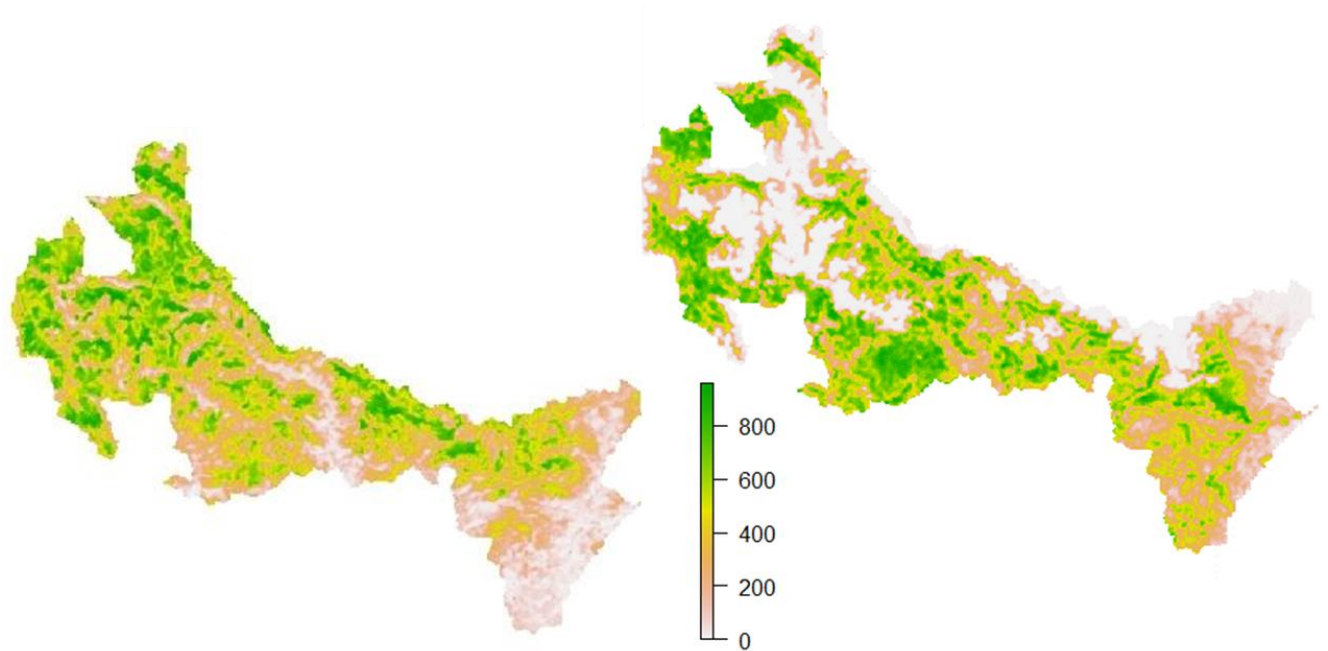


Figure 4 : Cartes de favorabilité du lièvre variable (gauche) et du lièvre d'Europe (droite) générées à partir des 1<sup>ers</sup> modèles de niche issus des données opportunistes obtenues sur le territoire du PNM. L'échelle est comprise entre 0 (faible probabilité d'occurrence) et X (probabilité d'occurrence élevée).

### 3) Stratégie d'échantillonnage hiver 1

Nous avons appliqué une grille de mailles de 2kmx2km sur le territoire du PNM. Cette résolution se base sur les expériences acquises lors des collectes de crottes selon le protocole CMR (Besnard et al., 2017). Ce retour d'expérience montrait qu'il était possible de couvrir un site de 400 hectares de manière assez complète au cours d'une journée de terrain à deux observateurs.

Après plusieurs tests de valeurs-seuils, nous avons retenu les critères suivants pour sélectionner les mailles à prospector :

- Cellules (mailles de 100m) ayant une probabilité d'occurrence du lièvre variable supérieure à 300 et du lièvre d'Europe supérieure à 300 (issues des modèles de niche, étape III.2). Ce critère nous permet de cibler les secteurs de zone de contact entre les deux espèces. Compte-tenu de la grande part d'incertitude sur ces premiers modèles de niche, nous avons fixé ce seuil de sélection assez élevé afin de ne pas trop restreindre les niches potentielles.

- Proportion de cellules avec pente d'inclinaison  $< 30^\circ$  supérieure à 60% (issu du MNT) au sein de la maille. Le seuil de  $30^\circ$  est communément retenu pour les questions de sécurité en montagne en hiver. Au-delà de cette valeur, le risque d'avalanche est élevé.
- Plus de la moitié de la maille couverte par des cellules avec un nombre de jours annuel d'enneigement supérieur à 60 (issues du raster modis) : Ce seuil permet d'exclure les mailles qui présentent un risque élevé de ne pas être suffisamment enneigées au cours de la période hivernale.

Parmi toutes les mailles répondant à ces critères ( $n=179$ ), 5 ont été tirées aléatoirement sur chacun des 7 secteurs (= 7 vallées) du PNM (figure 5). Parmi ces 5, les agents de chaque secteur en ont retenu 2 ou 3 à prospecter selon des critères de praticabilité. Les mailles intersectant les pistes de ski ont été exclues en raison de leur damage quotidien entraînant ainsi une disparition des crottes. Ce critère pourra être pris en compte en amont lors des prochaines sélections de maille.

Le nombre de mailles prospecté étant assez important sur certains secteurs, un tirage additionnel de 5 mailles à prospecter (excluant celles issues du 1<sup>er</sup> tirage) a été réalisé en cours de saison.

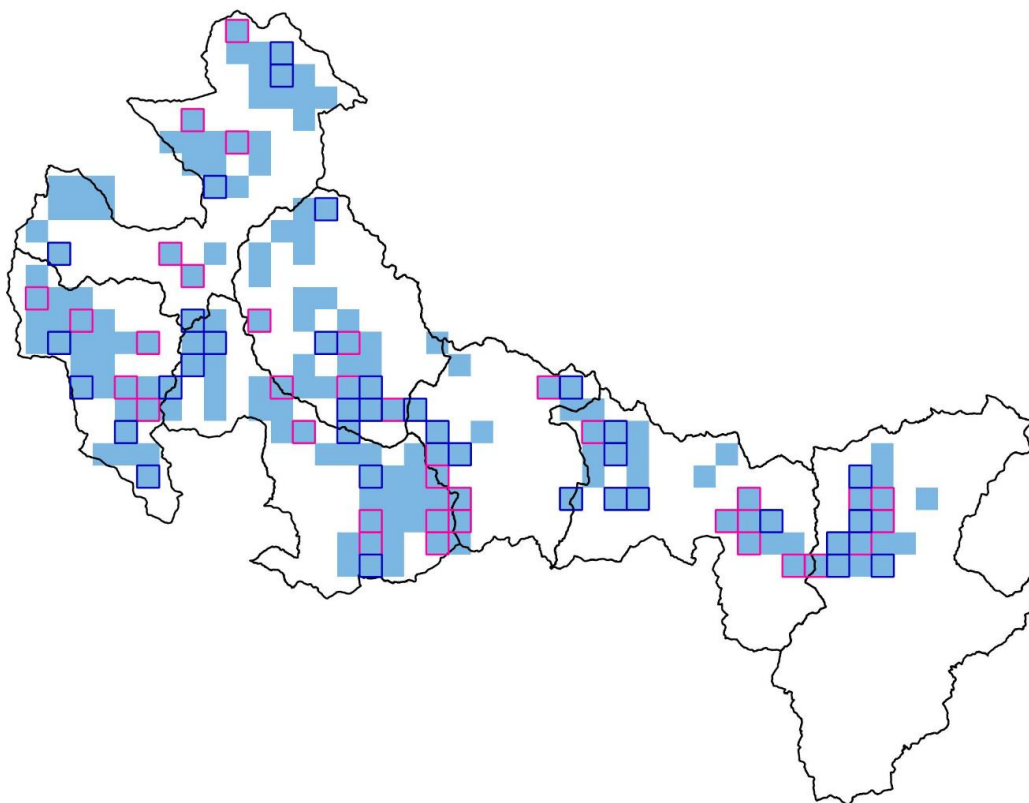


Figure 5 : Mailles répondant aux 3 critères fixés (fond bleu) : co-occurrence potentielle des 2 espèces, pente, nombre de jours de neige sur le territoire du PNM. Les mailles aux contours roses sont issues d'un 1<sup>er</sup> tirage aléatoire de 5 mailles dans chaque secteur en début de saison. Les mailles aux contours bleus sont issues d'un second tirage en cours de saison.

#### 4) Techniques de collecte des données sur le terrain

##### Matériel requis



- tablette avec OruxMap (ou GPS terrain) pour afficher les mailles 2x2 km sélectionnées, enregistrer la trace du parcours et la localisation des prélèvements collectés;
- tubes de prélèvement numérotés en plastique contenant des billes de silicagel (fournis par le laboratoire Antagène).



Figure 6 : matériel de terrain : smartphone avec application oruxmaps et tubes de prélèvements numérotés en plastique contenant des billes de silicagel. © T. Couturier

### *Conditions de mise en œuvre*

Le protocole s'applique entre décembre et avril, selon les conditions d'enneigement. La prospection d'une maille s'effectue dans les 2 à 7 jours maximum après une chute de neige d'au moins 5 cm (recouvrement de crottes dont l'ADN pourrait être dégradé, car trop anciennes). Il ne doit pas y avoir de pluie ou de redoux trop conséquent après la chute de neige pour garantir la bonne conservation de l'ADN sur les crottes. Il n'est pas utile de sortir le lendemain d'une chute de neige car il faut que les lièvres aient le temps de tracer et de marquer leur territoire.

La prospection peut exceptionnellement se dérouler au-delà de 7 jours après la dernière chute de neige si les conditions météorologiques sont favorables à la conservation des crottes. Ce peut notamment être le cas au cœur de l'hiver (janvier/février) dans des situations abritées (ubac). Il est particulièrement important d'éviter de passer après des épisodes de redoux.

### *Préparation du parcours sur la maille*

L'observateur réalise un parcours en essayant de couvrir la plus grande surface possible de la maille (2km x 2km) au cours de la même sortie (1 maille = 1 journée à deux observateurs). Le parcours dépend pour chaque maille et chaque sortie de la connaissance du terrain (accès, pentes, etc.) et des conditions d'enneigement (stabilité, sécurité, etc.). L'itinéraire est préparé avant la sortie par la personne qui réalise le protocole et il peut évoluer sur le terrain selon les conditions rencontrées. Dans la mesure du possible, tous les milieux rencontrés sont visités (boisements, milieux ouverts,

etc.). Le parcours peut se présenter sous la forme d'un circuit ou d'un cheminement simple au travers de la maille.

Malgré les précautions prises lors de la sélection des mailles à prospector (voir partie III.3), certaines zones ne seront pas praticables, réduisant ainsi la surface de prospection couverte. Par ailleurs, les temps d'accès à certaines mailles peuvent être importants, réduisant potentiellement la possibilité de les couvrir intégralement dans le temps imparti. Lorsque le parcours et la configuration du terrain le nécessitent, il est possible de sortir de la maille. Dans ce cas, les crottes rencontrées sont collectées et consignées de la même manière que dans la maille. Le seul impératif reste la sécurité dans tous les cas.

### *Déroulement de la prospection*

Une fois entré dans la maille, l'heure de début est notée au départ de la prospection et l'enregistrement de la trace du GPS est enclenché. L'observateur suit l'itinéraire prédéfini et collecte sur son chemin les crottes de lièvre rencontrées. Chaque crotte prélevée est enregistrée (voir mode de collecte des crottes dessous). En cas de rencontre d'une trace de lièvre dans la neige, elle est suivie jusqu'à la découverte de crottes. L'observateur reprend ensuite l'itinéraire envisagé, sans revenir en arrière (figure 7). L'observateur peut aussi dévier légèrement de la trajectoire envisagée afin de prospector des micro-habitats favorables aux lièvres pour l'alimentation ou en tant qu'abris : bosquets, arbres isolés, amas de blocs rocheux ou reliefs marqués du terrain (creux, bosses, etc.).

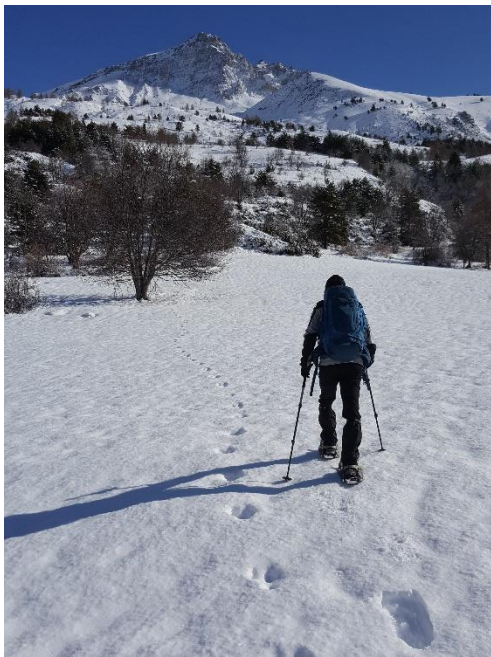


Figure 7 : Trace de lièvre suivie par l'observateur. © T. Couturier

Si deux observateurs parcourent une même maille de manière simultanée, deux options sont possibles :

- les observateurs se partagent la maille et parcourent chacun des itinéraires différents de manière à optimiser au maximum la surface de prospection couverte pendant la sortie. Chaque itinéraire est consigné à l'aide de la trace du GPS et la position de chaque prélèvement est enregistrée séparément,
- les observateurs travaillent en binôme sur le terrain et suivent le même itinéraire. Dans ce cas aussi les traces des deux GPS sont activées simultanément afin de mettre en évidence d'éventuelles différences de parcours (éloignement des deux observateurs l'un de l'autre). La position des prélèvements est enregistrée par une seule personne.

Dans la mesure du possible, il faut éviter que le parcours ne recoupe la trace de l'observateur. Il n'y a pas de limitation dans le nombre de crottes collectées. La prospection se termine à la fin du parcours. La trace du GPS est arrêtée, l'heure de fin est notée. Même si aucune crotte n'a été prélevée pendant le parcours, il est important d'arrêter et d'enregistrer la trace du GPS. L'absence de crotte est une information en soi et la trace permet d'évaluer l'effort de prospection au sein des mailles.

### *Prélèvement des crottes*

La qualité des informations extraites dépend fortement de la qualité des prélèvements et des conditions dans lesquelles ils sont réalisés. L'ADN est analysé à partir des cellules épithéliales de l'intestin des animaux et ces cellules sont présentes en très faible quantité sur les crottes de lièvres. Seules les crottes fraîches et bien conservées sont collectées. Les prélèvements sont réalisés sans toucher les crottes, directement avec le tube (1 crotte = 1 tube) (figure 8) Les tubes contiennent des billes de silicagel qui servent à déshydrater les prélèvements donc il peut y avoir un peu de neige dans le tube. Les crottes trouvées sur sol nu sans neige ne sont jamais collectées car il est impossible de préjuger de leur fraîcheur (anciennes crottes découvertes par le vent par exemple).



Figure 8 : Collecte de crotte dans un tube numéroté contenant du silicagel. © T. Couturier

Les crottes sont souvent présentes sous forme de petits amas (parfois gros) au même endroit (figure 9). Dans ce cas, une seule crotte est collectée au sein de l'amas. Les points de collecte doivent être espacés d'au moins 25 m les uns des autres pour diminuer le risque de prélever les crottes du même individu.

Chaque tube de prélèvement est identifié par un code qui lui est propre (figure 8). Ce code est utilisé par le laboratoire et sera également utilisé pour réaliser les analyses spatiales. Pour chaque prélèvement, la date, l'heure, l'observateur et les coordonnées GPS du point de collecte sont consignés.



Figure 9 : amas de crottes : dans cette situation, une seule crotte est prélevée. © T. Couturier

### *Stockage des prélèvements et restitution des données*

A la fin de chaque sortie, les tubes de prélèvement sont conservés au congélateur en évitant les cycles de congélation/décongélation. Les traces et points de localisation GPS sont exportés. Lors de chaque sortie, les observations sur le parcours, les conditions météorologiques ou la qualité des prélèvements peuvent être consignées s'il y a lieu.

### 5) Modèle de niche 2 à partir des données de présence-absence collectées lors du 1<sup>er</sup> hiver

640 crottes ont été prélevées parmi les 21 mailles prospectées entre décembre 2018 et avril 2019 (Tableau 4).

Tableau 4 : Résultats obtenus sur chaque maille prospectée.

### *Constitution des « lots »*

Les crottes ont ensuite été regroupées par « lots » avant les analyses génétiques visant à détecter la présence ou non de chacune des deux espèces (figure 10). Après différents tests réalisés, nous avons fixé des lots de taille de cellule de 200m (soit 100 lots « théoriques » par maille de 2km). Cette taille de lot semblait un bon compromis pour conserver une résolution suffisamment fine (notamment vis-à-vis du gradient altitudinal), recueillir un nombre pas trop élevé de crottes par lot ( $n \leq 5$ , selon le laboratoire Antagène) et l'économie de coût réalisée pour les analyses génétiques.



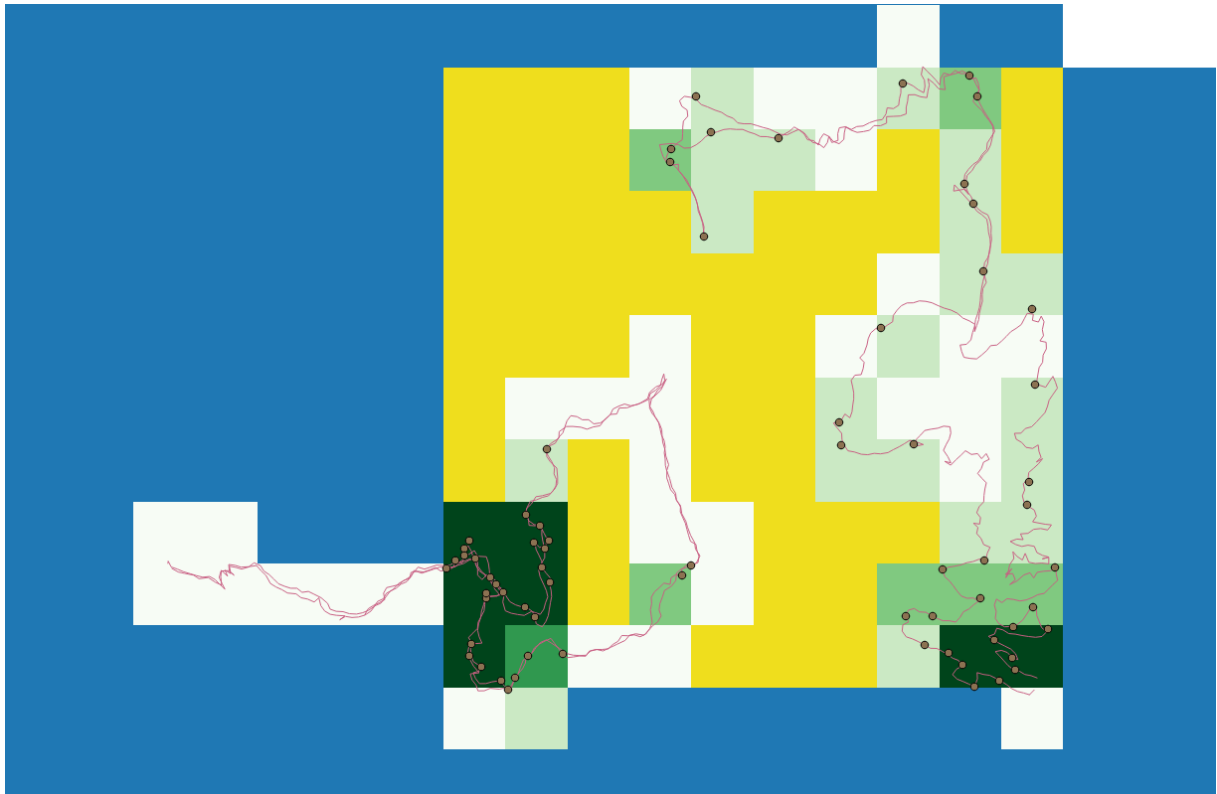


Figure 10 : Illustration d'une maille de 2km après prospection. Les lignes représentent les parcours GPS des observateurs et les points les crottes prélevées. Les « lots » correspondent à des sous-maillles de 200m de côté, au sein desquels les crottes sont mélangées pour les analyse génétiques. En jaune, les sous-maillles non prospectées, en blanc, les sous-maillles prospectées mais avec absence de lièvre. Le gradient vert clair à foncé représente le nombre de crottes par lot.

Au final, les 640 crottes ont été regroupées en 375 lots dont :

- 223 crottes seules (= 1 lot), dont 39 % correspondent à des Lièvres variables ;
- 152 lots comprenant 2 à 5 crottes, dont 41 % ont été attribués au Lièvre variable. Un tirage aléatoire de 5 crottes était effectué pour les lots dont le nombre de crottes était supérieur.

L'assignation à l'espèce a été possible pour 360 lots, soit un succès de 96 %.

### ***Méthode d'analyse***

Un second modèle de niche a été réalisé à partir de ces données en présence (= espèce détectée) et absence (parcours de l'observateur sur la sous-maille de 200m, sans crotte). A noter qu'au préalable, nous avons assigné les cellules de 100m réellement concernées par la présence de crottes, et renseigné les autres par une valeur de 0. En effet, parmi les sous-maillles de 200m ayant servi à constituer des lots, certains pixels de 100m (n = 4) ne présentaient pas de crottes.

Le jeu de données en présence-absence pour chaque espèce de lièvre correspondait à un tableau avec les coordonnées XY des centroïdes de chaque pixel de 100m ainsi qu'une colonne « présence » dans laquelle était attribuée la valeur « 1 » en cas de présence de l'espèce de lièvre, ou « 0 » lorsque le pixel était parcouru par l'observateur, sans crotte récoltée.

Les rasters correspondant aux variables environnementales générés en 1<sup>ère</sup> année ont été repris à l'identique lors de ces seconds modèles de niche. Nous avons lancé biomod, selon la même paramétrisation que lors du premier hiver. A noter toutefois que nous n'avons pas eu à générer de « pseudo-absences », et donc écarté l'étape de tirage basée sur les distances aux chemins et sentiers.

### ***Résultats***

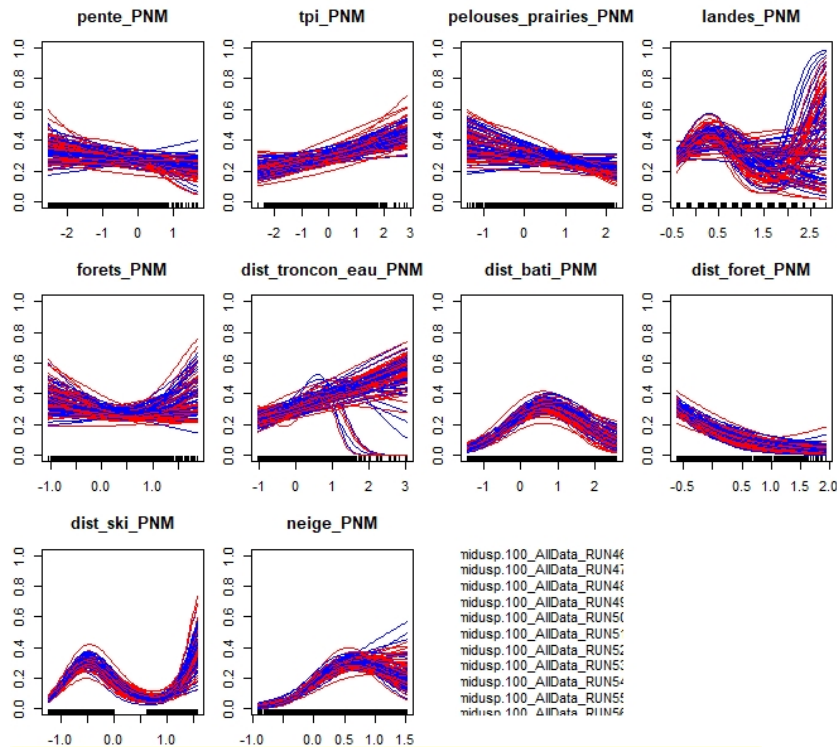
Le pouvoir prédictif des modèles selon le critère « ROC » atteint 0,78 pour les deux espèces de lièvres. Ces valeurs restent donc assez moyennes. On note cependant que les courbes de prédiction sont dans l'ensemble davantage resserrées que celles obtenues lors des modèles de niche issus des données opportunistes (figure 11).

La contribution des variables environnementales est globalement assez similaire entre les deux espèces de lièvres (tableau 4), avec le nombre de jours de neige qui apparaît comme une variable très importante pour le lièvre d'Europe et importante pour le lièvre variable. Les courbes de réponse révèlent alors des trajectoires inversées : la probabilité d'occurrence du lièvre d'Europe diminue avec le niveau d'enneigement, tandis que celle du lièvre variable augmente (figure 11). Dans ce second cas, on observe toutefois une incertitude sur les altitudes les plus hautes. La distance au bâti et aux forêts contribuent partiellement à expliquer sa probabilité d'occurrence. Elle est élevée pour des distances aux bâtis intermédiaires, et elle diminue à mesure de l'éloignement des forêts (figure 11). Les autres variables environnementales contribuent très peu aux modèles prédictifs (tableau 4).

**Tableau 4 :** Importance relative de chaque variable environnementale estimées par les modèles de niche effectués à partir des données issues de la seconde campagne de terrain pour expliquer la distribution potentielle des deux espèces de lièvre en hiver sur le PNM.

	Lièvre variable	Lièvre d'Europe
pente	0,02	0,02
tpi	0,03	0,02
pelouses_prairies	0,08	0,05
landes	0,06	0,03
forets	0,06	0,06
dist_troncon_eau	0,06	0,11
dist_bati	0,27	0,06
dist_foret	0,27	0,09
dist_stations_ski	0,32	0,08
neige	0,39	0,87

### Response curves for timidusp.100's GAM



### Response curves for europaeusp.100's GAM

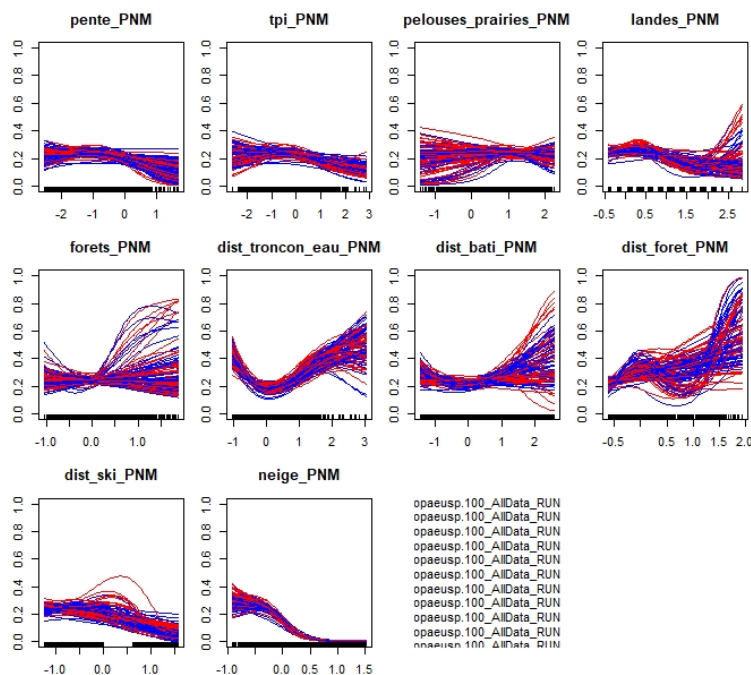


Figure 11 : Courbes de prédiction obtenues pour chaque variable selon les modèles GAM (k=4) obtenus chez les deux espèces de lièvres sur le PNM, à partir des données en présence-absence collectées lors du premier hiver. Haut : lièvre d'Europe ; bas : lièvre variable.

Les modèles de niche ont permis de générer de nouvelles cartes de favorabilité pour les deux espèces (figure 12). Elles font apparaître des probabilités d'occurrence nettement inversées : Sur les espaces occupés par le lièvre d'Europe, le lièvre variable est absent, et inversement. Ces cartes de favorabilité ont ainsi été nettement affinées en comparaison avec les premiers modèles de niche



réalisés à partir des données opportunistes. A noter que la zone de très haute favorabilité située à l'Est du Parc est probablement due à un artefact.

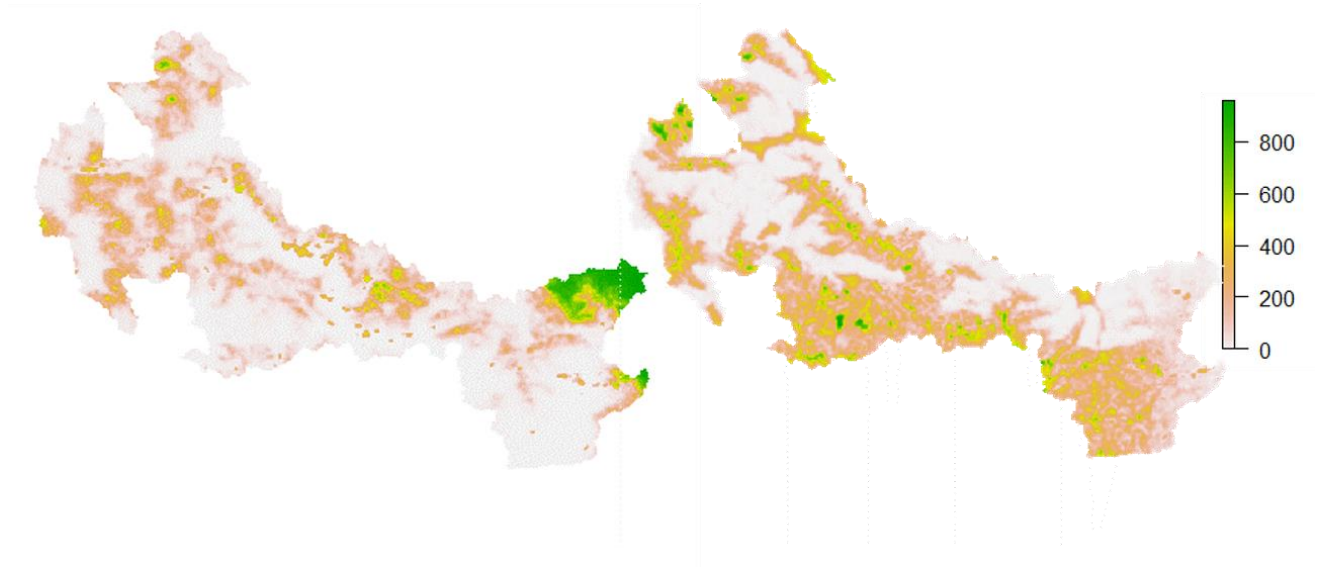


Figure 12 : Cartes de favorabilité du lièvre variable (gauche) et du lièvre d'Europe (droite) générées à partir des 2nds modèles de niche issus des données en présence-absence obtenues sur le territoire du PNM. L'échelle est comprise entre 0 (faible probabilité d'occurrence) et X (probabilité d'occurrence élevée).

## 6) Stratégie d'échantillonnage hiver 2

Lors de cette seconde campagne de terrain, la stratégie a consisté à affiner davantage encore les modèles de niche obtenus sur la zone de co-occurrence des deux espèces. Cependant, au vu des prédictions satisfaisantes obtenues dès la première campagne de terrain en présence-absence, le PNM a proposé d'élargir la question de départ afin de préciser davantage la niche du lièvre variable sur les secteurs situés en haute altitude, c'est-à-dire au-delà de l'aire de présence potentielle du lièvre d'Europe. Pour cela, en complément d'une sélection de mailles de co-occurrence élevée des deux espèces, en abaissant les seuils retenus lors de la première campagne (favorabilité >100 pour chaque espèce), nous avons retenu les mailles où la probabilité d'occurrence du lièvre variable seul était élevée (favorabilité >300 pour le lièvre variable) (figure 13). Nous avons ensuite appliqué les mêmes filtres que lors de la première année : respect des conditions de pente et enneigement.

Parmi les mailles potentielles sélectionnées selon ces critères, nous avons tiré aléatoirement par secteur 4 mailles avec favorabilité élevée pour les 2 espèces de lièvres et 4 mailles avec favorabilité élevée uniquement pour la présence de lièvre variable (figure 14). Les agents avaient pour consigne d'en sélectionner la moitié (2 dans chaque situation) lors de la saison hivernale selon le même protocole de collecte de données que la campagne précédente (voir partie III.4).

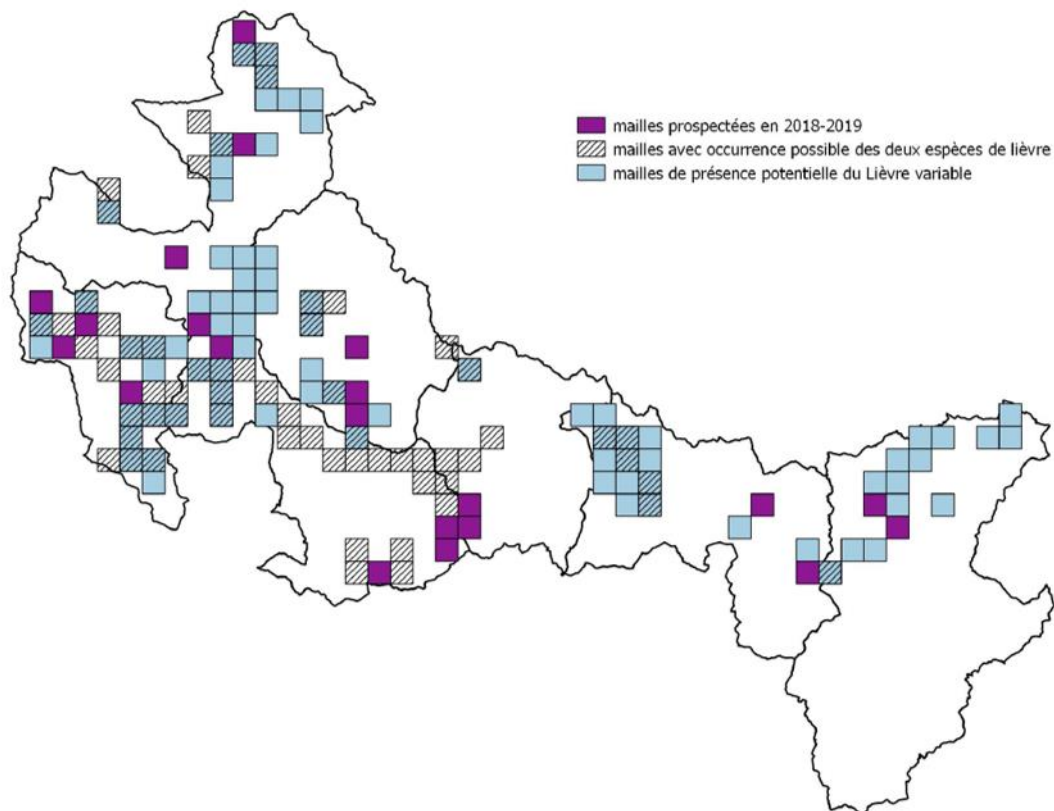


Figure 13 : mailles avec favorabilité élevée pour le lièvre variable (fond bleu) et mailles avec co-occurrence élevée pour les deux espèces de lièvres (hachurées). En violet les mailles prospectées lors de la première campagne de terrain (hiver 2018-2019)

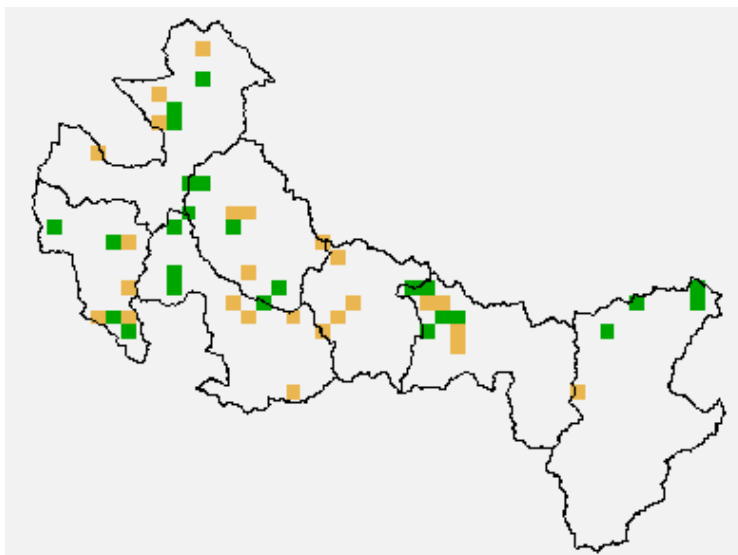


Figure 14 : mailles tirées aléatoirement pour la seconde campagne de terrain (hiver 2019-2020). Vert : mailles avec forte favorabilité lièvre variable uniquement ; Orange : mailles avec forte favorabilité des deux espèces de lièvres.

#### IV) Discussion et application du protocole aux autres aires protégées

- 1) Collecte des données sur le terrain
- 2) Stratégie d'échantillonnage
- 3) Stockage des données

## V) Références citées

- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Melo-Ferreira, J., Real, R., Alves, P.C., 2012. Parapatric species and the implications for climate change studies: a case study on hares in Europe. *Glob. Change Biol.* 18, 1509–1519. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02655.x>
- Beever, E.A., Brussard, P.F., Berger, J., 2003. Patterns of apparent extirpation among isolated populations of pikas (*Ochotona princeps*) in the Great Basin. *J. Mammal.* 84, 37–54. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0037:POAEAI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0037:POAEAI>2.0.CO;2)
- Besnard, A., Astruc, G., Bouche, M., 2017. Le lièvre variable dans le parc national des Ecrins: la génétique au service des gestionnaires de l'espace (Rapport au Conseil Général de l'Isère). Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive.
- Bisi, F., Nodari, M., Dos Santos Oliveira, N.M., Ossi, F., Masseroni, E., Preatoni, D.G., Wauters, L.A., Martinoli, A., 2013. Habitat selection and activity patterns in Alpine mountain hare (*Lepus timidus varronis*). *Mamm. Biol. - Z. Für Säugetierkd.* 78, 28–33. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.05.004>
- 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? *Mamm. Biol. - Z. Für Säugetierkd.* 80, 424–430. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.06.002>
- Caravaggi, A., Leach, K., Santilli, F., Rintala, J., Helle, P., Tiainen, J., Bisi, F., Martinoli, A., Montgomery, W.I., Reid, N., 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. *Biol. Invasions* 19, 655–674. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1330-z>
- Caravaggi, A., Montgomery, W.I., Reid, N., 2015. Range expansion and comparative habitat use of insular, congeneric lagomorphs: invasive European hares *Lepus europaeus* and endemic Irish hares *Lepus timidus hibernicus*. *Biol. Invasions* 17, 687–698. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0759-1>
- Carlson, B.Z., Corona, M.C., Dentant, C., Bonet, R., Thuiller, W., Choler, P., 2017. Observed long-term greening of alpine vegetation—a case study in the French Alps. *Environ. Res. Lett.* 12, 114006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa84bd>
- Elsen, P.R., Tingley, M.W., 2015. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nat. Clim. Change* 5, 772–776. <https://doi.org/10.1038/nclimate2656>
- Erb, L.P., Ray, C., Guralnick, R., 2011. On the generality of a climate-mediated shift in the distribution of the American pika (*Ochotona princeps*). *Ecology* 92, 1730–1735. <https://doi.org/10.1890/11-0175.1>
- Gilcrease, K., 2013. An Assessment of Leporid Research and Landscape Ecology Metrics in a European Landscape. *J. Landsc. Ecol.* 6, 5–17. <https://doi.org/10.2478/v10285-012-0060-x>
- GREC-SUD, 2018. Impacts du changement climatique et transition(s) dans les Alpes du Sud, Les cahiers du GREC-SUD.
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N.G., Lehmann, A., Zimmermann, N.E., 2006. Using Niche-Based Models to Improve the Sampling of Rare Species. *Conserv. Biol.* 20, 501–511. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00354.x>
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat

- models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hof, C., Levinsky, I., Araújo, M.B., Rahbek, C., 2011. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change: BIODIVERSITY AND RAPID CLIMATE CHANGE. *Glob. Change Biol.* 17, 2987–2990. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02418.x>
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Höss, M., Kohn, M., Pääbo, S., Knauer, F., Schröder, W., 1992. Excrement analysis by PCR. *Nature* 359, 199–199. <https://doi.org/10.1038/359199a0>
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15, 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- Jansson, G., Thulin, C.-G., Pehrson, Å., 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>
- Lukacs, P.M., Burnham, K.P., 2005. Review of capture-recapture methods applicable to noninvasive genetic sampling. *Mol. Ecol.* 14, 3909–3919. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02717.x>
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 8.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pepin, N., Bradley, R.S., Diaz, H.F., Baraer, M., Caceres, E.B., Forsythe, N., Fowler, H., Greenwood, G., Hashmi, M.Z., Liu, X.D., Miller, J.R., Ning, L., Ohmura, A., Palazzi, E., Rangwala, I., Schöner, W., Severskiy, I., Shahgedanova, M., Wang, M.B., Williamson, S.N., Yang, D.Q., 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nat. Clim. Change* 5, 424.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurr, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330, 1496–1501. <https://doi.org/10.1126/science.1196624>
- R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rehnus, M., Bollmann, K., Schmatz, D.R., Hackländer, K., Braunisch, V., 2018. Alpine glacial relict species losing out to climate change: The case of the fragmented mountain hare population (*Lepus timidus*) in the Alps. *Glob. Change Biol.* 24, 3236–3253. <https://doi.org/10.1111/gcb.14087>
- Rehnus, M., Braunisch, V., Hackländer, K., Jost, L., Bollmann, K., 2016. The seasonal trade-off between food and cover in the Alpine mountain hare (*Lepus timidus*). *Eur. J. Wildl. Res.* 62, 11–21. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0963-z>
- Rehnus, M., Marconi, L., Hackländer, K., Filli, F., 2013. Seasonal changes in habitat use and feeding strategy of the mountain hare (*Lepus timidus*) in the Central Alps. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 24, 161–165.
- Rehnus, M., Wehrle, M., Palme, R., 2014. Mountain hares *Lepus timidus* and tourism: stress events and reactions. *J. Appl. Ecol.* 51, 6–12. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12174>
- Schenker, L., Bollmann, K., Rehnus, M., Brodbeck, S., Gugerli, F., 2020. Hare's affairs: Lessons learnt from a noninvasive genetic monitoring for tracking mountain hare individuals. *Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1002/ece3.6676>
- Singh, N.J., Yoccoz, N.G., Bhatnagar, Y.V., Fox, J.L., 2009. Using habitat suitability models to sample rare species in high-altitude ecosystems: a case study with Tibetan argali. *Biodivers.*

- Conserv. 18, 2893–2908. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9615-5>
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M.M., Allen, S., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M., 2013. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change 14.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 347–357. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00162.x>
- Thulin, C.-G., 2003. The distribution of mountain hares *Lepus timidus* in Europe: a challenge from brown hares *L. europaeus*? *Mammal Rev.* 33, 29–42. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00008.x>
- van Strien, M.J., Keller, D., Holderegger, R., Ghazoul, J., Kienast, F., Bolliger, J., 2014. Landscape genetics as a tool for conservation planning: predicting the effects of landscape change on gene flow. *Ecol. Appl.* 24, 327–339. <https://doi.org/10.1890/13-0442.1>
- Waits, L.P., Paetkau, D., 2005. Noninvasive genetic sampling tools for wildlife biologists: a review of applications and recommendations for accurate data collection. *J. Wildl. Manag.* 69, 1419–1433. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)69\[1419:NGSTFW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)69[1419:NGSTFW]2.0.CO;2)
- Wilkenning, J.L., Ray, C., Beever, E.A., Brussard, P.F., 2011. Modeling contemporary range retraction in Great Basin pikas (*Ochotona princeps*) using data on microclimate and microhabitat. *Quat. Int.* 235, 77–88. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.05.004>

## Annexes

Annexe 1 : Scripts pour la préparation et l'assemblage des rasters (ici, exemple sur le Massif du Devoluy)

```
library(sp)
library(maptools)
library(rgeos)
library(raster)
library(rgdal)
# library(spatial.tools) : package supprimé en Avril 2020
library(ncdf4)
library(biomod2)
library(spdep)
library(tiff)
library(gdalUtils)
library(gdalUtilities) # en remplacement de spatial.tools pour
rééchantillonnage raster (info Cyril)
library(sf)

pcs_193 <- "+init=EPSG:2154" # système de coordonnées projetées utilisé
pour toute l'analyse

# chercher l'emprise de la zone d'après un shape
shp_zone <- readOGR(dsn="C:/Thibaut/SIG/Devoluy", layer="emprise_devoluy")
# ouverture du fichier avec les limites de la zone d'étude étendue
(rectangulaire).
shp_zone<-spTransform(shp_zone, crs(pcs_193)) # changement du système de
projection (dans cet exemple, la projection était déjà ok)
extent(shp_zone) # on récupère les valeurs xmin, xmax, ymin et ymax

# création raster vide (valeurs à 0) à résolution 100m sur la zone d'étude
zone<-raster (xmin=906984,xmx=949118,ymin=6372617,ymx=6425812,res=100) #
ajustements xmin et ymax pour alignement avec les mailles définies sur le
PNM.
projection(zone)<-CRS(pcs_193) # définition du système de projection du
raster
values(zone)<-0

#####
##### CREATION / REECHANTILLONNAGE RASTERS
#####

##### Topographie

# création du raster "altitude" sur l'emprise "zone"
altitude<-raster("C:/Thibaut/SIG/RASTERS_ALPES/ALT_raster.tif")
alt<-projectRaster(altitude, zone) #rééchantillonnage aux mêmes propriétés
(même étendue, même résolution) que le raster de référence
```

```

writeRaster (alt, filename="alt_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
fmobile <- focalWeight(alt, 400, type=c('circle')) # fenêtre mobile rayon
de 400m.
focal <- focal(alt, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="alt_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

# création du raster "pente" sur l'emprise "zone"
pente<-raster("C:/Thibaut/SIG/RASTERS_ALPES/PENTE.tif")
pent<-projectRaster(pente, zone)
writeRaster (pent, filename="pente_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)
fmobile <- focalWeight(pent, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(pent, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="pente_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)

# création du raster "rugosité" sur l'emprise "zone"
rugosite<-raster("C:/Thibaut/SIG/RASTERS_ALPES/RUGOSITE.tif")
rug<-projectRaster(rugosite, zone)
writeRaster (rug, filename="rugosite_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)
fmobile <- focalWeight(rug, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(rug, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="rugosite_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

# création du raster "TPI" sur l'emprise "zone"
TPI<-raster("C:/Thibaut/SIG/RASTERS_ALPES/TPI.tif")
tpi<-projectRaster(TPI, zone)
writeRaster (tpi, filename="tpi_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)
fmobile <- focalWeight(tpi, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(tpi, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="tpi_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)

##### Occupation du sol

# création du raster "CESBIO" sur l'emprise "zone"
CESBIO<-raster("C:/Thibaut/SIG/CESBIO/2017/OCS_2017_CESBIO.tiff")
cesbio_emprise_devoluy<-crop(CESBIO, zone)
projection(cesbio_emprise_devoluy)<-CRS(pcs_193)

#raster avec "roches"
roches<-cesbio_emprise_devoluy %in% c("45")
roches_100m<-projectRaster(roches, zone)
fmobile <- focalWeight(roches_100m, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(roches_100m, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="roches_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)

# pelouses+prairies
pelouses_prairies<-cesbio_emprise_devoluy %in% c("34","211")
pelouses_prairies_100m<-projectRaster(pelouses_prairies, zone)
fmobile <- focalWeight(pelouses_prairies_100m, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(pelouses_prairies_100m, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="pelouses_prairies_devoluy_focal400.asc",
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)

# landes
landes<-cesbio_emprise_devoluy %in% c("36")
landes_100m<-projectRaster(landes, zone)
fmobile <- focalWeight(landes_100m, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(landes_100m, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="landes_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

```



```
writeRaster (landes_100m, filename="landes_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

```
# forets
forets<-cesbio_emprise_devoluy %in% c("31","32")
forets_100m<-projectRaster(forets, zone)
fmobile <- focalWeight(forets_100m, 400, type=c('circle'))
focal <- focal(forets_100m, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="forets_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

```
##### Linéaires IGN
```

```
# création rasters distances aux routes et chemins : ici ajout du
département 26. Puis rasterisation sous cluster
```

```
carrossables_dpt0406380573 <-
readOGR(dsn="C:/Thibaut/lievre/modele_niche/3PN/cluster/routesPN",
layer="routes0406380573") # assemblage routes alpes
route26 <- readOGR(dsn="C:/Thibaut/SIG/IGN", layer="ROUTE_026")
carrossables_dpt26<-route26[route26@data$NATURE %in% c('Route Ã 1
chaussÃe','Route Ã 2 chaussÃes', 'Autoroute', 'Quasi-autoroute',
'Bretelle', 'Route empierrÃe'),]
carrossables_dpt26ID = spChFIDs(carrossables_dpt26, paste("B",
row.names(carrossables_dpt26), sep="")) # ajout d'un "B".
carrossables_dpt26ID<-spTransform(carrossables_dpt26ID, crs(pcs_l93))
carrossables_dpt040638057326<-spRbind(carrossables_dpt0406380573,
carrossables_dpt26ID) # combinaison des deux
writeOGR(carrossables_dpt040638057326, dsn="()",
layer="carrossables_dpt040638057326", driver ="ESRI Shapefile")
```

```
chemins_dpt0406380573 <-
readOGR(dsn="C:/Thibaut/lievre/modele_niche/3PN/cluster/cheminsPN",
layer="chemins0406380573") # assemblage routes alpes
route26 <- readOGR(dsn="C:/Thibaut/SIG/IGN", layer="ROUTE_026")
chemins_dpt26<-route26[route26@data$NATURE %in% c('Chemin','Sentier'),]
chemins_dpt26ID = spChFIDs(chemins_dpt26, paste("B",
row.names(chemins_dpt26), sep="")) # ajout d'un "B".
chemins_dpt26ID<-spTransform(chemins_dpt26ID, crs(pcs_l93))
chemins_dpt040638057326<-spRbind(chemins_dpt0406380573, chemins_dpt26ID) #
combinaison des deux
writeOGR(chemins_dpt040638057326, dsn="()",
layer="chemins_dpt040638057326", driver ="ESRI Shapefile")
```

```
# création raster distances aux stations de ski
ski <- readOGR(dsn="C:/Thibaut/SIG/ski", layer="contourStations")
ski<-spTransform(ski, crs(pcs_l93)) # on s'assure du bon système de
projection
raster_ski<-rasterize(ski, field="dse_area", zone) # rasterisation
distance_ski<-distance(raster_ski) # distance aux stations de ski :
attention, des stations hors-zone non prises en compte.
writeRaster (distance_ski, filename="distance_ski_devoluy.asc", proj4string
= CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
fmobile <- focalWeight(distance_ski, 400, type=c('circle')) # fenêtre
mobile
focal <- focal(distance_ski, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="distance_ski_devoluy_focal400.asc",
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster
final
```

```
# création rasters distance cours d'eau : voir cluster
# création rasters distance forêts : voir cluster
# création rasters distance bâti : voir cluster
```

```
##### climat
```

```
# températures moyennes mensuelles (source : kloog) moyennées sur Décembre-
Avril de 2000 à 2010
```

```
T_hiver<-raster("C:/Thibaut/SIG/RASTERS_ALPES/Jules/TEMPERATURES KLOOG ET
AL/T_hiver.asc")
sr <- "+proj=lcc +lat_1=46.8 +lat_0=46.8 +lon_0=0 +k_0=0.99987742
+x_0=600000 +y_0=2200000 +a=6378249.2 +b=6356515 +towgs84=-168,-
60,320,0,0,0,0 +pm=paris +units=m +no_defs"
projection(T_hiver)<-CRS(sr)
T_hiver_devoluy<-projectRaster(T_hiver, zone)
writeRaster (T_hiver_devoluy, filename="T_hiver_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
fmobile <- focalWeight(T_hiver_devoluy, 400, type=c('circle')) # fenêtre
mobile
focal <- focal(T_hiver_devoluy, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="T_hiver_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

```
# Neige issu de Modis
neige<-raster("C:/Thibaut/SIG/RASTERS_ALPES/SnowDaysMODIS/moyenne 2000-
2016.tif")
neige_devoluy<-projectRaster(neige, zone)
writeRaster (neige_devoluy, filename="neige_devoluy.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
fmobile <- focalWeight(neige_devoluy, 400, type=c('circle')) # fenêtre
mobile
focal <- focal(neige_devoluy, w=fmobile, fun=sum)
writeRaster (focal, filename="neige_devoluy_focal400.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

```
#####
##### EXPLORATION ET REGROUPEMENT RASTERS
#####
```

```
# importation de tous les rasters créés
```

```
alt_devoluy<-raster("alt_devoluy_focal400.asc")
projection(alt_devoluy)<-CRS(pcs_193)
pente_devoluy<-raster("pente_devoluy_focal400.asc")
projection(pente_devoluy)<-CRS(pcs_193)
tpi_devoluy<-raster("tpi_devoluy_focal400.asc")
projection(tpi_devoluy)<-CRS(pcs_193)
rugosite_devoluy<-raster("rugosite_devoluy_focal400.asc")
projection(rugosite_devoluy)<-CRS(pcs_193)
roches_devoluy<-raster("roches_devoluy_focal400.asc")
projection(roches_devoluy)<-CRS(pcs_193)
pelouses_prairies_devoluy<-raster("pelouses_prairies_devoluy_focal400.asc")
projection(pelouses_prairies_devoluy)<-CRS(pcs_193)
landes_devoluy<-raster("landes_devoluy_focal400.asc")
projection(landes_devoluy)<-CRS(pcs_193)
forets_devoluy<-raster("forets_devoluy_focal400.asc")
projection(forets_devoluy)<-CRS(pcs_193)
#dist_carrossables_devoluy<-raster("distance_routes_devoluy_focal400.asc")
#projection(dist_carrossables_devoluy)<-CRS(pcs_193)
dist_chemin_devoluy<-raster("distance_chemin_devoluy_focal400.asc")
projection(dist_chemin_devoluy)<-CRS(pcs_193)
dist_troncon_eau_devoluy<-raster("distance_eau_devoluy_focal400.asc")
projection(dist_troncon_eau_devoluy)<-CRS(pcs_193)
dist_bati_devoluy<-raster("distance_bati_devoluy_focal400.asc")
projection(dist_bati_devoluy)<-CRS(pcs_193)
dist_foret_devoluy<-raster("distance_foret_devoluy_focal400.asc")
projection(dist_foret_devoluy)<-CRS(pcs_193)
dist_ski_devoluy<-raster("distance_ski_devoluy_focal400.asc")
projection(dist_ski_devoluy)<-CRS(pcs_193)
T_hiver_devoluy<-raster("T_hiver_devoluy_focal400.asc")
projection(T_hiver_devoluy)<-CRS(pcs_193)
neige_devoluy<-raster("neige_devoluy_focal400.asc")
projection(neige_devoluy)<-CRS(pcs_193)
```

```
cartetot <- stack(list(alt_devoluy=scale(alt_devoluy),
pente_devoluy=scale(pente_devoluy),
rugosite_devoluy=scale(rugosite_devoluy),
```

```

        tpi_devoluy=scale(tpi_devoluy),
        roches_devoluy=scale(roches_devoluy),
        pelouses_prairies_devoluy=
scale(pelouses_prairies_devoluy),
        landes_devoluy=scale(landes_devoluy),
        forets_devoluy=scale(forets_devoluy),
        dist_chemin_devoluy=scale(dist_chemin_devoluy),

dist_troncon_eau_devoluy=scale(dist_troncon_eau_devoluy),
dist_foret_devoluy=scale(dist_foret_devoluy),
dist_ski_devoluy=scale(dist_ski_devoluy),
T_hiver_devoluy=scale(T_hiver_devoluy),
neige_devoluy=scale(neige_devoluy),
dist_bati_devoluy=scale(dist_bati_devoluy))) # tout

plot(cartetot)

# corrélations entre variables
cor<-layerStats(cartetot,'pearson',na.rm=TRUE)
write.csv2 (cor,'correlations.csv')

```

## Annexe 2 : Scripts pour l'analyse des modèles de niche (présence simple et présence-absence)

```
#####  
###  
##### BIOMOD2  
#####  
###  
  
#####  
##### présences-simples  
#####  
  
myRespCoord<-europaeus_hiver19  
myRespCoord<- coordinates(europaeus_hiver)  
A<-dim(myRespCoord)  
myResp <- as.numeric(rep(1,A[1]))  
myRespName <- "europaeus_cartetot8"  
nbrep<-3  
nbpseudo<-A[1]  
  
# BIOMOD présences seules  
# 1. Formating Data  
myBiomodData <- BIOMOD_FormatingData(resp.var = myResp,  
                                     expl.var = cartetot8,  
                                     resp.xy = myRespCoord,  
                                     resp.name = myRespName,  
                                     PA.nb.rep = nbrep,  
                                     PA.nb.absences = nbpseudo,  
                                     PA.strategy = "random")  
  
plot(myBiomodData)  
  
# tirage des pseudo-absences selon la distance aux chemins  
Znew<-dim(myBiomodData@coord)[1]-A[1]  
inv_dist_chemins_PNM<-1/(dist_chemins_PNM+1)  
inv_dist_chemins_PNM[is.na(inv_dist_chemins_PNM)]<-0  
cells<-which(getValues(inv_dist_chemins_PNM<1))  
coord<-xyFromCell(object=inv_dist_chemins_PNM, cell=cells)  
ncells<-inv_dist_chemins_PNM@ncols*inv_dist_chemins_PNM@nrows  
pa_dist_chemins_PNM<-  
coord[sample(1:ncells,Znew,prob=inv_dist_chemins_PNM@data@values,replace=TRUE),]  
myBiomodData@coord[(A[1]+1):(A[1]+Znew),]<-pa_dist_chemins_PNM  
  
# 2. Defining Models Options using default options.  
myBiomodOption <- BIOMOD_ModelingOptions(GAM=list(k=4))  
  
# 3. Doing Modelisation  
myBiomodModelOut <- BIOMOD_Modeling(myBiomodData,  
                                     models = c("GAM"),  
                                     models.options = myBiomodOption,  
                                     NbRunEval=10,  
                                     DataSplit=70,  
                                     Yweights=NULL,  
                                     VarImport=3,  
                                     models.eval.meth =  
c("KAPPA","TSS","ROC"),  
                                     SaveObj = TRUE )  
  
## print a summary of modeling stuff  
myBiomodModelOut  
myBiomodModelEval <- get_evaluations(myBiomodModelOut) # obtenir toutes les  
évaluations des modèles  
myBiomodModelOut@variables.importances # contributions des variables à  
la niche
```

```

myBiomodModelOut@models.evaluation      # les critères d'évaluation du
modèle

importances_variables<-get_variables_importance(myBiomodModelOut) # obtenir
toutes les évaluations de modèles
write.table(importances_variables, 'importances_variables.csv', dec = ",",
col.names = TRUE)
ROC<-myBiomodModelEval["ROC","Testing.data",,,] # imprimer les scores AUC
de tous les modèles sélectionnés
write.table(ROC, 'ROC.csv', dec = ",")

# 4. Creating the ensemble models (faire la moyenne de tous les modèles
précédents en gardant ceux dont le ROC/AUC est supérieur à 0.75
myBiomodEM <- BIOMOD_EnsembleModeling(
  modeling.output = myBiomodModelOut,
  chosen.models = grep('_GAM', get_built_models(myBiomodModelOut),
    value=TRUE),
  em.by = 'algo',
  eval.metric = c('ROC'),
  eval.metric.quality.threshold = c(0.70),
  prob.mean = TRUE,
  prob.cv = FALSE,
  prob.ci = FALSE,
  prob.ci.alpha = 0.05,
  prob.median = FALSE,
  committee.averaging = FALSE,
  prob.mean.weight = FALSE,
  prob.mean.weight.decay = 'proportional' )

# 5. Individual models projections on current environmental conditions
myBiomodProjection <- BIOMOD_Projection(
  modeling.output = myBiomodModelOut,
  new.env = cartetot8,
  proj.name = 'current',
  selected.models = grep('_GAM', get_built_models(
    myBiomodModelOut), value=TRUE),
  compress = FALSE,
  build.clamping.mask = FALSE)
#plot(myBiomodProjection)

# 4. Creating the ensemble projections - creer la carte de distribution
moyenne de tous les modèles
myBiomodProjection_ENSEMBLE<-BIOMOD_EnsembleForecasting( projection.output
= myBiomodProjection,
                                                    EM.output =
myBiomodEM)

# trace la distribution moyenne prédite
plot(myBiomodProjection_ENSEMBLE)

# récupérer et tracer les courbes de réponse
myGLMs <- BIOMOD_LoadModels(myBiomodModelOut, models='GAM')
windows()

# 4.2 plot 2D response plots
myRespPlot2D <- response.plot2(models = myGLMs,
                                Data =
get_formal_data(myBiomodModelOut,'expl.var'),
                                show.variables=
get_formal_data(myBiomodModelOut,'expl.var.names'),
                                do.bivariate = FALSE,
                                fixed.var.metric = 'median',
                                col = c("blue", "red"),
                                legend = TRUE,
                                data_species =
get_formal_data(myBiomodModelOut,'resp.var'))

#####

```

```

##### présences-absences
#####

# préparation des données en présence-absence

# rastériser les traces -> ss-maillages prospectées (1 lorsque parcourue sur
au moins 1m)
traces <- readOGR(dsn="C:/Thibaut/SIG/PNM/lievres/data_hiver2019/final",
layer="loc_traces")
long_traces<-rasterize(traces, maskzone, field='name', fun='length') #
calcul de la longueur de transect par sous-maille : très long (et espace
stockage insuffisant -> passer par cluster)
long_traces<-
raster("C:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/data2019/long_traces.asc")
projection(long_traces)<-CRS(pcs_193)
traces <- long_traces
traces[traces == 0] <- NA
traces[traces > 0] <- 1 # mailles avec 1 si parcouru par l'observateur
(même sur qqes mètres)
writeRaster (traces, filename="traces.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

# on crée un dataframe avec les coordonnées des ssmailles prospectées
(centroïdes) et une colonne "pres" avec 0.
polygon_traces<-rasterToPolygons(traces)
coord_traces<-as.data.frame(coordinates(polygon_traces))
A <- dim(coord_traces)
pres <- vector(length = A[1])
pres[]<-0
coord_traces <- cbind(coord_traces, pres)
colnames(coord_traces)<-c("x","y","pres")

# le tableau de coordonnées avec présences
A <- dim(timidus_hiver)
pres_timidus <- vector(length = A[1])
pres_timidus[]<-1
coord_timidus <- cbind(timidus_hiver, pres_timidus)
colnames(coord_timidus)<-c("x","y","pres")

B <- dim(europaeus_hiver19)
pres_europaeus <- vector(length = B[1])
pres_europaeus[]<-1
coord_europaeus <- cbind(europaeus_hiver19, pres_europaeus)
colnames(coord_europaeus)<-c("x","y","pres")

# on assemble les deux tableaux et on supprime les doublons (centroïdes
avec lièvre et traces) en conservant que les 1
assemblage_timidus <- rbind(coord_timidus, coord_traces)
coord_timidus_pres<-
assemblage_timidus[!duplicated(assemblage_timidus[,1:2]),]

assemblage_europaeus <- rbind(coord_europaeus, coord_traces)
coord_europaeus_pres<-
assemblage_europaeus[!duplicated(assemblage_europaeus[,1:2]),]

myRespCoordp<-coord_europaeus_pres
myRespCoord<-myRespCoordp[,1:2]
myResp <- as.numeric(myRespCoord[,3])
myRespName <- "europaeusp_100"

# BIOMOD
# 1. Formating Data
myBiomodData <- BIOMOD_FormatingData(resp.var = myResp,
expl.var = cartetot8,
resp.xy = myRespCoord,
resp.name = myRespName)

#plot(myBiomodData)

```

```

# 2. Defining Models Options using default options.
myBiomodOption <- BIOMOD_ModelingOptions(GAM=list(k=4))

# 3. Doing Modelisation
myBiomodModelOut <- BIOMOD_Modeling(myBiomodData,
                                   models = c("GAM"),
                                   models.options = myBiomodOption,
                                   NbRunEval=100,
                                   DataSplit=70,
                                   Yweights=NULL,
                                   VarImport=3,
                                   models.eval.meth =
c("KAPPA","TSS","ROC"),
                                   SaveObj = TRUE )

## print a summary of modeling stuff
myBiomodModelOut
myBiomodModelEval <- get_evaluations(myBiomodModelOut) # obtenir toutes les
évaluations des modèles
myBiomodModelOut@variables.importances      # contributions des variables à
la niche
myBiomodModelOut@models.evaluation         # les critères d'évaluation du
modèle

importances_variables<-get_variables_importance(myBiomodModelOut) # obtenir
toutes les évaluations de modèles
write.table(importances_variables, 'importances_variables.csv', dec = ",",
col.names = TRUE)
ROC<-myBiomodModelEval["ROC","Testing.data",,,] # imprimer les scores AUC
de tous les modèles sélectionnés
write.table(ROC, 'ROC.csv', dec = ",")

# 4. Creating the ensemble models (faire la moyenne de tous les modèles
précédents en gardant ceux dont le ROC/AUC est supérieur à 0.75)
myBiomodEM <- BIOMOD_EnsembleModeling(
  modeling.output = myBiomodModelOut,
  chosen.models = grep('_GAM', get_built_models(myBiomodModelOut),
                      value=TRUE),
  em.by = 'algo',
  eval.metric = c('ROC'),
  eval.metric.quality.threshold = c(0.70),
  prob.mean = TRUE,
  prob.cv = FALSE,
  prob.ci = FALSE,
  prob.ci.alpha = 0.05,
  prob.median = FALSE,
  committee.averaging = FALSE,
  prob.mean.weight = FALSE,
  prob.mean.weight.decay = 'proportional' )

# 5. Individual models projections on current environmental conditions
myBiomodProjection <- BIOMOD_Projection(
  modeling.output = myBiomodModelOut,
  new.env = cartetot8,
  proj.name = 'current',
  selected.models = grep('_GAM', get_built_models(
    myBiomodModelOut), value=TRUE),
  compress = FALSE,
  build.clamping.mask = FALSE)
#plot(myBiomodProjection)

# 4. Creating the ensemble projections - creer la carte de distribution
moyenne de tous les modèles
myBiomodProjection_ENSEMBLE<-BIOMOD_EnsembleForecasting( projection.output
= myBiomodProjection,
                                                         EM.output =
myBiomodEM)

# trace la distribution moyenne prédite
plot(myBiomodProjection_ENSEMBLE)

```



```

# récupérer et tracer les courbes de réponse
myGLMs <- BIOMOD_LoadModels(myBiomodModelOut, models='GAM')
windows()

# 4.2 plot 2D response plots
myRespPlot2D <- response.plot2(models = myGLMs,
                                Data =
get_formal_data(myBiomodModelOut, 'expl.var'),
                                show.variables=
get_formal_data(myBiomodModelOut, 'expl.var.names'),
                                do.bivariate = FALSE,
                                fixed.var.metric = 'median',
                                col = c("blue", "red"),
                                legend = TRUE,
                                data_species =
get_formal_data(myBiomodModelOut, 'resp.var'))

# chargement des cartes de favorabilité
proj_timidus_pnm_20nov19_presabs<-
raster("C:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/data2019/timidusp.100/proj_curre
nt/proj_current_timidusp.100_ensemble.gri")
proj_europaeus_pnm_20nov19_presabs<-
raster("C:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/data2019/europaeusp.100/proj_cur
rent/proj_current_europaeusp.100_ensemble.gri")

```

### Annexe 3 : Code R pour l'échantillonnage des mailles à prospecter.

```
#####  
# 1/ récupérer le raster avec les projections de distribution produit par  
biomod  
#####  
  
# hiver 2018-2019  
proj_timidus_pnm<-  
raster("D:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/final/timidus.final.neige/proj_c  
urrent/proj_current_timidus.final.neige_ensemble.gri")  
proj_europaeus_pnm<-  
raster("D:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/final/europaeus.final.neige/proj  
_current/proj_current_europaeus.final.neige_ensemble.gri")  
proj_timidus_pnm_18dec18<-  
raster("D:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/final/timidus.cartetot8/proj_cur  
rent/proj_current_timidus.cartetot8_ensemble.gri")  
proj_europaeus_pnm_18dec18<-  
raster("D:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/final/europaeus.cartetot8/proj_c  
urrent/proj_current_europaeus.cartetot8_ensemble.gri")  
writeRaster (proj_timidus_pnm_18dec18,  
filename="proj_timidus_cartetot3.asc", proj4string =  
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final  
writeRaster (proj_europaeus_pnm_18dec18,  
filename="proj_europaeus_cartetot3.asc", proj4string =  
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final  
  
# hiver 2019-2020  
proj_europaeus_pnm_20nov19<-  
raster("D:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/data2019/europaeusp.100/proj_cur  
rent/proj_current_europaeusp.100_ensemble.gri")  
proj_timidus_pnm_20nov19<-  
raster("D:/Thibaut/lievre/modele_niche/PNM/data2019/timidusp.100/proj_curre  
nt/proj_current_timidusp.100_ensemble.gri")  
  
#####  
# 2/ générer un raster qui où l'on ne retient que les probabilités  
d'occurrence assez élevées (>300) chez les deux espèces (séparées puis  
ensemble).  
#####  
  
clamp300_timidus<-clamp(proj_timidus_pnm_20nov19, lower=300, upper=1000,  
useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 500 et 1000, le  
reste en NA  
writeRaster (clamp300_timidus, filename="clamp500_timidus_cartetot8.asc",  
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster  
final  
clamp300_timidus<-clamp(proj_timidus_pnm_20nov19, lower=300, upper=1000,  
useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 500 et 1000, le  
reste en NA  
writeRaster (clamp300_europaeus,  
filename="clamp300_europaeus_cartetot8.asc", proj4string =  
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final  
lievres_clamp300<-clamp300_europaeus+clamp300_timidus # addition des 2  
rasters -> occurrence de plus de 500 pour les deux espèces (les cellules  
avec NA pour l'une ou l'autre sont écartées). Gradient pouvant monter à  
1700 (sans savoir laquelle des deux prédomine)  
writeRaster (lievres, filename="clamp300_europaeus+timidus_presabs.asc",  
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster  
final  
  
# D'autres niveaux testés (décembre 2019)  
clamp0_timidus<-clamp(proj_timidus_pnm_20nov19, lower=00, upper=1000,  
useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 0 et 1000, le  
reste en NA
```

```

clamp1_europaeus<-clamp(proj_europaeus_pnm_20nov19, lower=01, upper=1000,
useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 01 et 1000, le
reste en NA

lievres_sansclamp<-proj_timidus_pnm_20nov19+proj_europaeus_pnm_20nov19 #
addition des 2 rasters sans clamp selon niveau favorabilité
lievres_clamp1<-clamp1_timidus+clamp1_europaeus # addition des 2 rasters
clamp1 selon niveau favorabilité

clamp200_timidus<-clamp(proj_timidus_pnm_20nov19, lower=200, upper=1000,
useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 200 et 1000, le
reste en NA
clamp200_europaeus<-clamp(proj_europaeus_pnm_20nov19, lower=200,
upper=1000, useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 200
et 1000, le reste en NA
lievres_clamp200<-clamp200_europaeus+clamp200_timidus # addition des 2
rasters -> occurrence de plus de 400 pour les deux espèces (les cellules
avec NA pour l'une ou l'autre sont écartées). Gradient pouvant monter à
1700 (sans savoir laquelle des deux prédomine)

clamp100_timidus<-clamp(proj_timidus_pnm_20nov19, lower=100, upper=1100,
useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 100 et 1000, le
reste en NA
clamp100_europaeus<-clamp(proj_europaeus_pnm_20nov19, lower=100,
upper=1000, useValues=FALSE) # On récupère les cellules comprises entre 100
et 1000, le reste en NA
lievres_clamp100<-clamp100_europaeus+clamp100_timidus # addition des 2
rasters -> occurrence de plus de 200 pour les deux espèces (les cellules
avec NA pour l'une ou l'autre sont écartées). Gradient pouvant monter à
1700 (sans savoir laquelle des deux prédomine)

#####
# 3/ convertir les mailles avec niveaux de favorabilité en 0/1
#####

# les deux lièvres
lievres01<-lievres_clamp100
cells1<-which(getValues(lievres01)>0)
lievres01[cells1]<-1
writeRaster (lievres01,
filename="clamp300_europaeus+timidus_conversion01_cartetot8.asc",
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster
final

# timidus uniquement
timidus01<-clamp300_timidus
cells1<-which(getValues(timidus01)>200)
timidus01[cells1]<-1
writeRaster (timidus01,
filename="clamp500_timidus_conversion01_cartetot3.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

#####
# 4/ aggregation sur grille 2 km
#####

# les 2 lièvres
lievres2000<-aggregate(lievres01, fact=c(20, 20), fun=sum)
writeRaster (lievres2000, filename="lievres_mailles2km_cartetot8.asc",
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster
final

# timidus seulement
timidus2000<-aggregate(timidus01, fact=c(20, 20), fun=sum)
writeRaster (timidus2000, filename="timidus_mailles2km_cartetot3.asc",
proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster
final

#####
# 5/ On contrôle d'autres paramètres environnementaux qui serviront à
sélectionner les mailles

```

#####

```
# contrôle pente : estimer sur chaque maille de 2km la proportion de
maillages 100m avec pente < 30° (prise en compte risque d'avalanches)
pentes30<-pente_PNM
cells<-which(getValues(pentes30)>30)
pentes30[cells]<-NA
cells<-which(getValues(pentes30)<31)
pentes30[cells]<-1
maillages2km_pentes30<-aggregate(pentes30, fact=c(20, 20), fun=sum)
maillages2km_pentes30<-maillages2km_pentes30/4
writeRaster (maillages2km_pentes30,
filename="maillages2km_proportion_pente_inf30.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

```
# contrôle nb de jours de neige (modis) : Fixé à >60 (on garde que les
maillages où l'on a des chances d'avoir de la neige en hiver)
neige60<-neige_PNM
cells<-which(getValues(neige60)<60)
neige60[cells]<-NA
cells<-which(getValues(neige60)>=60)
neige60[cells]<-1
maillages2km_neige60<-aggregate(neige60, fact=c(20, 20), fun=sum)
cells<-which(getValues(maillages2km_neige60)<200)
maillages2km_neige60[cells] <- NA
cells<-which(getValues(maillages2km_neige60)>=200)
maillages2km_neige60[cells] <- 1 # on obtient uniquement les mailles de 2km
où au moins un point a un jour de neige > 60
writeRaster (maillages2km_neige60,
filename="maillages2km_neige60_moitie.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

#####

```
# 6/ on sélectionne mailles selon critères précédents (application de
masques)
```

#####

```
# test5 (19dec18)
pente30_seuil60 <- clamp(maillages2km_pentes30, lower=60, upper=100,
useValues=FALSE) # mailles de 2km avec >60% de pente de moins de 30°
lievres2000_pente30_seuil60<- mask(lievres2000, pente30_seuil60) # parmi
les mailles avec forte occurrence, on ne garde que celles avec plus de 60%
de pente<30°
lievres2000_pente30_seuil60_neige60moitie<-
mask(lievres2000_pente30_seuil60, mailles2km_neige60) # # parmi les mailles
pré-sélectionnées, on ne garde que celles avec neige60jours sur plus de la
moitié de la maille
writeRaster (lievres2000_pente30_seuil60_neige60moitie,
filename="lievres2000_pente30_clamp300_neige60moitie.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
test<-lievres2000_pente30_seuil60_neige60moitie
cells<-which(getValues(test)>=1)
test[cells]<-1
writeRaster (test,
filename="lievres_pente30_clamp100_neige60moitie_01.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final
```

```
# sélection mailles clamp100 2 espèces (13dec19)
pente30_seuil60 <- clamp(maillages2km_pentes30, lower=60, upper=100,
useValues=FALSE) # mailles de 2km avec >60% de pente de moins de 30°
lievres2000_pente30_seuil60<- mask(lievres2000, pente30_seuil60) # parmi
les mailles avec forte occurrence, on ne garde que celles avec plus de 60%
de pente<30°
lievres2000_pente30_seuil60_neige60moitie<-
mask(lievres2000_pente30_seuil60, mailles2km_neige60) # # parmi les mailles
pré-sélectionnées, on ne garde que celles avec neige60jours sur plus de la
moitié de la maille
test<-lievres2000_pente30_seuil60_neige60moitie
cells<-which(getValues(test)>=1)
test[cells]<-1
```

```

writeRaster (test,
filename="lievres_pente30_clamp100_neige60moitie_01.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

# selection mailles clamp300 timidus (13dec19)
pente30_seuil60 <- clamp(mailles2km_pentes30, lower=60, upper=100,
useValues=FALSE) # mailles de 2km avc >60% de pente de moins de 30°
timidus2000_pente30_seuil60<- mask(timidus2000, pente30_seuil60) # parmi
les mailles avec forte occurrence, on ne garde que celles avec plus de 60%
de pente<30°
timidus2000_pente30_seuil60_neige60moitie<-
mask(timidus2000_pente30_seuil60, mailles2km_neige60) # # parmi les mailles
pré-sélectionnées, on ne garde que celles avec neige60jours sur plus de la
moitié de la maille
test<-timidus2000_pente30_seuil60_neige60moitie
cells<-which(getValues(test)>=1)
test[cells]<-1
writeRaster (test,
filename="lievres_pente30_clamp100_neige60moitie_01.asc", proj4string =
CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE) # écriture du raster final

#####
# 7/ sélection aléatoire de mailles
#####

# sélection par secteur (= vallée)
vallees_pnm <- readOGR(dsn="C:/Thibaut/SIG/PNM/SIG MERCANTOUR/limite",
layer="pnm_vallees")
valles_pnm_raster<-rasterize(vallees_pnm, field="id",
lievres2000_pente30_seuil60)

etape1<-lievres2000_pente30_clamp300_neige60moitie # reprendre le raster
issu de l'étape 6
etape1[etape1>0]<-valles_pnm_raster[etape1>0]
plot(etape1)

TRUC <- as.data.frame(etape1,na.rm=TRUE)
TRUC$layer <- factor(TRUC$layer)
TRUC$cell <- rownames(TRUC)
LISTE <- list()
nb_tirages <- 5

for(i in 1:length(levels(TRUC$layer))){
  LVL <- levels(TRUC$layer)[i]
  SEL <- TRUC[which(TRUC$layer==LVL),]
  SAMP <- sample(SEL$cell,nb_tirages,replace = FALSE)
  LISTE <- c(LISTE,SAMP)
}

TEST <- unlist(LISTE)
TEST2 <- as.numeric(TEST)

etape2 <- etape1
etape2[]<- NA
etape2[TEST2]<-1

writeRaster (etape2,
filename="mailles2km_2lievres_clamp300_pente30sup60_neige60moitie_5parsecteur_2nd tirage.asc", proj4string = CRS("+init=epsg:32734"), overwrite=TRUE)
# écriture du raster final

alea<-
raster("D:/Thibaut/lievre/echantillonnage/maillage2km/mailles2km_2lievres_c
lamp300_pente30sup60_neige60moitie_5parsecteur_2nd tirage.asc")

```