

L'Académie suisse des sciences naturelles (SCNAT) a joué un rôle de premier plan dans la fondation du Parc national suisse en 1914. L'enjeu était de taille : créer un fantastique laboratoire en plein air pour étudier l'évolution de la nature à l'abri des influences humaines. Que savons-nous aujourd'hui du développement de ce parc ? Qu'a-t-il apporté à la science ? Quels enseignements peut-on tirer de cette expérience hors du commun ?

« Au cœur de la nature » montre la diversité de la recherche au Parc national depuis 1914 et résume les résultats les plus remarquables.



sc | nat

Haupt
NATURE



Au cœur de la nature

Baur / Scheurer
(Rédaction)

Haupt

Bruno Baur · Thomas Scheurer
(Rédaction)

Au cœur de la nature

Cent ans de recherches
au Parc national suisse

Haupt

Les habitats du Parc national suisse, préservés de toute utilisation humaine, offrent des possibilités de développement particulières à la faune. Les études réalisées sur différents groupes d'animaux documentent la diversité des espèces de ce territoire et son évolution dans le temps. Les communautés d'espèces du Parc national peuvent servir d'étalon pour celles vivant dans des habitats extérieurs au Parc influencés par l'homme. En outre, les données sur la composition et la répartition des espèces déjà recueillies peuvent être comparées à celles émanant de nouveaux relevés afin d'évaluer les effets éventuels de l'évolution du Parc ou du changement climatique.



Figure 7.1 : Le damier de l'alchémille n'habite que les régions des Alpes situées entre 1800 et 3000 m, au-dessus de la limite des arbres. Dite abondante entre 1920 et 1940 par Pictet, cette espèce semble se raréfier aujourd'hui. (Photo : Yannik Chittaro)

7

Processus dynamiques dans le monde animal : une meilleure compréhension grâce à la recherche sur le long terme

Daniel Cherix¹, Yves Gonseth², Jérôme Pellet³, Christian Bernasconi⁴, Thierry Bohnenstengel⁵, Simon Capt⁶, Flurin Filli⁷, Anne Freitag⁸, Ambros Hänggi⁹, Myriam Lutz Mühlethaler¹⁰, Arnaud Maeder¹¹, Erich Mühlethaler¹², Mathis Müller¹³, Jürg Paul Müller¹⁴, Aline Pasche¹⁵, Jürg Schmid¹⁶, Sylvain Ursenbacher¹⁷, Niklaus Zbinden¹⁸, Bruno Baur¹⁹

Contenu

- Introduction^{2,3,1}
- Etude écologique et biocénétique d'une pelouse alpine au Munt la Schera¹
- Escargots terrestres¹⁹
- Araignées⁹
- Soixante ans de suivi des fourmis au Parc national suisse^{1,8,4,11}
- Papillons diurnes^{2,15,1}
- Macrolépidoptères nocturnes et microlépidoptères¹⁶
- La vipère péliade, un cas d'école¹⁷
- Oiseaux^{7,13,18}
- Mammifères (Insectivores, Rongeurs et Lagomorphes)^{6,14}
- Chauves-souris^{5,10,12}
- Enjeux et perspectives²

Introduction

Dès sa création, de nombreux spécialistes et naturalistes avertis se rendirent au Parc national pour mener à bien des travaux en accord avec un point important de son règlement initial qui spécifiait qu'une recherche devait y être conduite «afin que l'on connaisse les roches, les plantes et les animaux que l'on y trouve». Pour la zoologie, les travaux réalisés dans comme hors de ses limites concernent avant tout la systématique et la faunistique. Nous disposons ainsi de nombreuses listes d'espèces commentées pour la région, dont l'intérêt est souvent rehaussé par la description d'espèces nouvelles pour la science (Gonseth et al. 2007). L'écrasante majorité de ces travaux s'inscrit donc clairement dans une approche énumérative de la biodiversité axée sur les seules espèces, tel que le travail consacré aux lépidoptères présenté ci-dessous.

Indispensable à la connaissance du Parc national suisse, la diversité des espèces ne représente cependant qu'un des trois principaux aspects de la biodiversité. S'y ajoutent la diversité génétique, illustrée ici par un sous-chapitre consacré à la vipère péliade, et la diversité des écosystèmes, abordée lors d'un travail multidisciplinaire réalisé au Munt la Schera (Matthey 2007), dont les principaux résultats sont résumés ci-dessous. Aujourd'hui, les études sur la biodiversité sont plus que jamais d'actualité, mais les thématiques se réorientent vers de nouvelles questions. Ainsi, dans un milieu soustrait à l'influence humaine depuis une centaine d'années, celle des changements climatiques sur les communautés animales ou végétales peut être évaluée comme nulle part ailleurs. Un exemple en est donné dans le sous-chapitre consacré aux escargots terrestres, qui montre très clairement que des organismes caractérisés par de très modestes déplacements saisonniers subissent aussi les effets du réchauffement climatique. Ces effets semblent aussi jouer un rôle chez les fourmis, dont le suivi d'une colonie pendant plus de soixante ans permet de mieux comprendre la dynamique des populations dans un milieu naturel laissé à sa libre évolution.

Enfin, à l'instar des auteurs des travaux sur les araignées, les oiseaux, les micromammifères et les chauves-souris présentés ici, de nombreux naturalistes n'ont pas hésité à sortir des limites du Parc national pour mener ou compléter leurs recherches. Cette approche a en effet un double avantage: elle permet de préciser les exigences des espèces dont l'habitat ne se limite pas au seul Parc national et d'interpréter les différents niveaux de biodiversité dans un contexte géographique élargi.

La diversité des espèces n'est qu'une partie de la biodiversité

Recherches en dehors du Parc national également

Etude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine au Munt la Schera

C'est sous l'impulsion du professeur Willy Matthey (1929-2012), alors responsable de la chaire d'écologie animale et d'entomologie à l'Université de Neuchâtel, que fut lancé en 1976 un projet d'étude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine au Munt la Schera soutenu par le Fonds national suisse de la recherche scientifique. Cette étude, qui réunit 36 chercheurs, avait pour objectif d'approfondir les connaissances sur le sol, le microclimat, la faune et la flore de cet écosystème. Elle donna lieu à plus de 45 publications et manuscrits de thèses (Matthey, 2007).

Culminant à 2586 m d'altitude, le Munt la Schera est la seule montagne située entièrement dans le Parc qui peut être gravie. Le site d'étude choisi est situé à 2540 m sur le plateau (figure 7.2) séparant le sommet et la falaise qui domine Il Fuorn. Le climat local est caractérisé par une température moyenne annuelle de -3°C et des précipitations proches du mètre chaque année. La couverture neigeuse est complète de novembre à juin, avec une épaisseur variant de 1 à 2 m selon les endroits. Le sol y gèle en profondeur mais est toujours plus chaud que l'air durant la belle saison. Les sols sont soit lithocalciques humifères avec un pH de 7,5 et une épaisseur dépassant rarement 25 à 30 cm, soit plus évolués et épais avec un pH proche de la neutralité. Le *Caricetum firmae* est le type de végétation dominant de cette zone. Les autres groupements végétaux recensés sont le *Seslerion*, en contact direct avec la roche mère, l'*Elynetum* dans les parties planes et les dépressions, le *Salicetum herbacea* et le *Caricetum curvulae* dans les combes à neige. Différents faciès ont été décrits en détail, permettant d'y rattacher les données issues de l'analyse des sols et de la faune.

Avec une production végétale moyenne de $150\text{ g/m}^2/\text{an}$, le *Caricetum firmae* offre très peu de ressources alimentaires pour les phytophages. Il s'agit des plus faibles biomasse et productivité connues parmi les écosystèmes terrestres, ce qui signifie qu'il y a très peu de litière au sol. Une touffe de *Carex firma* d'un diamètre de 5 cm peut par exemple être vieille de plusieurs dizaines d'années et la croissance des tapis de *Dryas octopetala*, dont certains dépassent le mètre, est de 2 à 3 cm en dix ans ! Au terme de l'étude de la végétation, Galland (1982) a émis l'hypothèse que le *Caricetum firmae* n'est pas une association pionnière, mais plutôt très ancienne et stable qui n'a pas évolué de manière significative au cours des cinquante dernières années. En équilibre précaire, elle est à la merci d'un changement climatique, qui pourrait se traduire par un enrichissement ou un appauvrissement de sa végétation.

Une communauté végétale avec une production très restreinte



Figure 7.2 : Pelouses alpines sur le plateau au sommet du Munt la Schera. (Photo : Thomas Scheurer)

Grande diversité des espèces chez les invertébrés

Les ongulés ont été considérés comme un facteur écologique diversifiant la pelouse par le dépôt de fèces (= apport d'engrais sur de petites surfaces). La recherche s'est concentrée sur les invertébrés, dont l'abondance et la diversité permettent de mieux caractériser le milieu. Les échantillonnages ont porté, d'une part, sur les microarthropodes édaphiques et, d'autre part, sur les macroinvertébrés de la strate herbacée et de la surface du sol. Plus de 25'000 spécimens ont été capturés à l'aide de différentes méthodes. Ils ont permis d'identifier 636 espèces, dont 250 signalées pour la première fois dans le Parc et 20 nouvelles pour la science appartenant aux coléoptères (2), hyménoptères (4), homoptères (3), collembolés (1), araignées (1) et acariens (9). Les peuplements d'arthropodes de la pelouse alpine ne renferment qu'un nombre limité d'espèces, dont certaines sont, en revanche, très abondantes. Les collembolés et les acariens forment les groupes les plus abondants. A noter que les populations des différents taxons, en particulier des acariens, atteignent leur maximum en automne.

Un écosystème « subventionné »

Constat intéressant : au niveau de la pelouse du plateau sommital, seules 298 espèces sont autochtones, alors que 106 sont allochtones. Cela signifie que les premières effectuent leur cycle complet sur place, alors que les secondes ne font qu'y transiter. Font partie de ce second groupe des espèces migratrices ou erratiques et/ou amenées passivement par les vents et les courants ascendants. Cet apport journalier représente une biomasse estimée à près de 100 mg/100 m² de matière sèche. La plupart des individus amenés par le vent sont des proies essentielles pour l'écosystème de la pelouse alpine, qui abrite ainsi une plus

grande quantité de prédateurs que ce que lui permettrait sa seule production. Cet apport extérieur permet de qualifier les pelouses alpines d'écosystèmes « subventionnés », les éléments qui y sont importés permettant de comprendre comment un milieu naturellement si pauvre en ressources peut abriter près de 300 espèces autochtones.

Grâce à ces recherches, le Parc national dispose d'une zone témoin essentielle pour suivre les effets des changements climatiques sur les milieux naturels d'altitude. Des études à venir pourront ainsi se pencher sur les conséquences du réchauffement climatique sur les sols, la végétation et la faune invertébrée des pelouses alpines.

Escargots terrestres

Les escargots terrestres jouent un rôle important dans le cycle naturel des substances. Ils se nourrissent surtout de matériel végétal mort, feuilles tombées, algues, champignons et lichens. Par ce « recyclage » de matériel végétal, ils contribuent à la formation du sol. Mais beaucoup d'escargots passent pratiquement inaperçus, leur coquille ne mesurant que quelques millimètres. De nombreuses espèces ont des exigences bien définies en matière d'habitat. Certaines vivent dans la couche de litière du sol des forêts, sous des tapis de mousse, sur le bois mort à terre, d'autres uniquement sur des parois de rochers, dans des pelouses alpines, ou au bord de ruisseaux et dans des zones humides. On ne trouve que peu d'espèces dans les jardins. Il existe en Suisse presque 200 espèces d'escargots terrestres.

Comparés aux insectes capables de voler, les animaux rampants, moins mobiles, ne peuvent pas réagir rapidement aux changements ambiants en émigrant. C'est pourquoi les escargots terrestres sont considérés comme d'excellents bioindicateurs des conditions de l'habitat. La composition d'une communauté d'escargots permet de tirer des conclusions sur l'état du biotope.

Des inventaires de différents groupes d'animaux ont été effectués peu après la fondation du Parc national suisse. Pendant les années 1916/1917, le docteur bâlois Ernst Bütikofer a étudié la répartition des escargots terrestres (Bütikofer 1920). Il en a récolté lors de nombreuses excursions dans les vallées du Parc ainsi qu'en Basse-Engadine et au Val Müstair. Comme il était habituel à l'époque, les lieux de récolte des espèces enregistrées sont décrits de façon plus ou moins précise. On ne connaissait pas encore les méthodes de collecte quantitatives, ni la journalisation des coordonnées et des caractéristiques des lieux de récolte, telles que le type de végétation ou l'exposition. Dans sa thèse, Bütikofer a énuméré 40 espèces d'escargots trouvées dans le Parc national (Bütikofer 1920).

Inventaire des escargots dans le Parc national à ses débuts

Les excursions sporadiques de spécialistes des mollusques des 90 années suivantes et les études ponctuelles liées au monitoring de la biodiversité en Suisse de ces dix dernières années ont mis en évidence huit espèces supplémentaires. Le nombre d'espèces d'escargots terrestres dont la présence au Parc national est attestée a donc passé à 48. Cette augmentation tient principalement à une recherche plus fine par tamisage d'échantillons de terre et de litière, la plupart des espèces nouvellement décelées ayant une très petite coquille. Elles sont probablement passées inaperçues autrefois.

Depuis l'inventaire de Bütikofer, effectué il y a environ 95 ans, aucun nouveau relevé systématique des escargots terrestres n'a eu lieu au Parc national suisse. Le nombre effectif d'espèces qui y vivent ne peut donc être qu'évalué. Il se situe vraisemblablement entre 55 et 60, ce qui représente environ 30 % des espèces vivant en Suisse. En comparaison, une vaste étude dans le Val Müstair a mis en évidence 77 espèces d'escargots terrestres (Baur et al. 2014a). Ce nombre d'espèces plus élevé dans le Val Müstair est probablement dû à l'altitude plus basse du fond de la vallée (le point le plus bas est à 1215 m, contre 1400 m au Parc), à la présence de surfaces agricoles extensives et de zones d'agglomération avec jardins (Baur et al. 2014b). Des escargots ont aussi été introduits involontairement dans cette vallée par des particuliers (Baur et al. 2014a).

Suite à la hausse des températures, la période de végétation devient plus longue dans les Alpes, de nombreuses plantes fleurissent plus tôt et se déplacent lentement vers les hauteurs, là où le sol convient mieux (chapitre 5). Les habitats des animaux se modifient aussi avec le réchauffement climatique. Les espèces sensibles à la chaleur doivent se rabattre sur des zones plus fraîches en direction des sommets ou s'adapter par sélection naturelle à l'élévation de la température. Les espèces qui ne peuvent pas s'acclimater aux nouvelles conditions disparaissent de la région où elles s'étaient établies. On a observé ces dernières années que des oiseaux étendaient leur aire de répartition vers les sommets et couvaient à plus haute altitude. Mais comment les escargots, moins mobiles, réagissent-ils au réchauffement climatique dans les Alpes ?

Dans l'un des chapitres de sa thèse, Bütikofer (1920) a mis l'accent sur la répartition altitudinale maximale de l'hélice des bois (*Arianta arbustorum*) sur différents flancs de montagne du Parc national suisse pendant les années 1916/1917 (figure 7.3). Bütikofer l'a étudié beaucoup plus en détail que les autres espèces. Doté d'une coquille sphérique de 15 à 18 mm de largeur et assez facile à trouver en comparaison des autres espèces, cet escargot habite des forêts humides et des pelouses alpines. La thèse de Bütikofer a servi de base à une nouvelle étude : en 2011/2012, les mêmes flancs de montagne ont été à nouveau explorés en se servant de la carte historique sur laquelle les populations vivant le plus haut avaient été reportées ; les chercheurs se sont aussi référés à des descriptions du terrain et à des indications d'altitudes. Nonante-cinq ans plus tard, l'hélice des bois a été retrouvée aux mêmes endroits (Baur & Baur 2013).

Les escargots réagissent au réchauffement climatique



Figure 7.3 : L'hélice des bois *Arianta arbustorum* réagit au réchauffement climatique en gagnant des versants plus hauts en altitude dans le Parc national. (Photo : Bruno Baur)

Pour constater d'éventuels déplacements de l'aire de répartition, les chercheurs ont prospecté systématiquement tous les flancs de montagne situés plus haut. Le résultat fut des plus clairs : les populations de cet escargot situées le plus haut se sont déplacées en direction des sommets, à des altitudes en moyenne 146 m plus élevées (Baur & Baur 2013). Cette expansion vers les hauteurs était plus prononcée sur les versants exposés au sud que sur ceux exposés au nord et au nord-est. Les possibilités de migration à plus haute altitude ne sont toutefois pas illimitées. Sur deux des flancs de montagne examinés, les escargots ont atteint le pied de parois rocheuses verticales qui empêchent toute progression à des altitudes encore plus hautes.

Les données saisies depuis 1917 par la station météorologique de Buffalora, située en bordure du Parc national, attestent une montée de la température annuelle moyenne de 1,6 °C au cours des 95 dernières années (chapitre 4). Par contre, la quantité annuelle de précipitations n'a pas changé au cours de la même période. Cette nette augmentation de la température raccourcit la durée de la couverture neigeuse et prolonge la période de végétation. La répartition altitudinale de l'hélice des bois est limitée par la durée de la période de végétation. Si elle se prolonge à la limite supérieure de leur répartition, les animaux peuvent migrer à plus haute altitude, en même temps que la végétation. La capacité d'expansion d'environ 10 m par an mesurée sur des escargots marqués suffit pour cela. Ce déplacement altitudinal, constaté dans le Parc national, qui n'est pratiquement pas perturbé par l'homme, démontre probablement pour la première fois au monde que même des petits animaux peu mobiles tels que les escargots réagissent en montagne au réchauffement climatique. Ces derniers résisteront-ils au changement climatique dans les Alpes ? Tout dépendra entre autres dans quelle mesure ils trouveront à plus haute altitude un habitat adéquat, avec des cachettes, et à quelle vitesse ils parviendront à s'adapter aux nouvelles conditions.

Araignées

La recherche sur les araignées dans le Parc national n'a débuté qu'au début des années 1980, dans le cadre du projet réalisé au Munt la Schera (voir ci-dessus). 77 espèces d'araignées ont été identifiées au total, dont seulement cinq étaient déjà connues du Parc national à l'époque (Fürst 1982, Dethier 1983). Les différences de composition de l'arachnofaune de milieux situés dans et hors des limites de la zone protégée (et en situation semblable à l'ouest de la Suisse) ont été étudiées au milieu des années 1990 (Sachot 1996). Il est intéressant de constater que 25 espèces ont alors été découvertes dans le Parc, contre 34 dans des habitats comparables situés à l'extérieur (dont 12 non signalées dans le Parc). Sachot (1997) a aussi étudié l'influence potentielle de la pâture des ongulés sur l'arachnofaune du Val Trupchun. Il découvre 58 espèces au total mais ne put isoler une quelconque influence de la pâture sur la composition spécifique. Ces études ont été comparées en 2000 et 2001 avec des collectes réalisées au cours d'un projet de recherche dans des parcelles du Val Trupchun situées dans et hors du Parc (Val Chaschauna). Les premiers résultats ont prouvé la présence de 43 espèces irrégulièrement réparties dans les huit sites du Val Trupchun (Lüscher & Hänggi 2007, Haller et al. 2013 : 116). Par contre, 72 espèces ont été identifiées dans des parcelles similaires du Val Chaschauna pâturées par du bétail.

Entre 2000 et 2005 des collectes avec pièges combinés ont été effectuées au Parc national dans le cadre d'un projet national de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), à nouveau au Munt la Schera et en complément du projet GLORIA (chapitre 12). Ils s'agissait exclusivement d'un test effectué selon la méthode du «Rapid Biodiversity Assessment» qui évalue la diversité sur la base «d'espèces» définies par des critères purement morphologiques (Duell & Obrist 2007). Le résultat est un nombre potentiel d'espèces (sachant que les mâles et les femelles d'araignées dont l'apparence diverge sont souvent attribués à deux espèces distinctes, alors que les femelles de plusieurs espèces du même genre restent indifférenciées). Cette approche n'a finalement pas été poursuivie dans le Parc national, en raison des risques de mauvaises attributions qu'elle implique et parce qu'elle ne fournit aucune possibilité d'interprétation de la rareté ou des exigences des espèces. Toutefois, comme les animaux capturés ont été conservés, les araignées piégées à la surface du sol ont par la suite pu être déterminées dans le cadre des travaux de dégrossissage de la liste rouge des araignées de Suisse; 31 espèces ont ainsi été découvertes. La base de données du Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF) contient en outre une douzaine de données ponctuelles, assez dispersées, rassemblées par des spécialistes lors de randonnées. Le nombre d'espèces d'araignées actuellement connues pour le Parc national se monte ainsi à 165.



Figure 7.4 : Mâle d'*Asagena (Steatoda) phalerata*. L'espèce vit dans la strate herbacée d'habitats ouverts, plutôt secs, depuis les fonds de vallées jusqu'aux pelouses alpines. (Photo : Gordon Ackermann)

A titre de comparaison, on peut mentionner une recherche effectuée sur un versant sec orienté au sud, près de Ramosch, Plattamala, au cours de laquelle 233 espèces d'araignées ont été enregistrées (Thaler 1995). Un grand nombre de ces espèces sont thermophiles et xérophiles et ne sont guère susceptibles de se trouver dans le Parc national, compte tenu de son altitude et de ses conditions microclimatiques. D'autre part, près de 450 espèces d'araignées sont connues à ce jour pour le canton des Grisons, soit un peu moins de la moitié des 972 espèces inventoriées en Suisse (Hänggi & Stäubli 2012).

Le Parc national semble donc assez pauvre en araignées. Mais cette conclusion demande à être sérieusement étayée. Tout d'abord, force est de constater que, jusqu'ici, l'arachnofaune du Parc national n'a été étudiée que localement. Les travaux existants ont principalement porté sur des surfaces isolées du Munt la Schera et du Val Trupchun et surtout dans des pelouses alpines situées assez haut en altitude. Dans ces habitats, l'arachnofaune est généralement plutôt pauvre, avec ses espèces spécialement adaptées. D'autre part, les trois études effectuées dans les environs immédiats du Parc national qui peuvent en partie être utilisées pour établir des comparaisons directes avec des habitats similaires situés dans le Parc semblent montrer que la diversité hors du Parc est plus élevée. Si, dans le cas de Ramosch, cet écart est clairement dû aux différences des habitats étudiés, une raison aussi simple n'est pas transposable aux autres études (Sachot 1997, Lüscher & Hänggi 2007, Haller et al. 2013 : 116). La diversité des espèces en dehors du Parc est-elle vraiment plus importante ? Pour répondre à cette question, il faudrait réaliser d'autres projets et avec d'autres groupes d'espèces. Il est très important de souligner que le nombre d'espèces n'est pas le seul paramètre déterminant pour l'évaluation des habitats semi-naturels.

Comparaison du Parc national avec un versant sud près de Ramosch

Soixante ans de suivi des fourmis au Parc national suisse

Le Parc national suisse compte 35 espèces de fourmis dont une, *Formica exsecta*, est particulièrement intéressante. Heinrich Kutter a suivi à partir de 1953 et pendant une quinzaine d'années l'évolution de deux colonies de fourmis appartenant à cette espèce. L'une était située à Il Fuorn et l'autre sur la prairie de Stabelchod (Kutter (1975). Ce travail à long terme a été repris à partir de 1984 (Haller et al. 2013 : 112)

Une espèce de fourmi avec une structure sociale particulière

Formica exsecta est une espèce proche des fourmis des bois (*Formica groupe rufa*). Comme ces dernières, elle construit des nids avec du matériel végétal sec, mais forme des dômes généralement plus modestes, dépassant rarement 1 mètre de hauteur. Elle occupe le plus souvent des milieux ouverts, comme les prairies et pelouses alpines comprises entre 1600 et 2200 m au Parc national (Kutter 1975, Maggini et al. 2002). *Formica exsecta* présente une structure sociale de type polygyne et polycalique: la majorité des fourmilières comptent plusieurs dizaines de reines et les fourmilières d'une même zone sont reliées entre elles par des pistes permettant l'échange d'ouvrières, de couvain ou de nourriture (Cherix et al. 1980). Elles peuvent ainsi former des colonies très importantes de

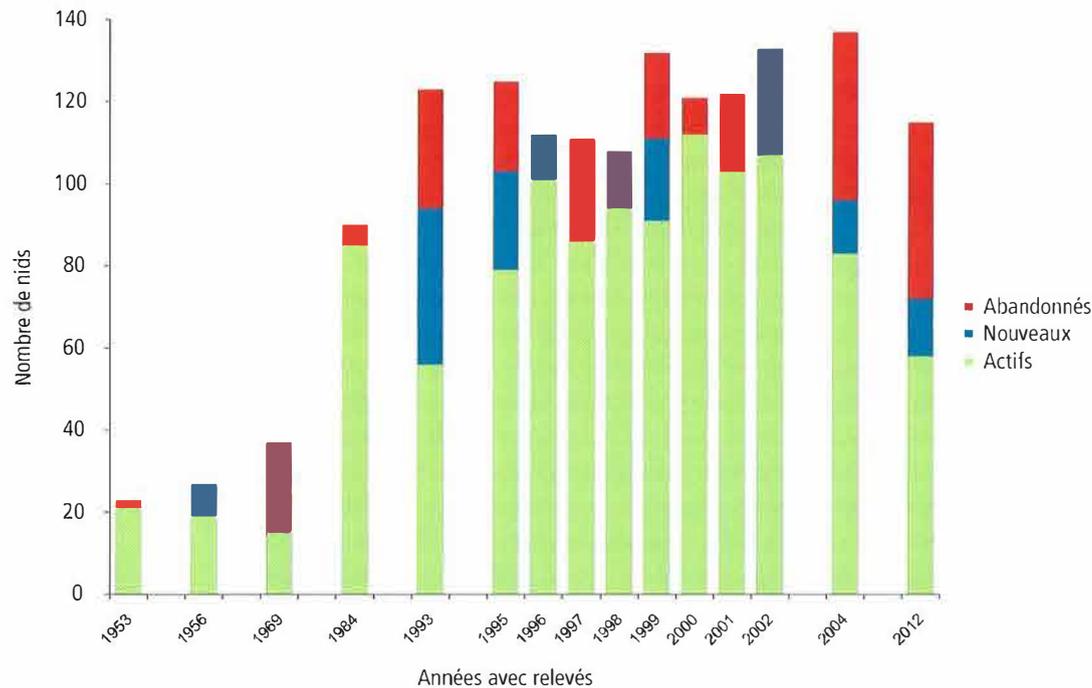


Figure 7.5: Evolution du nombre de nids de la colonie de *Formica exsecta* d'Il Fuorn de 1953 à 2012. (Données : 1953–1969 : Heinrich Kutter, 1984–2012 : Daniel Cherix)



Figure 7.6: Colonie de *Formica exsecta* dans la forêt près d'Il Fuorn avec chute de nombreux arbres. (Photo : Daniel Cherix)

plusieurs centaines de fourmilières, comme celle de la prairie de Stabelchod, qui compte plus de 700 nids (Schütz et al. 2008).

Les populations présentant une telle organisation sociale sont susceptibles de survivre plusieurs dizaines d'années sur un même site, sauf catastrophe majeure ou diminution rapide des ressources alimentaires. Très peu de recherches se sont toutefois intéressées à la longévité de ces sociétés, au taux d'abandon ou de création de nouveaux nids. La poursuite du travail de Kutter a abouti à la collecte de données qui permettent de combler en partie cette lacune. Les chercheurs se sont concentrés sur la station d'Il Fuorn (figure 7.6) et, aux trois relevés effectués par Kutter (en 1953, 1956 et 1969), ils ont ajouté 12 relevés entre 1984 et 2012 (figure 7.5).

Il apparaît ainsi que le nombre de nids recensés a considérablement augmenté entre le premier relevé de Kutter en 1953, où la colonie ne comptait que 21 nids actifs, et les 72 recensés en 2012. Cette augmentation peut être due à une extension de la colonie dans la forêt adjacente ou au fait que la zone étudiée par Kutter était limitée à la prairie. La présence de fourmilières de *Formica exsecta* en milieu forestier est surprenante et pourrait être un effet de la modification du climat (voir «escargots terrestres» dans ce chapitre).

Chaque année, de nombreux nids sont abandonnés alors que d'autres sont créés, ce qui provoque une dynamique très forte au niveau de la population. Une partie des abandons est due à la pression constante exercée par les cerfs, qui piétinent les fourmilières. Certaines années (1993, 2004, 2012), le nombre de fourmilières abandonnées dépasse 30 %, perte que l'on peut alors attribuer à la chute des arbres, très variable en fonction des années et des conditions climatiques (figure 7.6). Cette chute peut détruire les nids et provoquer une

Dynamique forte à l'intérieur de la population

baisse de disponibilité en nourriture. En réaction à la destruction d'une grande fourmilière, les fourmis construisent de très nombreux petits nids, structures non viables qui disparaissent rapidement en fin de saison. Cette faculté des fourmis à réagir à un stress local en créant de nombreux petits nids a été également montrée chez les fourmis des bois (Domisch et al. 2005).

C'est la première fois que l'on dispose d'une série temporelle aussi longue pour une espèce de fourmis possédant ce type de structure sociale polygyne et polycalique. Ces données permettent d'aborder les questions de stratégies démographiques définies par Mac Arthur et Wilson (1967). Habituellement, les sociétés polygynes et polycaliques adoptent une stratégie de type K, caractéristique des espèces dont les conditions de vie sont prévisibles avec un approvisionnement constant en ressources et des risques faibles. Or les grandes variations du nombre de nids constatées d'une année à l'autre seraient plutôt le fait d'espèces répondant à une stratégie r (reproduction élevée et forte dispersion face à des ressources non prévisibles et à des risques élevés), malgré le fort investissement dans la construction du nid. Au vu des conditions environnementales changeantes, cette stratégie s'avère le meilleur compromis afin de maintenir la population sur un site pendant plusieurs décennies. La poursuite des observations sur cette espèce de fourmis précisera dans quelle mesure les événements naturels et les ongulés influencent la dynamique de sa population.

Papillons diurnes

Quelque 3700 espèces de papillons vivent en Suisse, dont à peine 200 (5,4 %) appartiennent aux papillons diurnes ou rhopalocères. Si les familles de papillons diurnes sont loin d'être celles qui comptent le plus grand nombre d'espèces, elles regroupent celles qui sont les plus colorées et les mieux connues du grand public. Hormis cet aspect esthétique, les papillons diurnes contribuent à la pollinisation de nombreuses plantes à fleurs herbacées comme ligneuses. Les relations étroites qui unissent les papillons et la flore, et ceci aussi bien à l'état d'œuf, de chenille, de chrysalide que d'adulte, en font d'excellents bioindicateurs de l'impact qu'ont les changements de nature et de structure de la végétation des prairies et des pâturages, des landes et des écotones forestiers sur la diversité des communautés animales et, plus particulièrement, d'insectes.

De 1920 à 1941, Arnold Pictet effectua 30 séjours en Engadine, entre mai et septembre, pour étudier la faune des macrolépidoptères du Parc national et de ses régions limitrophes. Il y recensa plus de 700 espèces, sous-espèces, formes ou hybrides, parmi lesquelles 147 papillons diurnes (Pictet 1942). Son travail révéla que, si le nombre d'espèces restait le même au fil des ans, l'effectif de leurs populations subissait de fortes fluctuations selon les années, et plus parti-

culièrement selon l'alternance d'années aux conditions météorologiques favorables ou défavorables. Il mit en outre en évidence une modification progressive des communautés de papillons diurnes des herbages anciennement pâturés du Parc due à la lente densification (feutrage) de leur végétation.

Les travaux de révision du genre *Erebia* de Peter Sonderegger (1971) mis à part, il fallut attendre la fin des années 1990 pour que de nouvelles recherches sur la faune des lépidoptères diurnes du Parc national soient entreprises. Les chercheurs développèrent une méthode simple et reproductible permettant d'obtenir des données sur la diversité et l'abondance relative des espèces tout en respectant le statut de protection particulier du site (Gonseth et al. 2007b). Des surfaces d'un hectare sont parcourues à cinq ou six reprises au cours de l'été, par temps ensoleillé et sans vent, afin de dresser une liste représentative des espèces présentes sur chacune d'elles. Cette approche purement qualitative est complétée par un comptage précis des individus de chaque espèce présents sur le quart de chaque hectare étudié (0,25 ha). Ce comptage permet d'estimer la densité des populations de toutes les espèces présentes. Au cours des quatorze dernières années, cette méthode a été appliquée à plusieurs reprises. Elle a permis de déterminer la diversité des communautés de papillons diurnes sur 20 surfaces d'un hectare exactement délimitées, et réparties sur les différentes pelouses et prairies du Parc national (Haller et al. 2013 : 110). Ces surfaces pourront servir à l'avenir de surfaces témoins pour suivre l'évolution des communautés d'espèces et de la densité de leurs populations.

Comparer les données de Pictet aux données réunies ces dernières années permet de comprendre comment a évolué, sur presque un siècle, la faune de papillons diurnes du Parc national. Pour comparer ce qui était comparable, il a d'abord fallu réviser la liste d'espèces de Pictet (voir également Rezbanyai-Reser 1998). Les espèces douteuses et les hybrides décrits par Pictet ont ainsi été retirés de la liste de référence. Sur les 98 espèces qu'il recensa entre 1920 et 1941, 86 ont été retrouvées de 1998 à 2009, soit 88 %. La plupart des espèces observées par Pictet qui n'ont pas été retrouvées entre 1998 et 2009 n'ont jamais formé de populations stables au Parc national, leur habitat préférentiel se situant à plus basse altitude. L'absence de quelques autres, telle celle du moiré sylvicole (*Erebia aethiops*), reste toutefois inexplicée. Dix espèces dont la présence n'avait jamais été signalée sur le territoire du Parc national ont par contre été répertoriées pour la première fois au cours des travaux de ces dernières années.

Ces changements sont à mettre en relation avec la modification de la distribution altitudinale des espèces (chapitre 12) sous l'influence du réchauffement climatique. Certaines, telle l'hespérie de la sanguisorbe (*Spialia sertorius*) apparaissent dans le Parc national alors que d'autres, telle la piéride du vélar (*Pontia callidice*) se déplacent vers les zones les plus froides.

Une comparaison sur presque cent ans

Peu de fluctuations du nombre d'espèces, importantes variations du nombre d'individus

Macrolépidoptères nocturnes et microlépidoptères

Parmi les quelque 3700 espèces de papillons vivant en Suisse, environ 40 % appartiennent à ce qu'on appelle les «macrolépidoptères nocturnes». Mais plus de la moitié de toutes les espèces de papillons sont des «microlépidoptères», souvent qualifiés de «mites». Les microlépidoptères ont été examinés pour la première fois par Hans Thomann dans le Parc national et ses zones limitrophes dans les années 1925–1947 (Thomann 1956). Willi Sauter a effectué des relevés entre 1961 et 1976 (Sauter 1993) dans le cadre du projet «Ökologische Untersuchungen im Unterengadin». Les papillons nocturnes et diurnes d'un biotope de haute montagne du Parc national ont été étudiés par Cotty et Dethier (1981). D'autres travaux de Sonderegger (1971), Schmid et al. (2000) et Schmid (2008, 2011, 2013) ont traité de différentes familles ou taxons sur le territoire du Parc ou ses environs.

Une faune de papillons aux particularités significatives

En résumé, ces études montrent que la faune des papillons du Parc national et des environs est très riche et présente certaines particularités significatives. Cela s'explique notamment par le fait que la région a été colonisée durant la dernière période glaciaire par des espèces d'origine diverses – méditerranéenne, caspienne ou sibérienne – qui n'ont pas pu progresser davantage vers l'ouest ; pour certaines d'entre elles, leur unique occurrence en Suisse se trouve aujourd'hui dans le Parc national et ses environs. Quatre espèces sont présentées ici à titre d'exemples.

Les gorges de l'Inn en Basse-Engadine sont le seul endroit d'Europe où le microlépidoptère *Caryocolum ocellatella* (figure 7.7) a jamais été aperçu. L'entomologiste grison Hans Thomann l'a découvert en 1929. Il faut attendre le lac Baïkal et la Mongolie pour voir d'autres occurrences de cette espèce.

Figure 7.7: *Caryocolum ocellatella* ne se rencontre que dans un seul endroit en Europe: les gorges de l'Inn, en Basse-Engadine. (Photo: Jürg Schmid)



Figure 7.8: Le Parc national accueille aussi l'écaïlle du Cervin ou écaïlle zébrée, *Holoarctia cervini*, l'un des papillons nocturnes les plus rares. (Photo: Jürg Schmid)

Le genêt rayonnant (*Genista radiata*) apparaît de manière isolée en Basse-Engadine, près de Ramosch. Sur cette plante vit *Cydia cythisanthana*, une tordeuse. Il s'agit de sa seule occurrence en Suisse. Elle aurait son origine au sud-ouest de l'Europe; ce papillon vole aussi dans les peuplements de genêts rayonnants poussant près du lac de Garde.

La découverte de l'écaïlle du Cervin (*Holoarctia cervini*, figure 7.8) en 1863 à Zermatt par l'entomologiste français Jules Fallou a fait sensation dans le monde scientifique. Pendant longtemps, Zermatt est resté le seul site connu au monde à accueillir cette espèce, jusqu'à ce que, en 1922 et 1925, Arnold Pictet découvre ce papillon rarissime dans le Parc national, de manière tout à fait inattendue. Une présence confirmée encore en 1999 par des entomologistes suisses, avec la découverte de chenilles, de chrysalides et d'un papillon fraîchement éclos dans le Val dal Diavel. D'autres stations sont connues dans les Alpes de l'Ötztal et les Hautes Alpes françaises. Cette écaïlle est l'un des papillons alpins les plus rares et les spécimens du Parc national sont heureusement bien protégés.

Arctia flava, l'écaïlle jaune, n'était pratiquement connue qu'en Engadine durant la seconde moitié du 19^e siècle. Cette espèce possède un centre de répartition alpin dans les Grisons, notamment en Engadine. Mais son aire de distribution proprement dite s'étend sur tout l'Arc alpin et on le trouve en populations isolées jusqu'en Asie de l'Est.

L'examen des données sur les papillons nocturnes et les microlépidoptères, obtenues au cours des deux dernières décennies en Basse-Engadine et dans le Val Müstair montre qu'un nombre bien moins important de papillons a été récolté sur le territoire même du Parc national, ce qui s'explique par son statut de protection particulier. A l'avenir, il serait souhaitable de réaliser davantage de projets scientifiques sur la biodiversité des papillons nocturnes et des microlépidoptères dans le Parc.

La vipère péliade, un cas d'école

La vipère péliade (*Vipera berus*) possède l'une des plus grandes aires de répartition pour un serpent terrestre (Saint Girons, 1980). Pourtant, avec ses nombreuses populations fragmentées en France, en Allemagne et en Suisse (figure 7.9), cette espèce est particulièrement menacée et classée comme espèce « en danger » dans la Liste rouge de Suisse (Monney & Meyer, 2005). Cette problématique a inspiré plusieurs travaux étudiant l'impact de l'isolement sur la structuration génétique au sein des différentes populations de vipères péliades. Dans ce contexte, le Parc national suisse fait office de site de référence protégé de toute perturbation anthropique humaine directe. Il est ainsi possible de comparer la dispersion spatiale et la structure génétique des populations de serpents dans un cadre naturel, sans dérangement, à celles des populations plus ou moins isolées qui subissent différents types d'impacts humains (destruction de l'habitat, présence de routes, destruction volontaire et autres).

Une étude transfrontalière sur la structuration génétique

Différentes populations ont été échantillonnées en Belgique, dans le Jura suisse et dans le Parc national suisse en coupant les bords de certaines écailles ventrales, sans dommage pour les animaux puisque ces écailles repoussent. Les vipères ont ensuite été relâchées sur place. Pour l'analyse génético-moléculaire, l'ADN de chaque individu a été isolé, répliqué par réaction en chaîne par polymérase avant qu'en soit saisie l'empreinte génétique à l'aide de marqueurs hypervariables (microsatellites). Ces données ont permis d'évaluer le niveau de similarité génétique entre tous les individus et de le rapporter à la distance géographique entre chaque paire d'individus, pour calculer ainsi l'impact de la

Figure 7.9 : Vipère péliade mâle à la recherche de femelles disposées à s'accoupler au Parc national. (Photo : Sylvain Ursenbacher)



distance géographique sur la différenciation génétique entre deux individus. Dans un habitat très fragmenté, les vipères ne peuvent pas passer d'une population à l'autre. Dès lors, la similarité génétique au sein d'une population augmente mais décroît ensuite entre les individus des deux populations des générations suivantes. On s'attend donc à ce que, dans un milieu non modifié, l'impact de la distance soit plus limité que dans un site particulièrement fragmenté. Les résultats montrent que les populations jurassiennes et celles du Parc national se comportent de manière assez similaire, suggérant que l'impact de l'homme est limité dans ces deux régions. L'apparentement génétique est au contraire beaucoup plus élevé dans les populations belges, ce qui indique que celles-ci sont beaucoup plus consanguines en raison de l'absence d'échange entre les populations.

De plus, les analyses démontrent qu'une distance de quelques kilomètres suffit pour réduire l'apparentement génétique, même dans un site comme le Parc national, où les déplacements sont aisés. Il semble donc que la vipère péliade soit un serpent peu mobile. Pour sa conservation, il est dès lors important d'aménager de nouveaux sites favorables à proximité immédiate de sites déjà occupés.

L'analyse de l'impact des activités humaines sur l'échange entre les individus et sur le flux génétique entre les populations d'espèces sauvages est un aspect essentiel de la biologie de la conservation. Le Parc national peut servir de région témoin à l'abri de toute perturbation anthropique des processus biologiques afin d'évaluer l'importance de l'effet des activités humaines dans des paysages modifiés par l'homme.

Oiseaux

La recherche ornithologique a évolué lentement. Brunies (1914) est le premier à avoir décrit les oiseaux du Parc national. En 1917, Gustav von Burg fut chargé d'étudier les mammifères et les oiseaux, sur une proposition de la sous-commission zoologique. Il créa un programme détaillé pour toutes les recherches zoologiques (von Burg 1925). Ses recherches dépendirent aussi de la livraison de filets pour la capture et le baguage des oiseaux. Les tirs n'étant pas autorisés dans le Parc national, cela compliqua son travail. D'un point de vue taxonomique, von Burg s'occupa des becs-croisés, des moineaux et du hibou grand-duc. Il décrit même ce dernier, dans l'esprit de son temps, comme une sous-espèce à part entière, *Bubo bubo engadinensis* (von Burg 1921). Ses recherches ont abouti à de plus amples connaissances et à des observations précieuses sur la migration des oiseaux.

Corrélations
entre avifaune
et structure forestière

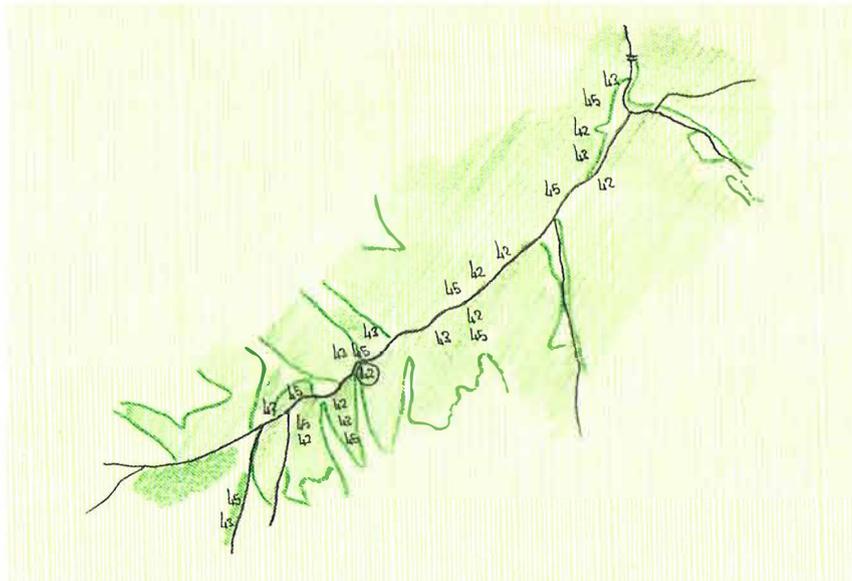
Le tétras-lyre et le grand tétras étaient très répandus dans le Parc national au moment de sa création (Bütikofer 1916) et leur population a atteint son maximum dans les années 1940. Le grand tétras était fréquent dans la région du col de l'Ofen et on pouvait voir jusqu'à six coqs ensemble au God la Schera (Haller et al. 2013 : 132). Le déclin qui a suivi tient principalement aux changements intervenus dans la structure de la forêt. Ceux-ci sont bien documentés, mais pas les changements intervenus au niveau des populations d'oiseaux, en particulier celle du grand tétras.

Évaluations
systématiques
dès le milieu
du 20^e siècle

Une première approche systématique des oiseaux du Parc national n'a été lancée que dans les années 1951 à 1961 et, plus tard, en 1970 et 1971. Sous la direction d'Alfred Schifferli, des inventaires ont été effectués le long des sentiers ainsi que sur des surfaces de référence dans la région d'Il Fuorn et de Grimmels. Les données ont été soigneusement consignées sur des cartes et pourraient être évaluées sur le site aujourd'hui encore (figure 7.10). Les principaux résultats sont résumés dans le guide *A travers le Parc national suisse* (WNPK 1966). L'approche transect a été reprise par Schifferli en 1992 dans le cadre du projet «Ornis SNP». Les oiseaux ont été répertoriés par plus de 30 ornithologues le long de tous les sentiers du Parc, sur une période de quatre ans. Les évaluations ont été réalisées avec le Système d'information géographique alors nouvellement créé (SIG), en collaboration avec le Parc national de Berchtesgaden. Ces travaux ont abouti à une présentation cartographique des oiseaux chanteurs du Parc national (Filli et al. 1998, 2001).

Pour répertorier les différentes espèces du Parc national, Bernhard Nievergelt et Robert Schloeth ont dressé dans les années 1980 une liste des espèces réguliè-

Figure 7.10 : Mésanges rencontrées pendant une cartographie du 26 juin 1956 dans le Val Mingèr par Heinrich Suter et Urs Glutz. Les observations sont documentées avec précision et peuvent être aisément reconstituées.
(Source : Archives du Parc national suisse)



rement identifiées par les gardiens du parc pendant leur travail, avec notamment un certain nombre d'espèces d'oiseaux. Des analyses récentes de ces données ont été publiées dans *l'Atlas du Parc national suisse* (Haller et al. 2013 : 122), et constituent un précieux corpus de données de référence pour le futur.

La Station ornithologique suisse de Sempach travaille dans le Parc national depuis près de trente ans. De 1985 à 1988, deux lignes d'un kilomètre de long ont été évaluées dans le cadre du projet de recherche «Waldsterben – Waldstruktur – Avifauna» (Mort des forêts – structure forestière – avifaune) dans la forêt de pins de montagne de Muottas Champlönch (Mosimann et al. 1987). Peu après, elle a aménagé trois placettes permanentes pour l'observation ornithologique dans la région de God Stabelchod, God la Schera et Munt la Schera qui, depuis, ont été inspectées six fois par année (Müller 2002). Le relevé des caractéristiques d'habitat à l'intérieur du périmètre sélectionné constituait un aspect important de ce travail. Dans la placette d'observation de Stabelchod (forêt de pins de montagne, 81,5 hectares, 1900 m d'altitude), 19,8 espèces d'oiseaux sylvoles ont été cartographiées en moyenne par année, avec un minimum de 17 en 2001 et 2009. Mais si l'on considère toute la période d'observation (17 ans), 33 espèces d'oiseaux nicheurs sylvoles ont pu être répertoriées. Que signifie ce résultat pour la biodiversité locale et le potentiel d'habitat de cette forêt subalpine de pins de montagne ? Il est évident que le nombre d'espèces identifiées augmente avec la durée de la cartographie. Dans la placette d'observation voisine, située à God la Schera (pins de montagne avec mélèzes et épicéas, 53 hectares, altitude 1880–2120 m), l'augmentation des mentions d'espèces est tout aussi importante et étonnante pour cette altitude, avec un total de 35 espèces d'oiseaux nicheurs (minimum en une année : 19 espèces). Seules 12 espèces ont niché au cours d'une année dans chacune des deux zones d'observation. Quelles sont celles qui ne nichent pas chaque année dans ces zones ? Et quelle est l'importance de ces surfaces forestières pour celles nichant de manière irrégulière dans la région ? Parmi celles nichant moins souvent (cartographiés pendant neuf à seize ans comme des oiseaux attachés à leur territoire), on trouve par exemple des espèces typiques des forêts de conifères subalpines telles que le merle à plastron, la fauvette babillarde ou le venturon montagnard (à God la Schera), des habitants des forêts de conifères tels le tarin des aulnes, le roitelet huppé et l'accenteur mouchet et des espèces communes d'oiseaux sylvoles tels le pic épicé, le merle noir, la grive litorne, le pouillot véloce, la sitelle torchepot et le troglodyte mignon. Les espèces caractérisées par une colonisation annuelle encore plus faible préfèrent les forêts de feuillus, tel le grosbec casse-noyaux, ou sont rares et très exigeantes en termes de surface, tels le tétras-lyre et le grand tétras, le pic vert et le pic noir, l'épervier, la chouette de Tengmalm, la chevêche d'Europe, le coucou gris et la bécasse des bois. Depuis 2004, le rougequeue à front blanc colonise la région de Stabelchod ; ailleurs, il colonise aussi les forêts de montagne claires et riches en bois mort.

La cartographie tient aussi compte des hôtes

Grâce à une cartographie sur le long terme des oiseaux nicheurs dans deux zones relativement petites, on dispose non seulement d'un relevé exhaustif des espèces fréquentes, mais aussi des espèces plus rares qui utilisent surtout cet habitat lors des années climatiquement favorables et de celles qui changent de lieu de nidification en raison du vaste habitat à disposition et ne se reproduisent donc que par hasard dans le périmètre étudié.

Sur les 40 espèces d'oiseaux sylvoles identifiées, seuls la fauvette babillarde et le rougequeue à front blanc présentent une évolution très positive de leur population. Ces deux espèces sont des migrateurs au long cours, qui passent l'hiver dans la région du Sahel, au sud du Sahara. Cela peut surprendre mais cela correspond à la tendance à long terme en Suisse (Indice des effectifs nicheurs ; Swiss Bird Index 2013). La fauvette babillarde niche surtout dans les peuplements de pins couchés des zones de lisière et parfois aussi dans des surfaces de rajeunissement. D'ailleurs, Géroutet signalait il y a cinquante ans la présence de cet oiseau tous les deux kilomètres en moyenne dans le Parc national leur expansion pourrait donc revêtir un caractère durable. Comme à long terme le rajeunissement va augmenter dans les vastes surfaces de bois mort du Parc national, les perspectives de la fauvette babillarde restent bonnes.

De prime abord, le Parc national suisse n'est pas particulièrement intéressant sur le plan ornithologique. Cependant, les données sur certaines espèces collectées sur le long terme dans cet espace préservé de tout impact humain peuvent constituer une référence précieuse pour d'autres régions (Zbinden & Salvioni 1997, figure 7.11). Les résultats du suivi ornithologique sur le long terme dans les zones typiques de cette altitude pourraient montrer comment les populations d'oiseaux évoluent dans ces habitats subalpins et alpins. Ils permettraient en outre de saisir beaucoup mieux les potentialités du biotope que des relevés à

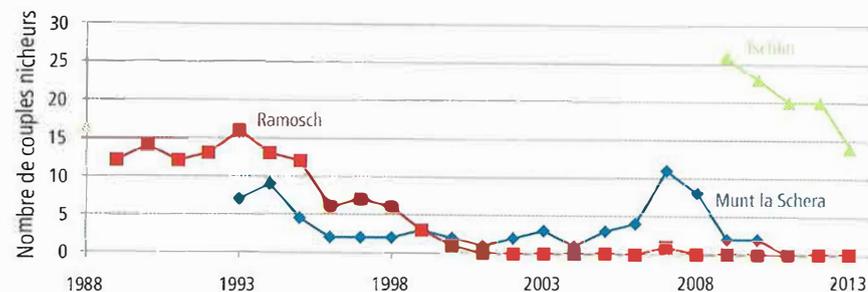


Figure 7.11 : Le recul de l'alouette des champs, constaté dans l'ensemble de la Suisse, est également avéré en Engadine (surfaces tests de Ramosch et Tschlin). La population du Munt la Schera est toutefois restée stable jusqu'en 2007, avant de diminuer; depuis 2011, l'alouette des champs y a disparu en tant qu'espèce nicheuse. (Données : Station ornithologique suisse Sempach, Parc national suisse)

court terme. Il serait intéressant de réaliser des observations supplémentaires durant les mois d'hiver, de décembre à février, surtout dans la région de Stabelchod, afin d'identifier les oiseaux qui y restent à demeure.

Avec d'autres surfaces d'observation aménagées plus bas en altitude dans le Parc national, on pourrait étendre l'éventail des espèces répertoriées et effectuer des comparaisons avec des surfaces extérieures au Parc national (comme Las Cratschas, dans le Val Müstair) et obtenir de cette manière de nouvelles connaissances sur l'écologie des différentes espèces.

Mammifères (Insectivores, Rongeurs et Lagomorphes)

Depuis la création du Parc national suisse, les ongulés et les grands prédateurs, apparus occasionnellement ces dernières années, ont suscité un grand intérêt. Diverses tentatives d'inventaire des micromammifères (insectivores et rongeurs) ont livré différents résultats scientifiques. En 1917, Gustav von Burg est le premier à recevoir le mandat d'inventorier les micromammifères du parc et de ses environs. Comme il n'était pas autorisé à les attraper dans le parc même, il s'est fait envoyer des souris mortes des environs, contre rémunération. Seule une petite partie de son abondante documentation a été conservée jusqu'à nos jours et on ne peut plus vérifier la conformité des espèces et sous-espèces (comme *Neomys cluozzensis*, la musaraigne du Val Cluozza) qu'il a pour partie nouvellement décrites. Jean Georges Baer, Pierre Revilliod, Robert Hainard et Emile Dottrens, chercheurs romands renommés, spécialistes des mammifères, capturèrent des micromammifères à de nombreux endroits dans les années 1933 à 1948. Ils firent notamment trois captures de lérotin commun, signalé en Suisse uniquement en Basse-Engadine et plus récemment dans le Val Müstair. Les spécimens récoltés sont conservés au Musée d'histoire naturelle de Genève. Dottrens (1962) a étudié le campagnol des neiges et le campagnol commun, Von Lehmann (1969) les campagnols communs du Val Trupchun, Praz et Meylan (1973) capturèrent des micromammifères à Ramosch. Entre 1988 et 2000, Jürg Paul Müller et certains de ses collaborateurs réalisèrent différentes captures à Zernez, Susch et Ramosch ainsi que sur la surface incendiée d'Il Fuorn et au col de l'Ofen surtout pour obtenir des données sur la diversité des espèces et la répartition des micromammifères dans les Grisons (Müller et al. 2010). Regula Tester a étudié la répartition de quatre espèces de gliridés et leur utilisation de l'habitat en Basse-Engadine (Tester & Müller 2000). Depuis 2010, Jürg Paul Müller a intensifié ses relevés sur la diversité des espèces, la répartition et l'utilisation de l'habitat des insectivores et des rongeurs. Tous les types d'habitats possibles sont considérés et les espèces critiques déterminées avec des méthodes génétiques.

Lattmann (1973) a étudié une population de marmottes des Alpes dans le Val Trupchun et Heinrich Haller a utilisé les observations des gardiens du Parc pour établir une carte de répartition de l'espèce dans le Parc (Haller et al. 2013 : 141). Le lièvre variable a fait l'objet d'une étude sur sa sensibilité aux dérangements (Rehnus 2009). Pendant longtemps, les petits prédateurs ont suscité moins d'intérêt. Dans les années 2010/2011, de grandes portions de la Basse-Engadine et du Val Müstair ont été sondées par le biais de tunnels à traces, sous la direction de Simon Capt. Les résultats de ces études sont résumés dans le tableau 7.1.

Le spectre d'espèces du Parc national et de ses environs peut être considéré comme couvert (tableau 7.1). Les 38 espèces identifiées correspondent à 66 % des espèces répertoriées en Suisse (à l'exclusion des ongulés). L'altitude du Parc national et son intégration dans des bassins séparés du reste de la Suisse doivent être prises en compte dans l'interprétation des résultats. Les espèces qui apparaissent au moins localement dans d'autres régions des Alpes comme le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) ou le campagnol de Fatjo (*Microtus (Pitymys) multiplex*) n'ont jamais atteint le Parc national pour des questions liées à l'histoire du peuplement de la région. Une de ses particularités est sans aucun doute la présence – discrète – du lérotin commun, qu'on ne trouve qu'ici en Suisse (figures 7.12 et 7.13). En outre, la région assume une responsabilité accrue à l'égard d'espèces comme le lérot et la belette, qui sont mal représentées dans le reste de la Suisse. La musaraigne aquatique, liée aux cours d'eau naturels, est également bien représentée. Il est à noter que la taupe d'Europe (*Talpa europaea*) est absente du Parc national, du Val Müstair et entre Sent et Sils/Segl en Engadine.

Le lérotin commun, une particularité de la région

Figure 7.12 : Lérotin commun (*Dryomys nitedula*). (Photo : Milos Anđera)

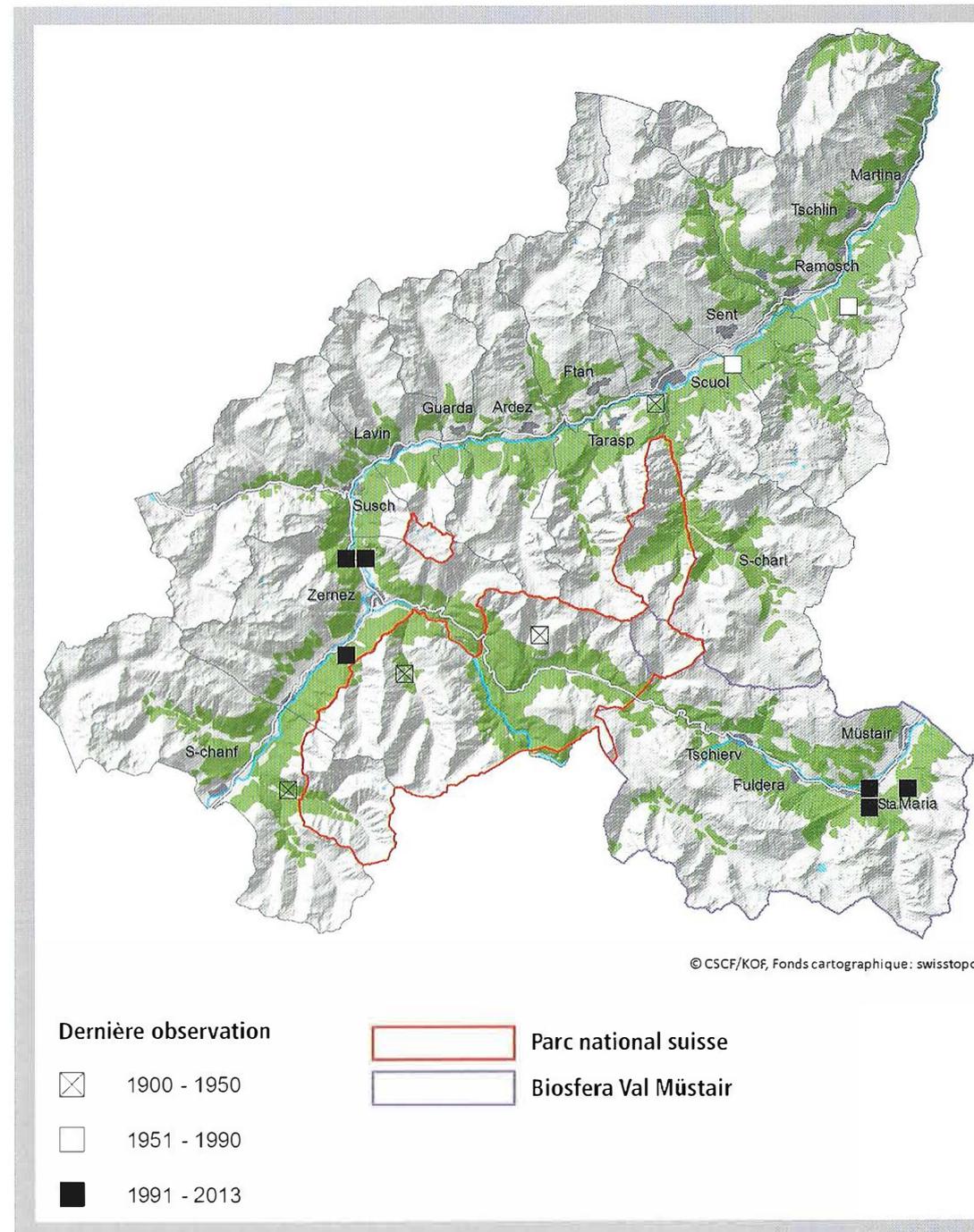


Figure 7.13 : Répartition du lérotin commun (*Dryomys nitedula*) en Basse-Engadine et dans le Val Müstair. (Données : CSCF/KOF ; cartographie: swisstopo)

Tableau 7.1 : Liste des espèces de mammifères terrestres (sans les ongulés) de la Basse-Engadine, du Parc national et du Val Müstair. On a répertorié le nombre de kilomètres carrés où la présence de l'espèce a été attestée au moins une fois (source : banque de données du CSCF, Bündner Naturmuseum, données partant de 1930). Pour compiler les données, tous les kilomètres carrés inclus ou touchés par le Parc national lui ont été attribués ; pour la Basse-Engadine (communes de Samnaun et de S-chanf non comprises) et le Val Müstair, c'est la somme des surfaces des communes concernées, déduction faite de la portion figurant dans le Parc national, qui a été considérée.

Nom français	Nom scientifique	Basse-Engadine		Parc national suisse		Val Müstair	
		872 km ²		220 km ²		181 km ²	
		Nombre de surfaces	Dernière observation	Nombre de surfaces	Dernière observation	Nombre de surfaces	Dernière observation
Loup	<i>Canis lupus</i>	4	2011	1	2005	11	2008
Renard roux	<i>Vulpes vulpes</i>	40	2013	65	2002	4	2011
Lynx boréal	<i>Lynx lynx</i>	2	2012	4	2009	1	2009
Loutre d'Europe	<i>Lutra lutra</i>	2	1955				
Fouine	<i>Martes foina</i>	31	2010	15	2011	11	2011
Martre	<i>Martes martes</i>	15	2003	2	1988	1	1993
Blaireau européen	<i>Meles meles</i>	9	2009	3	1991	4	1996
Hermine	<i>Mustela erminea</i>	47	2011	15	2010	24	2003
Belette	<i>Mustela nivalis</i>	36	2010	14	2011	6	2011
Putois d'Europe	<i>Mustela putorius</i>	6	1996				
Ours brun	<i>Ursus arctos</i>	11	2013	5	2013	20	2013
Hérisson commun	<i>Erinaceus europaeus</i>	2	2003			4	2011
Musaraigne de Miller	<i>Neomys anomalus</i>	4	1988	1	1933	2	1946
Musaraigne aquatique	<i>Neomys fodiens</i>	24	2013	4	2010	4	2002
Musaraigne alpine	<i>Sorex alpinus</i>	2	1973	1	2011	2	2013
Musaraigne commune	<i>Sorex araneus</i>	25	2012	10	2013	6	2013
Musaraigne pygmée	<i>Sorex minutus</i>	17	2013	5	2013	4	2013
Taupe d'Europe	<i>Talpa europaea</i>	6	2011				
Lièvre d'Europe	<i>Lepus europaeus</i>	26	2007	1	1980	7	1991
Lièvre variable	<i>Lepus timidus</i>	15	2012	41	2007	4	2012
Castor d'Europe	<i>Castor fiber</i>	3	2010				
Lérotin commun	<i>Dryomys nitedula</i>	5	2006	3	2005	4	2013
Lérot	<i>Eliomys quercinus</i>	62	2012	24	2012	21	2013
Loir gris	<i>Glis glis</i>	14	2012				
Muscardin	<i>Muscardinus avellanarius</i>	8	2012			6	2012
Campagnol des neiges	<i>Chionomys nivalis</i>	13	1998	13	2012	11	2013
Campagnol roussâtre	<i>Clethrionomys glareolus</i>	58	2012	35	2013	15	2013
Campagnol agreste	<i>Microtus agrestis</i>	10	2011				
Campagnol commun	<i>Microtus arvalis</i>	30	2012	19	2011	9	2013
Campagnol souterrain	<i>Microtus subterraneus</i>	6	2011	1	2010	1	2012
Mulot alpestre	<i>Apodemus alpicola</i>	23	2012	9	2013	5	2012
Mulot à collier	<i>Apodemus flavicollis</i>	26	2012	2	2012	4	1946
Mulot sylvestre	<i>Apodemus sylvaticus</i>	27	2010	3	2010	8	2013
Souris domestique	<i>Mus domesticus</i>					1	1988
Rat brun	<i>Rattus norvegicus</i>	2	2004				
Rat noir	<i>Rattus rattus</i>	1	1968				
Marmotte des Alpes	<i>Marmota marmota</i>	466	2013	106	2013	128	2013
Ecureuil roux	<i>Sciurus vulgaris</i>	49	2013	68	2012	15	2011

On a récolté moins de données sur les petits rongeurs et les musaraignes dans le Parc national que dans les deux zones limitrophes. En outre, les dernières mentions sont déjà assez anciennes. L'accès limité au Parc et l'altitude peuvent expliquer certaines de ces différences. Il faut aussi relever que les données disponibles ne sont pas toujours à jour pour les espèces communes car leurs observations ne sont souvent pas rapportées.

Les populations de mammifères chassés ont bénéficié de la protection totale du Parc national et sont souvent plus importantes que dans les zones limitrophes. Cela est surtout vrai pour les ongulés (chapitre 9). Les insectivores et les rongeurs ne sont pas rares dans le parc mais vivent en populations relativement restreintes dans les zones sèches (pâturages, peuplements de pins de montagne). Dans certaines régions, les herbivores comme le campagnol commun sont en concurrence avec les ongulés (Wittker 2009).

A l'avenir, le nombre d'espèces de mammifères devrait augmenter dans le Parc national. Un castor venu du Tyrol vit depuis plusieurs années dans la retenue créée sur l'Inn à Pradella et la loutre se rapproche aussi de la Suisse. Dans le futur, le loup, le lynx et l'ours vont apparaître régulièrement dans le parc et ses environs. La région est particulièrement intéressante pour l'ours, qui possède un centre de répartition en Italie voisine.

On s'attend à un accroissement de la diversité

Chauves-souris

Les premières connaissances sur les populations de chauves-souris de l'Engadine et de la région du Parc national datent de la seconde moitié du 19^e siècle. Une meilleure appréhension de ces animaux dans la région est liée à la création du Centre Coordination Ouest pour l'étude et la protection des chauves-souris (CCO), il y a une vingtaine d'années. La plupart des inventaires récents concernent des sites situés hors du Parc national (Lutz et al. 1986, Müller et al. 2010). Un seul inventaire a été effectué à ce jour dans le parc, dans la région d'Il Fuorn (Deuchler 1964). Hainard (1948) fait état d'une observation de chauves-souris dans le Val Cluozza en 1934.

Les chauves-souris présentent généralement une bonne mobilité, qui diffère cependant d'une espèce à l'autre. Un oreillard roux, espèce peu mobile, ne s'éloigne pas à plus de 1,5 km de sa colonie. Par contre, un grand murin peut s'éloigner à plus de 10 km de son gîte de repos pour chasser. C'est pourquoi il faut absolument tenir compte des zones environnantes dans toute étude des chauves-souris dans le Parc national. Cette synthèse des connaissances actuelles se rapporte donc à une région englobant une grande partie de la Basse-Engadine (sans Samnaun), S-chanf (Haute-Engadine) et tout le Val Müstair. Les bases de données nationales (CSCF et CCO) recèlent 695 occurrences pour ce périmètre

Divers types de mobilité des chauves-souris

Figure 7.14 : Le murin de Natterer détient le record suisse de reproduction en altitude dans la région du Parc national. (Photo : Thierry Bohnenstengel)



(colonies, observations isolées, localisations acoustiques) recueillies entre 1865 et 2013. La plupart des observations ont été faites à proximité des villages.

La faune des chauves-souris de Basse-Engadine et du Val Müstair compte 19 espèces, ce qui représente 63 % des espèces vivant en Suisse (tableau 7.2). Les paysages ruraux traditionnels diversifiés et exploités extensivement des zones d'étude peuvent expliquer cette remarquable diversité d'espèces. Plusieurs sont rares ou menacées, comme le murin de Brandt ou le petit murin. Les observations assez lacunaires effectuées jusqu'à ce jour dans le périmètre du Parc national montrent la présence de neuf espèces (30 % de la faune suisse), une très grande diversité de chauves-souris pour une région de montagne.

Liens étroits avec la région environnante

En raison de son altitude, le Parc national est un terrain peu favorable à la reproduction des chauves-souris. La plupart des espèces documentées ont donc leurs colonies de reproduction à plus basse altitude, en particulier dans les villages environnants. Seules trois espèces, la sérotine de Nilsson, le murin de Natterer et l'oreillard roux, peuvent se reproduire dans le périmètre actuel du Parc national, en utilisant des bâtiments comme la Chamanna Cluozza ou des arbres creux, dans le cas des deux dernières espèces. Les forêts du Parc, avec le nombre croissant de vieux arbres et la forte proportion de bois mort, offrent aussi des abris pour dormir à d'autres espèces, comme les noctules, la pipistrelle de Nathusius, la pipistrelle commune, le murin à moustaches ou le murin de Brandt.

Tableau 7.2 : Occurrences d'espèces de chauves-souris en Basse-Engadine, dans le Val Müstair et dans le Parc national et ses environs immédiats (2 km). * signifie que l'espèce se reproduit dans la zone d'étude et *) que la donnée est à confirmer. Le statut liste rouge se réfère à Bohnenstengel et al. (2014) : CR = au bord de l'extinction, EN = en danger, VU = vulnérable, NT = potentiellement menacée, LC = non menacée, NE = non évaluée, DD = données insuffisantes.

Espèce	Nom scientifique	Statut Liste rouge	Nombre d'observations Basse-Engadine et Val Müstair	Dernière année d'observation	Occurrence dans le Val Müstair	Occurrence dans le Parc national suisse
Barbastelle d'Europe	<i>Barbastella barbastellus</i>	EN	2	2013	X	
Sérotine de Nilsson*	<i>Eptesicus nilssoni</i>	VU	299	2013		X
Petit murin	<i>Myotis blythii</i>	CR	2	2013	X	
Murin de Brandt*	<i>Myotis brandtii</i>	VU	1	2011	X	
Murin de Daubenton	<i>Myotis daubentonii</i>	NT	12	2013	X	X
Grand murin	<i>Myotis myotis</i>	VU	5	2010	X	
Murin à moustaches*	<i>Myotis mystacinus</i>	LC	27	2013	X	X
Murin de Natterer*	<i>Myotis nattereri</i>	NT	30	2013	X	X
Grande noctule	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	DD	1	1865		
Noctule de Leisler	<i>Nyctalus leisleri</i>	NT	52	2013	X	X
Noctule commune	<i>Nyctalus noctula</i>	NT	2	2011	X *)	
Pipistrelle de Kuhl	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	LC	3	2013	X	
Pipistrelle de Nathusius	<i>Pipistrellus nathusii</i>	LC	9	2011	X	X
Pipistrelle commune*	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	LC	147	2013	X	X
Pipistrelle soprane	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	NT	3	2013	X	
Oreillard roux*	<i>Plecotus auritus</i>	VU	26	2013	X	X
Oreillard des Alpes*	<i>Plecotus macrotis</i>	EN	5	2013		
Grand rhinolophe	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	CR	2	1987		
Sérotine bicolor	<i>Vespertilio murinus</i>	VU	1	1963		X
	<i>Plecotus</i> sp.	-	(64)	2013	X	
	<i>Pipistrellus</i> sp.	-	(2)	2011		
	Nombre d'espèces		19		16	9

La diversité des forêts et des pelouses subalpines et alpines offre de précieux terrains de chasse aux chauves-souris tant que les éléments structurels du paysage sont conservés et qu'ils peuvent continuer à servir de corridors de déplacement. Les forêts sont plutôt traversées par des espèces forestières comme l'oreillard roux et l'oreillard des Alpes, tandis que les habitats subalpins ouverts

offrent des terrains de chasse privilégiés au petit murin, une espèce spécialisée dans les sauterelles et les grillons. Le Val dal Spöl et la région du col de l'Ofen constituent aussi des corridors de déplacement privilégiés pour les populations de la Basse-Engadine, du Val Müstair et de la Valle di Fraële en Italie.

Le projet de monitoring lancé en 2013 par le Parc national permettra d'étendre les connaissances sur les espèces qu'il abrite. En outre, l'utilisation du terrain par les chauves-souris devrait être mieux documentée. Certaines espèces comme la sérotine de Nilsson, le murin de Natterer, l'oreillard roux et l'oreillard des Alpes devraient être étudiées de manière ciblée. Peut-être le vieillissement des forêts avantage-t-il des espèces comme le murin de Brandt et le murin de Natterer.

Enjeux et perspectives

Il n'a jamais été question, par ce chapitre, de résumer un siècle de recherches éco-faunistiques au Parc national. Elles furent trop nombreuses et trop hétérogènes pour le faire. Son intention était plutôt d'en esquisser les principaux axes, d'en illustrer les forces et les faiblesses et d'en tirer quelques enseignements pour l'avenir. Quelques défis et perspectives de la recherche future sont mentionnés au chapitre 13. Les travaux présentés à titre d'exemples peuvent être résumés comme suit :

- le Parc national abrite des communautés animales et végétales qui, compte tenu de l'altitude, sont très riches et très diversifiées. Le statut particulier qui lui a été conféré, qui exclut toute exploitation humaine des écosystèmes qu'il abrite, garantit en outre leur évolution naturelle;
- une part non négligeable de ses peuplements d'ongulés migrent annuellement dans les milieux favorables des régions qui l'entourent, ne serait-ce que pour échapper aux conditions hivernales extrêmement rudes qui y règnent ;
- son peuplement d'oiseaux fluctue annuellement en fonction de la nidification sporadique de migrateurs au long cours ou d'espèces plus ou moins abondantes dans les milieux de ses régions limitrophes ;
- la biomasse que représentent ses communautés estivales d'invertébrés, et notamment d'insectes, est une source de nourriture importante pour certaines espèces emblématiques de chauves-souris dont les colonies de reproduction sont situées dans les vallées, à des distances non négligeables de ses confins ;
- ses communautés animales, telles celles de mollusques et de lépidoptères diurnes, se modifient avec le temps sous l'action des changements climatiques et au gré de l'émigration et de l'installation progressive à plus haute altitude d'espèces autrefois confinées aux régions de plaine et de moyenne montagne ;

- les communautés d'invertébrés prédateurs de ses écosystèmes les moins productifs (pelouses alpines) se sont maintenues et enrichies grâce à l'apport régulier d'une quantité importante de proies émanant des régions avoisinantes.

Ces quelques éléments soulignent clairement que, si le Parc national est un réservoir primordial d'espèces animales et végétales orophiles, son statut de sanctuaire autosuffisant et inviolable est un mythe, que ses limites, émanation d'une pratique, sont par essence arbitraires et que le maintien de sa diversité biologique dépend fortement de la conservation de celle des régions qui l'entourent. Dans une logique conservatoire, la constitution aujourd'hui envisagée d'une réserve de biosphère regroupant le Parc et les territoires qui le jouxtent mérite, malgré les difficultés rencontrées, non seulement d'être soutenue mais de se muer en objectif prioritaire pour toutes les parties intéressées à sa pérennité.

Bibliographie

- Baur B. & A. Baur (2013) Snails keep the pace: shift in upper elevational limit on mountain slopes as a response to climate warming. *Canadian Journal of Zoology* 91 : 596–599.
- Baur B., T. Meier, A. Baur & D. Schmera (2014a) Terrestrial gastropod diversity in an alpine region: Disentangling effects of elevation, area, geometric constraints, habitat type and land-use intensity. *Ecography* 37 : 390–401.
- Baur B., T. Meier, D. Schmera, M. Baur & A. Baur (2014b) Vielfalt der Landschnecken in der Val Müstair. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 102.
- Bohnenstengel T., H. Krättli, M. K. Obrist, F. Bontadina, C. Jaberg, M. Ruedi & P. Moeschler (2014) Rote Liste Fledermäuse. Gefährdete Arten der Schweiz, Stand 2011. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern, CSCF, Neuchâtel, Centre de Coordination Est et Ouest pour l'étude et la protection des chauves-souris, Genf und Zürich und WSL, Birmensdorf.
- Brunies S. (1914) *Der Schweizerische Nationalpark*. Frobenius AG, Basel.
- Bütikofer E. (1916) Beobachtungen über das Vogelleben im Schweizerischen Nationalpark. *Ornithologischer Beobachter* 14 : 1–5.
- Bütikofer E. (1920) Die Molluskenfauna des Schweizerischen Nationalparks. *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 55 : 1–134.
- Cherix D., P. Werner & F. Catzeflis (1980) Organisation spatiale d'un système polycalique chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 53 : 163–172.
- Cherix D., Y. Gonseth & A. Pasche (éds.) (2007) Faunistique et écologie des invertébrés au Parc national suisse. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94.

- Cotty A. & M. Dethier (1981) Les lépidoptères d'une pelouse alpine au Parc national suisse. *Nota lepidopterologica* 4 : 129–150.
- Delarze R. & Y. Gonseth (2008) Guide des milieux naturels en Suisse. Ecologie, menaces, espèces caractéristiques. 2 ed. Rossolis, Bussigny, 424 p.
- Dethier M. (1983) Araignées et opilions d'une pelouse alpine au Parc national suisse (Arachnoidea: Opiliones, Aranei). *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck* 70 : 67–91.
- Deuchler K. (1964) Neue Fledermausfunde aus Graubünden. *Revue Suisse de Zoologie* 71 : 559–560.
- Domisch T., L. Finér & M. Jurgensen (2005) Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Annales Zoologici Fennici* 42 : 277–282.
- Dottrens E. (1962) *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc National Suisse. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 46.
- Duelli P. & M. K. Obrist (2007) Rapid Biodiversity Assessment (RBA) der Arthropodenfauna im Schweizerischen Nationalpark. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94 : 123–133.
- Filli F., R. Haller, M. Moritzi, M. Negri, J. M. Obrecht, K. Robin & A. Schuster (2001) Die Singvögel im Schweizerischen Nationalpark: Verbreitung anhand GIS-gestützter Habitatmodelle. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 109 : 47–90.
- Fürst P.-A. (1982) Etude de la biocénose de trois pelouses alpines et approche faunistique et écologique des Aranéides. Travail de licence, Université de Neuchâtel.
- Galland P. (1982) Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc National Suisse. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.
- Géroutet P. (1969) Les oiseaux en Suisse. Avanti, Neuchâtel.
- Gonseth Y., D. Cherix & A. Pasche (2007a) Recherches scientifiques sur les invertébrés au Parc national suisse: bilan et perspectives. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94 : 183–200.
- Gonseth Y., A. Besson, A. Pasche, M. Macherez & D. Cherix (2007b) Description d'une méthode d'échantillonnage et de suivi des lépidoptères diurnes (Papilionoidea, Hesperioidea et Zygaenidae) au Parc national suisse. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94 : 81–88.
- Hainard R. (1948) Mammifères sauvages d'Europe. I. Insectivores, Chéiroptères, Carnivores. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- Haller H., A. Eisenhut & R. Haller (2013) Atlas du Parc national suisse. Les 100 premières années. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 99/II.
- Hänggi A. & A. Stäubli (2012) Nachträge zum «Katalog der schweizerischen Spinnen». 4. Neunachweise von 2002 bis 2011. *Arachnologische Mitteilungen* 44 : 59–76.
- Kutter H. (1975) Die Ameisen (Hym. Formicidae) des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 74.
- Lattmann P. (1973) Beiträge zur Ökologie und zum Verhalten des Alpenmurmeltieres (*Marmota m. marmota* L.). *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 66.
- Lüscher B. & A. Hänggi (2007) Beitrag zur Kenntnis der Spinnenfauna einer alpinen Weide (Alp Trupchun, Schweizerischer Nationalpark). *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94 : 135–147.
- Lutz M., M. Zahner & H. P. Stutz (1986) Die gebäudebewohnenden Fledermausarten des Kantons Graubünden. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 103 : 91–140.
- MacArthur R. H. & E. O. Wilson (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Maggini R., A. Guisan & D. Cherix (2002) A stratified approach for modelling the distribution of a threatened ant species in the Swiss National Park. *Biodiversity and Conservation* 11 : 2117–2141.
- Matthey W. (2007) Les invertébrés de la pelouse alpine (*Caricetum firmae*) au Parc national suisse. *Revue des travaux effectués de 1976 à 1984 au Munt la Schera*. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz* 94 : 5–68.
- Monney J.-C. & A. Meyer (2005) Rote Liste der gefährdeten Reptilien der Schweiz, BUWAL & Karch, Bern.
- Mosimann P., B. Naef-Daenzer & M. Blatter (1987) Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. *Der Ornithologische Beobachter* 84 : 275–300.
- Müller J. P., H. Jenny, M. Lutz, E. Mühlethaler & T. Briner (2010) Die Säugetiere Graubündens – eine Übersicht. *Stiftung Sammlung Bündner Naturmuseum und Desertina Verlag, Chur*.
- Müller M. (2002) Die Avifauna der Bergföhrenwälder des Schweizerischen Nationalparks im Ofenpassgebiet. *Der Ornithologische Beobachter* 99 : 1–18.
- Pictet A. (1942) Les macrolépidoptères du Parc national suisse et des régions limitrophes. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 8.
- Praz J.-C. & A. Meylan (1973) Insectivores et rongeurs de Basse-Engadine. *Revue Suisse de Zoologie* 80 : 675–680.
- Rehnus M. (2009) Habitat selection of the mountain hare (*Lepus timidus*) in the Central Alps. Masterarbeit, Universität für Bodenkultur Wien.
- Rezbanyai-Reser L. (1998) Bemerkungen und Berichtigungen zur Macrolepidopterenfauna des schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung von Pictet, 1942 (Lepidoptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 71 : 177–186.
- Sachot S. (1996) Effet des réserves forestières intégrales sur les communautés d'araignées. Travail de diplôme, Université de Lausanne.
- Sachot S. (1997) Effet de fortes densités d'ongulés sur l'arachnofaune des prairies alpines du Parc national suisse. *Arbeitsberichte zur Nationalparkforschung, Zerne*.

- Saint Girons H. (1980) Biogéographie et évolution des vipères européennes. *Compte rendu des Séances de la Société de biogéographie* 496: 146–172.
- Sauter W. (1993) Oekologische Untersuchungen im Unterengadin: Schmetterlinge (Lepidoptera). *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark*. Band 12, 14. Lieferung.
- Schmid J. (2008) The identity of *Pammene engadinensis* Müller-Rutz, 1920 (Tortricidae: Olethreutinae, Grapholitini). *Nota Lepidopterologica* 31: 223–225.
- Schmid J. (2011) Schweizer Neufunde aus Graubünden in Ergänzung zur Liste der Schmetterlinge der Schweiz (Lepidoptera: Tineidae, Bucculatricidae, Gracillariidae, Coleophoridae, Autostichidae, Gelechiidae). *Entomo Helvetica* 4: 193–198.
- Schmid J. (2013) *Coleophora thymi* M. Hering, 1942, neu für die Schweiz (Lepidoptera: Coleophoridae). *Entomo Helvetica* 6: 143–144.
- Schmid J., R. Bryner & P. Sonderegger (2000) Wiederauffinden und Charakterisierung des Matterhorn-Bärenspinners *Holoarctia cervini* (Fallou, 1864) und dessen Lebensraumes im Schweizerischen Nationalpark (Lepidoptera: Arctiidae). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 176: 1–5.
- Schütz M., C. Kretz, L. Dekoninck, M. Iravani & A. C. Risch (2008) Impact of *Formica exsecta* Nyl. on seed bank and vegetation patterns in a subalpine grassland ecosystem. *Journal of Applied Entomology* 132: 295–305.
- Sonderegger P. (1971) Das Genus *Erebia* (Lep.) im Schweizerischen Nationalpark und seinen angrenzenden Gebieten. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 62.
- Swiss Bird Index SBI (2013), Schweizerische Vogelwarte Sempach.
- Tester R. & J. P. Müller (2000) Verbreitung und Habitatdifferenzierung der Schläfer (Gliridae) im Unterengadin (Schweiz). *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 109: 93–112.
- Thaler K. (1995) Ökologische Untersuchungen im Unterengadin: Spinnen (Araneida) mit Anhang über Weberknechte (Opiliones). *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* Band 12, 15. Lieferung.
- Thomann H. (1956) Die Psychiden und Mikrolepidopteren des Schweizerischen Nationalparkes und der angrenzenden Gebiete. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark* 35.
- Von Burg G. (1921) Der Engadiner Uhu. *Der Weidmann* 3: 5–6.
- Von Burg G. (1925) Rückblick und Abschluss. Bächler & Co. Bern.
- Von Lehmann E. (1969) Eine Kleinsäugeraufsammlung von der Purchèr-Alm. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 93: 110–116.
- Wittker C. (2009) Extinction of *Microtus arvalis* in the Swiss National Park? A case study on the effects of vegetation change and climatic variability. Masterarbeit, ETH Zürich.
- WNPK (1966) *Durch den Schweizerischen Nationalpark*. Ein wissenschaftlicher Führer. P. Attinger S.A., Neuchâtel.

Auteurs

- Daniel Cherix, Université de Lausanne, daniel.cherix@unil.ch
 Yves Gonseth, Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel, yves.gonseth@unine.ch
 Jérôme Pellet, Université de Neuchâtel, jerome.pellet@unine.ch
 Bruno Baur, Université de Bâle, bruno.baur@unibas.ch
 Christian Bernasconi, Centre Pro Natura Lucomagno, Acquacalda
 Thierry Bohnenstengel, Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel
 Simon Capt, Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel
 Flurin Filli, Parc national suisse, Zerne
 Anne Freitag, Musée cantonal de zoologie, Lausanne
 Ambros Hänggi, Musée d'histoire naturelle, Bâle
 Myriam Lutz Mühlethaler, Fondation protection chauves-souris Grisons, Rhâzüns
 Arnaud Maeder, Musée d'histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds
 Erich Mühlethaler, Fondation protection chauves-souris Grisons, Rhâzüns
 Mathis Müller, Station ornithologique suisse de Sempach
 Jürg-Paul Müller, Malix
 Aline Pasche, Epalinges
 Jürg Schmid, Ilanz
 Sylvain Ursenbacher, Université de Bâle
 Niklaus Zbinden, Station ornithologique suisse de Sempach