

Mémoire

Auteur : Fonzé, Florian

Promoteur(s) : Delcourt, Johann; Dufrêne, Marc

Faculté : Faculté des Sciences

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

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/12612>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Estimation de l'effectif de la population et de la surface d'habitats favorables à la vipère péliade (*Vipera berus*) dans les Hautes Fagnes par application d'un protocole de capture-marquage-recapture.

Mémoire réalisé par **Florian Fonzé** en vue de l'obtention du grade de Master en Biologie des Organismes et Écologie à finalité approfondie en éthologie fondamentale et appliquée à la gestion des populations.



Florian Fonzé

Septembre 2021

Département de Biologie, Ecologie et Evolution / Université de Liège – Faculté des Sciences

Promoteur : **Johann Delcourt** (Unité de biologie du comportement, ULiège)

Co-Promoteur : **Marc Dufrêne** (Unité de Biodiversité et Paysage, GxBT)

Encadrant : **Éric Graitson** (Natagora)

Composition du Jury

Président du jury :

Patrick Dauby

Membres du jury :

Johann Delcourt

(Unité de biologie du comportement, ULiège)

Marc Dufrêne

(Unité de biodiversité et paysage, Gembloux Agro Bio-Tech)

Olivier Lourdais

(Chargé de recherches CNRS – Équipe ECOPHY, Chizé)

Mathieu Denoël

(Unité de biologie du comportement, ULiège)

Michaël Ovidio

(Laboratoire de démographie des poissons et hydroécologie, ULiège)

La vipère péliade (*Vipera berus*) est une espèce menacée et sujette à une protection stricte. Par conséquent, la capture ou la perturbation des individus est formellement interdite sans l'octroi préalable d'autorisations dûment justifiées.

De même, la circulation hors-sentiers dans la réserve naturelle des Hautes-Fagnes est également sujette à autorisation émanant du Département Nature et Forêt (Service Public de Wallonie).

Remerciements

Au terme de ce projet ainsi que de cette saison de prospection, je tiens tout particulièrement à remercier Éric Graitson pour toutes les connaissances qu'il a partagées avec moi ainsi que pour sa confiance sur le terrain.

Je remercie également grandement Johann Delcourt pour avoir encadré mon mémoire, pour tous ses conseils ainsi que pour le support logistique via l'accès à la station scientifique du Mont-Rigi.

Un grand merci à Michel Matthys pour son accueil chaleureux au sein de cette même station scientifique.

Je remercie Marc Dufrêne pour tout ce qu'il a apporté à mon projet ainsi que Thomas Duchesne pour l'aide qu'il a pu m'apporter.

Enfin, un énorme merci à tous mes collègues de la bulle péliade Samuel Aptel, Thibault Cuenot, Laurent Dufey, Corentin Fournier, Axel Jame et Mathilde Le Levier pour toute l'aide et la bonne humeur qu'ils ont pu m'apporter au cours de ces 5 mois de vie commune à la station du Mont-Rigi et sans qui rien n'aurait été possible.



Résumé

Estimation de l'effectif de la population et de la surface d'habitats favorables à la vipère péliade (*Vipera berus*) dans les Hautes Fagnes par application d'un protocole de capture-marquage-recapture.

La vipère péliade (*Vipera berus*) est l'espèce de serpent terrestre ayant la répartition mondiale la plus large. Son aire de répartition s'étend de l'ouest de l'Europe jusqu'à l'extrême est de la Russie, sur l'île Sakhaline. Cependant, malgré cette aire de répartition très étendue, les populations de vipères péliades sont en très net déclin partout dans le monde à cause de la destruction et la fragmentation de l'habitat de l'espèce et des activités humaines en général. En Wallonie, la vipère péliade est considérée comme une espèce en danger critique d'extinction avec des effectifs de populations ne dépassant pas les quelques dizaines d'individus. Les populations étant de plus en plus isolées, l'espèce est aujourd'hui devenue un enjeu majeur de conservation en Wallonie au vu des nombreux biotopes qu'elle occupe.

La récente découverte, en 2007, d'une population probablement introduite de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes belges offre l'opportunité unique d'étudier la répartition et la dynamique encore peu connue d'une population se distinguant des autres populations indigènes de Wallonie par sa dynamique d'expansion et ses effectifs. En effet, cette population, confirmée en expansion, serait dans les plus grandes et les plus denses d'Europe. L'objectif de ce travail est donc d'estimer les effectifs et les densités de la population des Hautes-Fagnes du nord-est via l'application d'un protocole de Capture-Marquage-Recapture (CMR).

Ainsi, des prospections de CMR ont été réalisées dans une période comprise entre le 29 mars et le 20 juillet 2021 dans 6 stations réparties dans la réserve naturelle des Hautes-Fagnes du nord-est. Ces stations ont été délimitées en fonction des contraintes du département de la Nature et des Forêts (DNF) du service public de Wallonie (SPW). Les données récoltées par CMR ont ensuite permis d'estimer les effectifs de populations dans les différentes stations à l'aide du programme CAPTURE du logiciel Mark. Lors des calculs des estimations, deux jeux de données ont été utilisés : celui de tous les adultes et celui des mâles adultes uniquement. Au final, les résultats ont montré des effectifs estimés entre 18 et 72 individus en considérant la population comme close.

Un traitement SIG a également été appliqué afin de calculer la surface d'habitats favorables dans la zone d'étude. Ce protocole a ainsi mis en évidence une surface de 458 hectares de végétation favorable à la vipère péliade dans la zone noyau des Hautes-Fagnes et plus de 4800 hectares dans l'ensemble de la réserve. Cette valeur, couplée aux données récoltées par CMR, a permis de calculer une fourchette de densité moyenne dans la réserve des Hautes-Fagnes du nord-est située entre 6 et 12 individus par hectare. La densité moyenne a ensuite permis d'estimer la taille totale de la population et il s'en dégage la présence d'environ 4200 individus dans les Hautes-Fagnes.

L'analyse des résultats obtenus confirme l'étendue des effectifs de la population des Hautes-Fagnes. Les observations ont également montré une grande diversité phénotypique. La vipère péliade se porte donc très bien dans les Hautes-Fagnes et la population présente sur la réserve possède une grande valeur biologique. L'intérêt d'un programme de monitoring dans la zone est donc non négligeable étant donné le statut de l'espèce en Wallonie et ce travail s'inscrit dans cette initiative.

Abstract

Estimation of population numbers and favorable surface area for the European common adder (*Vipera berus*) in the Belgian Hautes-Fagnes by using a Capture-Mark-Recapture protocol.

The European adder is the most widespread terrestrial snake species in the world. It can be found all across northern Europe up until the far east of Russia on the Sakhaline island. Despite this extremely wide range, adder populations are rapidly declining all over the world because of habitat destruction and fragmentation and human activities in general. In Wallonia, this small viper is considered a critically endangered species with population numbers rarely exceeding thirty individuals. Nowadays, populations are getting more and more isolated and the species has become a serious conservation concern in southern Belgium because of the various biotopes it is living in.

The recent discovery, in 2007, of a likely introduced population of adders in the Belgian Hautes-Fagnes offers the unique opportunity of studying the lesser known dynamic of a really different population from indigenous ones in Wallonia because of its expansion dynamic. Indeed, this population, which has been confirmed growing, might be considered one of the largest and most dense in Europe. The goal of this study is therefore to estimate the population numbers and densities in the north-east of the Hautes-Fagnes by utilizing the Capture-Mark-Recapture (CMR) method.

Thus, CMR sessions were conducted between the 29th of March and the 20th of July 2021 in 6 areas spread across the natural reserve of Hautes-Fagnes. These areas were demarcated by taking into account restrictions from the nature and forests department (DNF) of the public services of Wallonia (SPW). The data were collected via CMR and were then used to estimate population numbers in the different areas using the CAPTURE program from the Mark software. During this process, two datasets were used: one with all the adult vipers and one with the adult males only. The results showed that population numbers ranged from 18 to 72 in the different areas by considering the population as closed.

A GIS (Geographic Information System) protocol has also been used to calculate the favorable surface area in the study zone. This protocol thereby showed that a total surface area of 458 hectares of favorable vegetation is usable by *Vipera berus* in the core of Hautes-Fagnes currently occupied by adders and more than 4800 hectares in the whole natural reserve. This value, coupled with data collected via CMR, have enabled to calculate a density range in the north-east Hautes-Fagnes which is between 6 and 12 individuals per hectare. With this density value, the size of the population has been estimated resulting in the presence of about 4200 individuals in the Hautes-Fagnes.

The data analyses from the results confirmed that population numbers are significantly high in the Hautes-Fagnes. Observations showed a certain phenotypic diversity which is an indicator of a wide gene pool. The European adder is thus thriving in the Hautes-Fagnes and the population occupying the whole natural reserve carries a great biological value. The interest of a monitoring program represents a major conservation issue given the status of the species in Wallonia. This work has thus been conducted following this initiative.

Liste des figures et tables

Figures :

Figure 1: Facteurs responsables de la régression des populations de reptiles en Europe. La dégradation de l'habitat est la cause majeure du déclin (Cox et al., 2009).

Figure 2 : Les trois espèces de serpents présentes en Belgique. De gauche à droite : La couleuvre à collier (*Natrix helvetica*), la coronelle lisse (*Coronella autriaca*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) (Photos provenant de Graitson, 2011).

Figure 3 : Dimorphisme sexuel chez la vipère péliade (*Vipera berus*). A gauche, un mâle adulte (Photo de Florian Fonzé) et à droite une femelle gestante (Photo de Florian Fonzé). On distingue nettement le pattern en zigzag caractéristique de l'espèce.

Figure 4 : Distribution de la vipère péliade (*Vipera berus*) en Europe (Carte de Felix Reimann, 2010).

Figure 5 : A gauche, un profil de végétation typique recherché par la vipère péliade (Photo de Eric Graitson). A droite, une formation de touradons de molinie dans une zone humide aux Pays-Bas. Les touradons forment un tapis végétal très dense et sec idéal pour permettre à la vipère de se chauffer (Photo de Pedro Janssen dans Delft & Janssen, 2015)).

Figure 6 : Comptages du nombre de vipères péliades adultes observées dans la réserve naturelle du Pré des Forges entre 1983 et 2010. Les données sont manquantes entre 1995 et 1998 mais on constate une nette diminution dans le nombre d'individus observés depuis 1983 (Graitson et al., 2012).

Figure 7 : Carte du réseau Natura 2000 en Wallonie avec les 6 zones des projets LIFE "Tourbières" mises en évidence (www.biodiversité.wallonie.be).

Figure 8 : Perturbations dans les milieux tourbeux. A gauche, des épicéas plantés dans une tourbière (Photo : Marc Dufrene). A droite, une étendue drainée colonisée par la molinie (Photo: Life Hautes-Fagnes).

Figure 9 : Arbre phylogénétique de la vipère péliade obtenu via une analyse bayésienne sur le gène du cytochrome b. Les nœuds au niveau des 3 clades sont bien supportés (Cui et al., 2016).

Figure 10 : Relation entre la fitness relative de la vipère péliade et le coefficient de consanguinité. Sur le graphique de gauche, on remarque que la fitness est d'autant plus basse que la population est petite et que la consanguinité augmente dans les petites populations (Denis et Theodorou, 2006).

Figure 11 : Carte des différents sites prospectés lors des sessions de CMR et de leurs surfaces.

Figure 12 : Exemples d'identification via l'écaillage.

Figure 13 : Carte des surfaces favorables à la reproduction de la vipère péliade dans les différentes stations de CMR.

Figure 14 : Répartition des différentes observations de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes en fonction du sexe et des mois de l'année.

Figure 15 : Proportion des différents phénotypes possibles pour la vipère péliade en fonction du sexe.

Figure 16 : Graphique du nombre relatif de captures de mâles en fonction des mois de l'année et du phénotype. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR effectuées par mois pour standardiser les résultats.

Figure 17 : Graphique du nombre relatif de captures de femelles en fonction des mois de l'année et du phénotype. Les captures ont également été pondérées par le nombre de sessions de CMR effectuées par mois. Il ne semble pas y avoir de différence entre les mois de l'année et le phénotype chez les femelles.

Figure 18 : Graphique du nombre relatif d'individus observés en fonction du sexe et de la température. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR. Les femelles semblent être plus tolérante au niveau de la température.

Figure 19 : Graphique du nombre relatif d'individus observés en fonction du sexe et de l'ensoleillement. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR effectuées sous chaque condition.

Figure 20 : Graphique du nombre relatif d'individus observés en fonction du sexe et de la vitesse du vent. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR.

Figure 21 : Coefficients de corrélation pour les 2 composantes principales de l'ACP sur les variables météorologiques (Ens pour l'ensoleillement, V pour la vitesse du vent et T pour la température). La variable d'ensoleillement est celle qui a le plus de poids dans l'explication de la variance mais les tests ne permettent que de montrer une autocorrélation entre les différentes variables.

Figure 22 : Résultats de la modélisation via un GLMer. A gauche le tableau synthétise les résultats des différents modèles testés lors de l'analyse (PC1 et PC2 sont les composantes issues de l'ACP). Il en ressort qu'un modèle ne prenant en compte que l'ensoleillement est le plus adapté aux données pour expliquer la probabilité de détection de la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes. Le graphique de droite montre la courbe de tendance de la modélisation du nombre d'observations par un modèle uniquement basé sur l'ensoleillement (sélectionné par l'AIC) ainsi que l'intervalle de confiance à 95%.

Figure 23 : Graphique de la distribution constatée lors des observations de vipères péliades en fonction de la couverture végétale autour du point de capture.

Figure 24 : Mosaïque d'individus de *Vipera berus* capturés au cours des sessions de CMR entre les mois de mars et juillet 2021 illustrant une importante diversité phénotypique dans la population des Hautes-Fagnes (Auteur : Thibault Cuenot).

Figure 25 : Vastes surfaces fraisées dans les Hautes-Fagnes (Photo : André Drèze).

Tables :

Tableau 1 : Table reprenant les surfaces totales et favorables des différentes stations de CMR ainsi que le pourcentage de surface favorable à la vipère péliade.

Tableau 2 : Table récapitulative de toutes les captures et variables associées dans les stations de CMR.

Tableau 3 : Table des estimations des effectifs de population avec le programme CAPTURE pour tous les individus en fonction des stations de CMR. Le nombre de sessions de CMR n'est pas le même pour toutes les stations, l'intervalle de confiance est de 95% et a été calculé sur la moyenne de l'estimation.

Tableau 4 : Table des estimations des effectifs de population avec le programme CAPTURE uniquement pour les individus mâles en fonction des stations de CMR. Le nombre de sessions de CMR n'est pas le même pour toutes les stations, l'intervalle de confiance est de 95% et a été calculé sur la moyenne de l'estimation.

Tableau 5 : Table des estimations des effectifs de population avec le programme POPAN uniquement pour les individus mâles en fonction des stations de CMR. Le nombre de sessions de CMR n'est pas le même pour toutes les stations, l'intervalle de confiance est de 95% et a été calculé sur la moyenne de l'estimation.

Tableau 6 : Table des surfaces des différentes stations de CMR et estimation des densités pour la population totale.

Tableau 7 : Table des surfaces des différentes stations de CMR et estimation des densités uniquement pour les mâles.

Table des matières

| | |
|---|----|
| Introduction | 1 |
| 1. Déclin de l'herpétofaune et des espèces de serpents | 1 |
| 2. La vipère péliade | 2 |
| 2.1. Traits caractéristiques et morphologie | 2 |
| 2.2. Biogéographie et distribution mondiale | 4 |
| 2.3. Habitats et biotopes | 5 |
| 2.4. Menaces | 6 |
| 3. Milieux tourbeux et plateau des Hautes-Fagnes | 8 |
| 3.1. Situation géographique et climat | 8 |
| 3.2. Formation des tourbières | 8 |
| 3.3. Perturbations historiques et projets de restauration | 9 |
| 3.4. Profils de végétation et biotopes typiques | 10 |
| 3.5. Faune associée | 11 |
| 3.6. La vipère péliade dans les Hautes-Fagnes..... | 11 |
| 4. Etat des populations | 12 |
| 4.1. Isolement et dérive génétique | 12 |
| 4.2. La population des Hautes-Fagnes..... | 14 |
| 5. Monitoring de la vipère péliade | 15 |
| 5.1. Détectabilité des serpents et de la vipère péliade | 15 |
| 5.2. Estimation de la densité de population et variabilité..... | 16 |
| 6. Objectifs du mémoire | 17 |
| Matériel et méthodes | 18 |
| 1. Calcul de la surface d'habitats favorables à la reproduction dans les Hautes Fagnes | 18 |
| 1.1. Découpage du périmètre | 18 |
| 1.2. Reclassification en fonction de la hauteur de végétation..... | 18 |
| 1.3. Détermination de la qualité de l'habitat et calcul de la surface favorable à la reproduction | 18 |
| 2. Protocole de Capture-Marquage-Recapture | 19 |
| 2.1. Présentation de la zone d'étude | 19 |
| 2.2. Prospection des sites de CMR et conditions de recherche | 20 |
| 2.3. Capture des vipères | 20 |
| 2.4. Encodage des données | 20 |
| 2.5. Identification des individus | 21 |
| 3. Estimation des effectifs et logiciels utilisés | 21 |

| | |
|---|----|
| 4. Calcul de la densité de population | 22 |
| 5. Estimation de la taille de la population | 22 |
| 6. Analyse des données | 22 |
| 6.1. Conditions météorologiques d'observation..... | 22 |
| 6.2. Variables de végétation | 23 |
| 6.3. Variabilité phénotypique et phénologique | 23 |
| Résultats | 24 |
| 1. Calcul de la surface d'habitats favorables à la reproduction dans les Hautes Fagnes | 24 |
| 2. Résultats du protocole de Capture-Marquage-Recapture | 26 |
| 2.1. Détection et observation de vipères | 26 |
| 2.2. Conditions météorologiques optimales..... | 29 |
| 2.3. Variables de végétation | 32 |
| 3. Estimation des effectifs de population | 33 |
| 3.1. Population close | 33 |
| 3.2. Population ouverte | 34 |
| 4. Calcul des densités de population | 35 |
| 5. Estimation de la taille de la population | 36 |
| Discussion | 37 |
| 1. Caractérisation de la population | 37 |
| 1.1. Sexe..... | 37 |
| 1.2. Phénotype | 38 |
| 1.3. Phénologie..... | 40 |
| 2. Conditions météorologiques | 41 |
| 3. Végétation | 43 |
| 4. Interprétation des estimations d'effectifs | 43 |
| 4.1. Précision des données | 43 |
| 4.2. Population close vs population ouverte | 44 |
| 5. Paramètres de densité et taille de la population | 45 |
| 6. Gestion du milieu | 46 |
| Conclusion | 48 |
| Bibliographie | 49 |
| Annexes | 53 |

Introduction

1. Déclin de l'herpétofaune et des espèces de serpents

Le terme d'herpétofaune désigne l'ensemble de la faune composée de populations d'amphibiens et de reptiles (Gibbons et al., 2000). Ces deux groupes d'animaux sont souvent considérés ensemble dans la culture populaire bien qu'étant parfaitement distincts. On peut cependant leur trouver des similarités, les amphibiens tout comme les reptiles sont retrouvés partout sur le globe et font l'objet d'un déclin majeur (Gibbons et al., 2000). Dans un contexte d'érosion mondiale de la biodiversité, le danger pesant sur les espèces d'amphibiens est reconnu dans la communauté scientifique (Falaschi et al., 2019; Gibbons et al., 2000). Néanmoins, bien qu'étant souvent considérés avec ces dernières, le déclin des reptiles est bien moins documenté (Gibbons et al., 2000). La régression des populations d'animaux peut parfois être très difficile à détecter en raison de la nature des espèces étudiées. De plus, contrairement aux reptiles, les chercheurs les étudiant ne sont pas courants (Gibbons et al., 2000). Récemment, plusieurs études tendent à montrer que la régression dans les effectifs des populations reptiliennes est similaire à celle expérimentée par les amphibiens au niveau taxonomique (Cox et al., 2009; Gibbons et al., 2000).

Au sein de la classification des reptiles, l'ordre des squamates constitue un large groupe très diversifié avec un peu plus de 9000 espèces (Pyron et al., 2013; Lecointre, 2017). En Europe, une partie majeure de la diversité des reptiles terrestres provient de l'ordre des squamates avec 143 espèces selon une étude de l'IUCN datant de 2009 (Cox et al., 2009). A l'heure actuelle, de nombreuses espèces animales sont menacées par les activités humaines (Cox et al., 2009). Les causes du déclin des reptiles sont multiples mais la menace principale reste la dégradation de l'habitat résultante du changement d'occupation des terres par les activités humaines (Cox et al., 2009; Gibbons et al., 2000; Graitson et al., 2020).

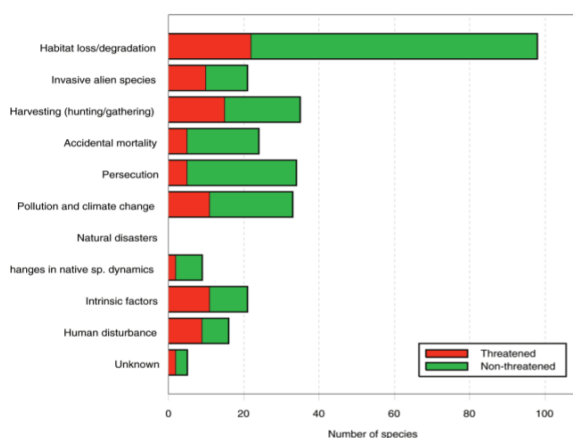


Figure 1: Facteurs responsables de la régression des populations de reptiles en Europe. La dégradation de l'habitat est la cause majeure du déclin (Cox et al., 2009).

Cependant, la situation des populations de reptiles en Europe est encore relativement peu connue étant donné la difficulté d'observation et la nature évasive de certaines espèces (Willson et al., 2011). Il est donc nécessaire d'étudier plus attentivement la dynamique des populations des espèces de manière à avoir une meilleure idée de leur déclin ou de leur expansion (Graitson, 2009). La tendance actuelle montre que la plupart des populations de reptiles en Europe sont plutôt en déclin (Cox et al., 2009) et la Belgique ne fait pas exception. En effet, quatre des sept espèces de reptiles qu'on retrouve en Belgique sont considérées comme menacées par l'IUCN (Cox et al., 2009; Graitson, 2009).

Dans le groupe des squamates se trouvent les serpents qui se distinguent des autres taxons par :

- Une perte secondaire des membres antérieurs et postérieurs.
- Une mâchoire inférieure scindée en deux parties qui, couplée à la mobilité au niveau de l'os carré, permet aux serpents d'avoir une très grande ouverture de bouche (Lecointre, 2017).

Au niveau écologique, les serpents ont colonisé tous les milieux terrestres à l'exception de l'Antarctique et au-delà du cercle arctique (Lecointre, 2017). Certaines espèces sont également adaptées à la vie aquatique ou en altitude même si la plupart restent terrestres ou arboricoles.

Parmi les 143 espèces de squamates présentes sur le territoire européen, 42 sont des serpents (Cox et al., 2009). Bien qu'ils soient largement distribués, les serpents sont particulièrement affectés par l'anthropisation à cause de leur faible capacité de dispersion (Graitson et al., 2020). Par exemple, toujours selon la même étude de l'IUCN, 4% (N=27) des espèces de Colubridés (les couleuvres) et 40% (N=10) des espèces de Vipéridés (les vipères) sont aujourd'hui menacées en Europe (Cox et al., 2009). La Belgique accueille trois espèces de serpents indigènes, à savoir, la coronelle lisse (*Coronella austriaca*), la couleuvre à collier (*Natrix helvetica*) et la vipère péliade (*Vipera berus*).

2. La vipère péliade

2.1. Traits caractéristiques et morphologie

La vipère péliade fait partie de la famille des Vipéridés regroupant des serpents tous venimeux (Saint Girons, 1980; Wüster et al., 2008). C'est un serpent relativement petit et dont la taille à l'âge adulte se situe entre 45cm et 70cm voire jusqu'à 80cm pour des individus exceptionnellement grands (Paquay & Graitson, 2007). En raison de sa coloration variable, la vipère péliade peut être confondue avec les deux autres espèces présentes en Belgique, en particulier avec la coronelle lisse (Graitson, 2011). Cependant, la vipère péliade possède un corps plus trapu (en particulier les femelles) ; elle présente un net rétrécissement au niveau de la queue ainsi qu'un trait longitudinal sombre en forme de zigzag sur le dos (Paquay & Graitson, 2007 ; Graitson, 2011). Une observation plus attentive permet également de noter la présence d'un dessin en forme de X, Y ou V sur le haut de la tête. Cette tête possède aussi des caractères communs à tous les représentants de la famille des Vipéridés c'est-à-dire une pupille

verticale ainsi que trois larges plaques entourées de petites sur le dessus (Paquay & Graitson, 2007). L'examen de la tête permet donc de distinguer la vipère péliade de la coronelle lisse si les patrons de coloration ne suffisent pas. La couleuvre à collier est, quant à elle, facilement identifiable grâce au collier clair situé derrière la tête et à la robe dont les taches sombres sont moins nombreuses que chez les deux autres espèces (Graitson, 2011).



Figure 2 : Les trois espèces de serpents présentes en Belgique. De gauche à droite : La couleuvre à collier (*Natrix helvetica*), la coronelle lisse (*Coronella austriaca*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) (Photos provenant de Graitson, 2011).

La vipère péliade présente également un dimorphisme sexuel assez marqué. Outre la taille qui est plus importante chez les femelles, la coloration va changer en fonction des sexes. Les mâles vont le plus souvent arborer une couleur grisâtre ou blanchâtre à marques dorsales noires très contrastées tandis que les femelles auront plutôt tendance à être brunes ou roussâtres avec les marques dorsales plus ternes (Paquay & Graitson, 2007).



Figure 3 : Dimorphisme sexuel chez la vipère péliade (*Vipera berus*). A gauche, un mâle adulte (Photo de Florian Fonzé) et à droite une femelle gestante (Photo de Florian Fonzé). On distingue nettement le pattern en zigzag caractéristique de l'espèce.

Il est intéressant de noter que des formes mélaniques de la vipère péliade existent et constitueraient probablement une adaptation aux climats froids (Paquay & Graitson, 2007).

2.2. Biogéographie et distribution mondiale

La vipère péliade possède une aire de répartition extrêmement large, parmi les plus vastes à l'échelle mondiale pour un serpent (Saint Girons, 1980; Cui et al., 2016; Ursenbacher et al., 2009)). Cette espèce nord-eurasiatique a son aire qui s'étend du Royaume-Uni jusqu'à l'île Sakhaline située à l'extrême est de la Russie et est retrouvée jusqu'au cercle polaire arctique (Saint Girons, 1980; Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Ursenbacher et al., 2006). Elle est cependant absente de la majeure partie des régions bordant la méditerranée, comme la péninsule ibérique ou la plus grande partie de l'Italie, ainsi que de l'Islande et l'Irlande (Saint Girons, 1980 ; Paquay & Graitson, 2007). Bien que la distribution de la vipère péliade s'étende loin sur le continent asiatique, elle reste méconnue dans cette partie du globe tandis qu'elle est largement plus étudiée en Europe (Cui et al., 2016) où les populations sont très isolées et en large déclin (Edgar et al., 2010; Graitson et al., 2012; Paquay & Graitson, 2007; Ursenbacher et al., 2006).

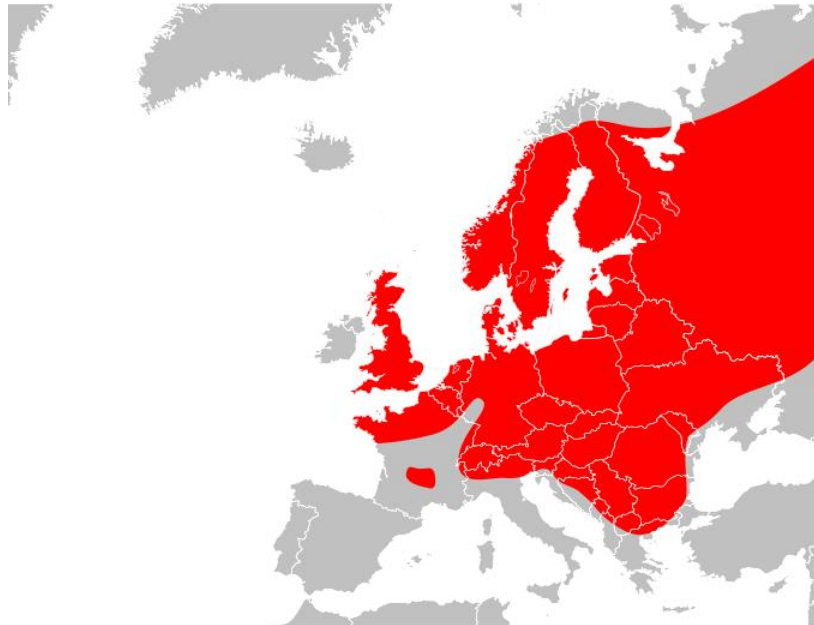


Figure 4 : Distribution de la vipère péliade (*Vipera berus*) en Europe (Carte de Felix Reimann, 2010).

En Belgique, l'aire de répartition de la vipère péliade est très morcelée. En Flandre, la seule zone où la vipère péliade est présente est la campine anversoise (Bauwens & Claus, 1996) tandis qu'en Wallonie elle n'est présente naturellement que dans le sud-ouest de la région le long de la vallée de la Meuse ainsi qu'autour de ses affluents (Graitson, 2009; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011). En effet, l'aire de la péliade est comprise dans une zone délimitée par un triangle entre les villes de Dinant au Nord, Saint-Hubert à l'est et Chimay à l'ouest (Paquay & Graitson, 2007). La présence d'une population de péliades dans les Hautes-Fagnes a également été confirmée depuis 2007, les conditions du milieu semblant optimales pour le développement de l'espèce (Graitson, 2011 ; Graitson, 2013). Dans les pays limitrophes, la situation de la vipère péliade est similaire à celle observée en Belgique avec des populations relativement isolées dans certaines régions. Aux Pays-Bas, elle est cantonnée à deux aires bien distinctes à savoir dans la zone formée par les provinces de Drenthe et de Friesland ainsi que la région de Veluwe dans la province de Gelderland (Delft & Janssen, 2015).

Elle est cependant très rare dans les régions adjacentes à la Belgique (Paquay & Graitson, 2007). En France, la vipère péliade est présente dans le nord-ouest des montagnes du Jura et du massif central (Ursenbacher et al., 2009; Graitson, 2011) ainsi que dans le département des Ardennes situé dans le nord du pays (Paquay & Graitson, 2007).

2.3. Habitats et biotopes

Au niveau écologique, la vipère péliade est une espèce héliophile à tendance hygrophile (Graitson, 2011). Elle occupe des milieux divers et variés mais l'espèce va principalement rechercher des régions calmes, sèches et fraîches même si elle est tout de même présente dans certaines zones humides (Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011; Graitson, 2013). Cependant, la caractéristique principale des milieux dans lesquels on va retrouver la vipère péliade est la présence d'une couverture végétale dense et hétérogène qui fournit au serpent à la fois la possibilité de se camoufler et également des plages dégagées permettant la thermorégulation (Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011; Graitson, 2013). L'optimum de la péliade va se trouver dans des milieux à des stades intermédiaires de recolonisation végétale comme les pelouses, les friches et les landes (Graitson, 2011). Ainsi, les régions de bocages constituent un habitat propice à l'observation de vipères péliades tout comme les transitions entre les landes à bruyère sèches et humides (Graitson, 2008b). En Wallonie, la vipère péliade est susceptible d'être observée dans les habitats cités précédemment ainsi que dans les touradons de molinie (*Molinia caerulea*), au pied de certaines espèces végétales ligneuses ou buissonnantes comme les ronces ou les prunelliers ainsi que dans des étendues de fougères aigles (*Pteridium aquilinum*). Les zones humides comme les marais aux abords de forêts sont aussi prisées par la péliade (Paquay & Graitson, 2007). Il est intéressant de noter qu'en fonction de son cycle biologique, l'espèce occupe différentes parties de son habitat. De manière générale, elle va préférer les habitats exposés au sud-est présentant des tapis d'herbes sèches (Edgar et al., 2010).

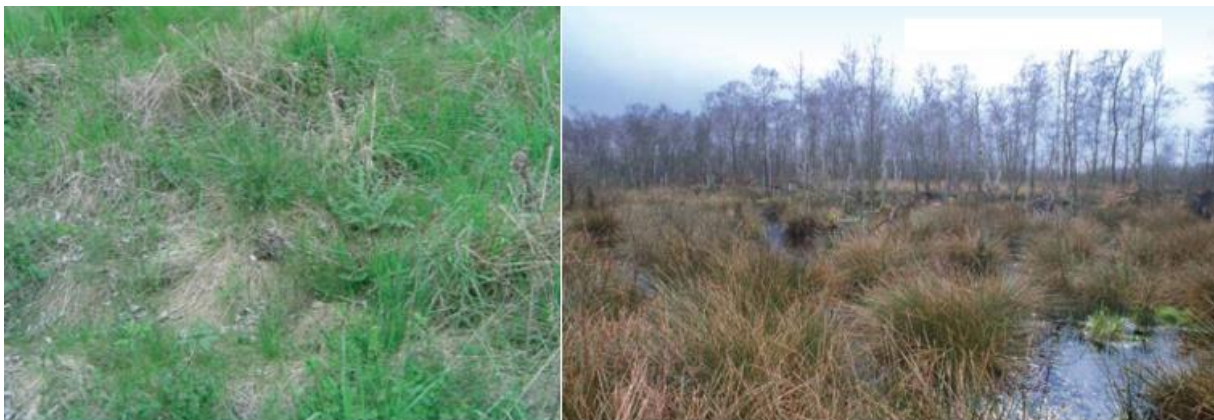


Figure 5 : A gauche, un profil de végétation typique recherché par la vipère péliade (Photo de Eric Graitson). A droite, une formation de touradons de molinie dans une zone humide aux Pays-Bas. Les touradons forment un tapis végétal très dense et sec idéal pour permettre à la vipère de se chauffer (Photo de Pedro Janssen dans Delft & Janssen, 2015).

Les milieux fréquentés par la vipère péliade sont donc généralement frais, relativement pauvres en éléments nutritifs et isolés de l'Homme et des grands mammifères, en particulier les sangliers qui sont connus pour se nourrir de la péliade

(Graitson, 2011). En Wallonie, ce sont surtout les prairies maigres bordées de haies ou en lisières. Les milieux anthropisés sont évités par l'espèce à l'exception des voies ferrées. En effet, ces dernières sont souvent situées dans des régions forestières et leurs présences permet de créer des lisières favorables pour ce serpent (Graitson et al., 2012, 2020). Ces zones ferroviaires pourraient avoir une haute valeur au niveau herpétologique en Belgique car de nombreuses espèces de reptiles semblent montrer une densité de population plus élevée que dans leurs habitats naturels (Graitson et al., 2020).

2.4. Menaces

Comme tous les reptiles de Belgique, la vipère péliade a subi un important déclin depuis la deuxième moitié du 19e siècle et dans le courant du 20e suite au changement d'utilisation des terres et à l'abandon des techniques agropastorales ancestrales au profit d'une agriculture plus intensive (Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011). En raison de sa tendance à chercher des habitats éloignés de l'Homme, la vipère péliade souffre plus que les autres espèces de reptiles indigènes de l'anthropisation de son aire de répartition (Edgar et al., 2010). En Belgique, les activités humaines vont contribuer à la destruction de l'habitat via l'expansion des zones urbaines qui vont entraîner la disparition des zones de friches, des prairies et des landes qui sont particulièrement appréciées par la vipère péliade (Paquay & Graitson, 2007). En raison de sa faible résilience face aux changements apportés par l'Homme, la vipère péliade est particulièrement affectée par la destruction de son habitat. En plus de la restriction de son aire, la vipère péliade sera également touchée par la fragmentation de son habitat. En Wallonie, de larges zones forestières sont abattues pour créer des monocultures d'épicéas ayant pour résultat une diminution conséquente de l'hétérogénéité de la couverture végétale (Graitson, 2011). La perte de cette diversité de végétation au sol va engendrer une régression importante de la surface d'habitats disponibles pour la vipère péliade (Edgar et al., 2010). Aujourd'hui, les effectifs des populations wallonnes ne dépassent pas quelques dizaines d'individus au mieux (Vynckier, 2012) ce qui fait que ces dernières sont de plus en plus isolées et leurs taux d'extinction très élevés (Edgar et al., 2010; Vynckier, 2012).

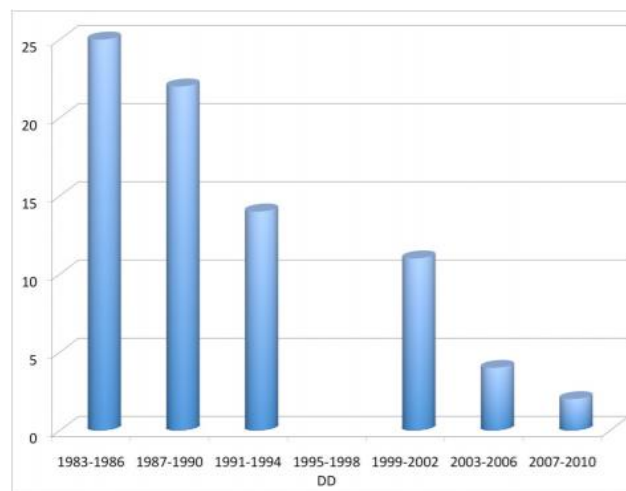


Figure 6 : Comptages du nombre de vipères péliades adultes observées dans la réserve naturelle du Pré des Forges entre 1983 et 2010. Les données sont manquantes entre 1995 et 1998 mais on constate une nette diminution dans le nombre d'individus observés depuis 1983 (Graitson et al., 2012).

Cet important déclin de l'espèce *Vipera berus* est également observé dans de nombreux autres pays. Aux Pays-Bas, la péliade a complètement disparu dans certaines régions et les effectifs ont diminués de 36% dans le nord du pays et de presque 50% dans le centre (Delft & Janssen, 2015). La situation en Grande-Bretagne est identique à celle de la Belgique : la vipère péliade est le reptile qui présente la plus forte diminution au cours du dernier siècle (Edgar et al., 2010) . En France, la diversité génétique de l'espèce dans les montagnes du Jura diminue de manière conséquente à cause de l'isolement des populations (Ursenbacher et al., 2009).

En Wallonie, la prédation par le gibier est aussi un problème. En effet, une surdensité de sangliers est observée dans les forêts wallonnes depuis quelques années (Vallée et al., 2016) ce qui engendre forcément une augmentation de la mortalité chez la vipère péliade due à la prédation (Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011). Certains individus sont également tués spontanément par des chasseurs ou des civils éprouvant une peur des serpents (Paquay & Graitson, 2007). Enfin, le contexte actuel de changement climatique est évidemment défavorable pour les populations de vipères péliades. En effet, la péliade est historiquement adaptée aux climats tempérés et froids du nord de l'Europe (Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011).

Aujourd'hui, en raison de son aire de répartition très vaste au niveau mondial, la vipère péliade n'est pas considérée comme une espèce en danger par l'IUCN. Cependant, le déclin des populations observé dans de nombreux pays est extrêmement abrupte (Saint Girons, 1980; Cox et al., 2009; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2011). En région wallonne, elle est reprise dans la liste rouge comme une espèce en danger critique d'extinction et elle bénéficie d'un statut de protection selon l'annexe 2b de l'article 2 de la loi de conservation de la nature datant du 12 juillet 1973. La capture, la mise à mort, la perturbation de l'animal ainsi que la destruction de son habitat sont donc strictement interdites.

En raison de leurs hautes valeurs biologiques, notamment via un caractère historique et relictuel (Parent, 1968), les populations wallonnes représentent un enjeu de conservation majeur pour l'espèce. Comme la vipère péliade habite une grande diversité de milieux, son monitoring permettrait la protection de toute une gamme d'écosystèmes différents, faisant d'elle une espèce parapluie.

3. Milieux tourbeux et plateau des Hautes-Fagnes

3.1. Situation géographique et climat

Les Hautes Fagnes constituent une zone de l'extrême est de la Belgique située dans la province de Liège et limitrophe à l'Allemagne. C'est une région relativement peu accidentée mais représentant tout de même la partie la plus élevée du massif cambro-ordovicien de Stavelot (Wastiaux & Schumacker, 2003). C'est à cet endroit que se situent les trois points culminants de Belgique à savoir le signal de Botrange (694m), le mont Rigi (673m) et la Baraque-Michel (672m) (Wastiaux & Schumacker, 2003).

Le plateau des Hautes-Fagnes est caractérisé par un climat particulier provoqué par les masses d'air océaniques provenant du sud-ouest. A cause du relief, celles-ci vont s'élever le long du massif. Comme la pression de l'air diminue avec l'altitude, la température va diminuer via le phénomène de détente adiabatique (Mormal et Tricot, 2004). Cette chute de température va ensuite permettre à la vapeur d'eau présente dans les nuages de se condenser donnant naissance à un brouillard très fréquent ainsi qu'à des averses régulières (Wastiaux & Schumacker, 2003). La région est également reconnue pour sa température moyenne annuelle assez froide de 6,1°C (Mormal et Tricot, 2004; Wastiaux & Schumacker, 2003).

Le paysage du plateau des Hautes-Fagnes est largement influencé par l'hydromorphie du territoire, à savoir la saturation des sols en eau. En effet, ce dernier est situé dans le bassin hydrographique de plusieurs cours d'eau que sont l'Amblève, la Roer et la Vesdre (Wastiaux & Schumacker, 2003). La combinaison du climat et de l'hydrographie de la région fait que le plateau possède un apport en eau supérieur aux pertes. Ceci, couplé au mauvais drainage des sols généralement acides et à la situation particulière des hauts-plateaux ardennais situés à plus de 500m d'altitude, fait que les conditions sont réunies pour avoir la formation de milieux tourbeux (Dufrêne et al., 2015; Streel et al., 2018; Wastiaux & Schumacker, 2003).

3.2. Formation des tourbières

Les tourbières se développent avec une accumulation de matière organique végétale dans un milieu anaérobie et gorgé d'eau stagnante (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015). Dans ces conditions, les processus bactériens de décomposition de la matière organique sont ralentis et cette matière finit par s'accumuler augmentant progressivement l'épaisseur de la couche de tourbe (Damblon, 1996). En Belgique, les analyses des particules de pollen, spores, graines et autres restes de tissus végétaux permettent de dater les dépôts les plus anciens de la fin de la dernière glaciation, il y a environ 12 000 ans (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Hindryckx & Streel, 2000). Ils se retrouvent essentiellement le long de la crête de la haute Ardenne et dans les Hautes-Fagnes (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015).

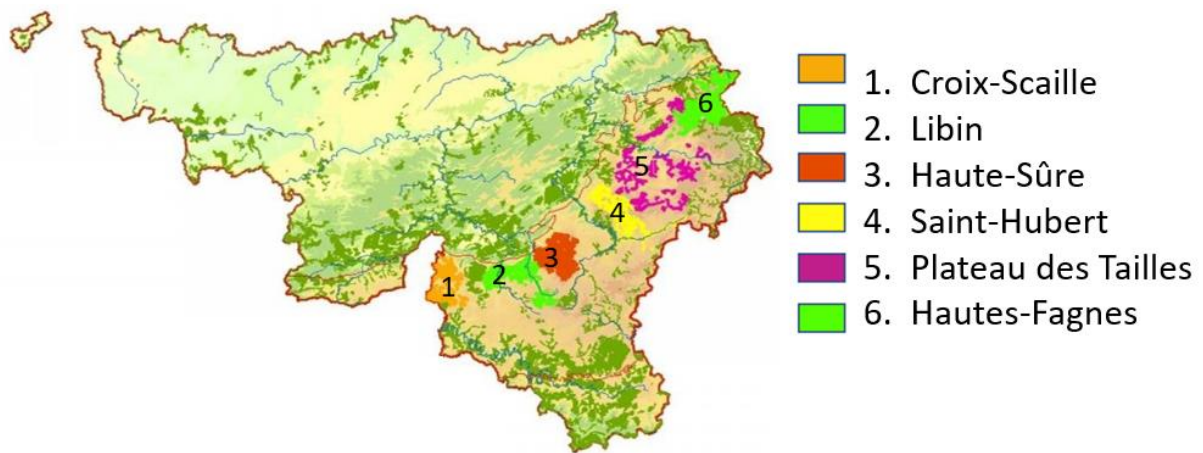


Figure 7 : Carte du réseau Natura 2000 en Wallonie avec les 6 zones des projets LIFE "Tourbières" mises en évidence (www.biodiversité.wallonie.be).

Selon la carte des sols de Belgique, les sols tourbeux sont définis comme contenant plus de 30% de matière organique et sont différenciés uniquement via l'épaisseur de la couche de tourbe (Wastiaux & Schumacker, 2003). Par exemple, la tourbière du Misten située dans les Hautes-Fagnes, au niveau de la lande marécageuse de la Brackvenn, compte près de 7m d'épaisseur est qualifiée de haute et active c'est-à-dire qu'elle forme encore de la tourbe aujourd'hui (Dambon, 1996; Hindryckx & Streel, 2000; Streel et al., 2018).

3.3. Perturbations historiques et projets de restauration

Historiquement, bien que présentant une haute valeur biologique en raison de leur rareté, les milieux tourbeux subissent depuis plusieurs siècles des perturbations d'origine anthropique (Dufrêne et al., 2015; Wastiaux & Schumacker, 2003). Le dérèglement via l'activité de l'Homme débute dès le Moyen Âge où les habitats de villages proches du plateau exerçaient déjà des activités de pâturages, de fauches et de coupes dans la végétation (Wastiaux & Schumacker, 2003). Cependant, à partir de la deuxième partie du 19^e siècle, les milieux tourbeux vont subir des perturbations très graves à cause de l'apparition de nouvelles techniques agricoles intensives venant remplacer les pratiques agropastorales traditionnelles. Les paysages vont se voir grandement modifiés suite au drainage progressif des tourbières en vue d'utiliser la tourbe comme combustible (elle était déjà utilisée comme tel depuis le 15^e siècle) mais surtout dans le but d'installer et d'élargir les nombreuses plantations d'épicéas pour l'exploitation du bois (Dufrêne et al., 2015). Le drainage a donc eu un effet dévastateur sur ces écosystèmes et on estime que la superficie des tourbières hautes est passée de 2000 à 200ha et celle des autres biotopes tourbeux, comme les landes et les bas-marais, de 11 000 à 1 000ha (Dufrêne, s. d.). Au total, on estime aujourd'hui les pertes de la superficie des zones humides en Wallonie à près de 70% avec 40 000ha restants sur les probables 150 000 datant d'avant le début des plantations massives d'épicéas (Dufrêne, s. d.; Dufrêne et al., 2015). Ces pertes sont d'autant plus graves que le processus de formation de la tourbe est très lent et que la plantation de monocultures d'épicéas a permis à une graminée, la molinie (*Molinia caerulea*) de gagner du terrain

dans les landes tourbeuses de la région (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Hindryckx & Streel, 2000; Wastiaux & Schumacker, 2003).



Figure 8 : Perturbations dans les milieux tourbeux. A gauche, des épicéas plantés dans une tourbière (Photo : Marc Dufrene). A droite, une étendue drainée colonisée par la molinie (Photo: Life Hautes-Fagnes).

C'est pour cela que durant le 20^e siècle, des mesures sont mises en place par les autorités locales en vue de la restauration des milieux tourbeux. L'exploitation de la tourbe comme combustible pour le chauffage cesse progressivement et le milieu a été mis en avant comme apportant de nombreux services écosystémiques en tant que tel (Dufrêne et al., 2015). La plupart des sites de tourbières de Wallonie sont repris dans le réseau Natura 2000 et en 1957 a été créé le parc naturel des Hautes-Fagnes qui sera plus tard relié à celui de l'Eifel en Allemagne. Tous ces habitats tourbeux sont aujourd'hui visés par un vaste méta-projet de restauration dans la haute Ardenne comprenant 6 projets Life (voir figure 8) et la majorité d'entre eux figurent dans l'Annexe I de la Directive européenne CE92/43 « Habitats » même si ils restent cependant grandement menacés dans nos régions et en Europe plus généralement (Dufrêne et al., 2015).

3.4. Profils de végétation et biotopes typiques

En fonction des conditions hydromorphiques et des pressions anthropiques, on va donc trouver une grande variété de milieux différents sur le plateau des Hautes-Fagnes avec des profils de végétations typiques qui sont associés à ces écosystèmes. Les tourbières hautes sont la cible principale du méta-projet et on y retrouve des espèces végétales logiquement adaptées aux conditions particulières de cet environnement. Parmi ces plantes, on va retrouver différentes espèces de sphaignes (*Sphagnum sp.*) qui tolèrent largement le fait d'être inondées ainsi que des espèces typiques des régions boréo-montagnardes du nord de l'Europe comme la linaigrette vaginée (*Eriophorum vaginatum*), l'andromède (*Andromeda polifolia*) ou encore diverses espèces de myrtilles comme la canneberge (*Vaccinium oxycoccos*). La molinie (*Molinia caerulea*) se retrouve également dans ces milieux des suites de l'exploitation anthropique de la tourbe (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Streel et al., 2018).

Outre les tourbières hautes, le plateau des Hautes-Fagnes comporte aussi des landes de deux types. D'abord les landes humides et tourbeuses qui sont caractérisées par une végétation rase dominée par des éricacées comme la bruyère

quaternée (*Erica tetralix*) ou la bruyère commune (*Calluna vulgaris*) avec d'autres espèces acidophiles comme la myrtille du loup (*Vaccinium uliginosum*). Ces landes sont maintenues via des mesures comme l'étrépage ou la fauche tardive (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Streel et al., 2018).

Les landes sèches, quant à elles, sont également caractérisées par une végétation composée de sous-arbrisseaux comme la bruyère commune (*Calluna vulgaris*). On va y retrouver des plantes ici adaptées à des sols pauvres en nutriments et généralement secs comme la myrtille commune (*Vaccinium myrtillus*) ou l'airelle (*Vaccinium vitis-idaea*). Tout comme les landes humides, leur maintien est lié à l'étrépage et à la fauche (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Streel et al., 2018).

Enfin, les Hautes-Fagnes comportent également des zones de sous-bois ou de forêts avec des espèces d'arbres typiques des zones tempérées européennes comme le chêne pédonculé (*Quercus robur*), le bouleau pubescent (*Betula pubescens*) ou l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*). Les sols des chênaies ardennaises sont presque systématiquement habités encore une fois par la molinie (*Molinia caerulea*) mais on peut aussi noter la présence d'autres plantes comme des sphaignes, la luzule des bois (*Luzula sylvatica*) ou le polytric commun (*Polytrichum uliginosum*) ainsi que diverses fougères (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Streel et al., 2018; Wastiaux & Schumacker, 2003).

3.5. Faune associée

Nous venons donc de voir que les Hautes-Fagnes abritent de nombreux biotopes particuliers et on va logiquement trouver une variété d'espèces animales associées à ces milieux. L'espèce emblématique du parc naturel des Hautes-Fagnes/Eifel et symbole de la conservation en Wallonie est le tétras lyre (*Lyrurus tetrix*) (Delcourt et al, 2019; Dufrêne et al., 2015; Keulen et al., 2005). C'est un oiseau typique des landes sèches et humides qui affectionne tout particulièrement les transitions entre milieux ouverts et fermés comme trouvées dans les Hautes-Fagnes (Delcourt et al, 2019; Keulen et al., 2005). Les Hautes-Fagnes abritent aussi une entomofaune remarquable avec certaines espèces strictement inféodées à des végétaux typhophiles comme le nacré de la canneberge (*Boloria aquilonaris*) ou le cuivré écarlate (*Lycaena hyppothoe*) qui sont des papillons ou encore des espèces de libellules ou demoiselles comme l'agrion hasté (*Coenagrion hastulatum*) ou l'aesche subarctique (*Aeshna subarctica*) qui sont reconnues pour fréquenter les eaux stagnantes retrouvées en haute Ardenne. (Damblon, 1996 ; Dufrêne, s. d. ; Dufrêne et al., 2015 ; Streel et al., 2018). La présence de zones boisées permet aussi d'avoir des populations de mammifères notamment certains cervidés ainsi que des sangliers.

3.6. La vipère péliade dans les Hautes-Fagnes

Bien qu'elle n'y soit pas strictement inféodée, la vipère péliade est le seul serpent retrouvé dans la région des Hautes-Fagnes hormis quelques couleuvres à collier isolées (Graitson, 2008a; Worthington-Hill & Gill, 2019). L'hétérogénéité des habitats retrouvés fait que le biotope est idéal pour ce reptile, cependant, en raison de ses faibles capacités dispersives ou de son historique de recolonisation postglaciaire, il lui est impossible de coloniser spontanément certaines tourbières (Graitson, 2013 ; Worthington- Hill & Gill, 2019). Comme cité précédemment, la présence d'une

population de vipères péliades a été confirmée dans la zone depuis 2007 où elle est probablement issue d'une introduction (Graitson, 2013). Néanmoins, même si la région ne fait historiquement pas partie de l'aire du serpent, les conditions sont parfaitement réunies pour que l'espèce puisse s'y développer. En effet, on retrouve les profils de végétations typiques ainsi que des plages permettant la thermorégulation. Les landes sont notamment très prisées de même que les touradons de molinie (Paquay & Graitson, 2007). Il y a donc une véritable surface d'habitats disponibles sur le plateau des Hautes-Fagnes pour la vipère péliade, les efforts de restauration du milieu et de gestion de la végétation semblant porter leur fruit sur cette espèce grandement menacée car la population des Hautes-Fagnes serait à priori en expansion alors que l'espèce régresse partout ailleurs (Graitson, 2013 ; Worthington-Hill & Gill, 2019). De plus, du fait qu'elle recherche des habitats variés en très bon état de conservation, la vipère péliade est considérée comme une espèce parapluie et ce même dans un biotope tourbeux qu'elle n'a historiquement pas occupé avant 2007 (Dufrêne et al., 2015; Graitson, 2013; Paquay & Graitson, 2007; Worthington- Hill & Gill, 2019, Duchesne, 2020).

4. Etat des populations

4.1. Isolement et dérive génétique

Nous venons donc de voir que les efforts de restauration du terrain dans les Hautes-Fagnes ont peut-être permis d'obtenir une surface d'habitat favorable à la vipère péliade (Dufrêne et al., 2015; Graitson, 2013; Graitson, 2018; Paquay & Graitson, 2007; Worthington- Hill & Gill, 2019). Un élément essentiel est la restauration du maillage écologique. En effet, ce dernier assure la présence d'une surface d'habitat assez élevée pour les espèces mais également la connectivité entre les différentes populations d'animaux (Dufrêne et al., 2015; González et al., 2014; Graitson & Jacob, 2002). L'herpétofaune est un groupe qui dépend particulièrement du maillage écologique du fait des faibles capacités dispersives de ses représentants (Graitson & Jacob, 2002). Les espèces d'amphibiens et de reptiles étant fortement affectées par la fragmentation des habitats, ce groupe est donc bien adapté à l'étude de la dynamique des populations (Graitson & Jacob, 2002) et la vipère péliade est un excellent modèle pour étudier la recolonisation (Ursenbacher et al., 2015).

En région wallonne, la restauration du maillage écologique le long du réseau Natura 2000 permet déjà à de nombreuses espèces de recoloniser des biotopes historiquement très touchés par l'action de l'Homme (Dufrêne et al., 2015). Cependant, la situation de la vipère péliade en Wallonie reste critique. De plus, même si la surface habitable semble convenable dans les Hautes-Fagnes (ce qui n'est pas forcément le cas ailleurs), il est impératif pour une population d'avoir un nombre d'individus suffisant pour se maintenir (Lande, 1988). Par conséquent, en fonction de la taille de la population, il est nécessaire d'avoir une certaine densité de population de manière à ne pas dépasser le seuil critique d'extinction pour une surface donnée (Lande, 1988).

La situation de la vipère péliade en Wallonie, et partout en Europe occidentale, est telle que la destruction et la fragmentation de l'habitat conduisent à ce que les populations soient de plus en plus isolées géographiquement ainsi que génétiquement

(Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Ursenbacher et al., 2009). Cet isolement a des conséquences désastreuses sur la conservation des espèces via le phénomène de dérive génétique (Lande, 1988; Ursenbacher et al., 2009). En effet, lors de la fragmentation extrême d'un habitat, les fréquences alléliques au sein d'une population peuvent varier de façon aléatoire et ce indépendamment de la sélection naturelle, des migrations ou des mutations (Lande, 1988; Maruyama & Fuerst, 1985). En conséquence, certains allèles vont se fixer plus rapidement dans la population tandis que d'autres auront de plus grandes chances d'être perdus (Denis & Theodorou, 2006; Lande, 1988; Maruyama & Fuerst, 1985). Il y a donc une diminution importante de la diversité génétique quand les effectifs sont réduits ce qui va grandement impacter la réponse adaptative de la population face à un environnement changeant (Denis & Theodorou, 2006; Lande, 1988; Ursenbacher et al., 2009). Un exemple est la résistance aux parasites et aux maladies qui sera plus faible dans une population avec un effectif réduit (Lande, 1988; Ursenbacher et al., 2009).

Un autre problème est la consanguinité. Les populations étant petites et isolées, les serpents n'ont d'autre choix que de se reproduire avec des individus apparentés ce qui va engendrer une augmentation significative de la consanguinité (Denis & Theodorou, 2006; Lande, 1988; Ursenbacher et al., 2009). Les taux d'inbreeding observés chez la vipère péliade sont donc très élevés ce qui fait qu'aujourd'hui, l'espèce est piégée au sein d'un vortex d'extinction malgré la disponibilité en habitats partout en Europe car à chaque génération, la moitié des hétérozygotes sont perdus (Lande, 1988; Ursenbacher et al., 2009). Ceci est d'autant plus vrai que la diversité génétique de la vipère péliade n'était pas très élevée au moment de la recolonisation de l'Europe au pléistocène (S. Ursenbacher et al., 2006; Ursenbacher et al., 2015). Seulement trois clades génétiquement séparés sont retrouvés aujourd'hui dans les différentes populations à savoir le clade italien, le clade des Balkans et le clade nordique (Cui et al., 2016; S. Ursenbacher et al., 2006; Ursenbacher et al., 2015).

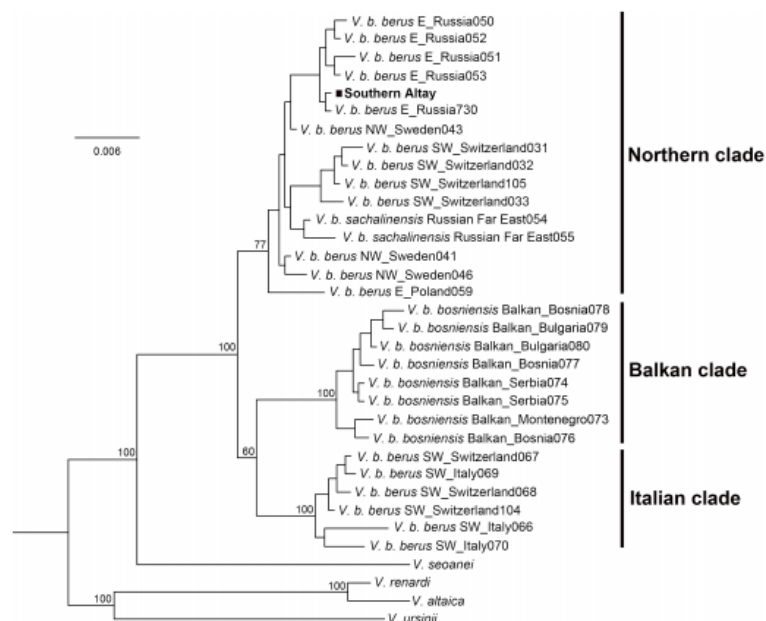


Figure 9 : Arbre phylogénétique de la vipère péliade obtenu via une analyse bayésienne sur le gène du cytochrome b. Les nœuds au niveau des 3 clades sont bien supportés (Cui et al., 2016).

Un autre élément à prendre en compte lors de la mesure du taux d'extinction est l'impact de facteurs stochastiques. En effet, dans une population, tous les individus n'ont pas la même probabilité de survivre en raison des différents traits de vie comme l'âge ou la capacité reproductive (Lande, 1988) : c'est la stochasticité démographique. A l'inverse, la variation environnementale peut affecter les capacités de survie de chaque individu de manière différente, c'est la stochasticité environnementale (Lande, 1988). Ces deux paramètres peuvent créer des variations lors de l'estimation de la taille d'une population et il est donc impératif de les prendre en compte surtout dans le cas d'une espèce en danger critique d'extinction (Lande, 1988).

Nous sommes donc dans une situation où toutes les populations de vipères péliades d'Europe sont isolées les unes des autres et peuvent être considérées comme des îles selon la théorie insulaire de MacArthur et Wilson de 1969 à cause de l'extrême fragmentation de leurs milieux. La richesse spécifique de ces îles dépend de facteurs dynamiques que sont les taux d'extinctions et de migrations des individus (MacArthur et Wilson, 1969). Cependant, la fragmentation de l'habitat de la vipère péliade fait que les populations sont cloîtrées dans des systèmes fermés et non-connectés car les capacités dispersives et la territorialité de l'espèce le veulent (Lande, 1988; Paquay & Graitson, 2007). La démographie n'est donc influencée que par les taux de naissances et de décès au sein de la population (Lande, 1988). Or, comme la dépression de consanguinité et la dérive génétique vont influencer de manière négative la fitness des nouveaux-nés et que la taille de la population diminue progressivement, on se retrouve dans un cas de vortex d'extinction de cette espèce dans toutes les régions qu'elle occupe et ce malgré une grande tolérance écologique (Denis & Theodorou, 2006; Lande, 1988; Ursenbacher et al., 2009).

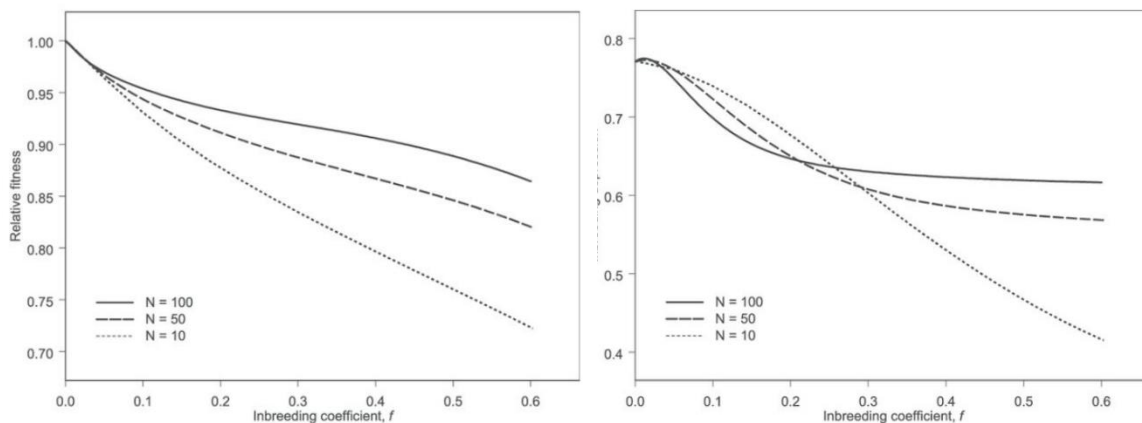


Figure 10 : Relation entre la fitness relative de la vipère péliade et le coefficient de consanguinité. Sur le graphique de gauche, on remarque que la fitness est d'autant plus basse que la population est petite et que la consanguinité augmente dans les petites populations (Denis et Theodorou, 2006).

4.2. La population des Hautes-Fagnes

La population des Hautes-Fagnes se distingue des autres populations de Wallonie par deux aspects à savoir qu'elle semble en expansion et que les effectifs sont plus grands (Graitson, 2018 ; Duchesne, 2020). Historiquement, les Hautes-Fagnes ont toujours offert des habitats favorables à l'établissement de la vipère péliade, l'espèce n'y a cependant été signalée pour la première fois qu'en 2007 (Graitson, 2011). La population occupe actuellement un secteur d'environ 800ha (Duchesne, 2020) mais la

surface d'habitats favorable à l'espèce est bien supérieure. On se retrouve donc avec un biotope contenant potentiellement une surface suffisante pour l'établissement d'une densité de population suffisante, permettant des taux de naissances plus élevés que les taux de mortalité ce qui serait une première depuis des décennies en Belgique. Il est intéressant de noter que les individus des Hautes-Fagnes semblent ne pas appartenir au même clade que les vipères wallonnes indigènes confirmant l'hypothèse de l'introduction (Graitson, 2011; Ursenbacher et al., 2015). Bien que cette population ne recèle pas d'individus indigènes à proprement parlé, sa conservation doit être prioritaire étant donné la haute valeur biologique qu'elle porte ainsi que le statut de l'espèce aussi bien en Wallonie que dans le reste de l'Europe. La mise en place d'un protocole de monitoring adapté dans les Hautes-Fagnes pourrait permettre d'entrevoir un espoir pour une espèce en danger critique d'extinction dans nos régions.

5. Monitoring de la vipère péliade

5.1. DéTECTABILITÉ DES SERPENTS ET DE LA VIPÈRE PÉLIADE

Nous venons donc de voir l'intérêt d'un programme de monitoring de la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes. Cependant, il faut garder à l'esprit que le suivi ne sera pas le même en fonction de la nature des espèces (Willson et al., 2011). De manière générale, il y a plusieurs indicateurs qui peuvent permettre de déterminer l'occupation d'un milieu par un serpent. Outre les animaux eux-mêmes, on peut notamment citer la présence de mues sur le sol qui permet également une possible identification via les patterns d'écailles (Graitson, 2009). Néanmoins la détection n'est pas égale pour toutes les espèces, certaines ont tendance à fuir fortement l'Homme et sont donc de nature particulièrement évasive.

C'est le cas de la vipère péliade qui évite généralement les milieux anthropisés et qui ne s'expose le plus souvent que le temps nécessaire à assurer sa thermorégulation, préférant rester à couvert le restant du temps afin d'éviter de se faire repérer par des prédateurs (Graitson et al., 2020; Willson et al., 2011). La vipère péliade est d'autant plus difficile à observer car, en plus d'être de nature évasive, elle est également très rare en Belgique. En effet, les populations actuelles ne dépassent pas la trentaine d'individus (Graitson, 2009; Graitson et al., 2012, 2020). Il est donc nécessaire d'adopter une approche adaptée de manière à optimiser son monitoring.

Comparons par exemple avec le cas du lézard vivipare (*Zootoca vivipara*) qui partage de nombreux habitats communs avec la vipère péliade et qu'on retrouve très fréquemment dans des biotopes occupés par le serpent (Graitson, 2009; Graitson et al., 2012, 2020). Malgré de nombreuses similitudes entre ces deux espèces au niveau écologique, la probabilité de détection est beaucoup plus faible pour la vipère péliade étant donné sa nature ainsi que sa rareté (Burnham et Overton, 1978; Graitson, 2009; Duchesne, 2020). Il est donc nécessaire de prendre en compte cette probabilité de détection plus faible pour la vipère péliade lors de l'échantillonnage afin d'estimer le nombre d'individus sur une surface donnée. En effet, ne pas la prendre en compte entraînerait des biais dans l'étude et une potentielle sous-estimation de la taille réelle de la population (Burnham et Overton, 1978; Lee et Chao, 1994). Ceci est d'autant plus important que dans le cas de la péliade, il n'y a potentiellement pas beaucoup d'individus par rapport à la surface étant donné le statut de l'espèce. Dans un intérêt

de conservation, il est donc primordial d'avoir une estimation des effectifs et la densité de population la plus précise possible.

5.2. Estimation de la densité de population et variabilité

La densité de population est un paramètre essentiel dans la santé des populations de reptiles en Wallonie. Elle est d'autant plus importante dans des systèmes isolés dont les effectifs ne dépendent que des taux de mortalité et de naissance car la reproduction des individus est étroitement liée à la densité de population (Lande, 1988). Nous avons vu précédemment qu'il est nécessaire pour qu'une population soit en bonne santé d'avoir une certaine densité de population pour ne pas dépasser son seuil critique de quasi-extinction (le seuil sera de 0 si la reproduction est sexuée et de 1 si la reproduction se fait par parthénogenèse) (Lande, 1988). Cependant, il est tout aussi important de prendre en compte que cette densité n'est pas spécialement homogène sur toute la surface occupée par l'espèce et en particulier dans le cas de la vipère péliade qui est rare (Anselme et al., 2010; Lande, 1988; Willson et al., 2011). Le monitoring à long terme de la vipère péliade dans le parc naturel des Hautes-Fagnes doit donc forcément prendre en compte la variabilité de densité de population dans les différentes zones occupées par le serpent.

Actuellement, la technique de capture-marquage-recapture (CMR) est la plus répandue pour l'estimation des effectifs (Burnham et Overton, 1978; Caron et al., 2010; Lee et Chao, 1994; Willson et al., 2011). Lors d'un protocole de CMR, les individus sont capturés et marqués de manière à pouvoir être reconnus individuellement. Ensuite, lors d'un prochain échantillonnage, le taux de recapture des individus déjà échantillonnés va permettre d'estimer la taille de la population (Lee & Chao, 1994; Ursebacher & Monney, 2003). Cette estimation peut varier en fonction de l'utilisation d'un modèle pour population ouverte ou pour population fermée, il est donc nécessaire de les comparer afin de sélectionner le modèle correspondant le mieux aux données observées (Lee & Chao, 1994; Ursebacher & Monney, 2003). Comme il est quasiment impossible de capturer tous les individus d'une population, il est nécessaire que les échantillons soient représentatifs de l'ensemble de la population si on ne veut pas introduire de biais. En effet, dans le cas de populations où les effectifs sont faibles et où l'espèce est en danger critique d'extinction, la sous-estimation ou la surestimation de la taille de la population pourrait avoir des conséquences significatives dans la mise en place d'un programme de monitoring comme celui de la vipère péliade. Le suivi à long terme de l'espèce dépend donc de plusieurs paramètres d'estimation, certaines méthodes étant mieux adaptées en fonction de la durée du monitoring (Ursebacher & Monney, 2003). Une étude de Ursebacher et Monney dans le Jura suisse a montré que les estimateurs pour populations closes semblent bien adaptés à la vipère péliade étant donné ses faibles capacités de dispersion (Ursebacher & Monney, 2003). Cependant, lors d'un suivi sur plusieurs années, les estimateurs pour populations ouvertes sont plus exacts car ils prennent en compte les variations annuelles dans les populations (Ursebacher & Monney, 2003). Il est donc impératif de tester ces estimateurs lors de l'établissement d'un protocole de monitoring à long terme d'une espèce.

6. Objectifs du mémoire

La population de vipères péliades (*Vipera berus*) présente dans les Hautes-Fagnes semble en expansion, cependant comme la découverte de celle-ci n'étant que très récente, il est nécessaire de l'étudier de plus près de manière à connaître au mieux sa dynamique. Ce mémoire s'inscrit donc dans la mise en place d'un protocole de monitoring d'une espèce dont la régression en Wallonie est fulgurante. L'objectif de ce travail est donc d'estimer au mieux l'effectif de la population via plusieurs facteurs :

- Déterminer la surface d'habitats favorables à la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes.
- Appliquer un protocole de capture-marquage-recapture pour estimer l'effectif de la population.
- Etablir un modèle de densité de population et modéliser la surface d'habitats favorables.

Matériel et méthodes

1. Calcul de la surface d'habitats favorables à la reproduction dans les Hautes Fagnes

1.1. Découpage du périmètre

Les manipulations de cartographie ont toutes été effectuées avec le logiciel QGIS (version 3.10 avec l'extension GRASS installée) à partir de couches raster disponibles sur le Géoportail de la Wallonie (<https://geoportail.wallonie.be/home.html>). Un découpage a été réalisé sur ces couches avec un périmètre de la zone actuellement occupée par la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes (Duchesne, 2020). Le système de coordonnées de référence utilisé est celui d'application en Belgique, à savoir le Lambert 72.

1.2. Reclassification en fonction de la hauteur de végétation

Comme cité précédemment, les couches raster de la province de Liège ont été délimitées à l'aide du périmètre de la réserve des Hautes-Fagnes. Une emprise a été réalisée autour de la zone d'intérêt pour alléger la taille des rasters. Une différence a alors été appliquée entre ces couches de manière à obtenir un nouveau raster rendant compte de la hauteur de la végétation dans la zone d'intérêt. Cette nouvelle couche a ensuite été reclassifiée via l'extension GRASS de QGIS pour obtenir les classes de végétation suivantes :

- Classe 1 : Une altitude de 0 à 2m correspondant à du milieu pleinement ouvert.
- Classe 2 : Une altitude de 2 à 5m correspondant à une végétation de type taillis et fourrés.
- Classe 3 : Une altitude de 5m et plus correspondant à des zones boisées.

Finalement, le raster reclassifié a été converti en couche vectorielle pour le calcul de la surface.

1.3. Détermination de la qualité de l'habitat et calcul de la surface favorable à la reproduction

Une fois la couche reclassifiée en fonction de la hauteur de végétation, la qualité de l'habitat a été déterminée en fonction des classes et de la surface des polygones. Les polygones ont alors été séparés en deux catégories à savoir favorables et non favorables. Ont été considérés comme favorables, tous les polygones de classe 1 exceptés ceux isolés et inférieurs à 20m² et tous les polygones de classe 2 ayant une superficie inférieure à 100m² (surface déterminée empiriquement).

Les classes 2 et 3 ont été séparées dans des couches différentes. Les polygones de classe 2 supérieurs à 100m² ont été placés dans une couche à part. Un tampon a alors été appliqué sur les polygones considérés comme défavorables, celui-ci était de 5m sur la classe 3 de manière à simuler un ombrage des arbres sur le milieu et de 1m sur les polygones de classe 2 supérieurs à 100m² correspondants aux grands fourrés non utilisés par la vipère péliade. Ces 2 couches tamponnées ont alors été fusionnées

et agrégées de manière à éviter la superposition des polygones. La couche résultante rend donc compte du milieu défavorable à la reproduction et le milieu favorable a été obtenu par différence. Un découpage par le périmètre des stations de CMR a alors été réalisé et le calcul de la surface a été effectué avec la calculatrice de champ disponible dans QGIS.

Le même protocole de SIG a également été réalisé avec une périmètre de l'entièreté de la réserve des Hautes-Fagnes de manière à déterminer la surface favorable totale.

2. Protocole de Capture-Marquage-Recapture

2.1. Présentation de la zone d'étude

La zone d'étude se situe dans la partie de la réserve qui est actuellement occupée par la vipère péliade : les fagnes du nord-est. Cette zone possède une superficie d'environ 800ha (Duchesne, 2020). Les parcelles de CMR ont été désignées en fonction des contraintes imposées par le Département de la Nature et des Forêts (DNF) de la Région Wallonne. Les limites ont été tracées en fonction des bordures naturelles de la végétation et les coordonnées GPS ont été enregistrées. Les stations de CMR sont au nombre de 6 et sont réparties dans 3 localités différentes :

- Deux parcelles sont situées dans l'Aachener Kreuz au nord-est de la zone d'étude.
- Trois parcelles sont situées dans le Brackvenn qui est une zone assez touristique proche de la route qui délimite le sud de la zone d'étude.
- La dernière parcelle est située à Entenpfuhl occupe une position proche et légèrement au nord du Brackvenn.

Ces parcelles ont l'avantage de présenter des profils assez différents. Les zones situées dans le Brackvenn et Entenpfuhl montrent une végétation assez hétérogène tandis que la partie située dans l'Aachener Kreuz est essentiellement dominée par la molinie.

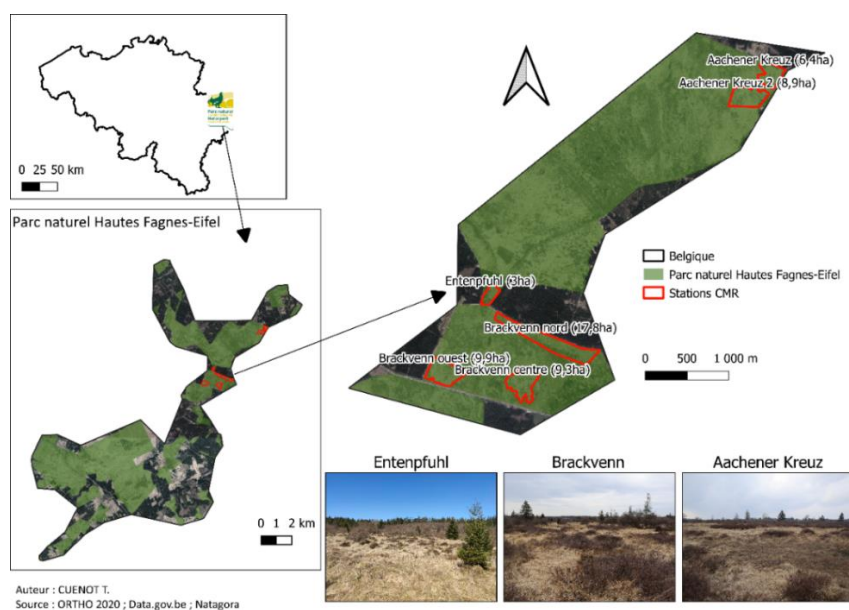


Figure 11 : Carte des différents sites prospectés lors des sessions de CMR et de leurs surfaces.

2.2. Prospection des sites de CMR et conditions de recherche

L'objectif étant d'estimer au mieux l'effectif de la population, les sessions de CMR ont été réalisées dans les périodes les plus propices à l'observation de vipères à savoir à partir de la mi-mars jusqu'au milieu de l'été selon la phénologie de l'espèce (Paquay & Graitson, 2007). Plus précisément, les conditions optimales de recherche d'individus correspondent aux journées nuageuses avec des températures douces comprises entre 8 et 12°C. A l'inverse, les journées où le vent est puissant et à températures élevées ou basses (approchant les 20°C et sous 5°C environ) sont en général défavorables.

Les parcelles de CMR ont été échantillonnées au hasard en veillant à varier les chemins empruntés. Les prospections ont également été réalisées simultanément par plusieurs observateurs généralement distants de 5 à 10m selon la taille du site. La progression au sein de la station se fait en ligne parallèle et à marche lente de manière à balayer l'intégralité du site. Afin de minimiser le dérangement, chaque station n'a été prospectée au maximum qu'une fois par semaine.

Avant chaque session de CMR, les paramètres météorologiques d'ensoleillement et de puissance du vent ont été relevés à l'aide d'un thermomètre-anémomètre. Le paramètre d'ensoleillement s'est vu attribué un code allant de 1 à 3 :

- 1 correspond à une couverture nuageuse totale.
- 2 correspond à une couverture nuageuse partielle avec des éclaircies.
- 3 correspond à un ciel dégagé avec un fort ensoleillement.

La durée totale de la prospection et le nombre d'observateurs (variant de 2 à 7) présents sur la session ont également été relevés à chaque fois.

2.3. Capture des vipères

La recherche de la vipère péliade s'effectue à la vue. Une fois qu'une vipère est repérée, la capture s'opère la main gantée et une photo du haut de la tête est prise perpendiculairement à l'animal. La vipère est ensuite relâchée immédiatement pour ne pas causer un stress trop important. Dans le cas d'une capture ratée, une attente de 30min est observée avant de retenter sur le même site. Chaque capture est accompagnée de la prise des coordonnées GPS ainsi que de la description de la végétation de la station à 2m de rayon autour du serpent.

2.4. Encodage des données

Afin de caractériser au mieux la population présente dans les Hautes-Fagnes, les données récoltées lors des sessions de CMR ont été encodées sur la plateforme OFFH gérée par le Service Public de Wallonie (SPW). Les informations ont également été centralisées dans un tableur où chaque donnée de capture était accompagnée des coordonnées GPS de l'individu, de l'heure de la capture, du sexe de l'animal ainsi que de son phénotype, du stade de vie, de la température, de la puissance ainsi que de la direction du vent, de la végétation aux alentours de l'individu et du ratio éricacées/molinie. Les individus ayant entre 1 et 3 ans ont été classés comme juvéniles. Les mues trouvées ont également été encodées mais elles ont alors été comptabilisées comme telles et non plus comme individus.

2.5. Identification des individus

L'identification s'est faite sur base des photos prises lors des sessions de CMR. Chaque serpent a été reconnu via l'écaillure qui est propre à chaque individu (Benson, 1999). Les différentes écailles ont été comptées par types de manière à obtenir un score d'écaillure unique pour tous les individus. Ce score permet de reconnaître individuellement chaque vipère. Un code supplémentaire rendant compte du sexe et du phénotype a été ajouté pour éviter les redondances.

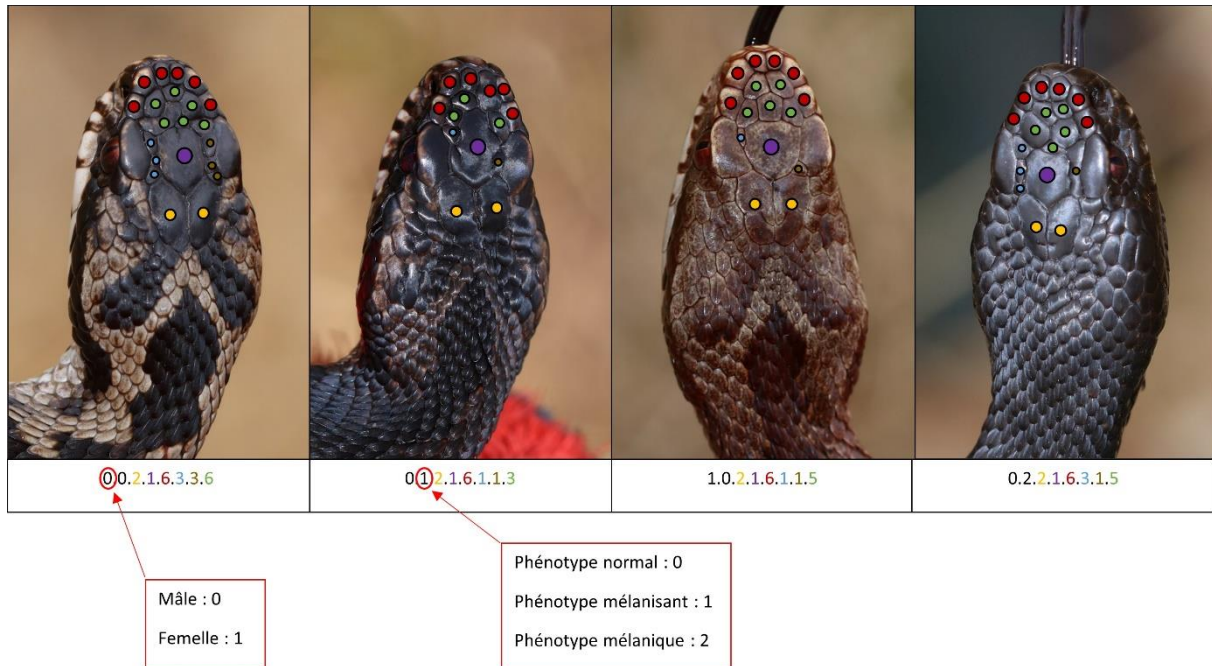


Figure 12 : Exemples d'identification via l'écaillure.

3. Estimation des effectifs et logiciels utilisés

Il existe de nombreuses méthodes d'estimation d'effectifs. Ces méthodes peuvent impliquer des présupposés différents notamment le fait que la population soit dite ouverte ou fermée. La vipère péliade est généralement considérée comme étant une espèce sédentaire (Saint Girons, 1952) mais certains individus peuvent parfois effectuer des déplacements relativement grands (Prestt, 1971).

Deux méthodes ont donc été testées avec le logiciel Mark (White & Burnham, 1999) : le programme CAPTURE (Otis et al, 1978) qui s'applique aux populations closes et la méthode de Jolly-Seber (Jolly, 1965 ; Seber, 1965) via le programme POPAN (Schwarz & Arnason, 1996) qui s'emploie sur les populations ouvertes. La première permet d'estimer les effectifs d'une population en intégrant plusieurs modèles qui eux-mêmes impliquent différents taux de capturabilité :

- $M(o)$: taux de capturabilité constant.
- $M(t)$: taux de capturabilité variable entre les sessions de captures.
- $M(h)$: taux de capturabilité variable entre les animaux.
- $M(b)$: taux de capturabilité variable après la première capture.
- $M(th)$, $M(bh)$, $M(tb)$, $M(tbh)$ correspondent à l'association des modèles précédents.

L'option « Appropriate » du programme CAPTURE permet de renseigner le ou les modèles adéquats quant au postulat de départ, à savoir que la population testée est bel et bien close. Une population close implique ainsi un recrutement nul (immigration, naissance) et aucune disparition (émigration, mort) entre les sessions de capture. La sélection du meilleur modèle s'est faite sur base du critère de l'AIC.

La seconde méthode, permet d'évaluer l'effectif ainsi que le taux de survie $\phi(t)$, le taux de capturabilité $p(t)$ et le taux d'immigration $p_{ent}(t)$ à chaque séance de capture (Ursenbacher & Monney, 2003). Cette méthode étant moins précise que le programme CAPTURE avec des données récoltées uniquement sur une seule année, l'estimation a été effectuée uniquement avec les données récoltées sur les mâles.

Pour les deux méthodes, chaque estimation des effectifs de population a été réalisée en excluant les individus juvéniles du jeu de données. Il est également important de préciser que le nombre de sessions est variable entre les stations car seules les sessions où des individus ont été capturés ont été retenues.

4. Calcul de la densité de population

Les densités de population dans les différentes stations ont été calculées grâce à la surface favorable à la reproduction obtenue via le traitement SIG et les données des sessions de CMR.

Deux densités ont été calculées : la densité brute en prenant en compte la surface totale des stations et la densité effective en prenant en compte uniquement la surface favorable à la reproduction.

La densité de population moyenne a été calculée via l'estimation des densités utilisant les données des mâles multipliée par deux. La moyenne a alors été réalisée pour obtenir la densité estimée sur toute la zone.

5. Estimation de la taille de la population

La taille de la population a été estimée via deux paramètres calculés précédemment : la surface d'habitats favorables ainsi que la densité de population moyenne. Le nombre d'individus par hectare multiplié par la surface permet d'obtenir la taille totale estimée de la population dans la zone d'étude.

6. Analyse des données

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisée à l'aide de deux logiciels que sont Microsoft Excel et RStudio (versions 3.5.2 et 4.1.0). Les graphiques représentant les résultats ont également été générés via ces deux logiciels. Pour l'entièreté des analyses, le seuil de significativité a été fixé à une p-valeur (p) de 0,05. Tous les graphiques faisant intervenir un nombre d'observations ont été pondérés par rapport au nombre de sessions effectuées dans chaque station de CMR.

6.1. Conditions météorologiques d'observation

L'observation de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes est influencée par trois variables météorologiques que sont l'ensoleillement, la température et la vitesse du vent. Afin d'estimer lequel était le plus dominant, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur les trois variables météorologiques.

Des modélisations linéaires généralisées (GLM) de type GLMer ont été effectuées afin de déterminer les corrélations entre les observations et les variables météorologiques. Des tests de Shapiro ($p = 0,05$) ont précédé les GLM de manière à vérifier les conditions d'application du modèle.

Des tests de corrélation de type Spearman ($p = 0,05$) ont ensuite été réalisés sur le nombre d'observations par rapport aux variables météorologiques.

6.2. Variables de végétation

Les différences de végétation dans les périmètres relevés à 2m autour d'une capture ont été évaluées via un test ANOVA non-paramétrique (Kruskall-Wallis) en fonction de classes de végétation établies comme telles :

- Dominance éricacées : 100 à 70% d'éricacées dans la station de capture.
- Dominance molinie : 100 à 70% de molinie dans la station de capture.
- Équilibrée : Végétation entre 60 et 40% en molinie/éricacées.

Un test de corrélation de type Spearman ($p = 0,05$) a ensuite été appliqué au nombre d'observations par rapport à la présence d'éricacées et de molinie.

6.3. Variabilité phénotypique et phénologique

Des tests statistiques visant à établir s'il existe des différences phénologiques entre mâles et femelles ont été réalisés. Ainsi, un test du Chi² a été appliqué sur le nombre d'observations pour mettre en évidence un décalage de phénologie entre les deux sexes. Ce même test a également été appliqué au phénotype afin de voir s'il existe une différence significative au niveau phénotypique entre les deux sexes.

Résultats

1. Calcul de la surface d'habitats favorables à la reproduction dans les Hautes Fagnes

La surface totale dans la zone d'étude n'est pas représentative de l'occupation de l'espèce et il a donc fallu calculer la surface favorable à la reproduction. Un traitement SIG a dès lors été effectué et sur les 800 hectares disponibles dans la zone d'étude, 458 hectares ont été classés comme favorables à la reproduction de la vipère péliade.

| Stations | Surface totale (ha) | Surface favorable à la reproduction (ha) | Pourcentage de la surface favorable (%) |
|------------------|---------------------|--|---|
| Entenpfuhl | 3 | 2,3 | 77 |
| Brackvenn Ouest | 9,9 | 9,4 | 95 |
| Brackvenn Nord | 17,8 | 11 | 62 |
| Brackvenn Centre | 9,3 | 7 | 75 |
| Aachener Kreuz 1 | 6,4 | 6 | 94 |
| Aachener Kreuz 2 | 8,9 | 8 | 90 |

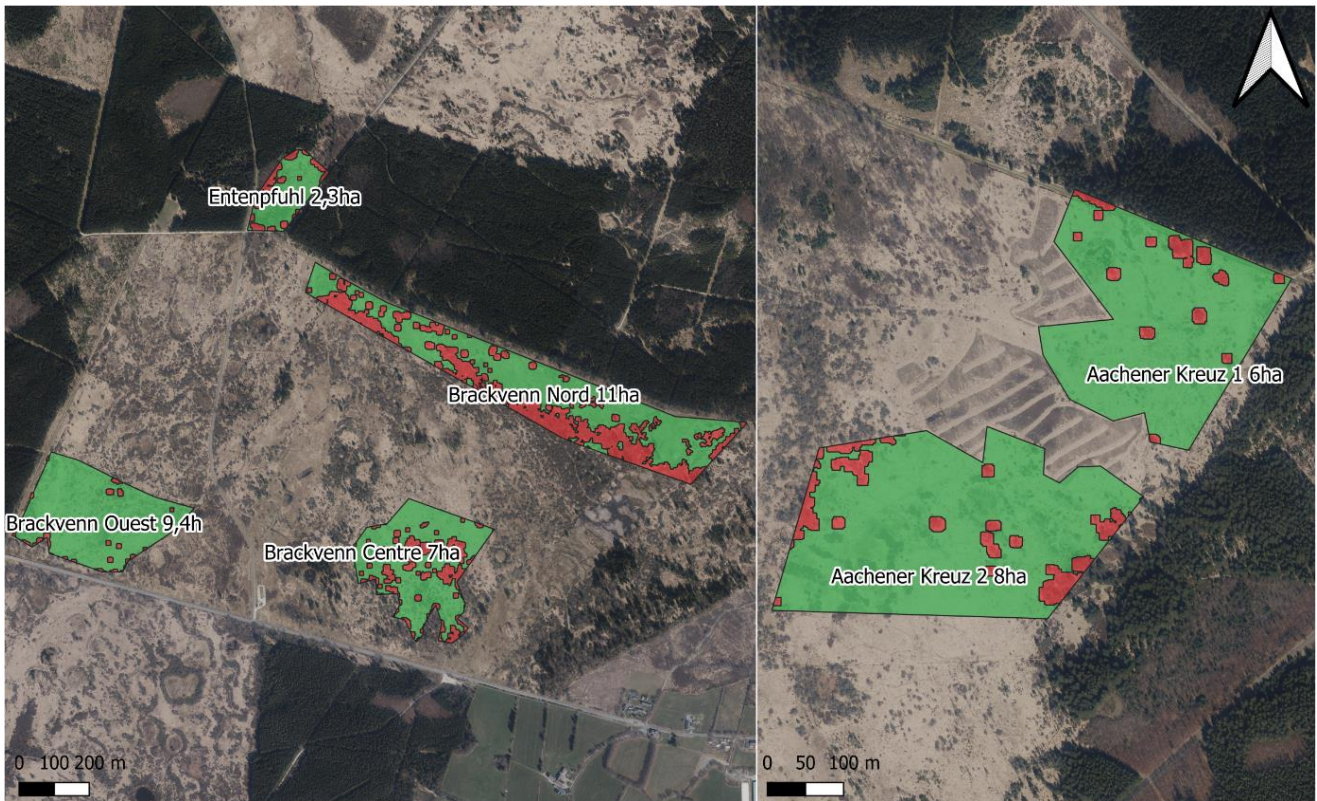
Tableau 8: Table reprenant les surfaces totales et favorables des différentes stations de CMR ainsi que le pourcentage de surface favorable à la vipère péliade.

Ainsi, les stations de CMR présentent des pourcentages de favorabilité différents :

La station de Entenpfuhl, qui est la plus petite, possède 77% de sa surface favorable à la reproduction.

Les stations dans le Brackvenn ne présentent pas le même pourcentage de favorabilité. La station du Brackvenn Ouest est celle qui est théoriquement la plus favorable en termes de surface avec 95% de la zone recouverte par une végétation favorable à la vipère péliade. Le Brackvenn Centre est favorable à 75% et le Brackvenn Nord est la station avec le pourcentage de surface favorable le plus faible avec 62%.

Les deux stations situées dans l'Aachener Kreuz sont quant à elles relativement similaires. Le profil de végétation est le même dans les deux zones et Aachener Kreuz 1 et 2 ne sont séparées géographiquement que par une zone d'étrépage. Les pourcentages de surface favorable à la reproduction sont donc respectivement de 94% et 90%.



Auteur : CUENOT T. / FONZE F.
Sources : Géoportail Wallonie / ORTHO 2020

■ Espace non favorable à la reproduction □ Périmètre des stations de CMR
■ Espace favorable à la reproduction

Figure 13 : Carte des surfaces favorables à la reproduction de la vipère péliade dans les différentes stations de CMR.

Concernant le traitement SIG pour l'entièreté de la réserve, la surface favorable à la reproduction de la vipère péliade est d'environ 4837 hectares sans compter le camp militaire d'Elsenborn.

2. Résultats du protocole de Capture-Marquage-Recapture

2.1. Détection et observation de vipères

Durant la saison 2021 de CMR, dont la période s'étend entre le 29 mars et le 20 juillet, un total de 201 observations de vipères péliades ont été effectuées. Dans ces 201 évènements de détection, 179 individus ont été capturés dans les différentes stations dont 41 recaptures (22,9%, voir *Tableau 2*).

Ainsi, 117 évènements de capture ont été enregistrés pour les mâles et 62 pour les femelles ce qui correspond une fois les recaptures prises en comptes un total de 88 individus mâles identifiés et 50 individus femelles identifiés.

Les stations dans l'Aachener Kreuz sont celles où le plus d'individus ont été capturés avec respectivement 46 captures pour Aachener Kreuz 1 et 47 captures pour Aachener Kreuz 2. Dans la petite station d'Entenpfuhl, 30 captures ont été enregistrées. Les stations du Brackvenn sont celles où le nombre de captures est le plus bas avec seulement 9 captures dans le Brackvenn centre et 19 captures dans le Brackvenn ouest. Il faut cependant noter que ces stations sont celles où le nombre de sessions était également le plus bas (7, *Tableau 2*). La station du Brackvenn nord montre, quant à elle, 28 captures.

| Stations | Nbr de sessions | Nbr de captures | Nbr de recaptures | Taux de recaptures [%] | Nbr d'individus | Nbr de mâles | Nbr de femelles | Sexe-ratio (M/F) |
|------------------|-----------------|-----------------|-------------------|------------------------|-----------------|--------------|-----------------|---------------------|
| Entenpfuhl | 12 | 30 | 9 | 30,0 | 21 | 13 | 8 | 1,62 (13/8) |
| Brackvenn ouest | 7 | 19 | 4 | 21,1 | 15 | 10 | 5 | 2 (10/5) |
| Brackvenn centre | 7 | 9 | 2 | 22,2 | 7 | 6 | 1 | 6 (6/1) |
| Brackvenn nord | 10 | 28 | 3 | 10,7 | 25 | 12 | 13 | 0,92 (12/13) |
| Aachener-Kreuz 1 | 14 | 46 | 14 | 30,4 | 32 | 24 | 8 | 3 (24/8) |
| Aachener-Kreuz 2 | 10 | 47 | 9 | 19,1 | 38 | 23 | 15 | 1,53 (23/15) |
| TOTAL | 60 | 179 | 41 | 22,9 | 138 | 88 | 50 | 1,76 (88/50) |

Tableau 9: Table récapitulative de toutes les captures et variables associées dans les stations de CMR.

Seules deux stations présentent un taux de recaptures supérieur à 30% à savoir les stations de Entenpfuhl avec 30% et Aachener Kreuz 1 avec 30,4% (*Tableau 2*). La station du Brackvenn Nord est par contre celle avec le taux de recapture le plus faible avec 10,7% (*Tableau 2*). Cette dernière présente également le sex ratio le plus orienté vers les femelles avec 0,92 tandis que celle où le sex ratio est le plus dirigé vers les mâles est le Brackvenn centre même si l'échantillon d'individus est bien plus petit.

Lors des prospections de CMR, un nombre d'individus différent a été observé en fonction des mois de l'année. Ainsi, une nette différence a été mise en évidence par les observations. La quasi-totalité des mâles (100 observations sur un total de 104) ont été capturés pendant les mois d'avril et de mai tandis que les observations de femmes sont plutôt concentrées entre les mois de mai et de juillet (53 observations sur un total de 64). Une différence significative a donc logiquement été confirmée par un test d'homogénéité du χ^2 (χ^2 , $p = 1,64^{9*}$), il y a bien un décalage de phénologie entre les sexes chez la vipère péliade.

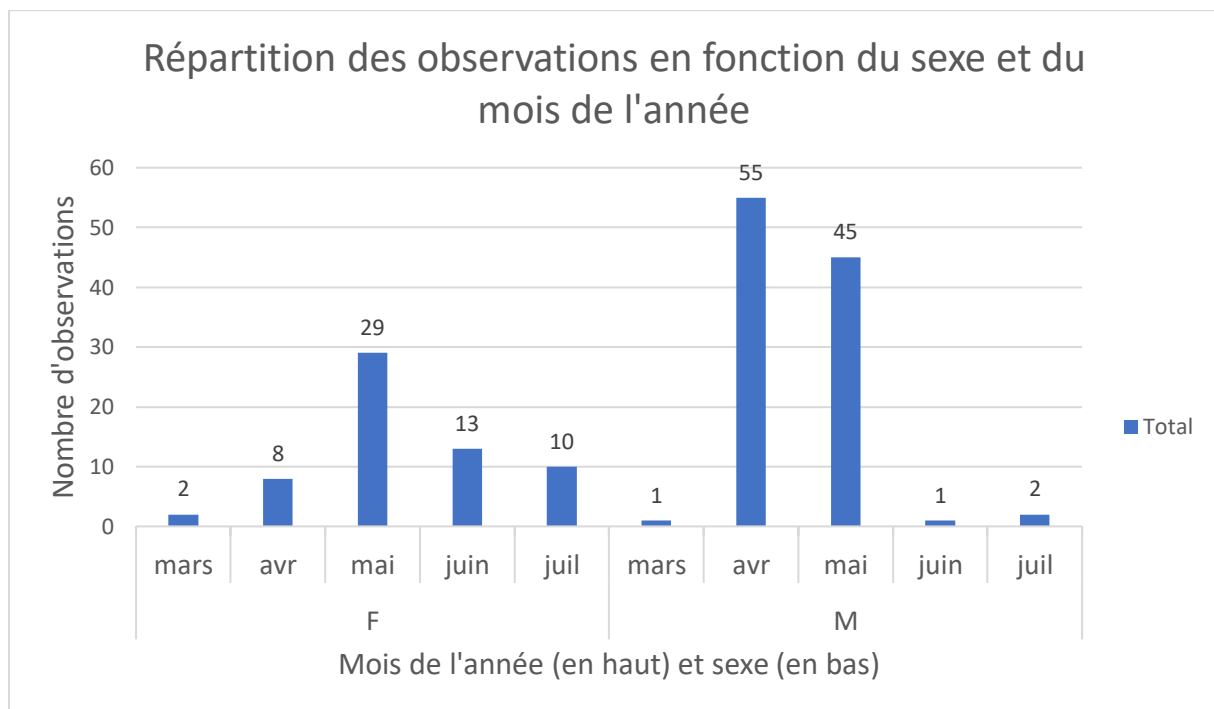


Figure 14 : Répartition des différentes observations de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes en fonction du sexe et des mois de l'année.

Les observations des individus capturés dans les différentes stations de CMR montraient également une certaine diversité phénotypique notamment chez les mâles où légèrement plus de la moitié (51%) des individus présentaient un phénotype soit mélanisant soit complètement mélanique. Ainsi, 45 individus sur les 88 mâles arboraient un phénotype « foncé » avec 18 individus mélanisants et 27 complètement mélanique (*figure 14*).

Chez les femelles, la proportion de phénotypes foncés est plus basse que chez les mâles avec seulement 15 individus mélaniques ou mélanisants sur les 50 capturés (30%, *figure 14*). Cette différence au niveau du phénotype par rapport au sexe a été confirmée par un test du χ^2 qui montre bien une différence significative entre les mâles et les femelles au niveau de la proportion de phénotypes foncés dans la population (χ^2 , $p = 0,037^*$).

Au total, sur les 138 individus différents, 78 présentaient un phénotype normal, 26 un phénotype mélanisant et 34 un phénotype totalement mélanique. Le nombre total d'individus foncés étant de 60, il y a donc une proportion de 43% de ces phénotypes dans les individus capturés (60/138).

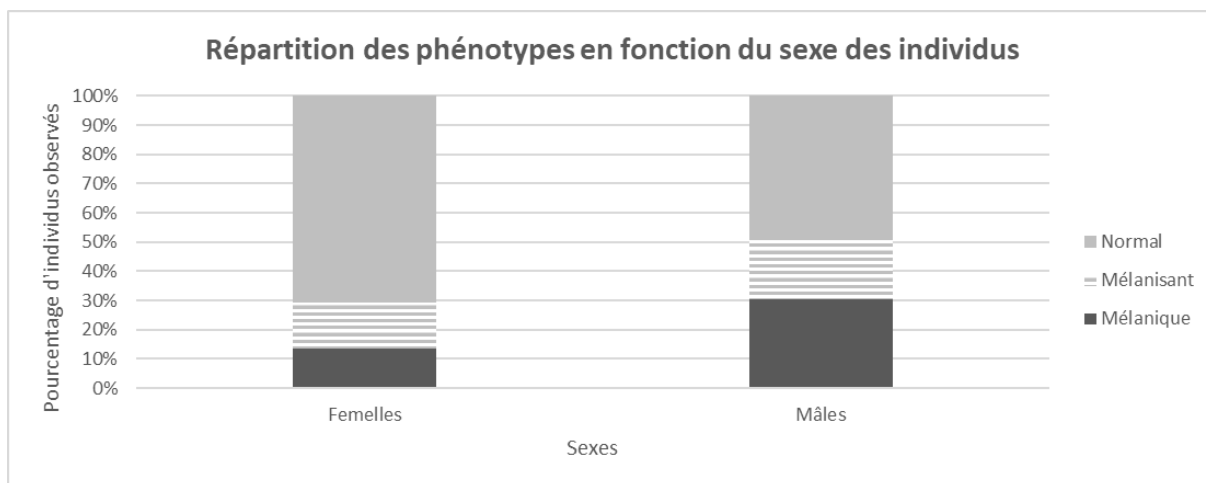


Figure 15 : Proportion des différents phénotypes possibles pour la vipère péliade en fonction du sexe.

Un nouveau test du Chi² a également montré un décalage de phénologie dans les différents phénotypes chez les mâles ($Chi^2, p = 0,003^*$). En effet, les mâles au phénotype foncé (en particulier ceux qui sont complètement mélaniques) semblent sortir d'hibernation plus tôt que les mâles au phénotype normal ce qui influence les captures (figure 15). Le nombre relatif de captures a été pondéré par le nombre de sessions effectuées par mois. Ainsi, les résultats des différentes périodes de l'année sont comparables entre eux. De cette manière, des différences significatives ont pu être mises en évidence par le test statistique.

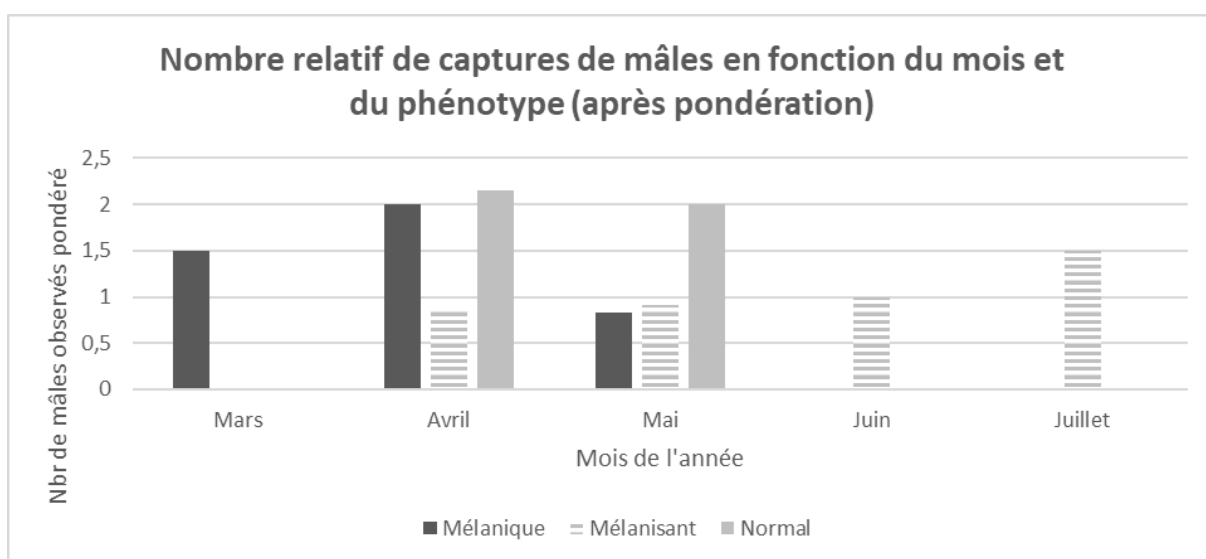


Figure 16 : Graphique du nombre relatif de captures de mâles en fonction des mois de l'année et du phénotype. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR effectuées par mois pour standardiser les résultats.

Pour ce qui est des femelles, étant donné le nombre limité de captures de celles-ci au début de la période de CMR, aucune différence significative n'a été mise en évidence par rapport à un décalage de phénologie en fonction du phénotype (figure 16).

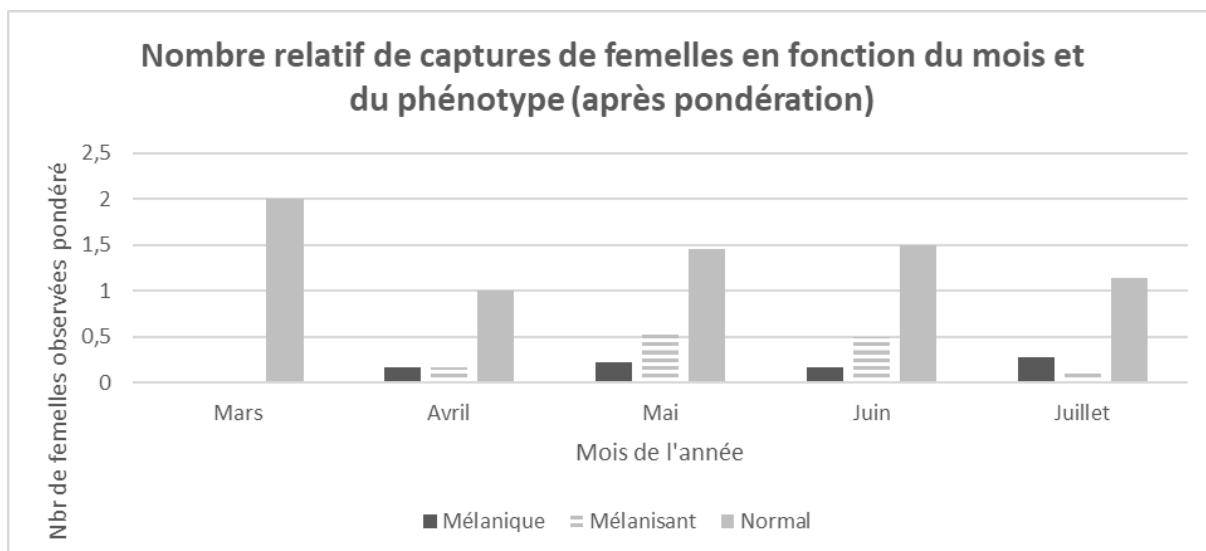


Figure 17 : Graphique du nombre relatif de captures de femelles en fonction des mois de l'année et du phénotype. Les captures ont également été pondérées par le nombre de sessions de CMR effectuées par mois. Il ne semble pas y avoir de différence entre les mois de l'année et le phénotype chez les femelles.

2.2. Conditions météorologiques optimales

Bien que la vipère péliade soit une espèce tolérante d'un point de vue écologique, les données de captures montrent néanmoins un certain optimum de température. En effet, les données récoltées montrent que la grande majorité des observations ont été réalisées à une température inférieure ou égale à 15 degrés Celsius (*figure 17*). Après la pondération par le nombre de sessions de CMR réalisées, il s'en dégage qu'en moyenne 36,7 mâles et 19,5 femelles ont été observées sous les 15° C.

Il semble également avoir une différence au niveau du sexe des individus par rapport à la tolérance vis-à-vis de la température. Selon les données récoltées, les femelles semblent être plus tolérantes et supporter des gammes de température plus larges que les mâles où l'optimum se situe clairement entre 8 et 12 degrés Celsius (*figure 17*).

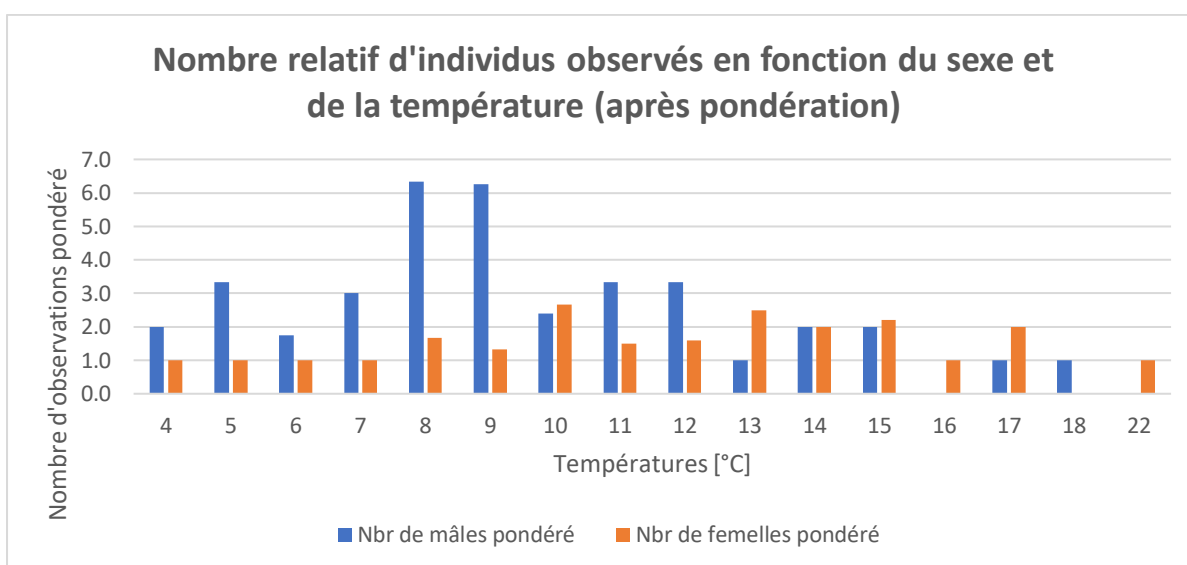


Figure 18 : Graphique du nombre relatif d'individus observés en fonction du sexe et de la température. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR. Les femelles semblent être plus tolérante au niveau de la température.

Un autre facteur influençant l'observation de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes est l'ensoleillement. En effet, les conditions nuageuses semblent être les plus optimales pour les besoins de thermorégulation de l'espèce ce qui est confirmé par les observations réalisées. Cependant, tout comme pour le facteur température, les femelles ont l'air d'être plus tolérantes vis-à-vis de l'ensoleillement que les mâles, ces derniers préférant clairement le temps nuageux (*figure 18*).

Après pondération, il se dégage que seule une petite partie des observations a été réalisée par temps ensoleillé (2,25 mâles contre 7,71 par temps nuageux et 1 femelle contre 3,75, *figure 18*).

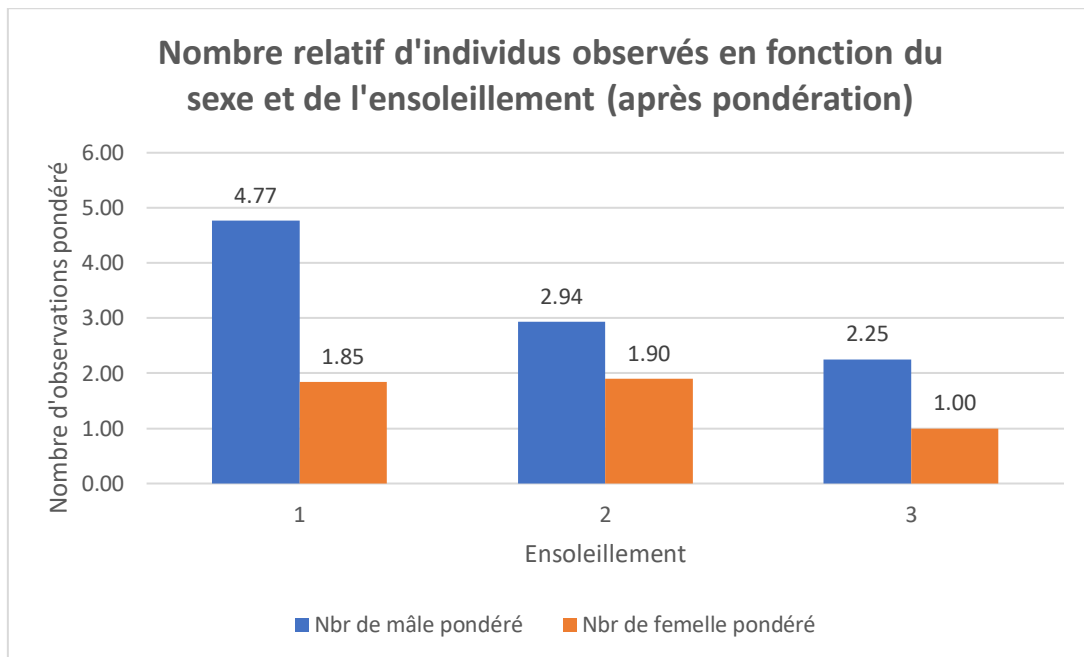


Figure 19 : Graphique du nombre relatif d'individus observés en fonction du sexe et de l'ensoleillement. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR effectuées sous chaque condition.

Pour finir, la majorité des observations a été effectuée dans des conditions où la vitesse du vent était inférieure à 6km/h (*figure 19*).

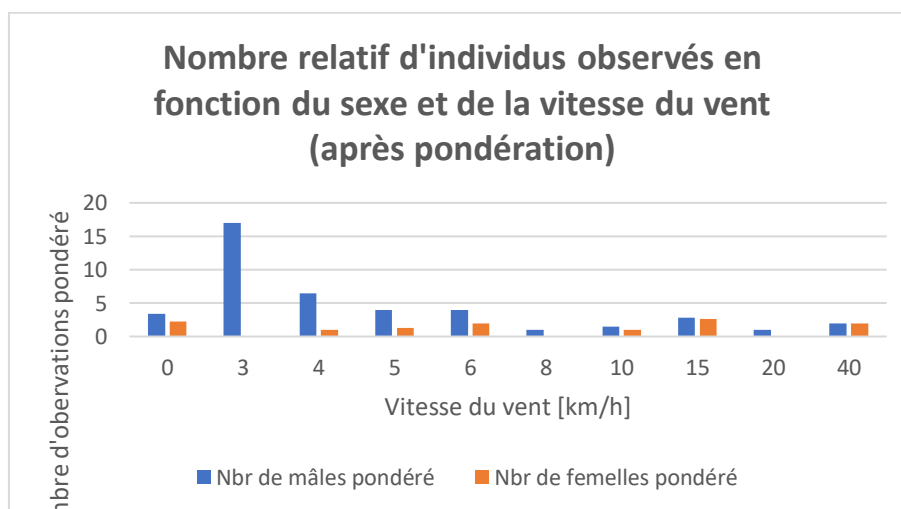


Figure 20 : Graphique du nombre relatif d'individus observés en fonction du sexe et de la vitesse du vent. Les captures ont été pondérées par le nombre de sessions de CMR.

A partir de ces observations, une analyse en composante principale (ACP) a démontré une forte autocorrélation des variables (*figure 20*).

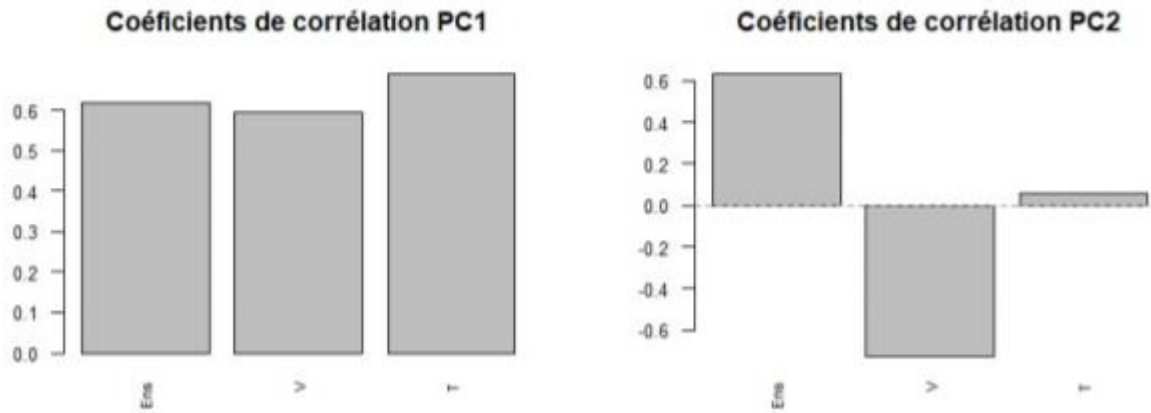


Figure 21 : Coefficients de corrélation pour les 2 composantes principales de l'ACP sur les variables météorologiques (Ens pour l'ensoleillement, V pour la vitesse du vent et T pour la température). La variable d'ensoleillement est celle qui a le plus de poids dans l'explication de la variance mais les tests ne permettent que de montrer une autocorrélation entre les différentes variables.

La modélisation linéaire via un GLM a, elle, permis de sélectionner un modèle uniquement basé sur l'ensoleillement qui semble être la variable météorologique prédominante dans l'observation de vipères (*GLMer*, $p = 2,85^{-0,5}$, $AIC = 298,5$, *figure 21*). Le GLM a donc permis de déterminer une corrélation entre la variable météo d'ensoleillement et le nombre d'observation de vipères suivant une loi de Poisson.

| GLMer | p-value | AIC |
|----------------------|----------|-------|
| T | 2,21E-02 | 311,2 |
| T/T ² | 2,97E-02 | 305,6 |
| | 1,08E-02 | |
| V | 5,87E-01 | 316,2 |
| V/V ² | 8,55E-01 | 318,2 |
| | 9,09E-01 | |
| Ens | 2,85E-05 | 298,5 |
| Ens/Ens ² | 4,08E-02 | 299,2 |
| | 3,08E-01 | |
| PC1 | 1,67E-04 | 301,7 |
| PC1/PC1 ² | 1,02E-01 | 303,6 |
| | 7,92E-01 | |
| PC2 | 9,83E-10 | 310 |
| PC2/PC2 ² | 3,50E-01 | 309,5 |
| | 1,25E-01 | |

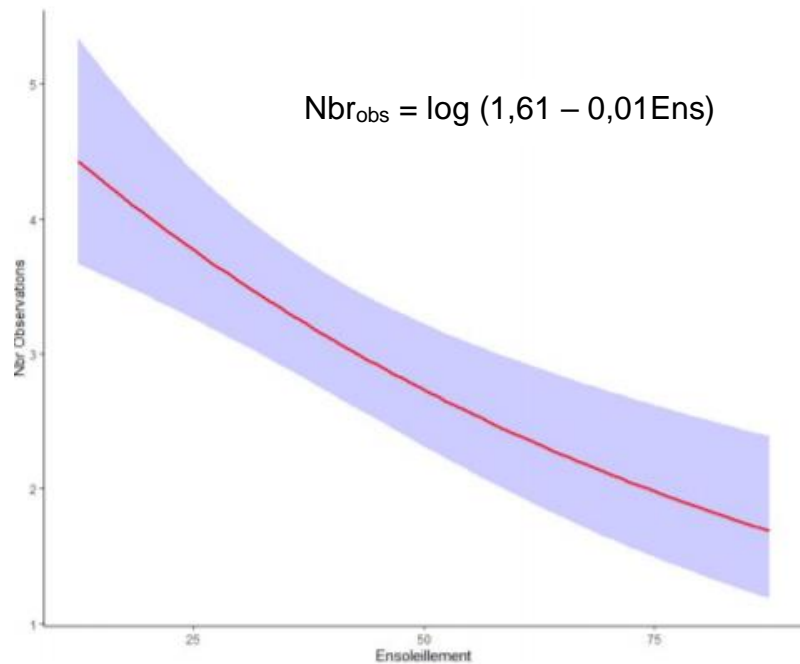


Figure 22 : Résultats de la modélisation via un GLMer. A gauche le tableau synthétise les résultats des différents modèles testés lors de l'analyse (PC1 et PC2 sont les composantes issues de l'ACP). Il en ressort qu'un modèle ne prenant en compte que l'ensoleillement est le plus adapté aux données pour expliquer la probabilité de détection de la vipère péliade dans les

2.3. Variables de végétation

Lors des sessions de CMR, les captures ont montré une certaine relation entre l'habitat et la présence de vipères péliades. En effet, une grande majorité de captures ont été réalisées en présence de massifs d'éricacées (137 captures sur un total de 179). C'est d'autant plus le cas quand la couverture d'éricacées dans un rayon de 2m autour du point de capture dépasse les 50% (figure 22).

Bien que la présence de la vipère péliade soit fortement associée à un profil de végétation basse dans un milieu très ouvert, la dominance de molinie est anecdotique lors de la détection du serpent dans les Hautes-Fagnes. Seules 28 captures ont été réalisées dans un milieu où la couverture de molinie dépassait les 70% (figure 22).

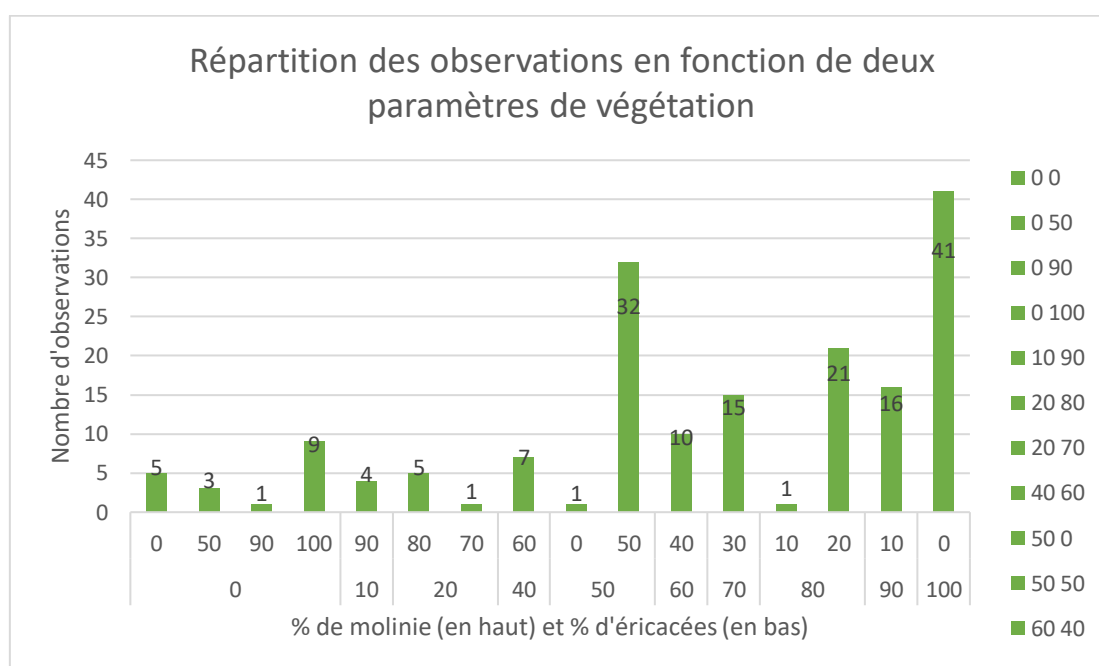


Figure 23 : Graphique de la distribution constatée lors des observations de vipères péliades en fonction de la couverture végétale autour du point de capture.

Le test ANOVA non paramétrique n'ayant pas montré de différences significatives ($Kruskal-Wallis, H_{corrKW} < \chi^2$), des analyses complémentaires ont été réalisées. Ainsi, les tests de corrélations de Spearman ($p = 0,05$) ont montré que le nombre d'observations de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes est corrélé négativement avec la présence de molinie (Spearman, $p = 0,003^*$, $r_s = -0,83$). Un autre test de corrélation montre une relation différente quant à la présence d'éricacées. En effet, le nombre d'observations n'est pas corrélé avec la présence d'éricacées dans la station de capture (Spearman, $p = 0,073$, $r_s = 0,6$). Cela semble indiquer que les vipères ne cherchent pas les éricacées en particulier mais bien les massifs végétaux hors de la molinie.

3. Estimation des effectifs de population

Étant donné la nature des données, les estimations ont été séparées en deux : une première estimation sur la population entière et une seconde basée uniquement sur les données des mâles.

3.1. Population close

L'estimation des effectifs, en considérant celle-ci comme une population close, est théoriquement celle qui devrait fonctionner le mieux. L'option « Appropriate » du programme CAPTURE (Otis et al, 1978) a ainsi permis une estimation des effectifs dans les stations de CMR à la fois pour l'ensemble de la population et pour les mâles uniquement.

L'estimation sur la population entière a donné les résultats suivants :

| Stations | Nbr de sessions | Estimation Programme CAPTURE | Intervalle de confiance 95% |
|------------------|-----------------|------------------------------|-----------------------------|
| Entenpfuhl | 12 | 18 ± 4 | [15 ;31] |
| Brackvenn ouest | 7 | 24 ± 9 | [16 ;56] |
| Brackvenn centre | 7 | 10 ± 5 | [7 ;30] |
| Brackvenn nord | 10 | 23 ± 4 | [21 ;39] |
| Aachener-Kreuz 1 | 14 | 44 ± 9 | [34 ;70] |
| Aachener-Kreuz 2 | 10 | 72 ± 21 | [48 ;135] |

Tableau 10 : Table des estimations des effectifs de population avec le programme CAPTURE pour tous les individus en fonction des stations de CMR. Le nombre de sessions de CMR n'est pas le même pour toutes les stations, l'intervalle de confiance est de 95% et a été calculé sur la moyenne de l'estimation.

En plus de présenter le plus grand nombre d'observations, les deux stations d'Aachener Kreuz sont celles dont les effectifs estimés sont les plus élevés. Cependant, l'écart-type pour Aachener Kreuz 2 reste étendu même si elle est théoriquement la station avec la population la plus grande (72 individus, *Tableau 3*). Cette erreur standard n'est étendue uniquement que pour cette station, néanmoins elle diminue de moitié lorsque l'estimation n'est faite qu'avec les données des mâles (passant de 21 à 11, *Tableau 4*). Il est intéressant de noter que les estimations ne changent pas beaucoup en passant des données de population totale aux données uniquement prises sur les mâles. Les stations de Aachener Kreuz 1, du Brackvenn centre et du Brackvenn ouest montrent une estimation très similaire en population totale et en population mâle uniquement (*Tableau 3 et 4*). L'estimation est nettement plus basse pour les stations d'Entenpfuhl et de Aachener Kreuz 2 en prenant en compte uniquement les données des mâles (*Tableau 4*). Cependant, comme l'estimation est proche d'être la moitié de celle en population totale, ces résultats semblent logiques au vu du sex-ratio de la vipère péliade dans les grandes populations.

| Stations | Nbr de sessions | Estimation Programme CAPTURE | Intervalle de confiance 95% |
|-------------------------|-----------------|------------------------------|-----------------------------|
| Entenpfuhl | 8 | 8 ± 2 | [8 ;17] |
| Brackvenn ouest | 4 | 31 ± 25 | [13 ;141] |
| Brackvenn centre | 6 | 11 ± 8 | [6 ;47] |
| Brackvenn nord | 4 | 34 ± 33 | [13 ;185] |
| Aachener-Kreuz 1 | 10 | 43 ± 15 | [27 ;93] |
| Aachener-Kreuz 2 | 8 | 40 ± 11 | [28 ;76] |

Tableau 11: Table des estimations des effectifs de population avec le programme CAPTURE uniquement pour les individus mâles en fonction des stations de CMR. Le nombre de sessions de CMR n'est pas le même pour toutes les stations, l'intervalle de confiance est de 95% et a été calculé sur la moyenne de l'estimation.

3.2. Population ouverte

Lors de l'estimation, en considérant la population comme ouverte, à l'aide du programme POPAN (Schwarz & Arnason, 1996), seules les données pour les mâles ont été retenues pour le calcul étant donné le faible nombre de femelles capturées. Avec cette méthode d'estimation, les effectifs obtenus sont nettement différents de ceux obtenus avec la méthode pour les populations closes. Ainsi, selon le programme POPAN, les effectifs seraient plus bas et ce dans toutes les stations. C'est particulièrement le cas pour les stations d'Aachener Kreuz 1 et du Brackvenn ouest qui voient leurs effectifs réduits de moitié (*Tableau 5*). Il est également intéressant de noter que les intervalles de confiance des stations d'Entenpfuhl et du Brackvenn centre sont extrêmement réduits respectivement de 7 à 7 et de 5 à 5 (*Tableau 5*).

| Stations | Nbr de sessions | Estimation Programme POPAN | Intervalle de confiance 95% |
|-------------------------|-----------------|----------------------------|-----------------------------|
| Entenpfuhl | 8 | 7 ± 0 | [7 ;7] |
| Brackvenn ouest | 4 | 12 ± 9 | [9 ;68] |
| Brackvenn centre | 6 | 5 ± 1 | [5 ;5] |
| Brackvenn nord | 4 | 20 ± 15 | [10 ;89] |
| Aachener-Kreuz 1 | 10 | 20 ± 3 | [19 ;41] |
| Aachener-Kreuz 2 | 8 | 37 ± 16 | [24 ;106] |

Tableau 12: Table des estimations des effectifs de population avec le programme POPAN uniquement pour les individus mâles en fonction des stations de CMR. Le nombre de sessions de CMR n'est pas le même pour toutes les stations, l'intervalle de confiance est de 95% et a été calculé sur la moyenne de l'estimation.

4. Calcul des densités de population

Les calculs de densité de population ont été effectués en prenant compte, d'une part, la surface brute de la station et d'autre part la surface favorable à la reproduction. Ainsi, ces calculs ont montré que logiquement la densité effective est plus élevée dans l'ensemble des stations étant donné la surface plus petite.

Les densités obtenues pour la population totale sont les suivantes :

| Stations | Surface brute [ha] | Surface favorable à la reproduction [ha] | Densité brute (Nbre d'individus/ha) | Densité effective (Nbre d'individus/ha) |
|------------------|--------------------|--|-------------------------------------|---|
| Entenpfuhl | 3 | 2,3 | 6 ± 1 | 8 ± 2 |
| Brackvenn ouest | 9,9 | 9,4 | 2 ± 1 | 3 ± 1 |
| Brackvenn centre | 9,3 | 7 | 1 ± 1 | 1 ± 1 |
| Brackvenn nord | 17,8 | 11 | 1 ± 0 | 2 ± 0 |
| Aachener-Kreuz 1 | 6,4 | 6 | 7 ± 1 | 7 ± 1 |
| Aachener-Kreuz 2 | 8,9 | 8 | 8 ± 2 | 9 ± 3 |

Tableau 13: Table des surfaces des différentes stations de CMR et estimation des densités pour la population totale.

Les stations d'Aachener Kreuz sont globalement les meilleures en termes de densité avec respectivement 7 et 9 individus par hectare (*Tableau 6*). Ces résultats sont logiques étant donné que cette zone est celle dans laquelle le plus de vipères ont été observées. La station d'Entenpfuhl montre également une densité élevée au vu du nombre d'observations et de sa faible surface (*Tableau 6*).

En regardant les densités calculées avec uniquement les données des mâles, des modifications sont observées. Les densités calculées pour les stations d'Entenpfuhl et d'Aachener Kreuz 2 sont réduites de moitié tandis que celles du Brackvenn ouest et d'Aachener Kreuz 1 sont inchangées (*Tableau 7*). La densité effective augmente d'un individu par hectare pour la zone du Brackvenn centre et diminue toujours d'un individu par hectare dans le Brackvenn nord (*Tableau 7*).

| Stations | Surface brute [ha] | Surface favorable à la reproduction [ha] | Densité mâles brute (Nbre d'individus/ha) | Densité mâles effective (Nbre d'individus/ha) |
|------------------|--------------------|--|---|---|
| Entenpfuhl | 3 | 2,3 | 3 ± 1 | 4 ± 1 |
| Brackvenn ouest | 9,9 | 9,4 | 3 ± 3 | 3 ± 2 |
| Brackvenn centre | 9,3 | 7 | 1 ± 1 | 2 ± 1 |
| Brackvenn nord | 17,8 | 11 | 2 ± 2 | 3 ± 3 |
| Aachener-Kreuz 1 | 6,4 | 6 | 7 ± 2 | 7 ± 3 |
| Aachener-Kreuz 2 | 8,9 | 8 | 4 ± 1 | 5 ± 1 |

Tableau 14: Table des surfaces des différentes stations de CMR et estimation des densités uniquement pour les mâles.

Les densités obtenues pour les stations de CMR ont ensuite permis de calculer une fourchette de densité moyenne sur l'ensemble de la zone d'étude. Cette fourchette se situe donc entre 6 et 12 individus par hectare.

5. Estimation de la taille de la population

En effectuant la moyenne des densités effectives des mâles et la multipliant par deux, une densité moyenne dans la zone d'étude comprise entre 6 et 12 individus par hectare est obtenue.

Ainsi, en utilisant la surface d'habitats favorables calculée via le traitement SIG, une estimation de la taille totale de la population des Hautes-Fagnes a pu être estimée.

Il en ressort une estimation basée sur les valeurs moyennes basses et hautes de densité dans une zone de 458 hectares favorables ce qui donne une population estimée entre 2748 et 5496 individus. La taille moyenne de la population se situe donc à environ 4100 individus.

Discussion

Ce mémoire avait pour objectif principal de caractériser l'état d'une population relativement nouvelle de vipères péliades (*Vipera berus*) dans les Hautes-Fagnes. Pour ce faire, plusieurs objectifs spécifiques avaient été établis.

Premièrement, pour estimer la densité de population de l'espèce dans la zone d'étude, il était nécessaire de **déterminer la surface d'habitats favorables à la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes**. Cet objectif a été atteint via un traitement SIG sur des couches cartographiques de la réserve naturelle des Hautes-Fagnes/Eifel. Il a ainsi été montré que dans la zone d'étude 458 hectares sont favorables à la reproduction de la vipère péliade.

Deuxièmement, afin **d'estimer les effectifs de population**, un protocole de capture-marquage-recapture a été mis en place. Deux méthodes ont été testées (population close vs population ouverte) et il en ressort des estimations d'effectifs largement supérieures à celles observées dans les autres populations belges.

Enfin, grâce au traitement SIG réalisé précédemment, un **calcul de la densité de population** a été effectué. La densité moyenne obtenue dans la zone d'étude pourra permettre d'extrapoler celle dans une surface bien plus grande qui est toute la réserve naturelle des Hautes-Fagnes/Eifel.

1. Caractérisation de la population

1.1. Sexe

Durant la saison 2021 de CMR dans les Hautes-Fagnes, un total de 138 vipères péliades ont été identifiées pour un sex-ratio de 1,76. Ce ratio apparaissant comme déséquilibré, il peut cependant être expliqué par plusieurs facteurs :

Premièrement, il existe un biais envers les mâles dans le jeu de données. La saison de CMR ayant débuté le 29 mars, il est logique d'observer beaucoup plus de mâles durant le début de la période de prospection et ce jusqu'à la fin de la période d'accouplement aux alentours de la fin du mois de mai (Paquay et Graitson, 2007). Ensuite, les mâles sont beaucoup plus discrets et les femelles gestantes restent observables car elles ont besoin de s'exposer suite aux besoins de thermorégulation plus élevés (Prestt, 1971 ; Paquay et Graitson, 2007 ; Graitson, 2008). Cependant, cette période favorable à l'observation ciblée de femelles n'a pas pu être exploitée idéalement en raison des mauvaises conditions météorologiques pendant la période de récolte des données ce qui explique le nombre de femelles relativement faible (n=50) par rapport à celui des mâles (n=88).

Deuxièmement, étant donné le dimorphisme sexuel assez marqué existant chez la vipère péliade, il en ressort une différence de détectabilité entre les individus mâles et femelles. Certains observateurs auront tendance à mieux repérer les mâles des femelles et vice-versa. Il existe donc un biais de détectabilité dû à l'observateur.

La valeur de sex-ratio de 1,76 n'est donc pas déséquilibrée mais bien biaisée vis-à-vis des mâles à cause des conditions de prospection qui se sont dégradées pendant la période propice à l'observation des femelles. Ceci est d'autant plus vrai que le sex-ratio dans les grandes populations a tendance à tendre vers 1 pour 1 (Ursenbacher, 1998 ; Bury et al, 2020). Le nombre plus élevé de mâles observés par rapport aux femelles était donc attendu au vu du déroulement de la période de prospection.

1.2. Phénotype

Le mélanisme chez les serpents est généralement associé à une adaptation aux climats froids et nébuleux (Ursenbacher, 2009 ; Guiller et al, 2019 ; Bury, 2020). Chez *Vipera berus*, le mélanisme est considéré comme étant un phénotype minoritaire et relativement rare (Forsman et As, 1987 ; Guiller et al, 2019) mais certaines populations peuvent atteindre un taux de mélanisme de 50% dans les régions montagneuses comme dans le Jura (Ursenbacher, 2009). Dans les zones froides, une coloration noire pourrait offrir un avantage de thermorégulation aux individus l'arborant étant donné la meilleure absorption des rayons du soleil (Forsman et As, 1987 ; Guiller et al, 2019). Il n'est donc pas surprenant d'observer un taux de mélanisme élevé (43% des individus capturés) dans les populations des Hautes-Fagnes étant donné le climat froid proche de celui observé dans certaines régions de haute altitude (Mormal et Tricot, 2004; Wastiaux & Schumacker, 2003).

Un résultat plus surprenant est la différence phénotypique en fonction du sexe. En effet, si le taux de phénotypes foncés chez les femelles de 30% semble normal, plus de la moitié des mâles présentaient un phénotype mélanisant ou mélanique ce qui reste élevé. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que la coloration sombre du phénotype peut permettre aux mâles de sortir d'hibernation plus tôt. Une hypothèse est que les mâles mélaniques auraient donc un avantage sélectif par rapport aux individus possédant un phénotype normal car ils vont pouvoir se chauffer plus tôt et donc partir à la recherche des femelles plus rapidement ce qui va augmenter leurs chances de s'accoupler et par conséquent le succès reproducteur. Il se pourrait également que le choix du partenaire sexuel par la femelle lors de la saison d'accouplement soit influencé par la coloration de la tête du mâle (Guiller et al, 2019). En effet, la tête sombre serait indicatrice d'un mâle robuste et en bonne santé qui serait donc privilégié par les femelles (Guiller et al, 2019). Il y aurait donc bien un avantage sélectif.

Une autre explication pourrait venir du développement ontogénique chez les mâles. Les juvéniles de *Vipera berus* ne présentent pas de dimorphisme sexuel aussi marqué que les adultes et les jeunes individus arborent une coloration ressemblant à celle d'une femelle adulte. Ce n'est que lors du développement que l'assombrissement intervient et d'après les travaux de Bauwens et al en 2018 suivi de ceux de Guiller et al en 2019, il se pourrait que les mâles soient prédisposés génétiquement à avoir une coloration plus sombre et seraient plus fréquemment sujets à un assombrissement de type ontogénétique (Bauwens et al, 2018 ; Guiller et al, 2019).

Cependant, malgré les différences significatives entre les mâles et les femelles mises en évidence par les analyses statistiques, il est nécessaire de rester prudent face à ces résultats. Il est probable que si le nombre de femelles trouvées était égale

à celui des mâles, la proportion de phénotypes sombres aurait également augmenté. De plus, même si les mâles possèdent un avantage sélectif vis-à-vis du mélanisme, lorsque les femelles sont gestantes, la vitellogenèse est un processus très demandeur en énergie et donc qui nécessite de hauts besoins en thermorégulation des individus (Guiller et al, 2019). Les femelles possèdent donc également un avantage à arborer ces phénotypes. Ceux-ci peuvent également être sélectionnés en dépit des contraintes liées à la prédation dans les milieux ouverts.

La diversité phénotypique observée dans les Hautes-Fagnes permet néanmoins de dégager des hypothèses quant à l'origine de la population. Dans les populations indigènes de Wallonie et de France, la vipère péliade est une espèce dont le polymorphisme est supposé limité (Guiller et al, 2019). Il y a donc un contraste avec les autres populations belges qui ne présentent pas une grande diversité phénotypique (Vynckier, 2012). Lors des prospections de CMR, une grande variété d'individus présentant des degrés de mélanisme différents ont pu être observés. Outre les phénotypes sombres, les patrons de colorations normaux montraient également beaucoup de variations. Ainsi, les patrons de coloration en zigzag caractéristiques de l'espèce se retrouvaient très épais sur certains individus et plutôt fins sur d'autres. Certaines femelles arboraient une couleur orange tirant sur le rouge brique et d'autres plutôt brune tandis que celle des mâles, bien que ne variant pas autant, montrait quand même des teintes brunes, grisâtres ou gris-bleu. Il est intéressant de noter que deux individus typés de la sous-espèce *Vipera berus bosniensis* ont été observés, l'un dans la station d'Aachener Kreuz 1 et l'autre dans celle du Brackvenn ouest.

Cette diversité phénotypique, résultant d'un pool génétique également diversifié, montre qu'une grande variété de traits phénotypiques sont capables de se fixer au sein de la population. Ces observations à elles seules ne permettent peut-être pas de confirmer l'origine des individus des Hautes-Fagnes mais elles mettent en évidence de nombreux indices sur l'hypothèse de la réintroduction d'individus génétiquement éloignés des vipères indigènes de Wallonie. Bien que les effectifs réduits des populations wallonnes ne permettent pas d'obtenir une grande variété de phénotypes, à cause du faible nombre d'individus résultant en une diversité génétique faible, ces dernières montrent des individus mâles et femelles très caractéristiques et qui se ressemblent tous (Vynckier, 2012). Il est donc peu probable que les individus des Hautes-Fagnes, présentant des patrons de coloration extrêmement variés, soit initialement issus des populations de Wallonie et l'hypothèse de la réintroduction multiple d'individus de différentes origines est vraisemblablement la plus plausible.



Figure 24 : Mosaïque d'individus de Vipera berus capturés au cours des sessions de CMR entre les mois de mars et juillet 2021 illustrant une importante diversité phénotypique dans la population des Hautes-Fagnes (Auteur : Thibault Cuenot).

1.3. Phénologie

La vipère péliade est une espèce à la biologie particulière car c'est un serpent qui hiberne (Paquay et Graitson, 2007). A la fin de l'hiver, les mâles vont sortir d'hibernation et se mettre en quête de femelles en vue de s'accoupler. Il est donc normal d'observer un décalage de phénologie en fonction du sexe chez cette espèce. Cependant, la sortie des mâles peut paraître tardive par rapport aux autres populations belges. Dans les Hautes-Fagnes, le climat est froid et se rapproche des régions comme le Jura, les Vosges ou le sud de la Scandinavie et l'hiver est donc plus rude (Mormal et Tricot, 2004; Wastiaux & Schumacker, 2003). Bien que les premières vipères dans les populations wallonnes sortent au début de l'année civile vers les mois de janvier et février (Paquay et Graitson, 2007 ; Vynckier, 2012), à cette période le sol dans les Hautes-Fagnes est encore gelé et les vipères n'ont aucun intérêt à sortir car la thermorégulation serait trop difficile. La sortie d'hibernation plus tard dans l'année constitue donc une adaptation au climat particulier du plateau des Hautes-Fagnes.

Dès lors, le premier individu mâle a été observé pour la première fois pendant le mois de mars. Les résultats ont montré que le nombre de femelles observée en mars (n=2) était double par rapport au nombre de mâles (n=1), il serait donc logique de penser que les femelles sortent en même temps que les mâles mais ce n'est pas le cas. En effet, la saison de prospection n'a pu débuter qu'à partir du 29 mars date à laquelle le protocole de CMR a commencé. La météo s'est ensuite dégradée avec des

averses neigeuses, ce qui a empêché le bon échantillonnage pendant les premiers jours de sortie d'hibernation. Néanmoins, durant les mois suivants, le décalage de phénologie a pu être constaté car le nombre de mâles observés a été significativement plus élevé que le nombre de femelles confirmant encore une fois la sortie d'hibernation plus précoce des mâles.

Au vu des données récoltées, une période spécifique d'activité des femelles n'est pas spécialement évidente à constater. Cependant, il faut garder à l'esprit que les conditions météorologiques durant la période propice à l'observation de femelles n'étaient pas du tout optimales ce qui a fortement biaisé les données vers les mâles. Si les conditions avaient été bonnes pendant les mois de juin et de juillet, il ne fait aucun doute que le sex-ratio aurait été plus équilibré et surtout que le décalage phénologique aurait été plus clair même si la p-valeur du test statistique réalisé montre clairement une différence significative.

Un avantage sélectif de la sortie précoce des mâles a déjà été discuté au niveau du phénotype mélanique au point précédent mais il peut de nouveau être abordé pour le sexe mâle en général. En effet, plus la sortie d'un individu se fait tôt dans l'année et plus vite il peut répondre à ses besoins de thermorégulation et partir à la recherche d'un partenaire sexuel en vue de la transmission de ses gènes. Il est entièrement logique d'observer une phénologie différente avec les individus mâles observés dans les premiers mois de la période de prospection. Les analyses statistiques ont donc confirmé des résultats tout à fait attendus.

2. Conditions météorologiques

Selon la littérature scientifique sur l'espèce, il a été démontré que les conditions optimales pour la capture de vipères péliades correspondaient à une météo nuageuse avec une température comprise entre 10 et 15° Celsius (Edgar et al., 2010 ; Paquay & Graitson, 2007 ; Graitson, 2011 ; Graitson, 2013 ; Duchesne, 2020). Les résultats obtenus lors des prospections de CMR ont confirmé l'idée première qu'une température de 15°C et moins, avec un optimum compris entre 8 et 12°C favorise l'observation d'individus mâles. A contrario, ce n'était pas le cas pour les femelles qui ont été observées dans des gammes de températures plus larges. Ces dernières semblent donc plus tolérantes vis-à-vis de la chaleur car les mâles n'ont pas été observés en quantité lors des mois les plus chauds. Il convient cependant de prendre du recul par rapport à l'hypothèse d'un optimum de température différent en fonction du sexe de l'individu. En effet, les données sont biaisées en raison des mauvaises conditions de prospection étant survenues durant la fin de la période d'accouplement des vipères péliades dans les Hautes-Fagnes. L'échantillonnage n'a donc pas pu être réalisé correctement à des moments où les mâles auraient pu être observés par temps plus chaud. Un autre biais possible est lié à la détectabilité des individus mâles en fin de printemps et en été. Une fois la période d'accouplement terminée, les mâles n'ont plus besoin de sortir autant pour chercher les femelles et ils se chauffent donc que pour assurer leurs fonctions vitales (Paquay et Graitson, 2007 ; Guiller et al, 2019). En été, lorsque la température est plus élevée, ils ont donc l'occasion de sortir plus tôt dans la journée pour subvenir à leurs besoins de thermorégulation et restent la plupart du temps cachés pendant les sessions de CMR. Ceci est accentué par les règles en vigueur dans la réserve des Hautes-Fagnes mises en place par le DNF car les

prospections ne sont pas autorisées tôt le matin potentiellement quand des mâles pourraient être en train de se chauffer.

Un autre résultat observé était celui confirmant que la couverture nuageuse influençait positivement le nombre d'observations de vipères péliades. En effet, seule une partie réduite des observations ont été réalisées par temps ensoleillé avec un nombre plus important de mâles que de femelles. Les analyses ont montré des résultats similaires au facteur température à savoir que les mâles semblent moins tolérants que les femelles. La critique de l'hypothèse de tolérance vis-à-vis de la température est également valable pour le facteur ensoleillement car les mêmes biais dans les données s'appliquent de nouveau. Seulement, l'analyse en composante principale a démontré que le facteur météorologique d'ensoleillement était celui expliquant le mieux la variance des données, il semble donc logique de penser qu'il a plus d'influence que la température. La modélisation via un GLMer visait donc à mettre en évidence une corrélation entre le nombre d'observations et l'ensoleillement rendant compte de la couverture nuageuse. Le meilleur modèle sélectionné sur base d'un critère d'AIC avec le GLMer était bien le modèle ne prenant en compte que la variable d'ensoleillement seule ce qui semble cohérent au vue de l'ACP mais il convient tout de même de rester critique envers ce résultat. En effet, la modélisation via un GLM est un processus permettant de créer un modèle linéaire expliquant au mieux les données. Une modélisation a donc été testée avec toutes les variables météorologiques (Ensoleillement, vitesse du vent et température) et différents modèles sont ressortis. Pour une variable donnée (ou une combinaison de variables), un modèle possédant une p-valeur inférieure à 0,05 signifiant que la modélisation avait réussi à créer un modèle linéaire expliquant les données avec cette variable. Les différents modèles créés étaient ensuite classés suivant le critère d'AIC pour sélectionner le meilleur. Il en est ressorti que le meilleur modèle suivant la modélisation du GLMer était un modèle basé uniquement sur la variable ensoleillement à la puissance 1 ($p = 2,85^{-0,5}$, $AIC = 298,5$). Cela ne signifie pas pour autant que la relation est linéaire, par exemple, le deuxième meilleur modèle selon cette modélisation était celui prenant en compte la variable ensoleillement ainsi que la variable ensoleillement au carré ($p = 4,08^{-0,2}$, $AIC = 299,2$) qui serait lui plus représentatif d'une relation de type quadratique.

Les modèles ont également été réalisés suivant une loi de Poisson incluant la valeur de zéro. Or, les données ont été récoltées par un protocole de CMR excluant les sessions sans aucune capture. Il n'y a donc pas de valeur zéro. Il est donc impératif de rester critique quant à la modélisation par GLMer. Les modèles sont faits pour correspondre au mieux à un jeu de données mais ne sont pas spécialement représentatifs de la réalité. Les résultats des analyses sur les conditions météorologiques ne permettent donc de tirer qu'une seule conclusion à savoir l'autocorrélation des variables météorologiques et que la variable d'ensoleillement est celle qui a le plus de poids dans l'explication de la variance des données.

3. Végétation

La vipère péliade est une espèce de landes ouvertes souvent associée à un profil de végétation basse (Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2008b ; Graitson, 2011; Graitson, 2013). Cela fut confirmé par les résultats du protocole de CMR, cependant, les prospections ont pu montrer une différence d'utilisation de la végétation rase par les individus de *Vipera berus* dans les Hautes-Fagnes. Il a ainsi été montré que la présence de la molinie n'est pas néfaste pour l'espèce étant donné que les stations le plus largement recouverte par la graminée sont celles d'Aachener Kreuz où le plus grand nombre de vipères a été observé. En dépit de cette dominance de molinie, seules 28 captures sur 179 ont été réalisées en pleine molinie. Au contraire, la grande majorité des captures ont été réalisées dans les massifs d'éricacées (*Vaccinium uliginosum* et *Vaccinium myrtillus*).

Cependant, malgré le lien évident entre l'utilisation d'éricacées et le nombre d'observations de vipères péliades, les tests de corrélation ne mettent en évidence qu'une relation négative entre les observations et la présence de molinie. Ce résultat permet de dégager le fait que les vipères fuient globalement la molinie et qu'elles ne l'utilisent uniquement que comme plages de thermorégulation. C'est d'autant plus vrai que les femelles gestantes sont fréquemment observées en pleine molinie, les individus n'utilisent donc pas la molinie et les éricacées de la même façon. Ces dernières servent de refuge pour la nuit ou pour se cacher des prédateurs tandis que la molinie n'est utilisée que pour les besoins thermiques.

Les vipères péliades ne cherchent cependant pas spécifiquement les éricacées étant donné qu'aucune corrélation n'a été mise en évidence mais ont plutôt une affinité pour les massifs végétaux denses avec des parties dégagées hors de la molinie. Ainsi, la présence de boules de saules, de ronciers ou des framboisiers feraient tout autant l'affaire (Edgar et al., 2010 ; Paquay & Graitson, 2007 ; Graitson, 2011 ; Graitson, 2013). Dans les Hautes-Fagnes, les vipères restent à proximité des éricacées car elles offrent un abri avec des plages de thermorégulations mais elle n'y sont pas inféodées spécifiquement.

Néanmoins, les observations montrent que dans les Hautes-Fagnes, les vipères péliades utilisent principalement des habitats constitués d'une combinaison hétérogène d'éricacées (avec des tapis de bryophytes) et de molinie.

4. Interprétation des estimations d'effectifs

4.1. Précision des données

Lors des estimations des effectifs de populations, il était attendu d'obtenir des résultats prouvant la large taille des sous-populations de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes. Cette hypothèse a été confirmée aussi bien avec l'estimation en prenant les données de tous les adultes qu'avec celle où seuls les mâles ont été pris en compte. Étant donné que ce travail s'inscrivait à la suite d'une première année d'étude CMR de cette population (Duchesne, 2020), il s'agissait principalement d'obtenir un ordre de grandeur sur la taille de la population. Cet objectif a dès lors été atteint, les estimations ont bel et bien montré des sous-populations estimées à

minimum 10 individus en moyenne dans les stations les plus petites, et jusqu'à 72 individus en moyenne à Aachener Kreuz 2 (qui n'est cependant pas la station la plus grande). Les stations d'Aachener Kreuz montrent un biotope dominé par la molinie ce qui est relativement similaire à ce qui peut être observé dans le Brackvenn ouest. Or, l'estimation de l'effectif est basse dans cette dernière station alors que le milieu est tout aussi favorable. Cela pourrait être expliqué par un échantillonnage compliqué dans le Brackvenn en raison des conditions météorologiques et donc une sous-estimation de la population dans ces zones. Il semble logique de penser que le problème d'échantillonnage pourrait venir d'un nombre de sessions de CMR différents entre les stations. Pourtant, en fonction des conditions météorologiques, le maximum de sessions a été réalisé dans chaque station tout en respectant l'intégrité du milieu sauvage. En effet, les landes tourbeuses sont des biotopes qui sont très sensibles au piétinement et il aurait été contre-productif et statistiquement incorrect de prospecter la même station plusieurs fois sur une même semaine. Néanmoins, malgré un nombre de sessions avec captures plus faible dans certaines stations, les estimations tendent à confirmer la présence d'effectifs importants dans les Hautes-Fagnes.

Cependant, lors des calculs effectués, il est nécessaire de prendre du recul par rapport aux estimations de populations totales. En effet, comme discuté précédemment, le jeu de données est biaisé vers les mâles en raison des conditions météorologiques. L'estimation en considérant la population totale est dès lors moins précise que celles réalisées uniquement avec les mâles car l'échantillonnage a été moins bon. Les estimations effectuées avec les données des mâles uniquement montrent des effectifs qui sont dès lors plus représentatifs de la réalité des populations étant donné que l'échantillonnage a été meilleur. Il semble donc plus précis de ne garder que ces données et de potentiellement les doubler en sachant que le sex-ratio dans les grandes populations tend vers 1:1 et que les résultats fournissent un ordre de grandeur de la taille de la population des Hautes-Fagnes (Ursenbacher, 1998 ; Bury et al, 2020).

4.2. Population close vs population ouverte

Au cours des estimations des effectifs, deux méthodes ont été testées : Une méthode considérant la population comme fermée avec le programme CAPTURE et une autre méthode considérant la population comme ouverte avec le programme POPAN. Les deux méthodes ont estimé des effectifs plausibles mais la méthode de Jolly-Seber en population ouverte a clairement montré ses limites dans le cadre de ce projet. En effet, comme cette année était la première de l'étude, le modèle de population ouverte n'est pas valable étant donné que les migrations d'individus entre les sous-populations n'ont pas vraiment le temps de s'effectuer. De plus, la vipère péliade étant une espèce relativement sédentaire, elle est généralement considérée dans la littérature scientifique comme un serpent adoptant une configuration de population fermée (Saint Girons, 1952 ; Ursenbacher, 1998). Il est donc normal que sur une seule année d'étude, la méthode d'estimation donnant les meilleurs résultats soit celle prenant l'hypothèse d'une population close.

Néanmoins, il serait intéressant dans le cadre d'un monitoring à long terme de la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes de considérer la possibilité de passer à un modèle de population ouverte. En effet, sur plusieurs années, les mouvements

migratoires pourraient avoir le temps de s'effectuer. Ainsi, lors des prospections de CMR, trois individus ont été identifiés à la fois dans les deux stations d'Aachener Kreuz mettant en évidence la capacité de dispersion de cette espèce. Les deux stations n'étant séparées que par une zone d'étrépage, celle-ci ne constitue peut-être pas une limite géographique suffisante pour que la population soit fermée. Pareillement, un individu a été observé entre les stations de Entenpfuhl et du Brackvenn nord (observation réalisée par un agent du DNF) alors que ces deux zones sont séparées par des chemins coupe-feu avec du passage même si celui-ci reste très faible. Les deux modèles sont donc à considérer dans le cadre de l'établissement du programme de monitoring à long terme dans la réserve.

5. Paramètres de densité et taille de la population

Les estimations effectuées ont permis de calculer les densités de population dans les différentes stations de CMR via la surface favorable à la reproduction établie par le traitement SIG. Cette surface est en effet différente de la surface brute des stations étant donné que la vipère péliade n'utilise que la végétation rase (Edgar et al., 2010 ; Paquay & Graitson, 2007 ; Graitson, 2011 ; Graitson, 2013). Cependant, le calcul de cette surface n'est pas exactement représentatif de la réalité. La surface propice a été obtenue via la reclassification d'un raster de hauteur de végétation où chaque polygone correspondant à une hauteur entre 0 et 2m était classé comme favorable si leur surface était suffisante. Cette surface a été déterminée empiriquement non seulement pour les polygones favorables mais également pour ceux qui ne l'étaient pas. Ce traitement SIG n'était donc pas le plus précis possible, ce qui n'était pas non plus dérangeant étant donné que le but était d'obtenir un ordre de grandeur. Les densités étant de toute façon différentes entre les stations, un biais existe déjà dans les données. Il faut toutefois rappeler que les polygones théoriquement favorables mais adjacents à des polygones correspondants à des forêts n'ont pas été retenus dans le tampon du SIG. Ce tampon a servi à symboliser l'ombrage des arbres qui constituerait un élément limitant dans l'utilisation de la végétation (Edgar et al., 2010 ; Paquay & Graitson, 2007 ; Graitson, 2011 ; Graitson, 2013). En réalité, bien que le SIG ait exclu complètement ces polygones, un côté de la lisière reste favorable à la vipère péliade car il est constamment exposé au soleil et donc les surfaces favorables sont légèrement sous-estimées.

Les densités calculées à l'aide de la surface favorable à la reproduction de la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes sont donc légèrement faussées. La surface estimée étant plus petite que la réalité, les densités de population sont donc potentiellement plus élevées. Le but de cette démarche étant d'observer les densités de population potentielles lors d'une future recolonisation dans toute la réserve, le fait de prendre la fourchette haute de densité en sous-estimant la surface favorable n'est pas un problème au vu de l'expansion de la population prouvée lors d'une étude antérieure (Duchesne, 2020). Une autre chose à prendre en compte est la densité moyenne obtenue. En effet, la fourchette obtenue peut être légèrement faussée par la nature des stations. Le Brackvenn étant la zone la moins dense selon les estimations, cela peut s'expliquer par la présence de nombreux touristes et potentiellement une prédation plus élevée et les densités obtenues dans Aachener Kreuz seraient potentiellement plus représentatives de l'ensemble de la réserve.

La vipère péliade se porte donc très bien dans les Hautes-Fagnes comme l'ont démontré les résultats de ce travail et il est probable que la recolonisation soit en très bonne voie. Les densités de population sont donc élevées dans la réserve naturelle avec une fourchette moyenne située entre 6 et 12 individus par hectare ce qui place la population des Hautes-Fagnes parmi les plus denses d'Europe (Ursenbacher, 1998 ; Ursenbacher, 2003 ; Vynckier, 2012 ; Bauwens et al, 1996). Par exemple, les populations situées dans les régions montagneuses du Jura vaudois, possédant un climat similaire à celui des Hautes-Fagnes, n'atteignent que très rarement des densités élevées et on parle d'une densité brute de 1 à 3 individus par hectare (Ursenbacher, 1998). Les Alpes suisses montrent des densités à peine plus élevées de 3 individus par hectare (Neumeyer, 1987). Enfin, les populations dans l'Ardenne française et la Wallonie peuvent monter jusqu'à des valeurs exceptionnelles d'une dizaine d'individus dans des sites très petites mais la densité moyenne se situe plutôt entre 2 et 5 individus par hectare (Vynckier, 2012).

La population des Hautes-Fagnes se distingue également en termes de nombre d'individus. En effet, les populations wallonnes qui se portent le mieux comportent au maximum un trentaine d'individus (Vynckier, 2012). Les Hautes-Fagnes, avec une population avoisinant les 4200 individus en moyenne et pouvant aller jusqu'à 6000 en estimation haute, constituent donc un immense réservoir de vipères en Wallonie et l'un des plus grands effectifs d'Europe.

Le contexte de cette étude émettait comme postulat que cette population se distinguait des populations wallonnes à la fois par la dynamique d'expansion mais également par la taille des effectifs et les densités de population résultantes. Cette hypothèse est dès lors confirmée, la population de vipères péliades des Hautes-Fagnes se situant dans les plus denses d'Europe et potentiellement du monde.

6. Gestion du milieu

Le parc naturel des Hautes-Fagnes/Eifel est très sujet à des actions de restauration du milieu avec de nombreux projets de conservation et de restauration des tourbières (Dufrêne, s. d.; Dufrêne et al., 2015). Ainsi, de nombreuses actions sont entreprises pour éviter l'avancement de la molinie qui est une espèce envahissante et représentative des milieux dégradés (Damblon, 1996; Dufrêne et al., 2015; Hindryckx & Streeel, 2000; Wastiaux & Schumacker, 2003). Des hectares de molinie sont ainsi rasés chaque année de manière à permettre une recolonisation végétale pour la formation de landes ou de tourbières. Les mesures phares sont l'étrépage mais aussi le fraisage qui permet de traiter des plus grandes surfaces que l'étrépage mais moins profondément. Ces mesures ont déjà permis de recréer 300ha de landes dans la haute Ardenne en éliminant la molinie (Dufrêne, s. d.; Dufrêne et al., 2015).



Figure 25 : Vastes surfaces fraisées dans les Hautes-Fagnes (photo : André Drèze).

Cependant, les observations de vipères péliades dans les Hautes-Fagnes montrent que les habitats utilisés sont principalement une combinaison entre la molinie et les éricacées. La molinie est en effet utilisée comme plage de thermorégulation notamment plus tard dans l'année par les femelles tandis que les éricacées sont également utilisées par les vipères pour se chauffer via les tapis de bryophytes mais également comme abris contre les prédateurs et comme sites d'hibernation (Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2008b ; Graitson, 2011; Graitson, 2013). Dans l'optique de la conservation de l'espèce, il pourrait être intéressant de volontairement réguler la molinie en laissant des espaces hétérogènes avec les éricacées.

Les massifs de myrtilles constituent l'habitat principal de la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes et sont utilisés toute l'année. Néanmoins, bien que la molinie soit une espèce prisée par les serpents pour la thermorégulation, elle est utilisée principalement durant l'été par les femelles gravides pour se chauffer (Edgar et al., 2010; Paquay & Graitson, 2007; Graitson, 2008b ; Graitson, 2011; Graitson, 2013). Ainsi, dans le cadre de la conservation de la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes, les mesures d'étrépage ou de fraisage dans l'optique de raser la molinie auraient sans doute plus de sens en hiver lorsque les vipères hibernent dans les massifs d'éricacées et n'utilisent pas du tout la molinie. La vipère péliade étant une espèce parapluie, occupant de nombreux biotopes, sa conservation constitue une action de protection de l'ensemble du milieu fagnard et n'est donc pas à prendre à la légère.

Conclusion

Ce projet avait pour but d'estimer les effectifs de population de la vipère péliade (*Vipera berus*) dans les Hautes-Fagnes du nord-est. Pour ce faire, un protocole de capture-marquage-recapture a été mis en place sur 6 stations éparpillées dans la zone d'étude. Au total, 138 individus différents ont été identifiés et les effectifs estimés se situaient dans des valeurs comprises entre 18 individus pour la petite station d'Entenpfuhl à plus de 70 individus pour Aachener Kreuz 2. L'ensemble de cette étude confirme donc l'hypothèse qu'une grande population de vipères péliades se porte très bien dans les Hautes-Fagnes.

Il a aussi été démontré lors de ce projet que la surface d'habitats favorables à la vipère péliade dans les Hautes-Fagnes du nord-est était d'environ 458 hectares. Grâce au calcul de cette surface, les densités de population ont pu être estimées et une fourchette moyenne de 6 à 12 individus par hectare place la population des Hautes-Fagnes dans les plus denses d'Europe. Grâce à la densité de population, une estimation de la taille moyenne de la population totale de la zone noyau des Hautes-Fagnes du nord-est a pu être réalisée. Ainsi, au minimum 2750 individus sont présents dans la zone d'étude. La taille moyenne de la population est de 4200 individus sur les 458 hectares favorables avec une estimation haute allant jusqu'à pratiquement 6000 individus. Il est également probable que cette population soit bien plus grande étant donné que la surface favorable dans l'entièreté de la réserve est de 4837 hectares.

Les observations ont également montré l'intérêt de continuer le monitoring de l'espèce dans les Hautes-Fagnes sur plusieurs années. Le modèle considérant la population comme close est celui qui a donné les estimations les plus précises néanmoins, bien que l'espèce soit généralement considérée comme sédentaire, des mouvements d'individus ont tout de même été observés durant les prospections de CMR. Ces observations mettent donc en évidence le potentiel intérêt de passer à un modèle en population ouverte sur plusieurs années.

Cette population présente un grand intérêt de conservation de par la diversité phénotypique observée. La probable réintroduction semble évidente et il serait intéressant de poursuivre des études génétiques de manière à étudier la dynamique de recolonisation ainsi que de déterminer l'origine de cette population. Dans un contexte de conservation de l'espèce en Wallonie, il peut en effet être intéressant de voir cette population comme étant une réserve au pool génétique assez diversifié pour pouvoir alimenter des populations indigènes en déclin.

La vipère péliade étant une espèce en danger critique d'extinction en Wallonie, la population des Hautes-Fagnes possède une très grande valeur biologique. La confirmation que les Hautes-Fagnes abritent des effectifs parmi les plus grands et les plus denses d'Europe démontre encore plus les intérêts de conservation en jeu vis-à-vis de l'espèce en Belgique en particulier au vu de son statut d'espèce parapluie dans les landes sèches et humides. Ce travail s'inscrit donc dans la continuité d'un programme de monitoring d'une espèce vulnérable mais symbolique et dont les bénéfices dans les biotopes qu'elle occupe sont multiples.

Bibliographie

- Anselme, B., Bousquet, F., Lyet, A., Etienne, M., Fady, B., & Le Page, C. (2010). *Modelling of spatial dynamics and biodiversity conservation on Lure mountain (France)*. *Environmental Modelling & Software*, **25(11)**, 1385-1398. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2009.09.001>
- Bauwens, D., & Claus, K. (1996). *Verspreiding van amfibieën en reptielen in vlaanderen*. [https://pureportal.inbo.be/portal/nl/publications/verspreiding-van-amfibieen-en-reptielen-in-vlaanderen\(13a87438-6c45-4f24-a844-e90fa5cd9c4a\)/export.html](https://pureportal.inbo.be/portal/nl/publications/verspreiding-van-amfibieen-en-reptielen-in-vlaanderen(13a87438-6c45-4f24-a844-e90fa5cd9c4a)/export.html)
- Bauwens D. Claus K. & Mergeay J. (2018). *Genotyping validates photo-identification by the head scale pattern in a large population of the European adder (Vipera berus)*. *Ecol Evol.*, **8(5)**: 2 985-2 992. Doi.: [org/10.1002/ece3.3917](https://doi.org/10.1002/ece3.3917)
- BURNHAM, K. P., & OVERTON, W. S. (1978). *Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals*. *Biometrika*, **65(3)**, 625-633. <https://doi.org/10.1093/biomet/65.3.625>
- Bury, S., Mazgajski, T.D., Najbar, B. et al. *Melanism, body size, and sex ratio in snakes—new data on the grass snake (Natrix natrix) and synthesis*. *Sci Nat* **107**, 22 (2020). <https://doi.org/10.1007/s00114-020-01678-x>
- Caron, J., Renault, O., & Le Galliard, J.-F. (2010). *Proposition d'un protocole standardisé pour l'inventaire des populations de reptiles sur la base d'une analyse de deux techniques d'inventaire*. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **134**, 3-25.
- Cox, N. A., Temple, H. J., IUCN Red List Programme, IUCN Regional Office for Europe, IUCN Species Survival Commission, IUCN--The World Conservation Union, European Commission, & Office for Official Publications of the European Communities (Éds.). (2009). *European red list of reptiles*. IUCN ; Office for Official Publications of the European Communities.
- Cui, S., Luo, X., Chen, D., Sun, J., Chu, H., Li, C., & Jiang, Z. (2016). *The adder (Vipera berus) in Southern Altay Mountains: Population characteristics, distribution, morphology and phylogenetic position*. *PeerJ (San Francisco, CA)*, **4**, e2342-e2342. <https://doi.org/10.7717/peerj.2342>
- Damblon, F. (1996). *Les dépôts tourbeux et l'histoire de la végétation sur le plateau des Hautes-Fagnes (Belgique)*. *Annales de la Société géologique de Belgique*. <https://popups.uliege.be/0037-9395/index.php?id=2047>
- Delcourt, J., Delvaux, D., Vangeluwe, D., Beudels-Jamar, R., Devillers, P., Lafontaine, R., Poncin, P. (2019). *Renforcement de la population de Tétrasyres en Belgique. Rapport de l'opération de translocation 2019 de 25 Tétrasyres suédois dans la Réserve Naturelle des Hautes Fagnes et suivis de la population fagnarde. rapport final 2019*. Service public de Wallonie - DGRO3. Repérée à l'URL : <http://hdl.handle.net/2268/248602>
- Delft, J., & Janssen, P. (2015). *The Adder in the Netherlands*.
- Denis, C., & Theodorou, K. (2006). *On the expected relationship between inbreeding, fitness, and extinction*. *Genetics Selection Evolution*, **38**. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-38-4-371>
- Duchesne, T. (2020). *Modélisation de l'occupation d'une espèce à faible détectabilité : le cas de la population de vipères péliades (Vipera berus L. 1758) dans les Hautes-Fagnes*. Liège. Université de

Liège, faculté des sciences. Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de master en biologie des organismes et écologie, finalité biologie de la conservation : biodiversité et gestion.

Dufrêne, M. (s. d.). *Les projets LIFE de restauration des biotopes tourbeux et des zones humides en Wallonie*. 42.

Dufrêne, M., Frankard, P., Plunus, J., Maïté, L., Cristofoli, S., Pironet, A., Motte, G., & Parkinson, D. (2015). *Le méta-projet de restauration des tourbières de Haute-Ardenne. Hautes Fagnes*, 300. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/190510>

Edgar, P., Foster, J., & Baker, J. (2010). *Reptile habitat management handbook*. Amphibian and reptile conservation.

Falaschi, M., Manenti, R., Thuiller, W., & Ficetola, G. F. (2019). *Continental-scale determinants of population trends in European amphibians and reptiles*. *Global Change Biology*, **25(10)**, 3504-3515. <https://doi.org/10.1111/gcb.14739>

Forsman, A., & Ås, S. (1987). *Maintenance of Colour Polymorphism in Adder, Vipera berus, Populations: A Test of a Popular Hypothesis*. *Oikos*, **50(1)**, 13-16. doi:10.2307/3565396

Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., & Winne, C. T. (2000). *The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians : Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change*. *BioScience*, **50(8)**, 653-666. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0653:TGDORD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0653:TGDORD]2.0.CO;2)

González, E., Rochefort, L., Boudreau, S., & Poulin, M. (2014). *Combining indicator species and key environmental and management factors to predict restoration success of degraded ecosystems*. *Ecological Indicators*, **46**, 156-166. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.06.016>

Graitson, E. (2008a). *L'intérêt herpétologique des milieux rocheux de l'Ardenne centro-orientale (Province de Liège et Luxembourg, Belgique)*.

Graitson, E. (2008b). *Éco-éthologie d'une population de vipères péliades (Vipera b. Berus L.) dans une région de bocage du sud-ouest de la Belgique*. *Bulletin de la société herpétologique de France*, **128**, 3-19.

Graitson, E. (2009). *Guide de l'inventaire et du suivi des reptiles en Wallonie*. *Echo des Rainettes, Hors série*, 56p.

Graitson, E., Hussin, J., & Vacher, J.-P. (2012). *Synthèse de 24 années de suivi d'une communauté de reptiles typiques du nord de l'Europe*. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **141**. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/127953>

Graitson, E., & Jacob, J.-P. (2002). *La restauration du maillage écologique : Une nécessité pour assurer la conservation de l'herpétofaune en Wallonie*. *Natura Mosana*, **54(4)**. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/33271>

Graitson, E., Ursenbacher, S., & Lourdaï, O. (2020). *Snake conservation in anthropized landscapes: Considering artificial habitats and questioning management of semi-natural habitats*. *European Journal of Wildlife Research*, **66(3)**, 39. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01373-2>

- Guiller, G., Bentz, G., Naulleau, G., & Lourdaï, O. (2019). *Mélanisme, coloration atypique et assombrissement ontogénique chez la Vipère péliade Vipera berus (Linnaeus, 1758) dans l'ouest de la France*. 12.
- Hindryckx, M.-N., & Streeel, M. (2000). *L'altération des bords de la tourbière active du Misten par l'exploitation de la tourbe pourrait dater du début du 14^{ième} siècle*.
- Jolly, GM. (1965). *Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-Stochastic Model*. *Biometrika*. Vol 52 No 1/2, 225-247. DOI : 10.2307/2333826
- Keulen, C., Charlet, O., Poncin, P., & Ruwet, J.-C. (2005). *Evolution des populations de Tétràs lyres (Tetrao tetrix) sur le plateau des Hautes-Fagnes en regard des modifications des paramètres écologiques du milieu*. 18.
- Lande, R. (1988). *Genetics and demography in biological conservation*. *Science (New York, N.Y.)*, **241(4872)**, 1455-1460. <https://doi.org/10.1126/science.3420403>
- Lecointre G., Le Guyader H., (2017). *La classification phylogénétique du vivant*. Tome 2. Belin. 4^e édition.
- Lee, shen-M., & Chao, A. (1994). *Estimating Population-Size Via Sample Coverage for Closed Capture-Recapture Models*. *Biometrics*, **50**, 88-97. <https://doi.org/10.2307/2533199>
- Maruyama, T., & Fuerst, P. A. (1985). *Population Bottlenecks and Nonequilibrium Models in Population Genetics. li. Number of Alleles in a Small Population That Was Formed by a Recent Bottleneck*. *Genetics*, **111(3)**, 675-689.
- Neumeyer, R. (1987). *Density and Seasonal Movements of the Adder (Vipera berus L. 1758) in a Subalpine Environment*. *Amphibia-Reptilia*. **Vol 2**, 63-82
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR. (1978). *Statistical inference from capture data on closed animal population*. *Wildlife Monographs*, **No 62**, 3-135
- Paquay, M., & Graitson, E. (2007). *La Vipère péliade Vipera berus (Linnaeus, 1758)*. Aves-Raïne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW - DGRNE). <https://orbi.uliege.be/handle/2268/34888>
- Prestt. (1971). *An ecological study of the viper Vipera berus in southern Britain*. *Journal of zoology*. Vol **164 No 3**, 373-418. DOI : 10.1111/j.1469-7998.1971.tb01324.x
- Pyron, R., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). *A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes*. *BMC Evolutionary Biology*, **13(1)**, 93-93. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- Saint Girons H. (1952). *Ecologie et éthologie des Vipères de France*. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, **Vol 14**, 263-343.
- Saint Girons H. (1980). *Biogéographie et évolution des vipères européennes*. *Compte Rendu Des Séances de la Société de Biogéographie*. **496**, 146–172
- Schwarz CJ, Arnason AN. (1996). *A General Methodology for the Analysis of CaptureRecapture Experiments in Open Populations*. *Biometrika*, **Vol 52 No 3**, 860-873. DOI : 10.2307/2533048
- Seber GAF. (1965). *A Note on the Multiple-Recapture Census*. *Biometrika*. **Vol 52 No 1/2**, 249- 259. DOI : 10.2307/2333827

- Streel, M., Paillet, M., Beghin, J., Leclef, T., Lamentowicz, M., Kamran, K., Court-Picon, M., Allan, M., Fagel, N., & Gerrienne, P. (2018). *Reconstructing Early Atlantic to Early Subatlantic peat-forming conditions of the ombrotrophic Misten Bog (eastern Belgium) on the basis of high-resolution analyses of pollen, testate amoebae and geochemistry*. *Geologica Belgica*, **21(3-4)**, 129-142. <https://doi.org/10.20341/gb.2018.009>
- Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H., & Fumagalli, L. (2006). *Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (Vipera berus) as inferred from mitochondrial DNA sequence data*. *Molecular Ecology*, **15(11)**, 3425-3437. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03031.x>
- Ursenbacher, S. 1998. *Estimation de l'effectif et analyse du risque d'extinction d'une population de Vipère péliade (Vipera berus L.) dans le Jura vaudois*. Université de Lausanne.
- Ursenbacher, S., Guillon, M., Cubizolle, H., Dupoué, A., Blouin-Demers, G., & Lourdais, O. (2015). Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western Europe : Patterns of genetic diversity in the adder (*Vipera berus*) support the central–marginal hypothesis. *Molecular Ecology*, **24(14)**, 3639-3651. <https://doi.org/10.1111/mec.13259>
- Ursenbacher, S., & Monney, J. (2003). *Résultats de 5 années de suivi d'une population de Vipère péliade (Vipera berus) dans le Jura Suisse : Estimation des effectifs et discussion des méthodes d'estimation*. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **107**, 15-25.
- Ursenbacher, S., Monney, J.-C. & Fumagalli, L. (2009). *Limited genetic diversity and high differentiation among the remnant adder (Vipera berus) populations in the Swiss and French Jura Mountains*. *Conservation Genetics*, **10(2)**, 303-315. <https://doi.org/10.1007/s10592-008-9580-7>
- Vallée, M., Lebourgeois, F. F., Baudet, É., Said, S., & Klein, F. (2016). *Le sanglier en Europe : Une menace pour la biodiversité ?* *Revue forestière française*, **6**. <https://doi.org/10.4267/2042/62398>
- Vynckier, T. (2012). *Estimation de l'effectif des populations de la vipère péliade (Vipera b. berus L.) en Wallonie et mise au point d'une stratégie d'actions pour sa conservation*. Liège. Université de Liège, faculté des sciences. Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de master en biologie des organismes et écologie.
- Wastiaux, C., & Schumacker, R. (2003). *Topographie de surface et de subsurface des zones tourbeuses des réserves naturelles domaniales des Hautes-Fagnes*. Ministère de la Région Wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/162602>
- White GC, Burnham KP. (1999). *Program MARK: survival estimation from populations of marked animals*. *Bird Study*. **Vol 46**, 120-139.
- Willson, J. D., Winne, C. T., & Todd, B. D. (2011). *Ecological and methodological factors affecting detectability and population estimation in elusive species*. *Journal of Wildlife Management*, **75(1)**, 36-45. Scopus. <https://doi.org/10.1002/jwmg.15>
- Worthington-Hill, J. O., & Gill, J. A. (2019). *Effects of large-scale heathland management on thermal regimes and predation on adders Vipera berus*. *Animal Conservation*, **22(5)**, 481-492. <https://doi.org/10.1111/acv.12489>
- Wüster, W., Peppin, L., Pook, C. E., & Walker, D. E. (2008). *A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes)*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49(2)**, 445-459. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.019>

Annexes

Annexe 1 : Résultats du test de Kruskal-Wallis sur la végétation.

| | Somme rangs | Somme ² | S ² /N |
|------------|----------------|--------------------|-------------------|
| Groupe 2 : | 49,5 | 2450,25 | 490,05 |
| Groupe 3 : | 28 | 784 | 261,333333 |
| Groupe 4 : | 27,5 | 756,25 | 126,041667 |

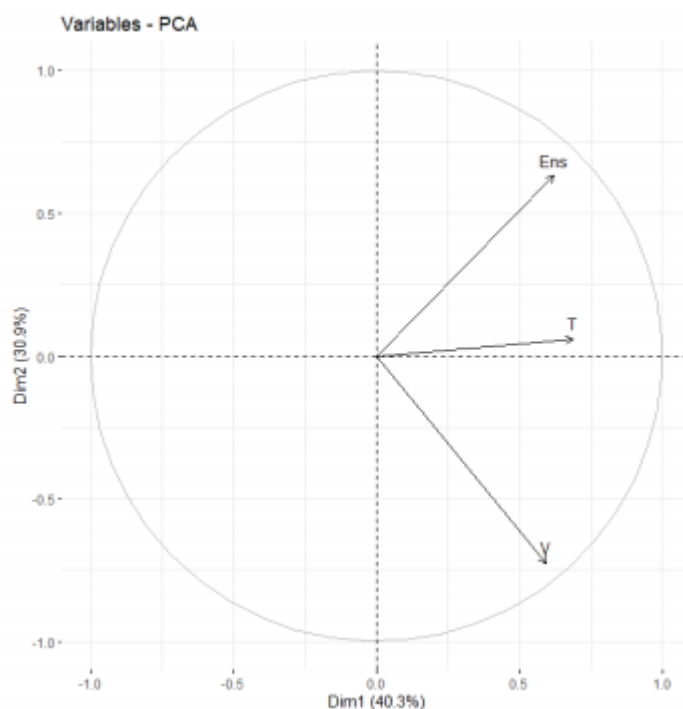
HKW = 5,13857143

DDL = 3-1 = 2

C = 0,99172932

Chi² = 5,99

Annexe 2 : Résultats de l'ACP sur les variables météorologiques.



Annexe 3 : Tests de corrélation de Spearman entre les variables météorologiques.

| Corrélation | p-value | rho |
|--|---------|-------|
| Nombre d'observations/Température | 0,46 | -0,12 |
| Nombre d'observations/Température ² | 0,07 | 0,27 |
| Nombre d'observations/Vent | 0,4 | -0,13 |
| Nombre d'observations/Ensoleillement | 0,24 | -0,18 |

Annexe 4 : Test du χ^2 entre le sexe et le mois de l'année.

| | Mars | Avril | Mai | Juin | Juillet | Total |
|--------------|------|-------|-----|------|---------|-------|
| M | 1 | 55 | 45 | 1 | 2 | 104 |
| F | 2 | 8 | 29 | 13 | 10 | 62 |
| Total | 3 | 63 | 74 | 14 | 12 | 166 |

Effectifs théoriques :

| | Mars | Avril | Mai | Juin | Juillet |
|----------|------------|------------|------------|------------|------------|
| M | 1,87951807 | 39,4698795 | 46,3614458 | 8,77108434 | 7,51807229 |
| F | 1,12048193 | 23,5301205 | 27,6385542 | 5,22891566 | 4,48192771 |

Calculs intermédiaires :

| | | | | |
|------------|------------|------------|------------|------------|
| 0,41156935 | 6,11059991 | 0,03998009 | 6,88509533 | 4,05012357 |
| 0,6903744 | 10,2500386 | 0,06706337 | 11,5491922 | 6,79375567 |

p-value : 1.640386099114E-9

Khi²

calculé= 46,84

Ddl = 4

Khi² th = 9,488

Annexe 5 : Test du χ^2 entre le phénotype et le sexe.

| | M | F | Total |
|-------------------|----|----|------------|
| Normal | 44 | 36 | 80 |
| Mélanisant | 18 | 8 | 26 |
| Mélanique | 27 | 7 | 34 |
| Total | 89 | 51 | 140 |

p-value : 0.037226804544506

Ddl = 2

Khi²

calculé= 6,58145245

Khi² th = 5,991

Effectifs théoriques :

| M | F |
|------------|------------|
| 50,8571429 | 29,1428571 |
| 16,5285714 | 9,47142857 |
| 21,6142857 | 12,3857143 |

Calculs intermédiaires :

| | |
|------------|------------|
| 0,92455859 | 1,61344538 |
| 0,13099148 | 0,22859298 |
| 1,34197904 | 2,34188499 |