



**HAL**  
open science

# Potentialité de la bioacoustique comme outil de dénombrement d'espèces difficiles d'accès : cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*)

Thibaut Marin-Cudraz

## ► To cite this version:

Thibaut Marin-Cudraz. Potentialité de la bioacoustique comme outil de dénombrement d'espèces difficiles d'accès : cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*). Biodiversité et Écologie. Université de Lyon, 2019. Français. NNT : 2019LYSES044 . tel-02894049

**HAL Id: tel-02894049**

**<https://theses.hal.science/tel-02894049>**

Submitted on 8 Jul 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



N°d'ordre NNT : 2019LYSES044

**THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON**  
opérée au sein de  
**l'Université Lyon / Saint-Etienne**

**Ecole Doctorale** ED SIS 488

**Spécialité / discipline de doctorat :**  
Biologie

Soutenue publiquement le 17/10/2019, par :  
**Thibaut G. Marin-Cudraz**

---

**Potentialité de la bioacoustique comme  
outils de dénombrement d'espèces  
difficile d'accès :**  
**Cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*)**

---

Devant le jury composé de :

Nom, prénom grade/qualité établissement/entreprise **Président.e (à préciser après la soutenance)**

Charrier, Isabelle, Directrice de recherche, HDR, CNRS

**Rapporteuse**

Gilles, Yoccoz, Professor, UiT/Artic University of Norway

**Rapporteur**

Curé, Charlotte, Chargée de Recherche, CEREMA

**Examinatrice**

Nicolè, Florence, Maîtresse de Conférence, Univ. Lyon/UJM

**Examinatrice**

Mathevon, Nicolas, Professeur, Univ. Lyon/UJM

**Directeur de thèse**

Sèbe, Frédéric, Maître de conférence, Univ. Lyon/UJM

**Co-directeur de thèse**

**Potentialité de la bioacoustique  
comme outils de dénombrement  
d'espèces difficile d'accès :**  
Cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*)



Crédit photo : Bertrand Muffat-Joly

*« Même à notre âge !  
Un voyage d'apprentissage  
Ça demande du courage ! »  
Générique de Pokémon*

*« L'enfant est un chercheur et le chercheur est un enfant »  
François Taddei*

*« Without Deviation from the norm, 'progress' is not possible. »  
Frank Zappa*



## Remerciements

*Brighton, début de l'IBAC2019, il est plus de minuit, tout le monde est censé être couché, c'est le moment parfait pour commencer les remerciements !*

Mes premiers remerciements vont tout d'abord à **l'école doctorale** qui a permis au laboratoire d'engager un nouveau doctorant sur le sujet. C'est une occasion rare et je vous en remercie.

Je souhaite ensuite remercier mes deux directeurs de thèse, **Nicolas Mathevon** et **Frédéric Sèbe**. Merci de m'avoir fait confiance pour reprendre cette thèse. Nicolas, merci de permettre une telle ambiance au laboratoire et de favoriser les interactions scientifiques entre tes étudiants, j'ai tellement aimé pouvoir aider au projet pic ! Merci également de ta franchise sur mon travail, qui m'a toujours permis d'avancer. Fred, merci pour ton investissement sans limite dans le sujet de thèse. Je suis fier d'être ton premier doctorant. J'ai beaucoup appris sur moi-même durant cette période. On se ressemble peut-être trop sur certains points et pas assez sur d'autres mais je pense que cette thèse aura été une aventure marquante pour tous les deux ! Ce n'est pas dans toutes les thèses qu'on partage 10 m<sup>2</sup> pendant plusieurs jours tout en sentant le chacal avec son directeur.

Je remercie **les membres de mon comité** pour avoir accepté de lire et d'évaluer mon travail. J'espère que cette thèse ne sera pas trop indigeste !

Merci à toute l'équipe technique de biologie. Vous m'avez réservé un accueil chaleureux et toujours mis dans les meilleures conditions pour enseigner durant les travaux pratiques.

Merci à **Florence Nicolè** pour m'avoir redirigé vers la PPLSDA, qui aura été au cœur de beaucoup d'avancées de cette thèse ! Merci également pour les conseils pour les TP de génétique des populations.

Merci à **Philippe Aubry** pour ton expertise en biométrie et tes conseils sur mes travaux.

Un grand merci à Monsieur lagopèdes de France, **Claude Novoa**, merci d'avoir encouragé la bioacoustique comme moyen d'étude du lagopède et j'espère que cette thèse fera honneur à ton dévouement pour l'espèce. Merci pour le partage de tes connaissances des Pyrénées, ton aide pour le terrain Canigou et tes commentaires judicieux sur mon travail.

Merci **Mathieu** et **Joseph** pour avoir déblayé le travail sur le lago.

Un grand merci à toutes les personnes qui étaient sur le terrain, avec ou sans moi. Merci à **Bertrand Muffat-Joly**, le petit bisounours te remercie pour ton dynamisme sur le terrain et tes belles photos. Merci à toute **la famille Sèbe** pour leur accueil chaleureux et leurs visites au Canigou, les poches remplies de grillades ! Merci à tous les compteurs qui sont venus compter les lagos à Flaine : **Fabrice Antoine, Marc Arvin-Berod, Thomas Betton, Loïc Berger, Sébastien Bernard, Michel Bouchard, Félicien Bros, Etienne Marlé, Joël Prince, Aymeric Richard, Fanny Ryback, and Théophile Yeme.**

Merci aux organismes pour leur support logistique sur le terrain : **ONCFS, ONF, Station de Flaine.**

Merci à tous les participants de mon expérience de psychoacoustique.

Merci à tous les stagiaires que j'ai encadrés plus ou moins longtemps : **Jonas, Julie, Wafa, Maud, Léna.** Vous m'avez tous apporté quelque chose de différent. Manager des gens est un exercice particulier et j'ai beaucoup appris avec vous !

Merci à tous mes colocataires de bureau : Hélène, Noori, Mélanie, Tifany. Vous m'avez bien distrait et m'avez laissé quand il fallait

Un grand merci à tous les membres passés et futurs de l'ENES pour avoir supporté mes jeux de mots. J'ai pris un grand plaisir à vous côtoyer et à voir le labo grandir durant ma thèse et ce n'est que le début. J'espère que nous continuerons à travailler ensemble ! Merci **Joël** pour tes discussions philosophiques du vendredi soir. Merci **Vincent** pour tes gâteaux, être le seul à surenchérir à mes jeux de mots. Merci **Florence** pour ton aide durant les TPs. Merci à **David** pour les quelques conversations animés au bar. Merci Emmanuelle de nous décharger prendre en main tous les côtés administratifs, Thanks **Kasia** for your kindness, support and energy. Merci **Elisa** pour ta gentillesse. Merci à **Clémentine** et **Immen** pour leur accueil à mon début au labo. *Merci Marie !* J'espère que tu t'amuses bien là où tu es ! Merci **Emilie** et **Julie**, tip-top ! L'aventure ne fait que commencer pour vous ! Merci **Avelyne** pour ton énergie et tes convictions, j'espère que tu pourras enfin monter ton projet de recherche ! Au final, je suis après toi dans l'ordre de passage de fin de thèse ! Merci **Aourell**, j'espère que tu pourras trouver ta voie et t'éclater dans ce que tu fais et à continuer à boire de la bière au fruit rouges.

Merci **Max** ! Reste libre comme la chanson. Gros kiff de travailler avec toi sur le projet pic. Garde ton énergie et ton foie (si possible).

Merci **Neeko** pour partager mon humour frelaté, pour ta bonne humeur quotidienne ! Tu es le pilier (de bar) de ce labo pour les docs !

Un grand merci à l'équipe de l'été 2019 ! ça faisait du bien d'avoir des gens autour au moment de la rédaction ! Merci pour vos encouragements et m'avoir apporté à manger dans ma chambre à brighton, vous m'avez chouchouté ! Merci **Mathilde et Lucie**, vous avez déjà bientôt de la bouteille en tant que doc, c'est sur vous que repose la prochaine génération, pas de pression. Thanks **Ali**, I hope you'll find your husband in the shengen space. Merci **Juliette et Clément**, vous m'avez bien accueilli à Orsay lors de mon passage rapide. Juliette j'espère que tu pourras vivre tranquillo ta vie en corse. Scrupule-man, Clément, j'espère que tu pourras continuer en recherche ou aller cocher des oiseaux tout en mangeant des crêpes bretonnes !

Merci **Coraline**, tu fais partie du labo maintenant !

Merci **Laura** pour ton soutien mutuel durant cette rédaction simultanée, ton accueil à mon arrivée, ta patience et ta gentillesse. Bonne rentrée et bon courage pour garder les petites têtes blondes sous contrôle !

Merci **Léo**, j'ai kiffé passer ces trois années et plus avec toi, on a bien rigolé et discuté ensemble, surtout dans la voiture en rentrant sur Lyon le vendredi, dans les bouchons. Peace man !

Merci à tous les potes : **Julien, Vassili, Loïc, Baptiste, Paul, François, Thomas, Arnaud**, pour les soirées jeux de rôle et autre, ça a bien permis de décompresser tout en mangeant des choses beaucoup trop grasses, salées, sucrées, alcoolisées pour la santé ! Merci à **JM** et **Caro** pour m'avoir fait parrain de la petite Saskia, c'est un geste de confiance qui ne s'oublie pas !

Et enfin, merci à ma famille, en particulier mes parents et ma sœur, qui ont encouragé celui qui enregistrait les « galopèdes » dans la montagne.

Merci à tous ceux que j'ai oublié et à toutes les personnes qui liront cette thèse !

---

## Résumé

<b>1   Introduction</b>	<b>4</b>
1.1   La bioacoustique comme outil de quantification de la faune . . . . .	4
1.1.1   Informations présentes dans les signaux acoustiques . . . . .	4
1.1.2   Progrès technologiques et techniques de la bioacoustique . . . . .	5
1.1.3   Les différents niveaux d'informations accessibles par les techniques de bioacoustique . . . . .	6
1.1.3.1   Évaluation de la diversité acoustique globale des milieux . . . . .	6
1.1.3.2   Recensement des espèces . . . . .	6
1.1.3.3   Dénombrement des individus d'une population . . . . .	7
1.1.3.3a   Localisation de l'animal émetteur . . . . .	8
1.1.3.3b   Identification de l'émetteur . . . . .	9
1.1.4   Avantages et inconvénients de la bioacoustique par rapport aux méth- odes de recensement traditionnelles . . . . .	10
1.2   Le lagopède alpin, espèce sentinelle de la haute montagne française . . . . .	11
1.2.1   Une espèce adaptée aux milieux froids . . . . .	11
1.2.2   Le lagopède alpin en hautes montagnes européennes, une espèce fragilisée	14
1.2.3   Estimation des populations de lagopèdes alpins . . . . .	16
1.3   La bioacoustique appliquée au lagopède alpin : hypothèses de travail, défis et méthodes . . . . .	18
1.3.1   Problématique général de la thèse . . . . .	18
1.3.2   Mesure des erreurs de localisations durant le protocole de point d'écoute	19
1.3.3   Utilisation de la bioacoustique pour dénombrer les mâles lagopèdes alpins	20
1.3.4   Dynamique du chant et enregistrements longues durées . . . . .	23
<b>2   Article 1 : Auditory point counts of birds in high mountain results in high     rates of errors</b>	<b>25</b>
<b>3   Article 2 : Acoustic monitoring of rock ptarmigan: a multi-year comparison     with point-count protocol</b>	<b>60</b>
<b>4   Article 3 : Temporal sampling and signal processing strategy for long-term     acoustic monitoring in extreme conditions: A case study of a secretive bird     living in mountainous environment</b>	<b>62</b>
<b>5   Discussion</b>	<b>88</b>
5.1   Imprécisions des résultats obtenus par le protocole classique de point d'écoute	88

5.1.1   Biais des protocoles basés sur la perception auditive d'observateurs humains . . . . .	88
5.1.2   Compensation possibles des biais du protocole traditionnel de points d'écoute . . . . .	91
5.1.2.1   Indices prenant en compte la variabilité des résultats de comptage .	91
5.1.2.2   Compensation de l'effet de la distance compteur - oiseau par distance sampling . . . . .	91
5.1.2.3   Compensation du biais observateur par la méthode des observateurs multiples . . . . .	94
5.1.2.4   Compensation de la variabilité journalière des résultats en répétant les comptages . . . . .	95
5.1.3   La bioacoustique, une méthode complémentaire au protocole traditionnel.	95
5.2   La méthode bioacoustique permet d'obtenir des informations sur les populations de lagopèdes alpins à plusieurs niveaux . . . . .	96
5.2.1   La qualité des milieux de vie du lagopède est potentiellement mesurable	96
5.2.2   La présence / absence du lagopède est détectable . . . . .	97
5.2.3   L'activité vocale est mesurable et peut être utilisée comme proxy du nombre de mâles chanteurs dans les populations . . . . .	98
5.2.4   La variabilité acoustique permet de dénombrer les mâles annuellement malgré plusieurs difficultés . . . . .	99
5.3   Développements à apporter à la méthode . . . . .	101
5.3.1   Amélioration de la détection et extraction des vocalisations des mâles.	101
5.3.2   Prise en compte de la variabilité inhérente aux jeux de données issus de suivis à large échelle. . . . .	102
5.3.2.1   Augmentation du jeu de données de référence . . . . .	102
5.3.2.2   Regroupement des types de vocalisations pour augmenter la représentation des mâles . . . . .	103
5.3.2.3   Réadaptation du clustering . . . . .	103
5.3.2.4   Anticipation de la variabilité acoustique induite par les dialectes . .	103
5.3.3   Possibilités du suivi des femelles . . . . .	104
5.4   Vers un suivi à large échelle ? . . . . .	105
5.4.1   Vulgarisation de la méthode . . . . .	105
5.4.2   Contraintes d'un suivi acoustique à grande échelle en haute montagne	107
5.4.2.1   Coûts engendrés par le matériel . . . . .	107
5.4.2.2   Coûts engendrés par le personnel . . . . .	108

5.4.3   Proposition d'un protocole de suivi acoustique des populations de lagopèdes alpins . . . . .	108
<b>Bibliographie</b>	<b>110</b>
<b>Résumé / Summary</b>	<b>126</b>

# 1 | Introduction

## 1.1 | La bioacoustique comme outil de quantification de la faune

### 1.1.1 | Informations présentes dans les signaux acoustiques

La communication est un élément vital dans la vie de nombreuses espèces animales car elle permet aux individus de maintenir et réguler leurs interactions (Bradbury et Vehrencamp, 1998). Au sens biologique, la communication peut être définie comme l'action qu'exerce un organisme sur un autre organisme en influençant ou modifiant le comportement de celui-ci. Les signaux acoustiques sont utilisés par les animaux pour échanger des informations dans différents contextes. Le schéma classique de la chaîne de transmission de l'information implique un émetteur, un récepteur et un canal de transmission (Shannon et Weaver, 1949 ; Bradbury and Vehrencamp, 2011). L'émetteur code des informations dans un signal, qui va se propager dans le milieu pour arriver jusqu'au récepteur. Le récepteur va décoder le signal pour en tirer des informations et réagir en fonction. Les fonctions et contextes des échanges acoustiques ont modelé les signaux via différentes contraintes et pressions de sélections, pour donner lieu à plusieurs niveaux d'informations contenus dans les signaux acoustiques.

Les contraintes liées aux capacités physiologiques de l'émetteur ou récepteur ainsi que les contraintes de propagation du signal dans son environnement auront des répercussions directes sur le processus de communication et la structure du signal.

On retrouve des signaux acoustiques dans la plupart des comportements fondamentaux tels que l'appartenance spécifique, la recherche du partenaire sexuel, la recherche du jeune ou du parent, la recherche de nourriture, les soins au jeune la localisation des individus mais également l'indication de l'état émotionnel. Le signal est donc souvent caractéristique de l'espèce et porte donc l'information spécifique (Catchpole et Slater, 2008). Des variations sont observées au sein de populations et groupes d'une même espèce. Ces variations sont le résultat de divergences génétiques et comportementales entre les différentes populations (Benedict et Bowie, 2009). Les signaux acoustiques peuvent être également différents entre individus, notamment lorsque le comportement d'émission acoustique est impliqué lors de comportements sociaux (Charrier et al., 2003 ; Janik et Sayigh, 2013) mais est particulièrement présent lors de la sélection sexuelle. La vie sociale au sein d'un groupe intra spécifique exige bien souvent que les individus se reconnaissent pour adapter leurs réponses comportementales. En effet, l'identification d'un protagoniste permet d'adopter un comportement adéquat : sexuel face à un partenaire, agressif vis-à-vis d'un étranger ou parental envers sa descendance. La reconnaissance individuelle a donc pour fonction principale d'établir

puis de maintenir un lien privilégié entre deux individus et de diminuer le risque d’erreurs d’identification ainsi qu’une bonne modulation du comportement, pour éviter de mauvaises prises de décisions. Le signal intervenant dans ces contextes va être exacerbé et pourra permettre de distinguer chaque individu, en étant représentatif de ses limites physiologiques, génétiques, d’apprentissage (Kroodsma, 1982 ; Tibbetts et Dale, 2007 ; Catchpole et Slater, 2008 ; Taylor et Reby, 2010 ; Nowicki and Searcy, 2014 ; Tamura et al., 2018). Ce signal va donc contenir des informations permettant de différencier un individu d’un autre. Enfin, les sons émis par un individu ne sont pas forcément constants et peuvent varier en fonction de son état émotionnel et physiologique (Perez et al., 2012).

Ainsi, les signaux acoustiques présentent différents niveaux et quantités d’informations. Les informations spécifiques, populationnelles et individuelles seront donc utilisables pour recenser la faune et obtenir différents niveaux de détails, de la présence/absence d’espèces au dénombrement d’individus.

### **1.1.2 | Progrès technologiques et techniques de la bioacoustique**

La potentialité d’utilisation de la bioacoustique comme outil de recensement de la faune a explosé ces dernières années grâce aux avancées technologiques et techniques récentes. Les enregistreurs automatiques (Gibb et al., 2019) sont devenus accessibles, légers et très résistants aux éléments météorologiques tout en ayant une bonne qualité d’enregistrement. Ils sont potentiellement déployables dans de nombreux milieux aquatiques et terrestres. Le paramétrage fin des horaires d’enregistrements couplée aux avancements des technologies de stockages de données permet d’enregistrer de grandes quantités de données acoustiques sur de larges échelles temporelles.

La quantité de données générée par ces études est donc importante. Les premières études ont analysé les enregistrements manuellement (Wimmer et al., 2013a), le temps d’analyse est très long et les différences de capacités de reconnaissances des opérateurs ont engendré de la variabilité non désirée (Fritsch et Bruckner, 2014). Ainsi au cours des dernières décennies de nombreuses extensions dédiées à l’analyse des signaux animaux ont vu le jour de nombreux grands langages de programmation (package *seewave* pour R, Sueur et al., 2008 ; *Biosound* pour python, Theunissen, 2018). L’efficacité des techniques de big data et deep learning appliquées aux données acoustiques sont de plus en plus efficaces dans la reconnaissance d’espèces (Dugan et al., 2010a, 2010b) et rendent possible l’analyse automatique de larges quantités de données. Ainsi, toutes les avancées techniques et informatiques permettent la récolte de larges quantités de données en bioacoustique dont les informations sont extraites grâce à des outils d’analyses performants. Le niveau de précision des résultats récoltés est



à l'image des informations présentes dans les signaux acoustiques : à plusieurs niveaux de détails.

### **1.1.3 | Les différents niveaux d'informations accessibles par les techniques de bioacoustique**

#### **1.1.3.1 | Évaluation de la diversité acoustique globale des milieux**

L'écoacoustique est l'étude et la mesure de grands ensembles écologiques (paysages, communautés, populations) via l'utilisation de la bioacoustique et notamment du paysage acoustique (ou soundscape en anglais, Krause, 1987 ; Pijanowski et al., 2011). Ce paysage acoustique est composé des sons provenant de source biologiques (anthropophonie quand émit par des activités humaines, biophonie pour des sources non-humaines) et non biologiques (géophonie). L'étude de la biophonie, permettra donc de mesurer la biodiversité acoustique. Plus le nombre d'espèces présent dans un milieu sera important, plus le nombre de signaux acoustiques différents seront présents. De même, plus le milieu contiendra de membres de la même espèce, plus les occurrences de celle-ci seront nombreuses et différentes les unes des autres, chaque individu produisant des sons légèrement différents. La complexité de la biophonie d'un milieu est ainsi directement lié à sa biodiversité. Des indices acoustiques permettant de mesurer cette complexité ont été développés pour mesurer les différents indices de biodiversité. Les indices acoustiques sont des proxys de la biodiversité et permettent de mesurer la diversité acoustique au sein d'un même lieu au court du temps. Les indices sont des proxys de la biodiversité et se focalisent sur la comparaison de la diversité spectrale entre deux espaces distincts. Ses indices permettent donc d'étudier les communautés animales et la diversité spécifiques de milieux (Sueur et al., 2014 ; Rodriguez et al., 2014 ; Sueur, 2018) mais surtout de pouvoir comparer les niveaux de biodiversité à l'intérieur et entre écosystèmes (Joo et al., 2011 ; Depraetere et al., 2012 ; Lelouch et al., 2014 ; Tucker et al., 2014 ; Desjonquères et al., 2015 ; Krause and Farina, 2016 ; Ulloa et al., 2018).

#### **1.1.3.2 | Recensement des espèces**

Les études de suivis acoustiques des espèces sont des extensions des protocoles déjà appliqués avec des observateurs humains, les enregistreurs acoustiques autonomes remplaçant les observateurs humains. Les recensements utilisant des transects sont ceux qui bénéficient le moins de la bioacoustique puisque ce sont les compteurs qui enregistrent eux-mêmes avec un microphone à main les sons émis le long du transect, l'enregistrement permettant de vérifier qu'il n'y ait pas d'oubli par le compteur après le comptage. Les chercheurs peuvent également placer des enregistreurs automatiques sur plusieurs points du transect (Cerqueira,

2016). Ce sont en effet les échantillonnages ponctuels qui vont profiter au mieux de l'approche bioacoustique.

Le principe du point d'écoute consiste à dénombrer les espèces présentes dans une aire d'étude en plaçant des observateurs en différents points. L'inventaire final se fait en combinant et confrontant les observations de l'ensemble des observateurs (Lancia et al., 2005). Si le principe reste commun, il existe une diversité de protocoles qui se distinguent par la manière d'espacer les points dans la zone d'écoute et la durée et le nombre d'observations. C'est ainsi essentiellement l'échantillonnage spatio-temporel qui diffère entre les études afin de s'adapter aux particularités environnementales des différents milieux d'étude (Pieretti et al., 2015 ; Van Parijs, 2009 ; Wimmer et al., 2013b). Il est alors facile de remplacer des observateurs humains par des enregistreurs acoustiques, ce qui permet de se dispenser de la limitation dû au nombre d'observateurs disponibles. On peut donc augmenter la densité de points ou étendre la zone d'étude et jouer ainsi sur la précision de l'échantillonnage spatio-temporelle.

La différenciation des espèces dans les enregistrements se fait via une grande diversité de techniques, que ce soient des experts en écoutant directement les enregistrements (Fraser, 2018) ou via des algorithmes de reconnaissances automatiques (Mielke et Zuberbühler, 2013). La richesse spécifique peut être ainsi chiffrée et apporter des informations sur la biodiversité du milieu d'étude (Gotelli et Colwell, 2001 ; Wimmer, 2013b). Des informations supplémentaires sont accessibles en étudiant le nombre d'occurrences acoustique de chaque espèce. En effet, plus le nombre d'individus présents est grand, plus la probabilité d'émission de signaux acoustiques sera grande. Le nombre de sons répertoriés par espèce est donc un bon indicateur de la taille des populations des espèces présentes (Marques et al., 2013 ; Pellet, Helfer et Yannic, 2007). De plus, le nombre d'individus est facilement estimable à partir du nombre d'occurrences acoustiques de l'espèce si le taux moyen de production vocale d'un individu est connu ou estimable (Stevenson, 2015). Mais il ne s'agit que d'indicateurs et il est souvent préférables de rechercher l'information individuelle pour connaître précisément le nombre d'individus.

### **1.1.3.3 | Dénombrement des individus d'une population**

Le déploiement d'enregistreurs acoustiques pour dénombrer des individus est similaire à celui permettant le recensement d'espèces. La différence se fait lors du traitement des données. On peut distinguer deux grandes manières de séparer les individus via les sons qu'ils émettent : par leur position en séparant les sources ou par les informations contenues dans les sons émis.

### 1.1.3.3a | Localisation de l'animal émetteur

Toutes vocalisations ou productions sonores vient normalement d'un point source qui est par définition localisable dans l'espace. L'emplacement d'un animal peut donc être établi grâce aux sons qu'il émet. Beaucoup d'études sur le dénombrement de mammifères marins ont développé des techniques pour calculer cette position. L'amplitude du signal capté est comparée à un modèle théorique d'atténuation du son dans le milieu et permet ainsi d'estimer sa distance (Royle, 2018). Une étude a calculé la distance entre des dauphins à long bec (*Stenella longirostris*) et une balise acoustique en utilisant la différence de temps d'arrivée entre chaque cri et ses différentes réverbérations sur l'enregistrement (Aubauer et al., 2000).

Cependant, il est plus courant d'utiliser la triangulation acoustique avec plusieurs microphones et enregistreurs synchronisés et placés en différents points d'une zone. La localisation de la source, et donc l'emplacement de l'animal, se fait en calculant et comparant les différences de temps d'arrivées entre les différents enregistreurs (Stevenson, 2015 ; Bruno et al., 2012). Ces approches permettent donc d'obtenir le positionnement de tous les sons produits par l'espèce ciblée.

Le nombre d'individu peut être ensuite estimé en couplant les localisations avec les connaissances du comportement de l'espèce. C'est le cas de nombreuses espèces d'oiseaux territoriaux, où les individus vont rester chanter au sein de leur territoire, formant des groupes de points homogènes (Mennill et Vehrencamp, 2008). Le nombre d'individus sera alors analogue au nombre de groupes de points. De plus, les trajectoires d'un individu en mouvement peuvent être calculées et peuvent permettre d'estimer le nombre d'individus de passages. Ces techniques sont notamment utilisées pour déterminer le nombre de baleines passant près d'hydrophones lors des migrations saisonnières. En effet, certains sons produits par les cétacés sont des séries de cliques (Morrissey et al., 2006 ; Stimpert, 2011). Ces cliques sont courts et de forte amplitude. Ils sont parfaits pour localiser les individus. Chaque clique de la série permet d'obtenir une localisation. La série de localisation permet de reconstruire la trajectoire de l'individu et de le distinguer de ses congénères (Glottin et al., 2014).

Ces techniques de localisations peuvent donc servir à répertorier les individus en fonction de leurs distances par rapport aux enregistreurs. Le nombre d'individus détectés en fonction de la distance aux enregistreurs peut être calculé pour donner les probabilités de détection des individus en fonction de leurs distances aux enregistreurs. Ces probabilités sont à la base du distance sampling, permettant l'estimation des densités de populations via l'extrapolation de cette probabilité (Stevenson et al., 2015).

Les techniques basées sur la détermination des individus via leur localisation sont néanmoins

désavantagées lorsque les individus sont spatialement proches, par exemple lorsqu'ils vivent en groupes compacts, présentent des mouvements rapides ou émettent trop peu de sons pour établir des trajectoires correctes. Il faut alors s'intéresser à l'information individuelle portée par les signaux pour distinguer les individus.

### 1.1.3.3b | Identification de l'émetteur

L'élaboration de techniques de comptages utilisant l'information individuelle nécessitent deux étapes. Premièrement, les variations des caractéristiques acoustiques doivent permettre de discriminer chaque individu. Deuxièmement, ses variations doivent être suffisamment fiables afin de généraliser et d'adapter cette discrimination lors des protocoles de suivi tout en tenant compte de l'habitat et du comportement de l'espèce.

La discrimination acoustique revient à identifier les caractéristiques acoustiques des signaux qui favorisent la différenciation des individus. La diversité des types de sons produits demande de traiter chaque espèce séparément et d'analyser les signaux en tenant compte de leurs particularités. L'étude de la signature individuelle est classique en bioacoustique et a été effectuée chez de nombreuses espèces (Shapiro, 2010). On pourrait argumenter que la précision de cette approche est dépendante de la complexité du signal étudié. En effet, plus un signal est complexe, plus il peut y avoir de variations potentielles et donc faciliter la discrimination des individus. Des chercheurs ont cependant réussi à différencier des individus grâce à des signaux simples, non vocaux chez la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*, Garcia et al., 2012). Ainsi, la discrimination acoustique individuelle peut potentiellement être appliquée sur une gamme étendue de signaux, mais il faut garder à l'esprit que les modalités et complexités de codage de l'information individuelle vont directement impacter les méthodes d'identification de l'émetteur.

L'analyse d'un signal acoustique peut se faire suivant trois dimensions : le temps, l'amplitude et la fréquence. La modification fine de certaines caractéristiques temporelles fréquentiels ou d'amplitude permet à l'animal de créer une véritable signature acoustique. La première étape consiste à mesurer différents paramètres acoustiques sur des signaux enregistrés dont l'identité de l'émetteur est connue. Les paramètres temporels vont retranscrire la durée du signal, les silences entre les différents éléments du signal ainsi que de potentielles accélérations, décélérations au sein du signal et les variations de l'amplitude du signal en fonction du temps. Les paramètres fréquentiels vont étudier les propriétés spectrales du signal, ce qui revient à étudier la répartition de l'énergie au sein du spectre fréquentiel. Ces paramètres fréquentiels sont ainsi des indicateurs de la tonalité et du timbre des signaux étudiés. Une fois les différents paramètres récupérés, les paramètres pertinents sont gardés en étudiant

leurs capacités à discriminer les individus (Charrier, 2001) pour ensuite être utilisés dans des analyses multi-dimensionnelles pour séparer statistiquement les individus (Hartwig, 2004).

Une fois la discrimination acoustique des individus démontrée, il faut généraliser la méthode pour l'appliquer en conditions de comptages acoustiques réelles. Si quelques études y parviennent par cette technique et montrent l'efficacité de cette méthodologie par rapport aux comptages traditionnels (Peake et MacGregor, 2003 ; Peri, 2018a, 2018b), beaucoup d'études restent aux stades de la démonstration de la potentialité et n'appliquent pas encore leurs résultats à des cas concrets. En effet, les défis pratiques sont nombreux : détermination et choix des sites d'études, horaires et méthodes d'enregistrements. Si l'étude se base sur des enregistreurs acoustiques autonomes et que le milieu d'étude est complexe et empêche une bonne réception du signal, alors le positionnement des balises doit être pensé à l'avance pour obtenir une bonne représentativité des données obtenues. En effet, tous ces éléments ont un impact important sur la représentativité et le type de données. Le défi théorique reste de passer de bases de données d'enregistrements restreintes à des bases de données plus grandes où les individus sont inconnus. De plus ces nouveaux jeux donnés analysés peuvent inclure une variabilité acoustique différente induite par des contraintes des problèmes d'échantillonnage et de non-généralisation du jeu de données de référence ou par des contraintes biologiques comme les variabilités individuelles ou des variabilités entre populations.

Les résultats potentiellement obtenables par la séparation des individus sont extrêmement enthousiasmants : suivi des déplacements, capture-marquage-recaptures acoustiques. Cependant, l'application de cette méthode demande encore de nombreux développements et la recherche de l'information individuelle particulière à chaque espèce.

#### **1.1.4 | Avantages et inconvénients de la bioacoustique par rapport aux méthodes de recensement traditionnelles**

La méthode bioacoustique permet ainsi d'obtenir des informations pertinentes à plusieurs échelles sur les populations, allant jusqu'au nombre d'individus, et peut potentiellement être appliquée à plus larges échelles temporelles et spatiales tout en mobilisant moins de personnels que les comptages classiques (Abrahams, 2018). C'est donc un outil idéal pour recenser la faune de milieux extrêmes ou difficilement accessibles (Rogers et al., 2013 ; Gibb, 2019). Le faible dérangement engendré par les techniques d'acoustiques passives permet de réduire les risques de fuite d'individus ou de modification de comportements causées par la présence humaine sur le terrain. Les individus sont enregistrés durant leurs comportements naturels, ce qui permet d'avoir des renseignements plus représentatifs que lors de comptages traditionnels.

Cependant, la bioacoustique a des limites induites par la combinaison du canal de transmission acoustique et la probabilité de capture acoustique des individus. Il y a donc forte dépendance de la météorologie et de la propagation du son dans les milieux d'étude. De plus, elle capturera uniquement les individus émettant des signaux acoustiques et ne pourra pas prendre en compte ceux qui restent silencieux. Enfin, elle demande des experts en analyse des signaux animaux pour en tirer un maximum d'informations. La méthode compense ces défauts par la quantité d'informations exploitables en une courte période de temps et qui s'étendent de la biodiversité globale jusqu'au nombre d'individus. C'est notamment intéressant pour des espèces qui sont discrètes, vocalisent peu et difficilement accessibles, sur des terrains peu connus en détails. Beaucoup d'espèces extrêmement exposées au changement climatiques sont dans cette situation et la bioacoustique représente un bon moyen de les surveiller, notamment en étudiant les espèces sentinelles, indices de l'état du milieu dans lequel elles vivent. Le milieu montagnard est l'un des milieux les plus exposé aux changements rapides du climat. La difficulté d'accès de ce type de milieu, son relief et son climat compliquent les recensements de la biodiversité et pourrait profiter de l'approche bioacoustique. Le lagopède alpin (*Lagopus muta*), espèce sentinelle du milieu montagnard, est actuellement recensé par point d'écoute. L'approche bioacoustique, pourrait donc lui profiter grandement.

## **1.2 | Le lagopède alpin, espèce sentinelle de la haute montagne française**

### **1.2.1 | Une espèce adaptée aux milieux froids**

Le lagopède alpin (*Lagopus muta*) est une espèce de l'ordre des Galliformes de la famille des Tétrœonidés qui vit dans les milieux froids : toundras, arcs alpins et sous-alpins (Potapov et Sale, 2003). Son aire de répartition se situe dans l'hémisphère nord, sur les parties nord d'Eurasie et d'Amérique. C'est un des galliformes avec l'aire de répartition la plus étendue puisqu'elle va du Groenland jusqu'à des populations présentes en hautes montagnes, résidus de la dernière ère glaciaire (Pléistocène, Mourer-Chauvire, 1975) au sud, dont la plus méridionale se situe dans les alpes japonaises.

Les contraintes de ce milieu de vie extrême ont influé le développement des Tétrœonidés (Potapov et Sale, 2013). Les milieux froids sont contraignants en termes de température et certaines adaptations physio-morphologiques et comportementales ont permis d'optimiser la thermorégulation en limitant les pertes énergétiques. De manière générale, le plumage est très dense, avec des plumes très duveteuses et assurant donc une très bonne protection contre le froid. Des petites plumes au duvet développé sont particulièrement présentes chez

les Tétrœonidés sur des zones qui ne sont pas recouvertes de plumes (apterias) chez les autres espèces de galliformes.

Toutes les espèces de la famille ont des plumes qui recouvrent les narines, remplaçant l'operculum habituel et permettant de réchauffer l'air entrant tout en empêchant les déperditions de chaleur. Les pattes sont également en partie recouvertes, le plumage allant jusqu'aux tarses et recouvre en partie les doigts. Chez le genre *Lagopus*, cette particularité est extrêmement développée puisque la couverture des pattes est totale et vient remplacer les pectinations présentes habituellement sur les doigts des galliformes. L'ensemble du tarse et des doigts sont recouverts. Les différences structurelles des plumes le long des pattes assurent une protection thermique contre le froid et maximisent la portance dans la neige. La portance est également augmentée par l'angle important entre les doigts des pattes, qui augmente la surface de contact. Cet angle est provoqué par le positionnement en arc des condyles des doigts, qui est une particularité squelettique des Tétrœonidés.

Une autre adaptation du plumage, similaire à toutes les espèces animales vivant dans des milieux froids est une mue du plumage. Dans le cas du lagopède alpin, l'espèce montre une triple mue, s'adaptant au rythme des saisons, permettant à l'animal de rester très cryptique tout au long de l'année, que ce soit sur la neige en hiver ou dans les rochers ou patch herbeux en été. Le plumage d'hiver est majoritairement blanc pour les deux sexes, il permet à la fois d'être cryptique et de faciliter la thermorégulation. La couleur blanche des plumes imite la couleur de la neige mais permet également de réfléchir fortement la lumière. Ainsi, les rayons du soleil seront réfléchis indéfiniment entre deux plumes de la même manière qu'entre deux miroirs, ce qui va créer de la chaleur localement. Au printemps, les mâles revêtent un plumage de printemps, brun noir sur le dos et le cou et reste blanc sur le poitrail. Les femelles commencent à revêtir leur plumage d'été et ont donc des patchs de plumes blanches (surtout présents sur le ventre) et d'autres bruns clairs apparaissant sur le dos. En été, le plumage est foncé, entièrement composé de nuances de noir, gris et brun avec des motifs en rayures. Les femelles sont plus foncées que les mâles. En automne, les deux sexes ont un plumage intermédiaire, comprenant des restes de plumes d'été, de plumes d'automne, plus claires et ainsi que des patchs de plumes blanches hivernales commençant à apparaître. Les mâles ont donc quatre plumages différents et les femelles trois au cours de l'année. Cette différence provoque un déséquilibre entre les deux sexes, les mâles sont plus visibles au printemps, notamment en cas de couverture neigeuse tardive, et sont donc plus exposés aux prédateurs aériens durant le printemps. Le maintien de cette différence malgré la pression de prédation serait expliqué par la sélection sexuelle, le plumage faisant partie de l'attractivité du mâle (Montgomerie et al., 2001).

En plus du plumage, les tétraonidés se protègent du froid en se constituant une loge (sorte d'igloo) dans la neige poudreuse, de manière active en creusant, ou passivement, en se laissant ensevelir dans la poudreuse. La neige agit comme isolant et permet de maintenir des températures aux alentours de 0°C à -1,5°C avec l'aide de la chaleur produite par l'oiseau (par respiration et les excréments).

Toutes ces adaptations permettent au lagopède de minimiser les changements météorologiques brusques et températures extrêmement faibles qui peuvent arriver en hautes montagnes et tundra arctiques.

Une autre conséquence de la variabilité climatique des environnements extrêmes froids est la disparité de l'accès à des ressources alimentaires (Martin, 2001). La couverture neigeuse peut rendre certaines sources de nourriture indisponibles pendant de longues périodes de temps. L'oiseau peut également être immobilisé par l'intensité de périodes climatiques violents et devoir rester immobile pendant plusieurs jours. Ainsi, le lagopède alpin présente un régime alimentaire très diversifié, lui permettant d'avoir des sources de nourritures disponibles indépendamment de la météorologie : buissons tendres, feuilles, bourgeons, mousses, lichens, brindilles, baies et insectes (Bernard-Laurent, 1987 ; Potapov et Sale, 2013). Durant l'hiver, le régime alimentaire est très sec, le lagopède alpin ingurgite donc de grandes quantités de neige pour compenser cette déshydratation.

En plus de cette diversité du régime alimentaire, le système digestif des Tétraonidés montre un développement important du caeca, surtout chez les espèces du genre *Lagopus* et plus particulièrement chez le lagopède alpin (Potapov et Sale, 2013). Cette structure permet de maximiser l'extraction des nutriments ainsi que de digérer la cellulose et des aliments qui seraient toxiques autrement. L'alimentation du lagopède allié à son système digestif lui permet donc d'avoir un bon apport nutritionnel tout au long de la saison.

Ainsi, les contraintes environnementales du milieu de vie du lagopède alpin ont permis l'émergence d'adaptations en adéquation avec la rudesse d'environnements extrêmes froids. L'espèce minimise également ses déplacements durant l'hiver, afin de réduire sa consommation énergétique au strict minimum, à tel point que les oiseaux ne stockent généralement pas ou peu de graisse avant l'hiver (moins de 4% de leur poids, Thomas et Popko, 1981). Il n'y a que dans les milieux les plus extrêmes que les oiseaux stockent d'importantes quantité de graisse, par exemple ceci représente jusqu'à 35 % de leur masse au Svalbard (Stokkan, 1992). Les espèces vivant dans des milieux de vie extrêmes montrent des adaptations fondamentales et particulières à leur habitat. Elles sont donc moins à même de faire face à des changements rapides (Chevin et Hoffmann, 2017). De plus, les espèces en milieux alpins



et arctiques ont des durées de générations longues (10 ans pour le lagopède alpin, Jenkins et Watson, 1970 ; Weeden et Theberge, 1972) avec une fécondité faible (Sandercock et al., 2005) et des stratégies d’histoires de vie plus lentes (Bears et al., 2009). Les changements génétiques sont donc très lents et leurs capacités adaptatives potentiellement faible (Krementz et Handford, 1984 ; Martin, 2001). Ces espèces sont donc sensibles et représentent de bonnes sentinelles écologiques de l’état du milieu dans lequel elles vivent (Carignan et Villard, 2002). Le lagopède alpin a notamment été classé comme espèce sentinelle par le programme de monitoring environnemental du Svalbard et Jan Mayen (Hop et al. 1998, Environmental Monitoring Programme for Svalbard and Jan Mayen (MOSJ) – <http://www.mosj.no/en/>).

### 1.2.2 | Le lagopède alpin en hautes montagnes européennes, une espèce fragilisée

La présente étude s’intéresse aux populations de lagopèdes présentes en Europe de l’ouest et Europe centrale, faisant partie de la sous-espèce *Lagopus muta helvetica* (Thienemann, 1829) qui sera plus tard subdivisée en *Lagopus muta helvetica*, vivant dans les Alpes et *Lagopus muta pyreneus* pour les populations pyrénéennes en 1921 par Hartert. Les populations sont cantonnées au étages alpins et subalpins des Alpes et des Pyrénées (altitudes supérieures à 1800 m). On sait que ces populations sont peu denses mais c’est surtout le faible taux de renouvellement des populations (la proportion de poussins par adulte) qui est faible pour les deux populations (Ellison et Léonard, 1996). De nombreuses observations ont montré que les populations tendaient à diminuer dans les parties marginales de leur aire de distribution (source Observatoire des Galliformes de Montagne (OGM)). De plus il a été montré que l’impact combiné de l’activité humaine et du changement climatique pouvait même se traduire par des extinctions locales (Imperio, 2013 ; Furrer, 2016 ; Martinoli et al, 2017).

L’activité humaine en haute montagne se traduit d’abord par une urbanisation croissante des massifs montagneux et qui monte de plus en plus haut en altitude. Les domaines skiables empiètent notamment sur l’aire de répartition des lagopèdes alpins, or, les stations ont un impact négatif sur les espèces d’oiseaux de hautes montagnes (Rolando et al., 2007 ; Caprio et al., 2011) et sur les écosystèmes alpins en général (Casagrande Bacchiochi et al., 2019). Dans le cas du lagopède alpin les activités de sports d’hiver impactent les populations directement, les oiseaux pouvant se prendre des câbles de remontées mécanique lors de vols (Bech et al., 2012 ; Buffet et Dumont-Dayot, 2013), ou indirectement par le dérangement et les modifications du milieu qu’elles induisent. Le dérangement occasionné par l’augmentation de la fréquentation des usagers et également par les déclenchements préventifs d’avalanche de plus en plus importants. Des études sont en cours pour évaluer le déplacement des individus en hiver à la suite de ce type de déclenchement (comm. perso. Sèbe). Tous ces facteurs de

dérangements vont forcer les oiseaux à modifier leur aire d'hivernage et fortement augmenter le nombre de déplacements, ce qui peut avoir des répercussions importantes sur la balance entre apports nutritifs et dépenses énergétiques (Blanc, 2006).

L'urbanisation des milieux montagnards va également faciliter la montée d'espèces en partie commensales de l'humain, dont des prédateurs généralistes (Jerzark, 2001). Ces espèces peuvent augmenter la pression de prédation sur les nids et femelles des espèces de Tétrionidés (Parker, 1984) et vont donc impacter directement le succès reproducteur du lagopède alpin (Marzluff, 2001 ; Chace et Walsh, 2006). D'autres espèces vont pouvoir fréquenter les aires de présence de lagopèdes alpins par la transhumance de troupeaux dans ces territoires. Les femelles font un nid extrêmement simple, qui est généralement un trou dans un champs herbeux ou massif rocailleux (MacDonald, 1970 ; Potapov et Sale, 2013), ce qui est typiquement un endroit idéal au pastoralisme et peut faire craindre à des risques de destruction des nids et de dérangement par les bêtes domestiques (Maillard et al., 2012). Les risques de transferts de parasites entre troupeaux et populations sauvages vont également augmenter (Morgan et al., 2006). L'intervention de l'Homme sur la faune sauvage peut être plus indirecte. Les programmes de protections des grands rapaces (aigle royal (*Aquila chrysaetos*) par exemple), prédateurs du lagopède ont permis aux populations d'augmenter, augmentant les risques de prédation supplémentaire sur les populations. Enfin, les populations ont été traditionnellement chassées et le sont encore, impactant la dynamique des populations au cours du temps (Novoa et al., 2014). En France, les prélèvements sont indexés sur les estimations des populations et les taux de prélèvements sont faibles (source OGM). L'intervention de l'homme sur le lagopède alpin et les écosystèmes de hautes montagnes a fragilisé et fragilise donc encore ses populations.

En plus de la pression dû à l'occupation des milieux montagnards par les humains, on sait que les changements climatiques influencent négativement les espèces holarctiques (Scridel et al., 2018) dont les espèces de galliformes (Moss et al, 2001 ; Ludwig et al., 2006). De tels décroissances de populations n'ont pas été observées à courts termes chez le lagopède (Novoa et al., 2016). En revanche, il a été montré que les chutes de neiges tardives et précipitations avaient un fort impact négatif sur la survie des poussins (Novoa et al., 2008) et impactent donc le renouvellement générationnel des populations (García-González et al., 2016). De même, il a été montré que la reproduction des espèces de lagopèdes vivant en milieu alpin était très affectée par des événements climatiques court et rudes en comparaison des espèces vivant en plaines arctiques (Martin et Wiebe, 2004). Sur le long terme, de tels événements climatiques vont désynchroniser la disponibilité des ressources avec la phénologie de la reproduction, avec un impact fort sur les populations comme démontré chez le lagopède à queue blanche

(*Lagopus leucura*, Wann, 2019). Le changement climatique semble donc avoir des effets sur l'espèce à très long terme qu'il faut prendre en compte dans les plans de gestions de l'espèce.

Ainsi, la combinaison de l'impact humain et de l'impact des changements météorologiques globaux va fragiliser les environnements montagnards. Les populations de *L. m. helvetica* et *L. m. pyreneus* sont des populations emblématiques de nos écosystèmes montagnards directement soumises à cette combinaison d'impact. La gestion de l'espèce est donc au centre de plusieurs défis socio-environnementaux, qui doivent s'appuyer sur des estimations des populations les plus précises et consistantes possibles, afin d'avoir une idée au plus juste des populations, pour prendre rapidement des mesures de gestions adaptées.

### 1.2.3 | Estimation des populations de lagopèdes alpins

Les estimations des populations de lagopèdes alpins en Europe sont faites en deux temps : estimation de la reproduction par dénombrement des femelles et nids en été et des mâles vocalisant au printemps.

Les estimations du nombre de femelles ainsi que le nombre œufs et poussins par nid sont évalués par comptage au chien d'arrêt en août, au moment de la fin de la saison de reproduction. Les compteurs définissent une aire spécifique (un hectare) et dénichent les nids et femelles à l'aide d'un chien d'arrêt. Les compteurs reportent alors le nombre de poussins par femelle, ce qui comptera pour le taux de reproduction de l'année (Novoa et al., 2014). Ce taux sert ensuite à l'établissement des quotas de chasses.

Un indicateur complémentaire de l'état des populations est le nombre de mâles au printemps (mai-juin) qui sert d'indices à l'établissement de tendances des tailles de populations. C'est durant cette période que les mâles parquent visuellement et vocalement. Les mâles parquent de manière démonstrative, les caroncules (sourcilles rouges) gonflées et en ayant une posture typique des galliformes, cou et queue dressés. Cette posture s'accompagne des vocalisation rauques des mâle (MacDonald, 1970) qui peuvent s'entendre sur très longues distances. Les mâles sont donc extrêmement détectables par les prédateurs, acoustiquement et visuellement, d'autant plus que leur plumage de printemps est en grande partie noir. Ils compensent cette détectabilité en étant actifs majoritairement à l'aube et au coucher de soleil ou dans le brouillard, lorsque la visibilité est moindre (obs. perso., comm. perso. Sèbe).

C'est durant ces heures que les estimations sont effectuées lors d'un protocole par point d'écoute (Lancia, 2005), défini par Léonard (1995) qui a été inspiré par les travaux de Bossert en 1977 et de Desmet en 1988. Le protocole a lieu lors des périodes journalière maximale de vocalisation des mâles, à l'aube. Il se déroule de la façon suivante. Plusieurs

points de comptage sont définis dans un périmètre de comptage. Lors d'un jour de comptage, chaque compteur va sur le point qui lui est attribué et compte le nombre et le moment de chaque vocalisation entendue pendant une heure et trente minutes. Directement sur le terrain chaque compteur, chaque compteur estime la provenance de ces vocalisations dans l'aire d'étude, afin d'essayer de séparer les vocalisations en groupes homogènes sur leur fiche de comptage (Annexe 1 article 1 : exemple de fiche de comptage). Une fois la période de comptage terminée, tous les compteurs croisent et confrontent leurs résultats pour arriver à définir un nombre de groupes de vocalisations émis et qui représentent ainsi l'estimation du nombre de mâles sur la zone d'intérêt.

Le protocole repose donc sur la capacité des compteurs à bien localiser et identifier les vocalisations qu'ils entendent, d'autant que la visibilité est mauvaise à cause de l'horaire. En revanche, les milieux montagneux impliquent un relief complexe susceptible d'altérer la propagation du son. Les conditions météorologiques en montagne sont également extrêmement variables, incluant de la pluie, de la neige et du vent. Tous ces paramètres peuvent influencer la bonne perception du son par les compteurs (Simons et al., 2009), et plus particulièrement le vent, en saturant les oreilles et en masquant les vocalises de mâles. Chaque jour de comptage et chaque compteur est donc exposé à des conditions de comptage très différentes, provoquant une variabilité journalière importante, remettant ainsi en cause la fiabilité de ce comptage. De plus, la perception des sons peut être variable entre deux observateurs humains (Emlen and Dejong. 1992). Ses problèmes de perception sonores des observateurs sont également accentués par les réponses comportementales des mâles et plus particulièrement la forte mobilité des mâles réalisés lors des vols en "cloche" (MacDonald, 1970). En effet au printemps les coqs occupent leurs territoires de reproduction qu'ils défendent par des chants effectués parfois en vol de parade. Ces vols peuvent être très long, plus de 100 mètres. Un compteur peut donc entendre deux chants à deux endroits très différents en un temps très court et donc avoir l'impression d'écouter deux mâles voisins, ce qui augmente le risque de double-comptage. La combinaison de tous ces facteurs met donc en doute la consistance des résultats du point d'écoute.

En plus de ces incertitudes dû à la nature du protocole, les difficultés inerrantes au milieu montagnard et les problèmes d'organisations logistiques du protocole sont importantes, les compteurs devant être présents non loin de la zone de comptage pour aller sur les points de comptage rapidement. Il y a donc peu de zones de comptage permettant l'établissement des estimations officielles des populations en France : 14 pour les Alpes et 8 pour les Pyrénées (Novoa et al., 2014). Les comptages sont effectués sur un ou deux jours durant la saison, la répétition permettant d'éviter de tenir compte de jours où les conditions étaient mauvaises

mais également pour éviter les jours où les mâles ne chantaient pas. Il y a donc un échantillonnage temporel faible. L'arrivée sur zone de certains mâles et couples peut être tardive, à cause de couverture neigeuse masquant encore certains territoires et zone de nourriture. La démographie des mâles peut donc changer rapidement durant la saison. Un échantillonnage temporel trop réduit est donc incapable d'intégrer ces changements potentiels de démographie. De plus, des détails du protocole (nombre de points, aire de la zone) peuvent varier d'une zone à l'autre (obs. perso. ; comm. perso. F. Sèbe, C. Novoa).

Les estimations de ces comptages semblent donc non seulement être très variables mais également trop peu nombreuses pour couvrir la diversité de paysages et situations démographiques des populations des massifs montagneux de France. Des méthodes complémentaires à ce protocole semblent être nécessaire pour en compenser les inconsistances. Comme nous l'avons vu en première partie de cette introduction, la bioacoustique semble être une solution potentielle pour l'estimation des effectifs des mâles de lagopèdes alpins en France. En effet, si la discrimination acoustique des individus est possible, alors, le déploiement d'enregistreurs acoustiques autonome assurerait une couverture temporelle et spatiale à grande échelle, diminuant les incertitudes du comptage traditionnel. Si cette perspective est enthousiasmante, plusieurs défis intrinsèques à l'espèce et son milieu de vie sont à relever.

### **1.3 | La bioacoustique appliquée au lagopède alpin : hypothèses de travail, défis et méthodes**

#### **1.3.1 | Problématique général de la thèse**

Le lagopède alpin est donc une espèce sentinelle du milieu montagnard et le cœur de défis socio-environnementaux importants. Les chiffres des estimations de populations de mâles semblent insuffisamment précis, et nos connaissances des effectifs restent encore incomplètes, notamment en raison de la difficulté de limiter les doubles comptages et de la difficulté de réaliser des inventaires exhaustifs prenant en compte la variabilité spatio-temporelle de la détectabilité. En effet, les méthodes de comptage actuelles n'empêchent pas de compter doublement un individu qui se serait déplacé. Le récent rapport sur la Directive Oiseaux a montré les larges incertitudes concernant l'estimation des populations de Lagopèdes en France (Comolet-Tirman et al., 2015). De plus, la question des dénombrements printaniers de Lagopèdes alpins fait régulièrement débat au sein de l'OGM et demande des techniques complémentaires qui peuvent être apportés par certaines technologies.

La bioacoustique permet de quantifier les populations sauvages à larges échelles spatio-temporelle. Elle permet également d'identifier les individus grâce aux sons qu'ils produisent

et permet donc de se débarrasser des risques de doubles comptages. La bioacoustique semble donc être un candidat idéal. Aubry (2015) a notamment montré en quoi l’apport de la bioacoustique pouvait permettre d’améliorer les estimations ponctuelles d’abondance de cette espèce. La problématique générale de cette thèse est donc d’étudier la potentialité des techniques bioacoustiques et leurs applicabilités au recensement printanier des mâles lagopèdes alpins. Le plan de la thèse a donc été pensé comme un problème (imprécisions du comptage) dont il faut mesurer les erreurs de localisations (Article 1) puis vérifier la possibilité d’une solution alternative par l’application de la bioacoustique (Article 2) pour enfin essayer de la déployer à large échelle pour en améliorer l’échantillonnage temporelle (Article 3).

### 1.3.2 | Mesure des erreurs de localisations durant le protocole de point d’écoute

Pour mesurer les biais du comptage actuel, nous avons cherché à quantifier les erreurs de localisation dû au protocole de point d’écoute sur plusieurs niveaux (Article 1). Nous avons fait deux sessions de comptage au sein de la station de ski de Flaine (Alpes françaises, Haute-Savoie, 45°59 32.8 N 6°43 44.2 E; altitude: 1600–2500 m), en 2017 et 2018, avec trois jours de comptage par année. Pour comprendre les difficultés de localisation des vocalises de lagopèdes, nous avons doublé les points d’écoutes. Il y avait deux compteurs par point d’écoute : un compteur déjà expérimenté (ayant déjà compté et connaissant la zone) et un compteur naïf (sans aucune expérience). Pour commencer, nous avons étudié les résultats finaux des comptages par jour et par groupe pour observer la variabilité journalière de ces résultats. La première hypothèse de cette partie est que les résultats journaliers du comptage seront extrêmement variables au vu des conditions de comptage : faible visibilité, relief et climat montagnard. Nous avons ensuite étudié le nombre de vocalisations détectées par compteur pour savoir si la variabilité des résultats était liée à des différences de détection.

Nous avons ensuite comparé les différences de localisation entre les différents points d’écoute et au sein de chaque point d’écoute pour une même vocalisation. Si le relief joue sur la perception du son par les compteurs, alors on peut supposer que les localisations de deux compteurs seront plus homogènes s’ils sont sur le même point que s’ils sont sur un point différent.

La principale difficulté de cette partie était d’avoir un référentiel de la position des mâles vocalisant pour le comparer avec les positions estimées par les compteurs. Grâce aux avancées technologiques des tags GPS, nous avons pu équiper des mâles présents dans la zone pour avoir leurs positions et ainsi s’en servir pour calculer les erreurs réelles de positionnement par les compteurs, permettant de mettre en évidence les différents facteurs influençant ces erreurs. Enfin, pour tester la difficulté propre à chaque individu à localiser les vocalisations, nous avons

mis en place une expérience de psychoacoustique. La psychoacoustique est un domaine de l'acoustique qui étudie la perception des sons chez l'humain. Durant sa propagation, un son est modifié par la forme des oreilles, de la tête et du corps. En plaçant des microphones dans les oreilles d'une personne, on peut mesurer ces modifications, les HRTF (Head Related Transfer Function). Chaque son peut ensuite être spatialisé en y appliquant ces HRTF. J'ai donc appliqué ces HRTF pour construire une base de données de sons de lagopèdes venant de différents angles. Des sujets non expérimentés dans l'écoute du lagopède ont dû localiser et orienter ces vocalisations avec différentes amplitudes, simulant des distances différentes entre l'oiseau et le sujet. On peut s'attendre à ce que les vocalisations moins fortes soient les plus dures à localiser.

### 1.3.3 | Utilisation de la bioacoustique pour dénombrer les mâles lagopèdes alpins

Le but de cette partie est de vérifier s'il existe suffisamment de variabilité acoustique dans les vocalises des mâles pour les séparer acoustiquement et de comparer ces résultats au comptage traditionnel (Article 2). Le lagopède alpin ne fait pas partie de la famille des oscines (Kroodsma et al., 1982 ; Slater, 1989) et n'apprend donc pas son chant. Les différences acoustiques entre mâles sont dues principalement à des différences morphologiques et génétiques. Ainsi, les mâles vont montrer une variabilité acoustique réduite comparée à des oscines car les différences induites par l'apprentissage du chant sont absentes. De plus, ces vocalisations sont pulsatiles et stéréotypées (Fig. 1), provoquées par les vibrations de la trachée et de l'œsophage du mâle, qui sert de résonateur (MacDonald, 1970), on peut supposer que l'information de l'identité individuelle contenue sera moindre que pour des espèces oscines mais néanmoins présente car ces vocalisations sont effectuées lors des confrontations entre mâles. On peut donc émettre l'hypothèse que, pour les oiseaux territoriaux, le contenu informatif du signal répond aux contraintes d'ordre comportemental, tel que la discrimination du voisin, imposées par la territorialité et que cette information peut être utilisée pour dénombrer le nombre d'oiseaux.

Le milieu montagnard constitue un environnement d'enregistrement compliqué, notamment par la présence constante de vent, qui pourra donc corrompre les enregistrements des vocalisations et impacter leurs analyses. Afin de réduire ce problème, je me suis servi d'une méthode de débruitage à base de transformé continue en ondelettes (voir le matériel supplémentaire 1 de l'article 2) pour séparer les pulses du bruit. La transformée continue en ondelette est similaire à une transformée de fourrier à court terme (ou Short-Time Fourier Transform (STFT) en anglais) classique. La différence est que la fenêtre convoluée lors de la STFT est remplacée par une famille d'ondelettes 'filles'. Celles-ci sont construites en dilatant

une ondelette ‘mère’, qui représente une petite oscillation. Chaque ondelette ‘filles’ a donc une taille différente, contrairement à une fenêtre de STFT. La précision temporelle de la transformée continue en ondelette est donc très bonne comparée à la STFT et est particulièrement adapté pour analyser les signaux brefs ou ayant des changements de fréquences rapides, ce qui est typiquement le cas d’un pulse. Ce type de transformée est donc tout indiqué pour aider à distinguer les pulses du bruit. Une fois débruités, les sons ont pu être analysés et traités statistiquement. Tous les sons ont été débruités et analysés via un script R (R core development team, 2019) utilisant les packages *seewave* (Sueur, 2008) et *WaveletComp* (Roesch et Schmidbauer, 2018).

Une étude préliminaire a été conduite et a montré que les mâles pouvaient être séparés acoustiquement en utilisant une analyse factorielle discriminante (Mahamoud Issa et al., 2015). Elle met en avant le fait que le nombre de vocalises par mâle est faible et inférieur au nombre de variables acoustiques mesurées, ce qui peut poser problème lors d’une analyse factorielle discriminante (AFD). Nous avons donc réduit le nombre de paramètres mesurés à treize, en conservant des paramètres fréquentiels et temporels (voir Matériel et Méthodes de l’article 2) et ai dû chercher une alternative à l’AFD, qui prenait en compte ces contraintes (peu d’échantillons par individus par rapport au nombre variable étudiées). Nous avons trouvé une solution avec la PPLSDA (Powered Partial Least Squares Discriminant Analysis, Liland et Indahl, 2009), analyse discriminante s’appuyant sur une régression des moindres carrés, utilisée en routine en génétique et écologie chimique, où le nombre de variables mesurées est extrêmement grand comparé au nombre d’échantillons par individus. Nous avons donc appliqué ce type d’analyse à un jeu de données d’enregistrement au microphone canon (Sennheiser MKH70, connecté à un enregistreur Marantz PMD 660) datant de 2018 où l’émetteur de chaque chant était connu grâce aux tags GPS, qui nous permettait de connaître l’identité et la position de chaque oiseau en permanence. L’application de la PPLSDA sur ce jeu de données a permis d’établir un espace acoustique, qui maximise la séparation des mâles en fonction de leurs caractéristiques acoustiques. Nous nous sommes servis des tags GPS pour repérer chaque mâle équipé et être sûr de son identité. En utilisant ce nouvel espace acoustique, nous avons démontré que nous pouvions obtenir le nombre de mâles en utilisant un algorithme de partitionnement de données (clustering) sur les dimensions de ce nouvel espace. L’hypothèse de travail ici est que chaque groupe (cluster) cohérent de vocalisations doit représenter un mâle. En effet, si les mâles sont différenciables par leurs vocalises, alors leurs vocalises forment des nuages de points cohérents et séparés les uns des autres dans l’espace acoustique. La robustesse de la méthode a été testée pour en vérifier l’incertitude.

Chaque dimension de l’espace acoustique est une combinaison linéaire des variables acous-



tiques. Ainsi, n'importe quelle nouvelle vocalisation peut être projetée sur cette espace. J'ai donc ensuite injecté les enregistrements faits sur un jeu de données contenant des vocalisations dont l'émetteur était connu ou inconnu, ainsi que les enregistrements mixtes de deux autres années (2016, 2017). Pour chaque année, j'ai projeté les vocalisations sur l'espace acoustique défini précédemment et ai appliqué le clustering pour obtenir le nombre de mâles trouvés par la méthode acoustique. Ces résultats ont été ensuite comparés avec les résultats des comptages effectués durant ces trois années afin de discuter la fiabilité de cette information dans le dénombrement des mâles chanteurs.

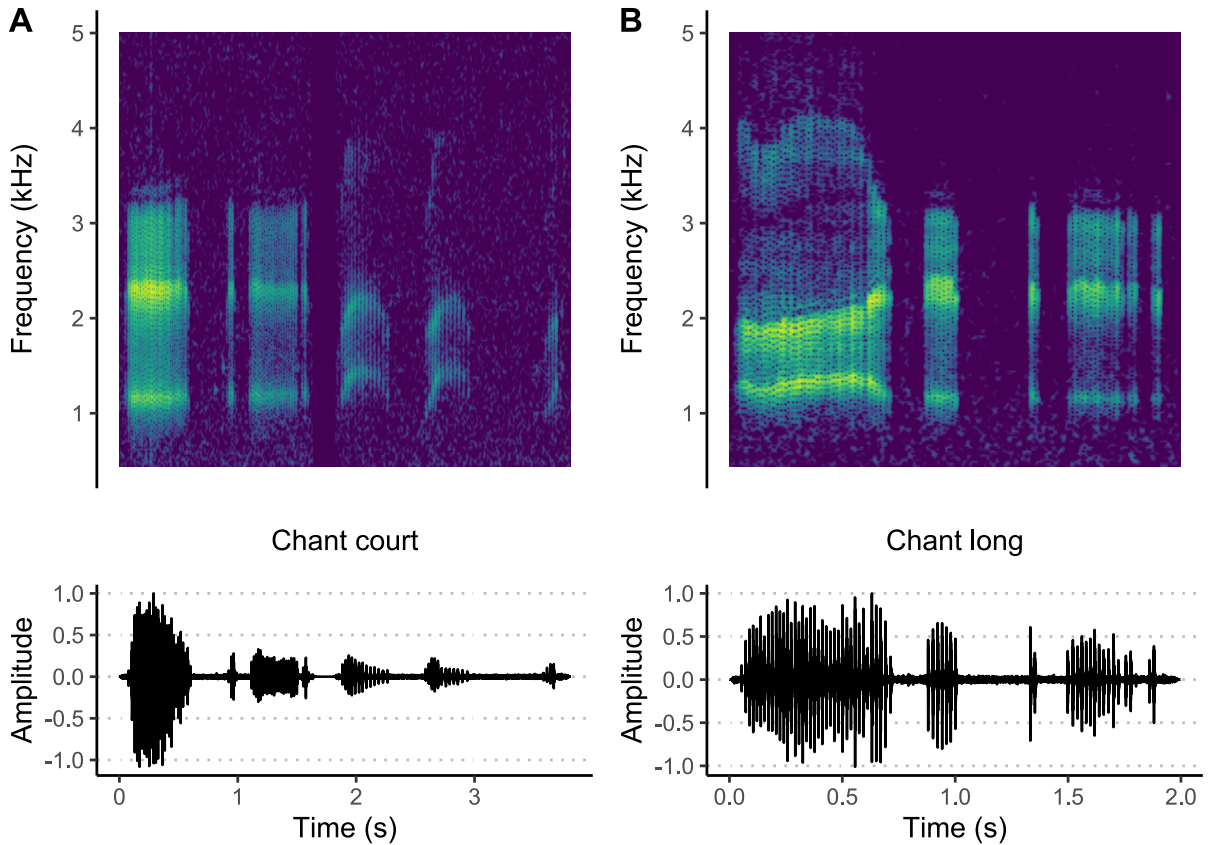


Figure 1 : Spectrogramme et oscillographe des deux grands types de vocalisations de lagopède alpins mâles. Le chant court (A) et le chant long (B) diffèrent par le nombre de groupes de pulses. Le chant court en possède trois et peut être suivi de petits groupes de pulses modulés (les trois derniers sur la figure). Le chant long possède quatre groupes de pulses. Caractéristiques des spectrogrammes : fenêtre de type hanning, de taille 1024, avec un overlap de 99%.

### 1.3.4 | Dynamique du chant et enregistrements longues durées

Cette partie finale (Article 3) teste le déploiement du suivi bioacoustique à large échelle temporelle de populations de lagopèdes. L'une des principales problématiques de cette partie est que l'espèce est relativement discrète et vit dans un milieu acoustiquement complexe à cause du relief et du climat très changeant, donc peu propice à l'enregistrement. De plus, le nombre de mâles dans une zone est susceptible d'évoluer au cours de la saison. L'hypothèse de travail est que la précision des résultats du suivi bioacoustique des populations de lagopèdes alpins dépend de l'échantillonnage temporel du suivi. Autrement dit, plus la durée du suivi est longue, plus les résultats seront précis.

Des enregistreurs acoustiques automatiques ont été placés dans les Pyrénées françaises, sur les pentes du Canigou (Latitude : 42°31'03"N, Longitude: 2°27'43"E). Toutes les balises enregistraient quotidiennement deux heures durant le pic d'activité vocal des mâles durant deux mois. L'opération a été répétée sur trois années (2016, 2017, 2018). Une analyse manuelle de ce jeu de données étant impossible, nous avons réalisé un script d'extraction automatique des vocalisations de lagopèdes (voir Matériel supplémentaire de l'article).

Le climat montagnard étant encore une fois très variable, j'ai dû focaliser mes efforts sur le débruitage global des enregistrements acoustiques puisque le vent allait jusqu'à saturer complètement les microphones. J'ai utilisé la transformée en ondelette non décimée. Cette technique utilise des ondelettes, mais cette fois comme des filtres pour séparer le signal selon des bandes de fréquences. Chaque bande de fréquence est ensuite analysée indépendamment pour détecter la présence du signal d'intérêt et le débruiter. En cas d'absence, cette partie du signal sera supprimée. Le signal filtré est reconstruit à partir des bandes de fréquences débruitées. Un algorithme de reconnaissance automatique (random forest) est ensuite appliqué pour extraire uniquement les vocalises. Nous avons ensuite vérifié manuellement la nature de chaque son extrait pour mesurer les erreurs de reconnaissances de l'algorithme ainsi que l'influence de différents paramètres météorologiques sur ces taux d'extraction.

Les paramètres acoustiques ont été mesurés sur les vocalisations de meilleure qualité de l'année 2018. Les deux grands types de vocalisations des mâles ont été étudiés. Les chants courts ont été analysés selon les mêmes méthodes que l'article 2. Les chants longs ont été analysés avec les mêmes paramètres en considérant que l'ensemble formé par le deuxième, le troisième et le quatrième groupe de pulses ressemble à un chant court. La durée du silence entre le premier et le deuxième groupe de pulses a été ajoutée. En utilisant la même technique que pour l'article 2, nous avons comparé le nombre de mâles trouvés mais en utilisant deux stratégies d'échantillonnages temporelles différentes : en se focalisant sur les vocalisations

enregistrées lors des quatre jours avec le nombre de vocalisations maximale ou sur toute l'année. L'hypothèse est que l'augmentation de l'échantillonnage temporel va permettre d'obtenir des informations plus précises.

## **2 | Article 1 : Auditory point counts of birds in high mountain results in high rates of errors**

Authors: Thibaut Marin-Cudraz, Claude Novoa, Bertrand Muffat-Joly, Léna de Framond Benard, Julie Plantade, Wafa Kallel, Léo Papet, Nicolas Mathevon, Frédéric Sèbe

*Keywords: Point count protocol, sound localization, rock ptarmigan, Lagopus muta, high mountains, mountainous environment, density estimation*

*In prep.*

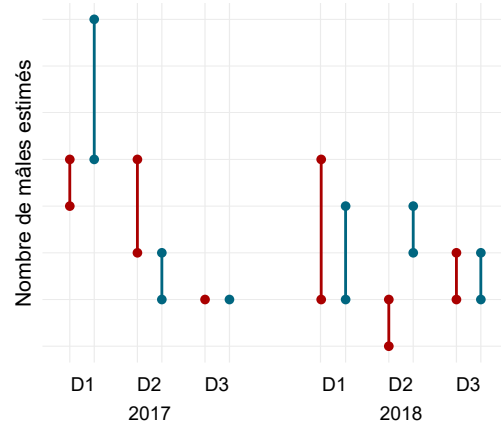
## Résumé

Quels sont les biais du protocole de comptage des populations de lagopèdes alpins par point d'écoute ?  
En quoi le milieu montagnard influence-t-il la bonne perception des vocalises par les compteurs ?

**Les résultats du comptage montre une variabilité journalière et inter-groupe importante**

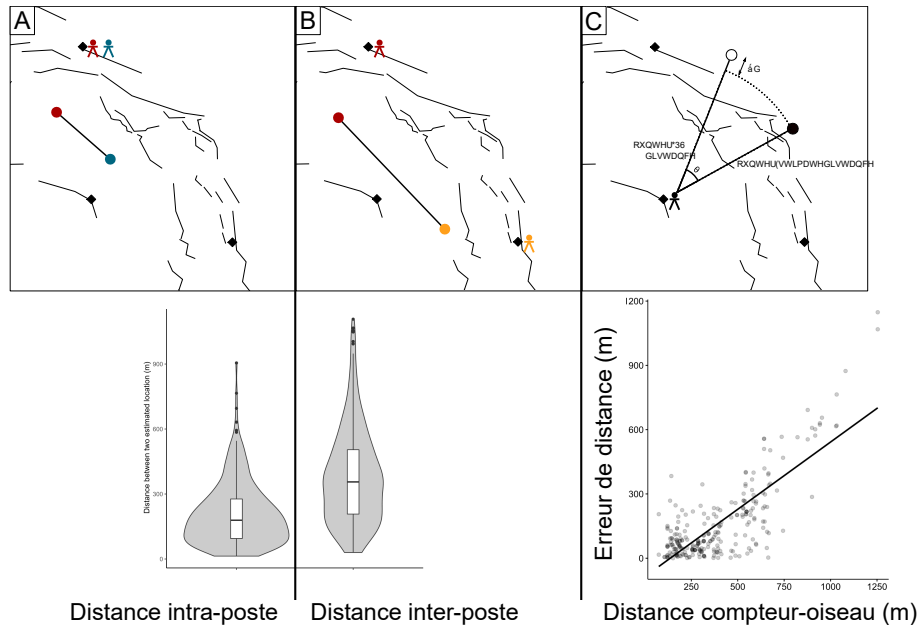
Protocole de comptage :

- 2 années de comptages
  - 3 jours par an
  - 3 points d'écoutes
  - 2 compteurs par point (Expérimenté VS Naïf)
- => Nombre de mâles sur zone



## Les erreurs de localisation dépendent fortement du poste, de la position de l'oiseau

Trois cas ont été envisagés pour évaluer les différences de localisations, tous sont aux échelles temporel (date de comptage) et spatial (postes de comptage)



La combinaison des contraintes du milieu montagnard et du biais observateur vont mettre en lumière les biais inhérents au protocole de point de comptage.  
=> Variabilité des résultats => solution complémentaire à trouver

**Abstract**

Censusing bird populations based on acoustic cues raises several biases such as the variability of weather, variability of the vocal activity of birds, location of counters and the observer bias. We studied those biases in an alpine bird species which lives at high altitudes, the rock ptarmigan (*Lagopus muta*). The monitoring of rock ptarmigan populations is traditionally conducted using a point-count protocol, with human observers counting singing males from a set of different posts. We demonstrated that the estimation of rock ptarmigan by a point count protocol showed great daily variations and that it partly due to the variable harsh weather. We could not link those variations with the variations of the number of detected vocalizations. We compared localizations of a vocalizations perceived by two different counters and showed that the differences in perception almost doubled when counters were on different posts compared to when they were on the same posts. We measured the differences between the counters' localizations and the position of vocalizing male equipped with GPS tags. We showed that the localization errors by counters highly depended on the date of count, the location of their counting post and distances with the bird. Finally, a psychoacoustic experiment was conducted to mimic the point count protocol in consistent conditions and confirmed that the localization of rock ptarmigan was heavily influenced by the simulated distance of the bird but also that rock ptarmigan vocalizations were inherently hard to localize. All in all, these findings show that the harsh weather and complexity of the mountainous environment combined with the targeted species behavior highlights the point count biases and suggests that novel approaches have to be found to compensate for those biases.

## Introduction

Numerous population estimation protocols are based on detection of animals by acoustic perception. One of the most critical case is the point count protocol, where counters are placed in particular posts in the study area and census species occurrences or individual abundances depending on the sound they could hear (Brewster and Simons, 2009). As such, they rely on the probability that an individual emits sounds and on the probability of detection for a counter to detect the sound emitted by an animal. The main hypothesis of such protocols is the consistency of those probabilities over time and locations so that the proportion of animals detected stay constant (Burnham, 1981).

However, several factors have been identified and are known to affect this consistency (Simons et al., 2009) and impair the validity of point counts. The probability of detection can be influenced by parameters such as weather (Mayfield 1981; Robbins 1981b) and the probability of emission is also highly variable as individuals can present great differences in their daily vocal activity (Scott et al., 2005). The combination of those factors will create a variability in counting conditions and on the proportion of detected animals that few days of counts cannot compensate. The importance of other factors will be higher when the counters need to localize individuals only by acoustic cues. Discrepancies in terrain and landscape (Diehl 1981; McShea and Rappole 1997; Brewster and Simons, 2009) might modify sound propagation and sound perception and thus the probability of detection. In real point count conditions, each observer is on a different location in the field and thus might be exposed to very different weather and landscape conditions that interact with the observer bias. The observer bias is the fact that the counts rely on a variable inner capacity of counters to detect sounds, adding unnecessary variability in the counting results (Emlen and Dejong. 1992). As different species show differences in detection rate (Best, 1981; Wang and Finch, 2002), the hardest species to detect and localize need acute skills from counters and will highlight the observer bias. Thus, these biases can directly affect the results of the counts. It is thus important to consider and measure the impact on those factors on the population estimation results.

Multiple studies investigated the errors provoked by the influence of different parameters on the count errors by counters but without precise knowledge of the positions of the individuals and species during the counts. They usually studied create artificial counts with bird songs played back with speakers hidden in the counting areas, going up to mimic different orientation of singing birds (Simons et al., 2007). Even though it is a good proxy, it still does not account for the movements of the animals. When the targeted species are birds, they are more likely to be mobile during the counting period. Thus, one bird can be at different locations and thus be counted as two different birds, raising the risks of double counts.

This kind of test might then underestimate the errors. An ideal experiment would thus be performed in real conditions and with the actual birds' localizations to compare with the counter's estimations. GPS devices have been successfully equipped on multiple wild species to pinpoint individuals and to measure their displacements (Hulbert and French, 2001; Reicio et al., 2011). Thus, such techniques could be used to access the precise location of birds during a point count and compare them with the counter estimations to measure their errors.

The experiments were also mainly performed on environments ranging from close forests to open fields and relatively flat terrain. The sounds are greatly attenuated in forests and counters are only able to perceive birds in a range of couples hundred meters (Brewster and Simons, 2009). Thus, the perception of sounds is specific for each point. The differences of probabilities of detection mostly rely on the hearing capacities of counters in this case. In contrary, the sound propagation is greater in open fields (Nichols, et al. 2009), decreasing the effects of differences in hearing abilities of each counters. The same birds might thus be perceived by several counters at the same time and increase the risks of double counts. To our knowledge, there have been no previous study on the effect of terrain on point counts in fields encompassing both problems. One environment that is well suited in this case is the mountainous area. The heterogeneous terrain greatly alters the sound propagation (Hole and Hauge, 2003). A bird singing at the top of a summit can cover a great surface whereas a bird behind any relief would be almost inaudible. In addition, the weather is greatly variable even in short time frames and areas are difficult to access. The conditions are thus one of the worst to count birds but the most interesting to test the factors affecting them.

One of the sentinel species of mountainous areas is the rock ptarmigan (*Lagopus muta*), living in the Alps and Pyrenees (alt. > 1800 m; Potapov and Sale, 2013) in France. The males' vocalizations are used during the mating season to determine their densities by acoustic cues during point count protocols (Bossert, 1977; Léonard, 1995), where counters estimate the number of males by reporting the precise localizations of the calls they can hear at different points in the area of interest. Those loud low-frequency calls can be heard at great distances (more than 800m, Marty and Mossoll-Torres, 2011) and cover several counting points, thus raising the risk of double counts. Rock ptarmigan males also display a peculiar 'singing in flight' behavior where they sing during flights and after landing (Potapov and Sale, 2013). Those flights can be hundred meters long. Thus, males could be at two different positions in a very brief time and considered as two separated males, reinforcing risks of double counts. Moreover, the counting period takes place during the peak of the bird singing activity - around sunset - where the visibility is low and the weather harsh. Geographical landmarks are difficult to see, and a good representation of the area is difficult. Counters would thus



have great difficulty to correctly estimate the distances and angles at which birds vocalize as they mostly cannot see them. In consequence, the census protocol of this bird magnifies the possible problems of count points. Thus, this article aims to evaluate the different biases rock ptarmigan censusing protocol at different levels.

In this article, we studied the biases of the point count protocol of rock ptarmigan males in spring. (1) We reported the results of two years of counts with two counters per post and studied the variability of those results in regard to the number of detected vocalizations by counters. We then (2) estimated the different errors of localization between counters in accordance of their relative locations. (3) Some males in the area were previously equipped with GPS collars and thus their real positions were known during the counting period. We measured the differences between the counters' localizations and the GPS points of the vocalizing male. Finally, (4) we measured the inherent difficulty of localizing ptarmigan's calls by performing a psychoacoustics experiment in laboratory to measure the errors of localization of ptarmigan calls in laboratory conditions.

## Material and methods

We performed this study in 2017 and 2018, at the ski resort of Flaine (French Alps, Haute-Savoie, 45°59 32.8 N 6°43 44.2 E; altitude: 1600–2500 m).

### *Point counting protocol*

The counting area was delimited empirically to cover roughly 100 ha (Fig. 1). Previous field observations and literature reviews had suggested that male ptarmigans could be heard at distances of 500–1000 m (Watson, 1965; Bossert, 1977; Marty and Mossoll-Torres, 2012). According to those data, we selected three counting posts, approximately 500 m apart from one another (Fig. 1). We followed the counting procedure proposed by Léonard (1995), which was based on the work of Bossert (1977). Three experienced observers (Group 1, G1), with previous knowledge of the field and with counting experience (TMC, FS, BMJ), each accompanied by one naive volunteer (Group 2, G2), were placed at each of the three posts. On a particular post, the counters were 2-3 meters apart to prevent them from influencing each other. The observation periods started at 4.30 a.m. and ended at 6 a.m. Throughout the observation period, each observer noted on an observation form (with a drawn map of the area, see Supplementary Material) the observation time, the number and the estimated locations of the vocalizing ptarmigans. All the counters had a chronometer synchronized at the start of the census, which provides an accurate timing of each vocalizations, compared to standard watches used in the standard procedure that use classic watches. We used boards lighted by small LED lamps with low levels of luminosity, to minimize the disturbance of birds caused by our presence in the field.

At the end of the observation period, the experienced member of each group collected all observers' forms. To estimate the total number of males in the area, we considered each group of neighboring vocalizations indicated on the maps as emitted by 1 male (each group had to be clearly separated from the others -see Supplementary Material). Each male was confirmed by cross-checking the observers' data. To avoid double-counting by two different observers, vocalizations localized nearby and heard at approximately the same time (interval < 20 sec), were considered identical. We considered the total number of singing males unambiguously localized as the minimum total number of males. We defined a maximum total number of birds by adding ambiguous males to the minimum (e.g. when one bird was only located by one observer and not confirmed by another one). We thus defined an estimated interval (min–max) of the total number of males. The results of G1 and G2 were analyzed separately. This procedure was repeated on several consecutive days, namely: June 6th, 7th, 8th in 2017; June 8th, 9th, 10th in 2018.

*Comparison between vocalization detection by experienced and naïve counters*

To quantify the differences in the number of detected vocalizations by counters, we analyzed the number of detected vocalizations of each counter per group, per post, per day, per year. We statistically tested the effect of these parameters with a linear model preceded by a boxcox transformation (MASS package, Venables and Ripley, 2002, in R 3.5.0, R core team, 2019).

To measure the differences in the detection of vocalizations by two counters at the same post, we determined the number of common vocalizations they both had detected at the same time (interval < 20 s). From this, we defined a similarity index (SI):

$$SI = \frac{N_{common}}{N_1 + N_2 - N_{common}}$$

$N_{common}$  is the number of vocalizations detected commonly by the two counters.  $N_1$  and  $N_2$  are the number of vocalizations detected respectively by the experienced (G1) and the naïve (G2) counter. The index ranges from zero when counters did not share any detected vocalizations, to one when all vocalizations were detected by both counters.

*Comparison between localization between experienced and naïve counters*

To quantify the error of localization between counters, we measured the distance between the estimated location points of a vocalization detected by two different counters. To measure these distances, we scanned the maps from the counting form and reported the coordinate of different localization points on a GIS software (QGIS 3.4.3, QGIS Development Team, 2019). Then, we calculated the Euclidean distances separating these points.

We defined two types of distances: intra-post and inter-post. The intra-post distance (Fig.1A) is the distance calculated between the estimated location points of two observers at the same post. The inter-post distance (Fig.1B) is the distance calculated between the estimated location points of observers belonging to the same group (G1 or G2) but in two different posts.

We tested the statistical effect of the post and the date of count on the intra-post distance using a linear model preceded by a boxcox transformation. For the inter-post distances, we tested the effect of post, the group of counters and the date using a linear model preceded by a boxcox transformation of the inter-post distance.

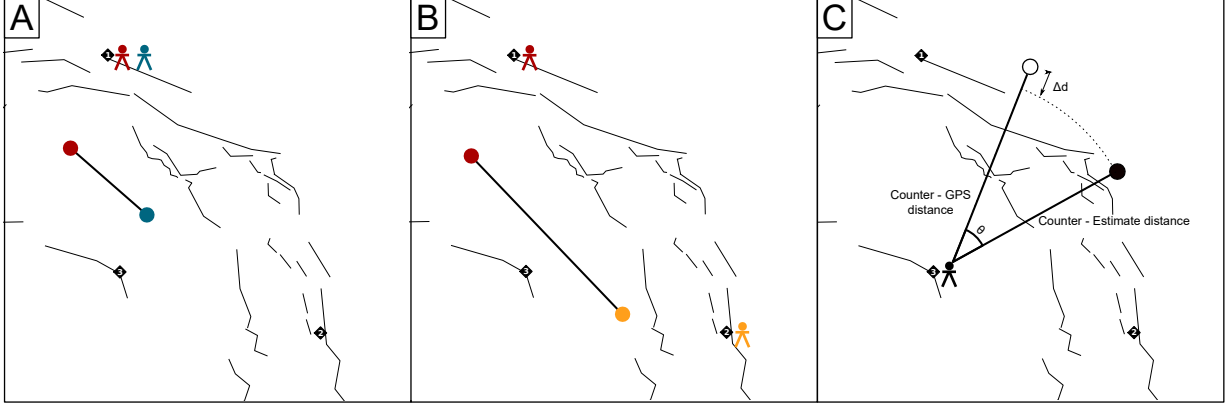


Figure 1: Schematic representation of the different ways used to measure differences of localizations. Each counting post is represented by a numbered black square. (A) The intra-post distance is the distance between the location points of the experienced (red dot) and naïve (blue dot) counter for the same vocalization. (B) The inter-post distance is measured between location points of two members of the same group but on different counting post. In this example, the counters are members of the experienced group (G1) on the first post (red dot) and on the second (orange dot). (C) The angular error ( $\theta$ ) and distance error ( $\Delta d$ ) are calculated between the GPS location of the bird (white dot) and the estimated location by the counter (black dot).

#### *Measure of distance and angular error of localization with GPS references*

Part of the males (5 in 2017 and 4 in 2018) were equipped with GPS solar tags (weight: 10g, e-obs GmbH, Grünwald, Germany), which allowed to get their spatial position every minute during the counting hours. We took advantage of this information to get an accurate assessment of the localization errors made by human counters.

We focused on vocalizations heard by multiple counters at the same time and that had a timing close ( $< 30$  sec) to the time at which the closest GPS point was recorded. We then selected the vocalizations for which at least one counter's localization was at less than 100 meters from the GPS point (i.e. inside the territory of a male). After this selection, we compared all estimated locations point by the counters with their corresponding GPS reference point and calculated the absolute distance error (Fig.1C):

$$\text{Distance error} = \Delta d = |d_{\text{counter-estimate}} - d_{\text{counter-GPS}}|$$

and the absolute angular error in degree based on the cosinus law:

$$\text{Angular error} = \theta = \left| \frac{180}{\pi} \times \arccos \left( \frac{d_{\text{counter-estimate}}^2 + d_{\text{counter-GPS}}^2 - d_{\text{estimate-GPS}}^2}{2 \times d_{\text{counter-estimate}} \times d_{\text{counter-GPS}}} \right) \right|$$

with  $d_{\text{counter-estimate}}$ , the distance between the post of the counter and the estimated location of the vocalization by the counter,  $d_{\text{counter-GPS}}$  is the distance between the post of the counter and the GPS location of the male and  $d_{\text{estimate-GPS}}$  the distance between the estimation localization of the vocalization by the counter and the GPS location of the male.

The statistical effects of the date, the post, group and distance between the counter and the male were tested on each type of error using linear models preceded by boxcox transformations.

### *Rock ptarmigan calls localization in a controlled acoustic environment*

In this experimental part of the study we conducted a psychoacoustic experiment in controlled conditions, to quantify the error of localization of sounds solely due to misperception by counters. To measure the perception of the angle of arrival of vocalizations by different human listeners, we spatialized ptarmigan vocalizations using head-related transfer functions (HRTFs) to create the illusion of sounds coming from different angles (Morimoto and Ando, 1980). During its propagation, a sound is modified by the shape of the ears, the head and the body, inducing several cues used by humans to locate a sound source in space. By placing microphones in the ears of a subject listening to a sound coming from a specific position, it is possible to characterize these cues, the HRTFs. Then, any signal can be spatialized in 2D or 3D by applying HRTFs to the signal. In this study, the HRTFs convolved to ptarmigan vocalizations were measured on a standardized mannequin (Kemar small pinnae subject from Algazi, 2001) and allowed us to spatialize sounds in the azimuthal plan from  $-110^\circ$  to  $110^\circ$  with a  $10^\circ$  step. Negative angles represented sounds coming from the right side of the head and positive angles from the left.

We chose four vocalizations, of four different ptarmigan males to avoid pseudo-replication. We determined three sound levels to mimic three different distances between the birds and the counter. The highest sound level was 80 dBA SPL, corresponding a male vocalizing around 50 meters away. We decreased the sound level by steps of 12 dB SPL: 68 and 56 dB SPL to mimic respectively an intermediate distance (around 200 meters) and a long distance (around 800 meters). Any combination of vocalization and sound level was then spatialized from  $-110^\circ$  to  $110^\circ$  using the HRTFs.

37 subjects (25 females and 12 males) from age 20 to 64 had to spatialize those sounds during

the following procedure. Each subject was placed in an isolated acoustic chamber (Silence-Box, TipTopWood.com, Saint-Etienne, France) with a computer (NEC, Minato-ku, Japan) linked to headphones (HD 250 Linear II, Sennheiser, Wedemark, Germany), calibrated at 80 dB SPL with a pure tone of 1000 Hz frequency and a sound level meter (NL-52, RION, Tokyo, Japan). During the experiment, the subjects had to indicate the orientation of the sounds they hear in the headphones by clicking on an interface on the computer made with PRAAT software (Boersma and Weenink, 2019), see Supplementary Material). The possible responses were angles from  $-110^\circ$  to  $110^\circ$  with a  $10^\circ$  step. Each subject listened to 138 sounds composed of two repetitions of the same 69 sounds sequences with the order of arrival randomized. The sequences were constructed by randomly selecting sounds so that the four males had to be represented equally and secondly, each combination of sound level and angle of arrival had to be represented.

The angular error of localization was calculated using the angle of incidence of the sound played back ( $\theta_{emitted}$ ) and the angle perceived by the subject ( $\theta_{response}$ ) as:

$$\text{Angular error} = 180 - |180 - |\theta_{emitted} - \theta_{response}||$$

The statistical effect of the angle of arrival and the sound level of the stimuli was then tested with a linear mixed model (nlme package, Pinheiro et al., 2019) with subject as random variable and preceded a box cox transformation of the angular error (boxcoxmix package, Almohaimeed and Einbeck, 2018).

## Results

*The counts results are highly variable between groups of counter and date of count*

The results of the point counts were highly variable between groups for the first two days of each year (estimation ranged between 5 and 11 in 2017 and between 4 and 8, Fig. 2). There were also differences in-between the intervals of the estimation, there could be differences of 3 males between the minimum and the maximum of the estimations (e.g. D1 in 2017 for G2 and D1 in 2018 for G1, Fig.2). For each year, there were differences between groups in the first two days, but the results matched in the last day.

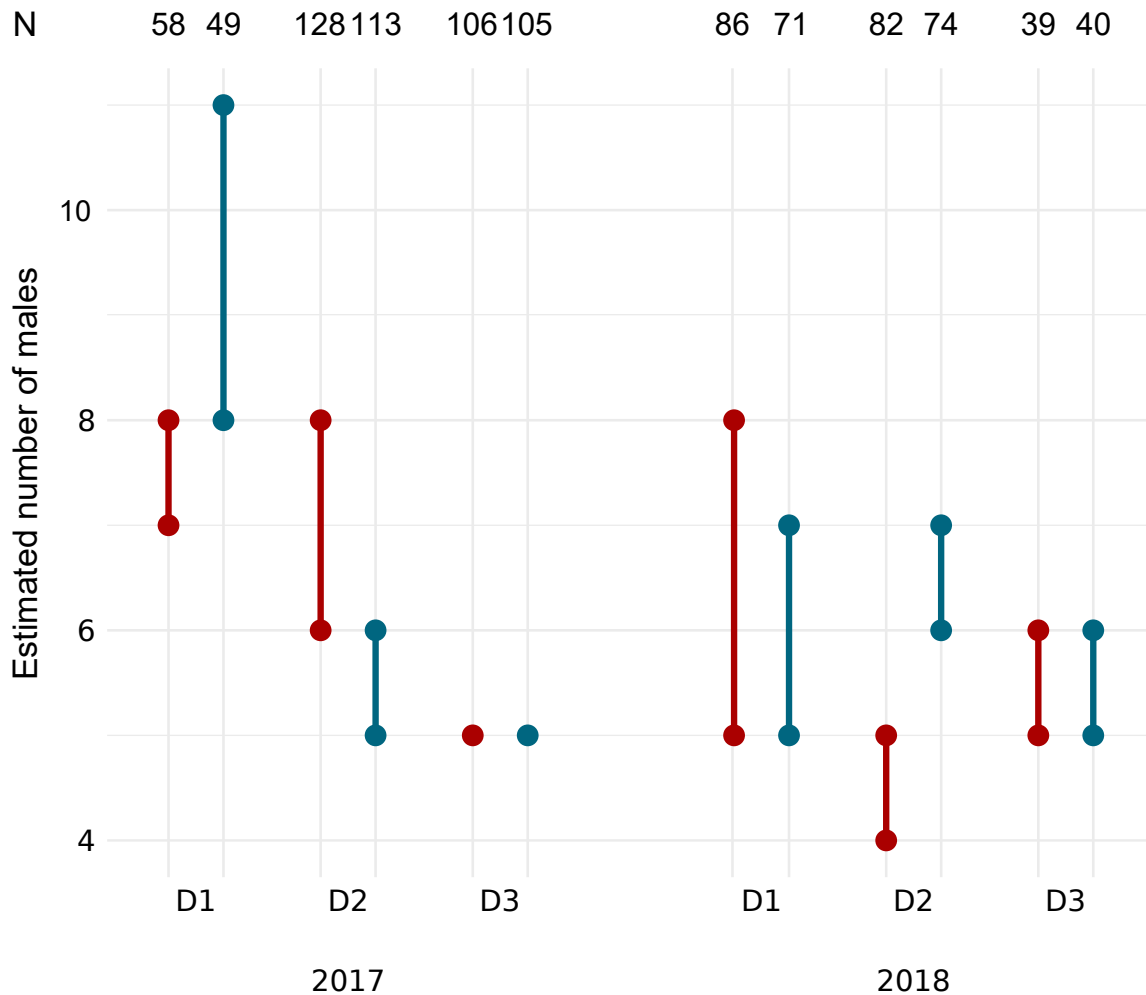


Figure 2: Daily estimations of male ptarmigans' number. The estimated number of male ptarmigans (minimum-maximum intervals) are given separately for the experimented (G1, red) and the naive (G2, cyan) groups of human counters, for each day (D1, D2, D3) and year (2017, 2018). N is the total number of detected vocalizations (N) used to estimate the

number of males.

*The number of detected vocalizations still depends on the date and counter's location but is uncorrelated with the results of counts*

There is an important variability of the number of vocalizations detected by the counters each day (between 49 and 128 for 2017; between 39 and 86 for 2018, Fig.2). The number of detected vocalizations greatly varies according to combinations of the year (Fig.2), point and days (Tab.1-Fig.3A, linear model:  $F(9,26) = 10.53$ ,  $p \ll 0.001$ ). The group (experienced versus naive) did not appear to have a significant effect as the number of detected vocalizations did not vary much between groups each day. There were no evident relationships between the estimates of the number of males, e.g. 2017 the number of males was low even when the number of vocalizations was great for the first day of 2017 for G2 and the minimum estimation of the number of males was found for high numbers of vocalization perceived. In 2018, the number of males seemed almost independent of the number of perceived vocalizations (Fig.2).

Variable	F	<i>p</i>
<b>Year</b>	<b>11.48</b>	<b>0.0054</b>
<b>Post</b>	<b>12.40</b>	<b>0.0042</b>
<b>Day</b>	<b>6.98</b>	<b>0.0097</b>
Group	1.029	0.33
Year : Post	3.42	0.089
<b>Year : Day</b>	<b>12.50</b>	<b>0.0012</b>
<b>Post : Day</b>	<b>5.34</b>	<b>0.022</b>
Year : Group	0.0019	0.97
Post : Group	0.034	0.86
Day : Group	0.21	0.81
Year : Post : Day	2.79	0.10
Year : Post : Group	1.48	0.25
Year : Post : Group	0.040	0.96
Post : Day : Group	0.089	0.91
Year : Post : Day : Group	0.15	0.86

Table 1: Effect of the years, days of count, group and post of the counter on the number of detected vocalizations. The statistical significances have been established using wald tests on a linear model. Significant variables are in bold.



*The inter-group differences in the counting results are more likely due to differences in perception between counters and the daily weather conditions*

The similarity index gives a good indication of the difference of perception between counters in a same post. The mean similarity was  $0.54 \pm 0.21$  (Fig.3B), meaning that counters on the same post usually had only perceived half of their vocalizations in common. Furthermore, the similarity varied greatly depending on the date and the post. The great variations observed between days might be explained by the weather conditions that affect the concentration and sound perception of the counters. In our case, the temperature and wind speed do seem to be variable each day whereas the humidity stayed relatively constant (Tab.2).

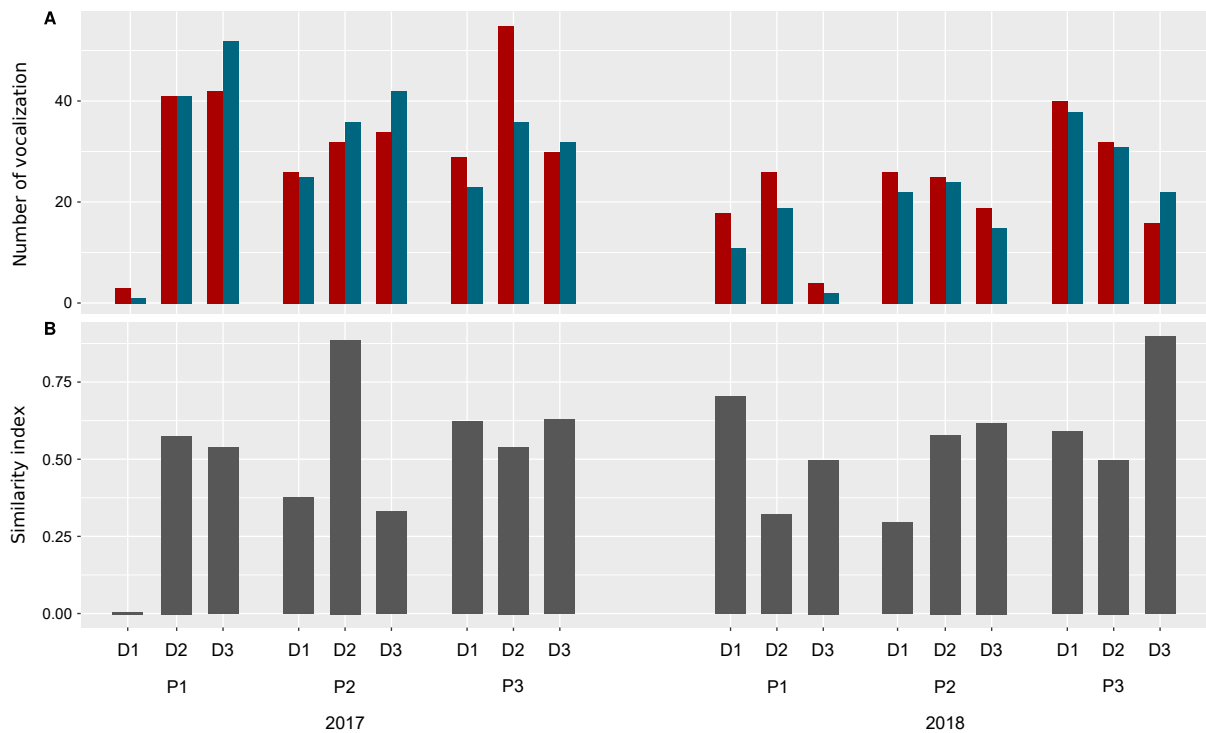


Figure 3: Detection of vocalizations by counters. (A) Barplot of the evolution of the number of detected vocalizations by the experimented (G1, red) and naive group (G2 cyan) per days (D1, D2, D3) per post (P1, P2, P3) per year. (B) Barplot of the evolution of the similarity index per days (D1, D2, D3) per post (P1, P2, P3) per year. This index ranges from 0 to 1 and indicates the proportion of vocalizations perceived commonly by two counters at the same post.

Thus, the observed differences of the estimated number of males between the groups might be the result of differences in localization of vocalizations between counters and reinforced by the weather. We then took a conservative approach and focused the rest of our analysis

only on the vocalizations perceived commonly by at least two counters. This insured that those vocalizations came from the same male and that differences in localizations came only from differences of perception.

Year	Day	Temperature (°C)	Wind speed (km/h)	Humidity (%)
2017	06/06/2017	2.5	15	88
2017	07/06/2017	- 1.5	11	94.3
2017	08/06/2017	5.4	7	93
2018	08/06/2018	NA	NA	NA
2018	09/06/2018	2	4	NA
2018	10/06/2018	7	19	94

Table 2: Daily variation of the temperature, wind speed and humidity in the counting area. NAs indicate a missing measure due to a malfunction of the weather station.

*Inter-counters variability of source location depends on counting post and daily conditions*

The distances between two counter localizations of a common vocalization were lower (Wilcoxon test:  $W = 83372$ ,  $p < 2.2e-16$ ) when counters were on the same post (intra-post distances mean  $\pm$  SD:  $207.71 \pm 143.95$ ) than on different posts (inter-post distances mean  $\pm$  SD:  $378.73 \pm 218.60$ ; Fig.4).

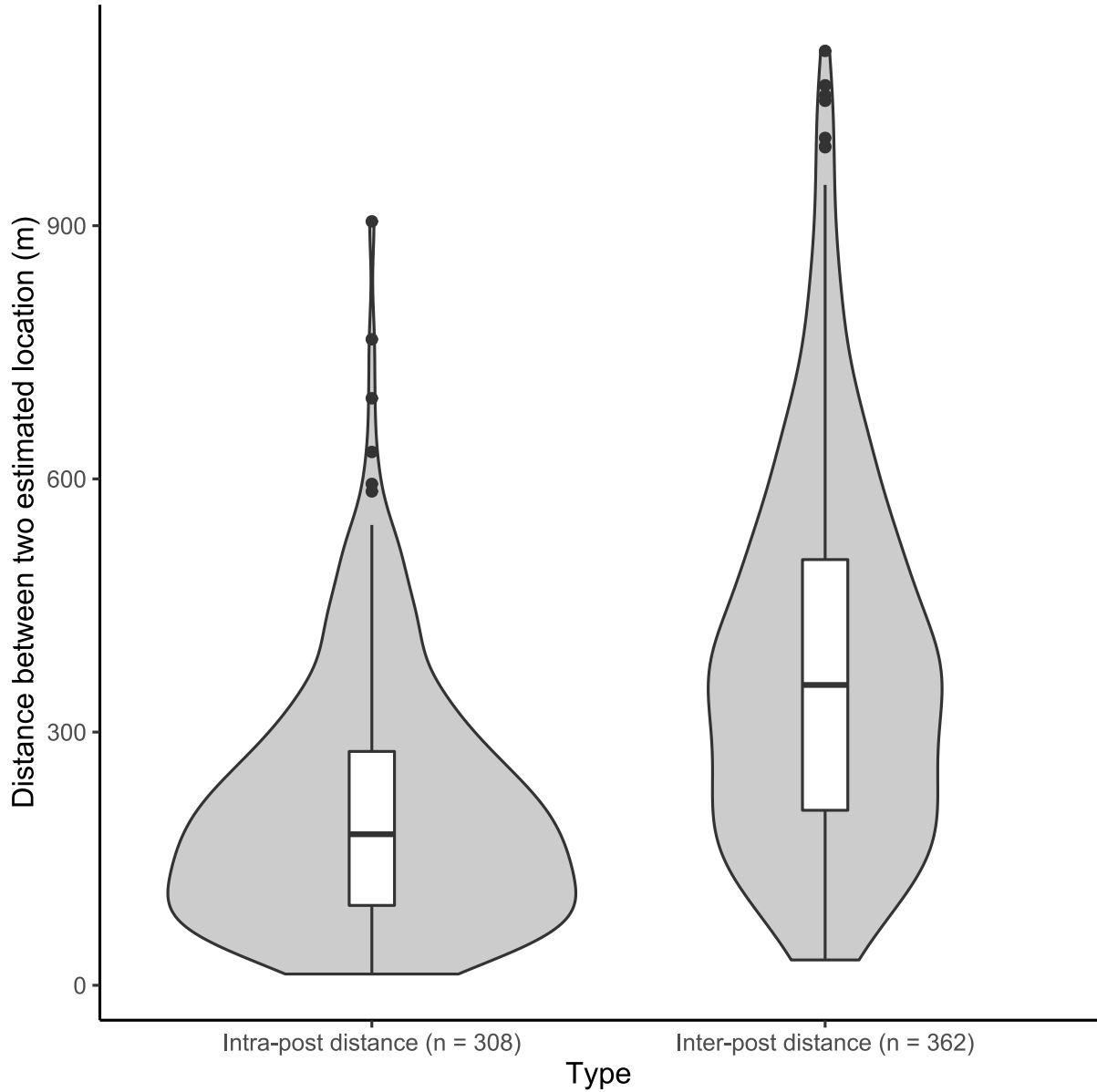


Figure 4: Violin and boxplot representing the distribution of the distances calculated between two estimated location points for the same vocalization given the position of the counters: if the counters are on the same post (intra-post distances) or in different posts (inter-post distances). The greater the violin is dilated, the greater a particular value is represented.

The linear model of the intra-post distances was significant ( $F_{(15,292)} = 5.79$ ,  $p = 1.90e-10$ ) with a significant interaction between the post and the date (Fig.5,  $F_{(8,292)} = 5.06$ ,  $p = 6.67e-06$ ). The first post (P1) showed the greatest variations along the dates. Thus, the intra-post distance seems to be affected by the combination of the geographical position of the posts and the daily conditions.

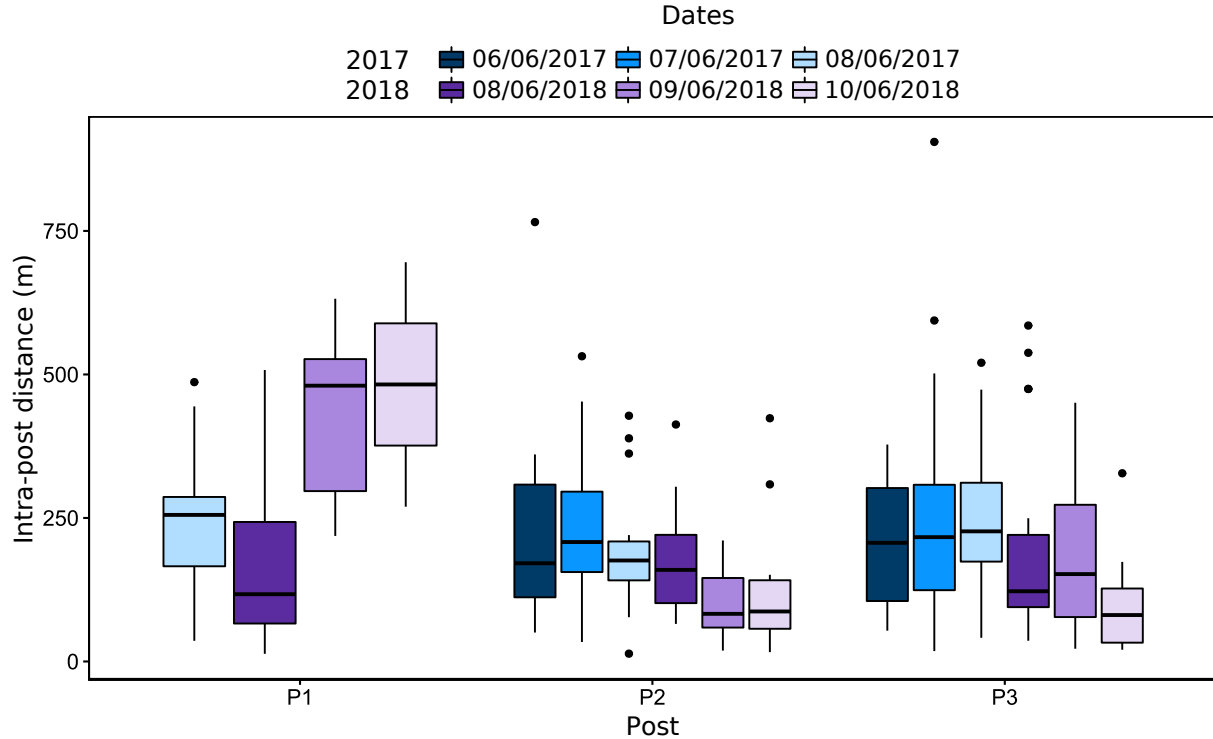


Figure 5: Distribution of the intra-post distances of the different post for each date. Two dates are missing for P1 and correspond to cases where there were no vocalizations in common or when the location from the counters' form could not be scanned.

The linear model of the inter-post distances was also significant ( $F_{(29,332)} = 4.09$ ,  $p = 1.29e-10$ ). Interestingly, the date alone was not significant but its interactions with the other variables were significant. The interaction between the association of the posts from which the vocalizations were heard and the group was not significant. However, there was a significant relationship with an interaction between the association of the posts from which the vocalizations had been heard, the group and the date ( $F_{(5,332)} = 3.77$ ,  $p = 0.0025$ ; Table 4).

Variable	F	$p$
<b>Posts</b>	<b>20.49</b>	<b>4.08e-09</b>
<b>Group</b>	<b>7.34</b>	<b>0.0071</b>
Date	1.21	0.30
Posts : Group	1.88	0.15
<b>Posts : Date</b>	<b>3.34</b>	<b>0.00063</b>
<b>Group : Date</b>	<b>2.34</b>	<b>0.042</b>
<b>Posts : Group : Date</b>	<b>3.77</b>	<b>0.0025</b>

Table 4: Effect of the date of count, group and the association of the two posts from where the vocalizations were detected (Posts) on the inter-post distance. The statistical significances have been established using Wald tests on a linear model. Significant variables are in bold.

*The real localization errors are sensitive to the counting day and counting posts in combination with the distance with the bird*

The distance and angular errors were both important and showed overdispersion (mean  $\pm$  SD, distance errors:  $157.46 \pm 185.11$  and angular errors:  $31.56 \pm 32.75$ ; Figure 6) and both errors had extremely large maximum values, more than 1000 m and  $150^\circ$ .

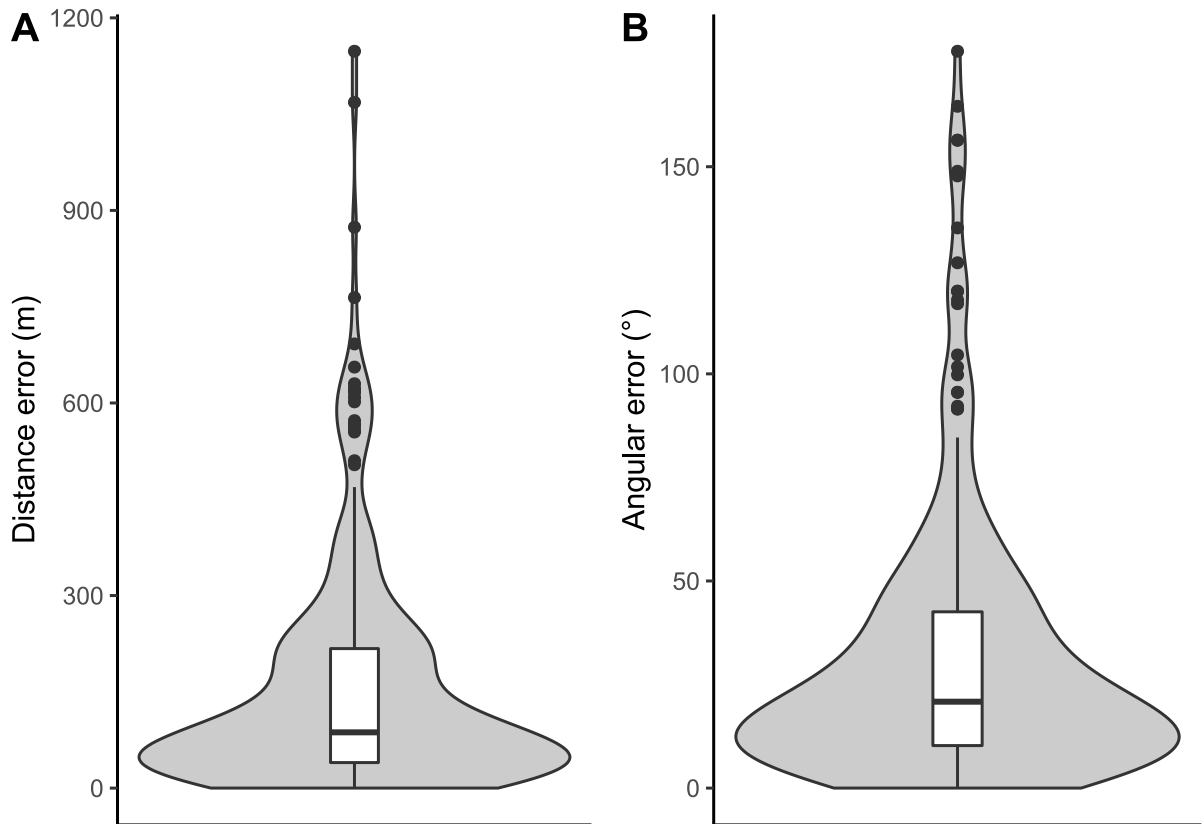


Figure 6: Violin and boxplot representing the distribution of the distance (A) and angular (B) errors calculated between an estimated location point and the GPS position of the vocalizing male. The greater the violin is dilated, the greater a particular value is represented.

Both models calculated on distance error ( $F_{(57, 209)} = 18.88, p < 2.2e-16$ ) and on angular error ( $F_{(57, 209)} = 1.83, p = 0.0011$ ) were significant (Tab. 3). The interaction between all variables was significant for the distance error. For the angular error, the interactions without the group were significant. Interestingly, the distance between the bird and the counter played a great role in both errors. The errors increased when the distance between the vocalizing

bird and the counter increased, mostly for the distance errors (Fig.6-7).

Variables	Distance error		Angular error	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Date	<b>9.12</b>	<b>7.31e-08</b>	<b>2.30</b>	<b>0.047</b>
Post	<b>160.94</b>	<b>&lt; 2.2e-16</b>	0.30	0.74
Group	<b>3.92</b>	<b>0.049</b>	0.027	0.87
Distance	<b>403.85</b>	<b>&lt; 2.20e-16</b>	0.17	0.68
Date : Post	<b>7.14</b>	<b>1.18e-09</b>	2.85	0.0024
Date : Group	<b>3.11</b>	<b>0.0098</b>	2.04	0.074
Post : Group	2.20	0.11	2.32	0.10
Date : Distance	<b>9.34</b>	<b>4.82e-08</b>	<b>2.87</b>	<b>0.016</b>
Post : Distance	<b>12.61</b>	<b>6.75e-06</b>	0.0012	1.00
Group : Distance	0.15	0.70	0.43	0.51
Date : Post : Group	<b>4.80</b>	<b>0.00036</b>	0.69	0.63
Date : Post : Distance	<b>4.03</b>	<b>0.00018</b>	<b>3.13</b>	<b>0.0023</b>
Date : Group : Distance	2.11	0.066	0.52	0.76
Post : Group : Distance	<b>28.76</b>	<b>9.23e-12</b>	1.15	0.32
Date : Post : Group : Distance	<b>4.37</b>	<b>0.0052</b>	0.20	0.89

Table 3: Table summarizing the effects of the post of the counter (Post), date of count, group of the counter (experienced (G1) versus naives (G2)) and distance between the bird and the counter (Distance) on the distance errors (left column) and angular errors (right). The statistical significances have been established using wald tests on a linear model. Significant variables are in bold.

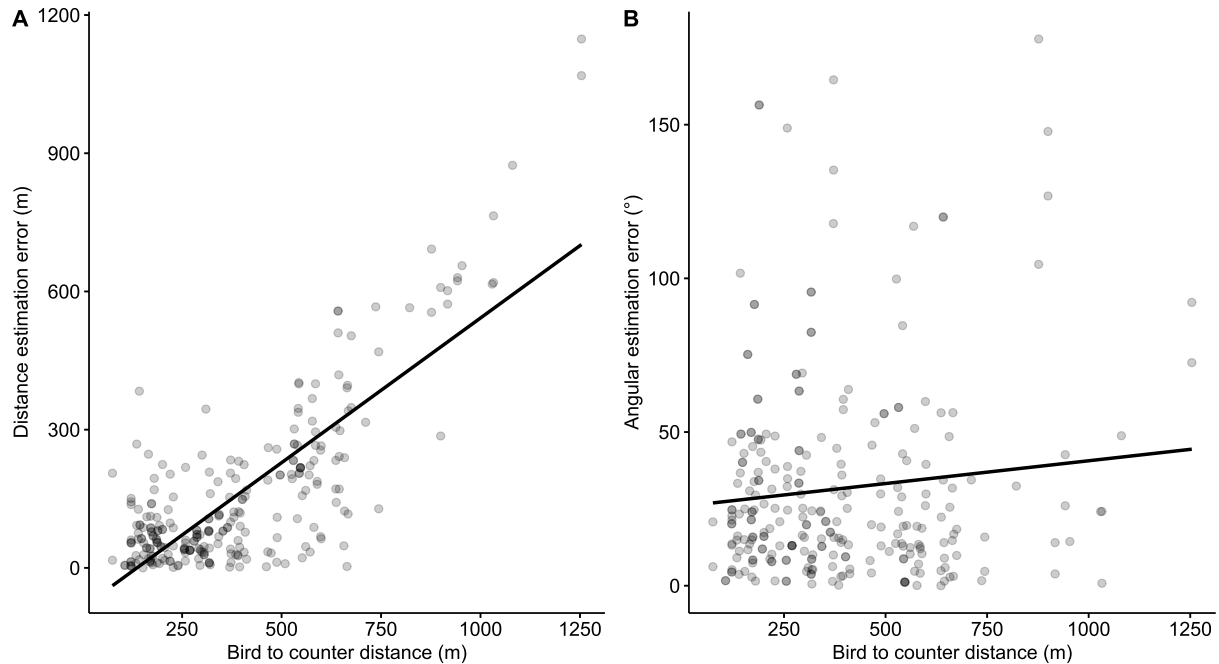


Figure 7: The distance between the counter and the bird impacts its good localization by the counter. (A) Linear relationship between the distance estimation error and the distance between the bird and the counter. (B) Linear relationship between the error estimation error and the distance between the bird and the counter. The fits are there for graphical purposes.

*The capacity of humans to correctly localized ptarmigan calls decreases when the call sound level decreases*

The angular error was significantly explained by an interaction of the stimulus type and the angle of the stimulus (Fig. 7,  $F_{(44, 5001)} = 8.129$ ,  $p < 0.0001$ ). Indeed, the angular errors increased with the decrease of the sound level, moreover for the lowest sound level. For the first two types of sound level, the median angular errors were in the range of the mean angular error found in the field, i.e. mainly equal or larger to  $30^\circ$ . Moreover, the errors were small for sounds coming at angles of  $0^\circ$ ,  $90^\circ$  and  $90^\circ$  but they were large for other angles. Thus, people seemed to correctly orientate sounds coming in front of them or directly to their left and right but have trouble orientate sounds coming from intermediate angles.

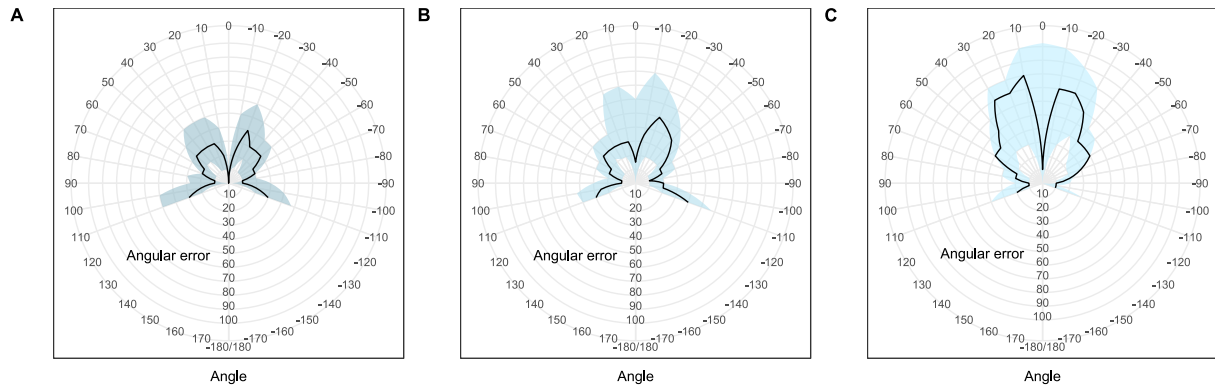


Figure 8: Differences in localization of rock ptarmigan calls by subjects at 80 dB SPL (A), 68 dB SPL (B), 56 dB SPL (C) according to their orientation. The black lines show the median error per angle. The first (q25) and third (q75) quartiles are calculated by angles and form the lower and upper parts of the blue areas respectively.



## Discussion

The point count protocol is essentially an inventory of a population based on one day of observation. As such, the precision of its results is closely linked with the counting conditions of the day. In this article, we demonstrated that the estimation of rock ptarmigan by a point count protocol showed great daily variations. We could not link those variations with those of the number of detected vocalizations. However, we showed that the localization errors of vocalizations by counters highly depended on the date of count, the location of their counting post and distances with the bird. Our psychoacoustic experiment confirmed that the localization of rock ptarmigan was heavily influenced by the simulated distance between the bird and the counter but also that rock ptarmigan vocalizations were inherently hard to localize. The point count protocol biases are thus exacerbated by the high mountain environment and the targeted species.

*The mountainous environment and the bird's vocal behavior impede the good detection and localization of sounds by counters*

An interesting trend in our study is the significant effect of the date of count all along our study. Thus, each day of count seems extremely different or even unique from the other. It is best reflected in the number of detected vocalizations, with great differences across temporal (dates of count) and spatial scales (the different counting posts). The effect of the interaction of the spatial and temporal scales might be explained by several factors: the differences in the daily meteorological conditions, the acoustic availability of the males and the differences of location of the counters.

The effect of the meteorological conditions is easy to explain as the wind speed and temperature were variable between days. The effect of both parameters on sound detection are easily explainable. The greater the wind speed is, the more the counters hears will be saturated by this noise. It is well known that noise alters the good perception and localization of sounds (Pacifici et al., 2008), especially when counting birds (Simons et al., 2007). The daily temperatures were very low during the counts which is known to affect attention (Hancock et al., 2007; Pilcher et al., 2002) and might then affect the capacity to correctly detect and localize ptarmigan's vocalizations. The conjunction of all the weather parameters might thus modulate partly the capacity of counters to localize vocalizations but can also interact with differences of acoustic availability of the males.

The point count protocol depends on the acoustic availability of the birds and assumes that each bird present in the area vocalizes during each counting day at an equivalent level. We showed that the number of detected vocalizations did not seem to influence the estimates of

the number of males. As such, the global vocal activity might not be important compared to the vocal activity of each male. From our field experience (Marin-Cudraz et al., 2019), the vocal activity is relatively low, greatly varies between days and great differences in calling rates exist between rock ptarmigan males. The same observations were reported for both the rock and willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) by Hörnell and Willebrand (1998). The vocal activity might be modulated by several factors, like the social context. Several studies showed that the pairing status (Krebs et al. 1980; Johnson 1983; Cuthill and Hindmarsh, 1985; Gibbs and Wenny, 1993) and the arrival of new males in the area (Eason and Hannon, 1992) had an effect on vocal activity of individuals and as such their detectability by human listeners. Aside from social context, the weather is known to modulate the daily vocal activity of birds (Mayfield 1981; Robbins 1981).

Thus, the probability for a male to vocalize is highly variable between days as its vocal activity may vary during the counting period. Even if a male vocalizes, the weather will interfere with the good detection of this male by counters. The combination of the harsh weather and the bird's vocal behavior highlights thus the difficulty to detect a particular bird. However, even if a bird is detected, the counters still need to localize it so that it can be separated from its neighbors.

We found that inter-posts distances were almost twice the inter-posts distance. Thus, localization differences between counters increases when counters are on different posts. These findings are confirmed by the high rates of errors calculated between the real location of a bird and the localization of a counter: the mean angular errors greater than  $30^\circ$  and the mean distance error was greater than 150 m. Both errors were extremely sensitives to interactions of the date of the count, the location of the post where the counters were placed. The position of a counter clearly influenced its capacity to localize a sound, showing that the complexity of the mountainous environment will impede the good localization of birds. In the same manner, Pacifici et al. (2008) showed that the perception of birds by counters decreased with the complexity of the forest they were counting. Thus, the combination of the location of the posts with the daily counting conditions affect both the detection and localization of rock ptarmigan vocalizations.

However, each post is represented by different counters. Thus, the statistical effects of the counting posts not only highlight the effect of the location of the counter but also the effect of differences in hearing skills between counters that might be accentuated by the inner difficulty to localize correctly ptarmigan vocalizations.

*Ptarmigan's localization by human listener is inherently difficult to localize in counting con-*

*ditions*

The intra-post distances were still quite high, underlying the fact that counters show differences in sound localization, even when positioned at the same post (Simons et al., 2009). Most of the time, the counters had to localize noisy vocalizations due to the weather conditions. Lorenzi et al. (1999) showed that sound of low frequency such as ptarmigan's vocalizations (between 900 Hz and 3600 Hz, Marin-Cudraz et al., 2019) are particularly difficult to localize when corrupted by noise. The difficulty of the task demands acute localization skills. Both the angular and distance errors showed overdispersion: their standard deviation were greater than their mean. This high variability of the data underlines the differences in hearing skills between counters. The localization skill of a counter is the combination of the sensibility of its hears, its capacity to correctly localize sounds (Emlen and Dejong 1992; Sauer et al. 1994; Kendall et al., 1996; Downes, 2004) with its experience of counting birds (Kepler and Scott, 1981). Both errors increased with the distance between the male and the counter, which represents the general difficulty to localize sound coming from afar and with a low sound level (Dejong and Emlen, 1985), which in turn, is directly linked with our hearing sensibility.

The distance errors were also influenced by the group (experienced vs naive) of the counter. In this case, their advanced knowledge of the area can increase their mental representation of the area during the count. Thus, they might have relied on this image to localize more easily the vocalizations on the map. They also had the chance to hear ptarmigans' vocalization multiple times at different distances and with better visual conditions - in daylight - before the counts and could thus be better at assigning a sound level with a distance. Considering these facts, the experienced counters had a clear edge over the naive counters to estimate distances. However, knowledge of the area and experience of counting ptarmigans had no effect on the angular errors. The difficulty to correctly estimate the angle of incidence seems thus the same for all human listeners.

The psychoacoustic experiment gave us insights on those difficulties. The errors in orientation were sensible to the interaction of the sound levels of the vocalizations and the orientation of the stimuli. Similar to our findings in the field, those results show that even in good conditions, rock ptarmigan vocalizations are still hard to localize, with errors of localization depending on the sound level perceived by counters and thus linked with the general position of the bird in the field, which also affects the angle of arrival of the sound. We found that the median angular errors decreased drastically ( $0^\circ$  or  $10^\circ$ ) when the angles of incidence of the sounds were clear: precisely on the right, left or in front of the subject ( $-90^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $0^\circ$  respectively). Nevertheless, the angular errors for intermediate angles were on the same range as those in the field (around  $30^\circ$ ). A recent study compared the capacity of localizing sounds

in different mammals and found that humans were precise at  $1^\circ$  (Heffner and Heffner, 2016). Thus, why are there such differences with our results?

The main difference between our experiment and classical sound localization tasks with humans is the total lack of clear visual cues. In such experiments, subjects are trained and are not wearing headphones but sit in front of an area of speakers with each one broadcasting a sound at a particular angle of incidence. Thus, the subject can associate the angle of a sound with the speaker position, facilitating its localization during the experiment. In fact, it has been shown that visual cues can enhance sound localization (Morrongello, 1987; Akeroyd, 2014) but also in variety of mammals (Heffner and Heffner, 1992). In our case, the visual cues were non-existent, and untrained subjects had to make the mental image effort of translating sounds coming in a 3D space into a 2D space (the computer screen). This is analog to the point counts conditions: counters had to localize vocalizations they perceived in their environment into a two-dimensional space (the map). Additionally, they had very few visual cues during the counts as the visibility is low (the counts started before sun rise) and the birds are cryptic and difficult to see. Consequently, our experiment successfully transcribed the counting conditions and the difficulty to localize sounds in these conditions.

All in all, the accumulation of the aforementioned factors shows that each date of count is clearly unique. As a result, the final count estimates are very different each day. However, most point counts of male rock ptarmigan are performed only one or two times a year. It is then difficult to rely only on these estimations to get a good view of the population of ptarmigan males. Consequently, the counting protocol needs modifications to compensate for the variability of its results.

#### *Future of male rock ptarmigan populations censusing*

In this study, we demonstrated that the mountainous environment and the rock ptarmigan behavior exacerbates the variability of the point count results. The variability of the weather and the males' vocal activity induced high variability in vocalization detection. The localization of males using acoustic cues differed greatly between counting posts and counters due to the inherent difficulty to localize rock ptarmigan vocalizations during the point counts. We think that those biases can be compensated by several adjustments using different approaches.

We took a conservative approach and gave the results of the counts as an interval, but it is usually a single number, with no indications of the uncertainty of the measure. Several studies recommend using more complex indices, that encompass the inherent variability of a count (Yoccoz, 2001; Rosenstock, 2002; Buckland et al., 2008, Nichols et al., 2009). For

example, the total number of vocalization or the number of vocalizations representing each estimated male could be considered to construct an index that gives more precisions than the raw results. The advantage of such indexes is that they can be calculated on past years without difficulties, given that the necessary data have been conserved. Another approach would be to design a complete novel protocol.

As the point count protocol is already based on detection of birds by acoustics cues, bioacoustics seems a good solution. Moreover, autonomous acoustic recorders have seen a growth in development in recent years and are now easy to handle (Shonfield and Bayne, 2017). Long-term acoustic studies have been used to gain precise insights into the life of several discrete species living in difficult environments (Sueur and Farina, 2015) over extended periods of time. In our case, it would compensate for the difficulty of obtaining long-term monitoring data from human operators all along the mating season.

The long-term approach would compensate for the variability induced by the mountainous weather and the variability of the birds' vocal activity. Autonomous recording units are still sensible to weather-induced noises. Recording at great temporal scales compensate this disadvantage and ensures that all the males of the area are present in the recordings and that they have been recorded in good conditions. A recent study showed that rock ptarmigan males could be separated acoustically based on their vocalizations (Marin-Cudraz et al., 2019). Thus, aside from obtaining a more accurate estimate of the number of males, precise data could be gathered, such as the dynamic of the population, e.g. the arrival of new males in the area.

The long-term approach would thus not only compensate for the daily variability of the traditional protocol but would also compensate both the importance of post location and observer bias. We showed that the point at which were located the counters influenced their perception of the ptarmigan's vocalizations and that it was reinforced because of the differences of counter perception. Autonomous recorders units are less sensitive than human ears (Hutto and Stutzman, 2009). In contrary to humans, their sensitivity is homogenous between units and thus allow point counts protocol based on autonomous recorders to get rid of the observer bias. Furthermore, a sound propagation model of the vocalizations in the study area might give interesting insights on where to position recording units to optimize the coverage and detection of vocalizations (Grison et al., 2015). This could be also used to relocate human observer in already existing point counts. However, this needs expertise in the acoustic field and this model might not be doable with enough precision at the moment.

The applications of those approaches in the case of the rock ptarmigan would allow managers

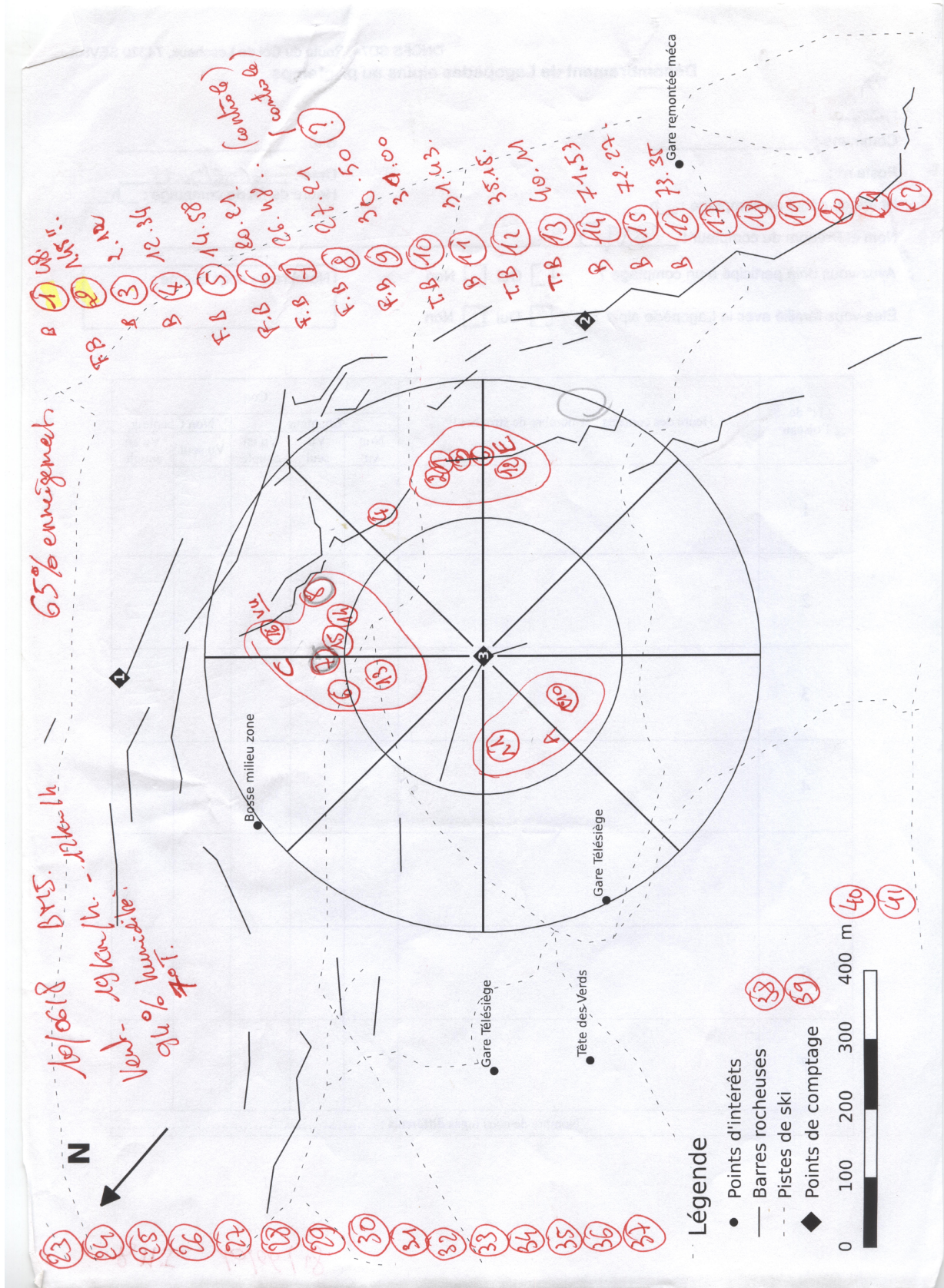
to gain precise information on the evolution of population dynamics during a mating season and also between years. We hypothesises that in the future, those new techniques may replace or coexist with the point count protocol for male rock ptarmigan estimation in spring.

### **Acknowledgements**

This research was supported by the University of Lyon/SaintEtienne (PhD stipend to TMC, research support), the ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), CeLyA (Centre Lyonnais d'Acoustique) and the Institut Universitaire de France (NM). The Domaine Skiable de Flaine logistically supported the study. We would like to warmly thank Fabrice Antoine, Marc Arvin-Berod, Thomas Betton, Loïc Berger, Sébastien Bernard, Michel Bouchard, Félicien Bros, Etienne Marlé, Joël Prince, Aymeric Richard, Fanny Ryback, and Théophile Yeme who willingly volunteered to participate into the point-counts and also the 34 anonymous subjects of our psychoacoustic experiment.

**Supplementary material 1:**

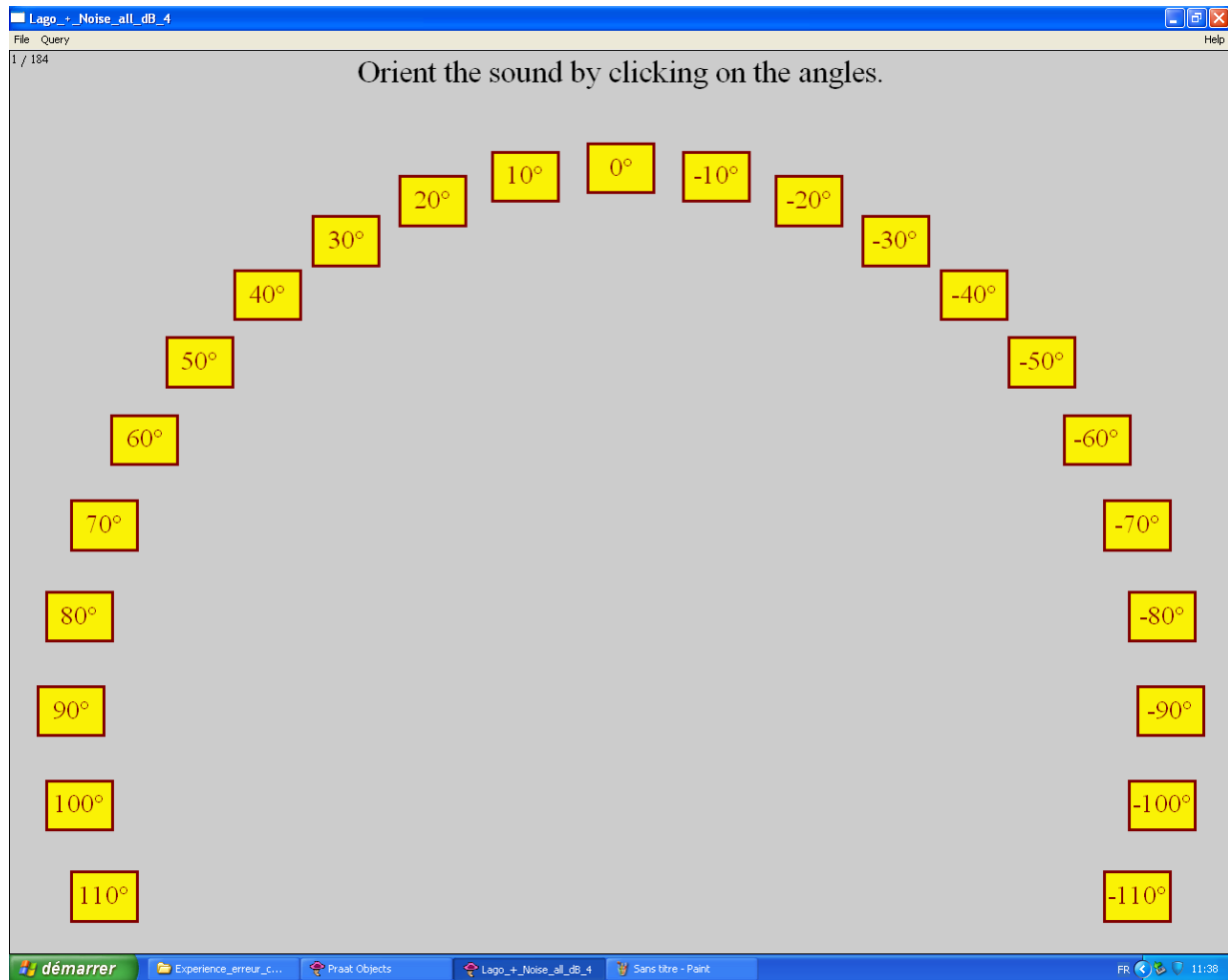






Scan of the map of the experienced counter on the third post (Third day of count in 2018). Each counting post is determined by a black square with a white number. The dashed lines are ski slopes. The contour lines indicate the steepness of the terrain. Each circled number in red indicates a localization of a vocalization. For each localization, the counter also marked the time of occurrence and the initials of the counter that also perceived the vocalization after cross-validation. The counter circled groups of vocalizations that were considered as representing one male. The meteorological data of the day are also indicated.

### Supplementary material 2:



Screenshot of the psychoacoustics experiment in Praat. The subjects had to imagine that they were inside the circle and had to guess the angle at which the sound arrived.

## References

- Akeroyd, M. A. (2014). An overview of the major phenomena of the localization of sound sources by normal-hearing, hearing-impaired, and aided listeners. *Trends in hearing*, 18, 2331216514560442.
- Algazi, V. R., Duda, R. O., Thompson, D. M., Avendano, C. (2001, October). The cipic hrtf database. In *Proceedings of the 2001 IEEE Workshop on the Applications of Signal Processing to Audio and Acoustics (Cat. No. 01TH8575)* (pp. 99-102). IEEE.
- Almohaimeed, A. and Einbeck J (2018). *boxcoxmix: Box-Cox-Type Transformations for Linear and Logistic Models with Random Effects*. R package version 0.21. <https://CRAN.R-project.org/package=boxcoxmix>
- Best, L.B. (1981). Seasonal changes in detection of individual bird species. *Studies in Avian Biology* 6: 252–261.
- Boersma, P. and Weenink, D. (2019). Praat: doing phonetics by computer [Computer program]. Version 6.1.02, <http://www.praat.org/>
- Bossert, A. (1977). Bestandesaufnahme am Alpenschneehuhn *Lagopus mutus* im Aletschgebiet.
- Brewster, J. P. and Simons, T. R. (2009). Testing the importance of auditory detections in avian point counts. *Journal of Field Ornithology*, 80(2), 178-182.
- Buckland S.T., Marsden S.J., Green R.E. (2008). Estimating bird abundance: making methods work. *Bird Conserv Int* 18:S91–S108
- Burnham, K. P. (1981). Summarizing remarks: Environmental influences. *Studies in Avian Biology* 6: 324 –325.
- Cuthill, I., Hindmarsh, A. (1985). Increase in Starling song activity with removal of mate. *Animal Behavior* 33:326–335.
- Dejong, M. J., Emlen, J. T. (1985). The shape of the auditory detection function and its implications for songbird censusing. *Journal of Field Ornithology*, 213-223.
- Diehl, B. (1981). Bird populations consist of individuals differing in many respects. *Studies in Avian Biology* 6:225–229.
- Downes, C.M. (2004). Canadian Wildlife Service, Environment Canada. Results of the 2004 Questionnaire for Canadian Participants in the Breeding Bird Survey. <http://www.cws-scf.ec.gc.ca/nwrc-cnrf/default.asp?lang=en&n=929AA800-1>

- Eason, P., and Hannon, S. J. (1994). New birds on the block: new neighbors increase defensive costs for territorial male willow ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(6), 419-426.
- Emlen, J. T., and Dejong, M. J. (1992). Counting birds: the problem of variable hearing abilities. *Journal of Field Ornithology* 63: 26–31.
- Gibbs, J.P., Wenny, D.G. (1993). Song output as a population estimator: Effect of male pairing status. *Journal of Field Ornithology* 64:316–322.
- Grison, J., Novoa, C., Mazagol, P. O., Aubry, P., Grison, M., Mahamoud-Issa., M., Muffat-Joly, B., Desmet, J.F., Sèbe, F. (2015). Acoustic active space of Rock Ptarmigan songs. 13th International Grouse Symposium.
- Hancock, P. A., Ross, J. M., Szalma, J. L. (2007). A meta-analysis of performance response under thermal stressors. *Human factors*, 49(5), 851-877.
- Heffner, R. S., and Heffner, H. E. (1992). Evolution of sound localization in mammals. In *The evolutionary biology of hearing* (pp. 691-715). Springer, New York, NY.
- Heffner, H. E., and Heffner, R. S. (2016). The evolution of mammalian sound localization. *Acoust. Today*, 12, 20-27.
- Hole, L. R., and Hauge, G. (2003). Simulation of a morning air temperature inversion break-up in complex terrain and the influence on sound propagation on a local scale. *Applied Acoustics*, 64(4), 401-414.
- Hörnell, M., and Willebrand, T. (1998). Censusing spring population of willow grouse and rock ptarmigan.
- Hulbert, I. A., and French, J. (2001). The accuracy of GPS for wildlife telemetry and habitat mapping. *Journal of Applied Ecology*, 38(4), 869-878.
- Hutto, R. L., and Stutzman, R. J. (2009). Humans versus autonomous recording units: a comparison of point-count results. *Journal of Field Ornithology*, 80(4), 387-398.
- Johnson, L.S. (1983). Effect of mate loss on song performance in the Plain Titmouse. *Condor* 85: 378–380.
- Kendall, W.L., Peterjohn, B.G., Sauer, J.R. (1996) First-time observer effects in the North American Breeding Bird Survey. *Auk* 113:823–829.
- Kepler, C.B., Scott, J.M. (1981). Reducing bird count variability by training observers. *Studies in Avian Biology* 6:366–371.

Krebs, J.R., Avery, M., Cowie, R.J. (1980). Effect of removal of mate on the singing behavior of Great Tits. *Animal Behavior* 29:635–637.

Léonard, P., (1995). Méthode de dénombrement des Lagopèdes alpins mâles au chant et présentation des résultats. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse* 199.

Lorenzi, C., Gatehouse, S., and Lever, C. (1999). Sound localization in noise in normal-hearing listeners. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 105(3), 1810-1820.

Marin-Cudraz, T., Muffat-Joly, B., Novoa, C., Aubry, P., Desmet, J. F., Mahamoud-Issa, M., Nicolè, F., Van Niekerk, M.H., Mathevon, N., Sèbe, F. (2019). Acoustic monitoring of rock ptarmigan: A multi-year comparison with point-count protocol. *Ecological indicators*, 101, 710-719.

Marty, E., and Mossoll-Torres, M. (2012). Point-count method for estimating rock ptarmigan spring density in the Pyrenean chain. *European journal of wildlife research*, 58(1), 357-363.

Mayfield, H.F. (1981). Problems in estimating population size through counts of singing males. *Studies in Avian Biology* 6:220–224.

McShea, W. J., and Rappole, J. H. (1997). Herbivores and the ecology of forest understory birds.

Morimoto, M., and Ando, Y. (1980). On the simulation of sound localization. *Journal of the Acoustical Society of Japan* (e), 1(3), 167-174.

Morrongiello, B. A., and Rocca, P. T. (1987). Infants' localization of sounds in the horizontal plane: Effects of auditory and visual cues. *Child Development*, 918-927.

Nichols, J. D., Thomas, L., and Conn, P. B. (2009). Inferences about landbird abundance from count data: recent advances and future directions. In *Modeling demographic processes in marked populations* (pp. 201-235). Springer, Boston, MA.

Pacifici, K., Simons, T. R., and Pollock, K. H. (2008). Effects of vegetation and background noise on the detection process in auditory avian point-count surveys. *The Auk*, 125(3), 600-607.

Pilcher, J. J., Nadler, E., and Busch, C. (2002). Effects of hot and cold temperature exposure on performance: a meta-analytic review. *Ergonomics*, 45(10), 682-698.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team (2018). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Potapov, R. L. and Sale, R. (2013). *Grouse of the World*. New Holland.

QGIS Development Team, (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Recio, M. R., Mathieu, R., Denys, P., Sirguy, P., & Seddon, P. J. (2011). Lightweight GPS-tags, one giant leap for wildlife tracking? An assessment approach. *PloS one*, 6(12), e28225.

Robbins, C.S. (1981) Bird activity levels related to weather. *Studies in Avian Biology* 6:301–310.

Rosenstock, S. S., Anderson, D. R., Giesen, K. M., Leukering, T., & Carter, M. F. (2002). Landbird counting techniques: current practices and an alternative. *The Auk*, 119(1), 46-53.

Sauer, J.R., Barker, R.J., Geissler, P.H. (1994) Statistical aspects of modeling population change from population size data. Pages 451–466 in *Wildlife Toxicology and Population Modeling: Integrated Studies of Agroecosystems* (R. J. Kendall and Lacher TE, Jr., eds.). CRC Press, Boca Raton, FL.

Scott, T. A., Lee, P. Y., Greene, G. C., and McCallum, D. A. (2005). Singing rate and detection probability: an example from the Least Bell's Vireo (*Vireo belli pusillus*). In In: Ralph, C. John; Rich, Terrell D., editors 2005. *Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the Third International Partners in Flight Conference*. 2002 March 20-24; Asilomar, California, Volume 2 Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191. Albany, CA: US Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: p. 845-853 (Vol. 191).

Shonfield, J., and E. M. Bayne. (2017). Autonomous recording units in avian ecological research: current use and future applications. *Avian Conservation and Ecology* 12(1):14. <https://doi.org/10.5751/ACE-00974-120114>

Simons, T. R., M. W. Alldredge, K. H. Pollock, and J. M. Wettroth. (2007). Experimental analysis of the auditory detection process on avian point counts. *Auk* 124: 986–999.

Simons, T. R., Pollock, K. H., Wettroth, J. M., Alldredge, M. W., Pacifici, K., & Brewster, J. (2009). Sources of measurement error, misclassification error, and bias in auditory avian point count data. In *Modeling demographic processes in marked populations* (pp. 237-254). Springer, Boston, MA.

Sueur, J., Farina, A., (2015). Ecoacoustics: the ecological investigation and interpretation of environmental sound. *Biosemiotics* 8, 493–502. <https://doi.org/10.1007/s12304-015-9248-x>

Venables, W. N. and Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Wang, Y., and Finch, D. M. (2002). Consistency of mist netting and point counts in assessing landbird species richness and relative abundance during migration. *The Condor*, 104(1), 59-72.

Watson, A. (1965). A population study of ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. *The Journal of Animal Ecology*, 135-172.

Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., and Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in ecology & evolution*, 16(8), 446-453.

## **3 | Article 2 : Acoustic monitoring of rock ptarmigan: a multi-year comparison with point-count protocol**

Authors: Thibaut Marin-Cudraz, Bertrand Muffat-Joly , Claude Novoa, Philippe Aubry, Jean-François Desmet, Mathieu Mahamoud-Issaa, Florence Nicolè, Mark H. Van Niekerk, Nicolas Mathevon, Frédéric Sèbe

*Keywords : acoustic monitoring; rock ptarmigan; point-count protocol; long-term study; individual information; methodology comparison.*

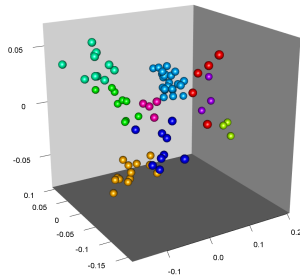
## Résumé

Est-ce que les vocalisations de lagogèpe contiennent assez d'information pour séparer les mâles ?

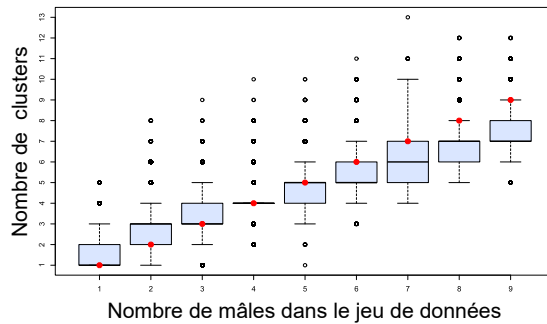
Quels résultats obtient-on par la méthode acoustique par rapport au protocole par point d'écoute ?

### Les mâles peuvent être séparés acoustiquement

Analyse acoustique → Projection sur un espace acoustique → Clustering



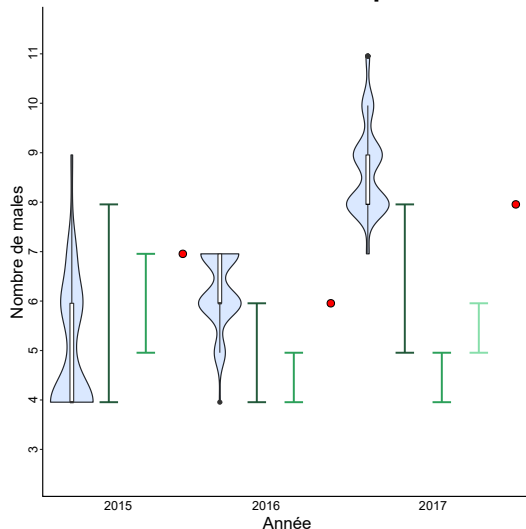
**9 clusters trouvés pour un jeu de données contenant les vocalisations de 9 mâles**



**Le clustering permet de distinguer les mâles**

**Un rééchantillonnage du jeu de données de référence montre une sensibilité à la taille du jeu de données**

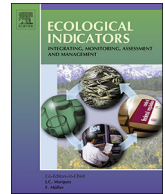
### Les résultats obtenus par l'acoustique sont comparables aux résultats du point d'écoute



- Les deux méthodes ont été comparées sur trois années avec le **nombre de mâles observés** sur zone :
  - les **résultats du point d'écoute** sont variables d'un jour sur l'autre
  - les **médianes du dénombrement acoustique** sont identiques au **nombre de mâles observés** sauf pour 2015

Malgré des différences acoustiques faibles, les vocalises des mâles contiennent assez d'information pour les séparer et la généralisation de la méthode donne des résultats proches de la réalité. => est-ce généralisable à plus grande échelle ?





## Acoustic monitoring of rock ptarmigan: A multi-year comparison with point-count protocol

Thibaut Marin-Cudraz<sup>a,\*</sup>, Bertrand Muffat-Joly<sup>b</sup>, Claude Novoa<sup>c</sup>, Philippe Aubry<sup>d</sup>, Jean-François Desmet<sup>e</sup>, Mathieu Mahamoud-Issa<sup>a,1</sup>, Florence Nicolè<sup>f</sup>, Mark H. Van Niekerk<sup>a</sup>, Nicolas Mathevon<sup>a</sup>, Frédéric Sèbe<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Equipe de Neuro-Ethologie Sensorielle ENES/Neuro-PSI, CNRS UMR 9197, University of Lyon/Saint-Etienne, 23 rue Docteur Paul Michelon, Saint-Etienne Cedex 2, France

<sup>b</sup> Unité Faune de Montagne, Direction de la Recherche et de l'Expertise, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, 90, impasse les Daudes, 74320 Sevrier, France

<sup>c</sup> Unité Faune de Montagne, Direction de la Recherche et de l'Expertise, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Espace Alfred Sauvy, 66500 Prades, France

<sup>d</sup> Cellule d'appui méthodologique, Direction de la Recherche et de l'Expertise, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Saint Benoist, BP 20, 78612 Le Perray-en-Yvelines, France

<sup>e</sup> Groupe de Recherches et d'Information sur la Faune dans les Ecosystèmes de Montagne, Samoëns, France

<sup>f</sup> Laboratoire de Biotechnologies Végétales appliquées aux Plantes Aromatiques et Médicinales, FRE CNRS 3727 – EA 3061, Université de Lyon/Saint-Etienne, 23 rue Docteur Paul Michelon, Saint-Etienne Cedex 2, France

### ARTICLE INFO

#### Keywords:

Acoustic monitoring  
Rock ptarmigan  
Point-count protocol  
Long-term study  
Individual information  
Methodology comparison

### ABSTRACT

The cost-effectiveness and reduced human effort employed in setting up acoustic monitoring in the field makes bioacoustics an appealing option for wildlife monitoring. This is especially true for secretive vocal species living in remote places. However, acoustic monitoring still raises questions regarding its reliability when compared to other, human-driven methods. In this study we compare different approaches to count rock ptarmigan males, an alpine bird species which lives at high altitudes. The monitoring of rock ptarmigan populations is traditionally conducted using a point-count protocol, with human observers counting singing males from a set of different points. We assessed the (1) feasibility and (2) reliability of an alternative counting method based on acoustic recordings followed by signal analysis and a dedicated statistical approach to estimate the abundance of males. We then (3) compared the results obtained with this bioacoustics monitoring method with those obtained through the point-count protocol approach over three consecutive years. Acoustic analysis demonstrated that rock ptarmigan vocalizations exhibit an individual stereotypy that can be used to estimate the abundance of males. Simulations, using subsets of our recording dataset, demonstrated that the clustering methods used to discriminate between males based on their vocalizations are sensitive to both the number of recorded signals, as well as the number of individuals to be discriminated. Despite these limitations, we highlight the reliability of the bioacoustics approach, showing that it avoids both observer bias and double counting, contrary to the point-count protocol where this may occur and impair the data reliability. Overall, our study suggests that bioacoustics monitoring should be used in addition to traditional counting methods to obtain a more accurate estimate of rock ptarmigan abundance within Alpine environments.

### 1. Introduction

Acoustic monitoring is becoming an effective mean to assess wildlife

diversity, resulting in minimal impact to the environment (Towsey et al., 2014; Sueur and Farina, 2015). Importantly, it enables to focus on species used as bioindicators as well as of patrimonial or economic

\* Corresponding author at: Equipe de Neuro-Ethologie Sensorielle ENES/Neuro-PSI, CNRS UMR 9197, University of Lyon/Saint-Etienne, 23 rue Docteur Paul Michelon, Saint-Etienne Cedex 2, France.

E-mail addresses: [thibaut.marincudraz@gmail.com](mailto:thibaut.marincudraz@gmail.com) (T. Marin-Cudraz), [bertrand.muffat-joly@oncfs.gouv.fr](mailto:bertrand.muffat-joly@oncfs.gouv.fr) (B. Muffat-Joly), [claudenovoa@oncfs.gouv.fr](mailto:claudenovoa@oncfs.gouv.fr) (C. Novoa), [philippe.aubry@oncfs.gouv.fr](mailto:philippe.aubry@oncfs.gouv.fr) (P. Aubry), [jfdesmet@orange.fr](mailto:jfdesmet@orange.fr) (J.-F. Desmet), [mathieumahamoudissa@hotmail.fr](mailto:mathieumahamoudissa@hotmail.fr) (M. Mahamoud-Issa), [florence.nicole@univ-st-etienne.fr](mailto:florence.nicole@univ-st-etienne.fr) (F. Nicolè), [markh.vn@gmail.com](mailto:markh.vn@gmail.com) (M.H. Van Niekerk), [mathevon@univ-st-etienne.fr](mailto:mathevon@univ-st-etienne.fr) (N. Mathevon), [frederic.sebe@univ-st-etienne.fr](mailto:frederic.sebe@univ-st-etienne.fr) (F. Sèbe).

<sup>1</sup> Current address: Department of Behavioral Ecology, Institute of Environmental Sciences, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University, Umultowska 89, 61-1470 Poznań, Poland.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.071>

Received 5 October 2018; Received in revised form 22 January 2019; Accepted 29 January 2019

1470-160X/© 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

concern. The use of acoustic monitoring is usually motivated by the difficulty in observing the species because of its secretive behavior or the difficulty in accessing its habitat (Hoodless et al., 2008; Vögeli et al., 2008; Marques et al., 2009; Buxton and Jones, 2012; Dugan et al., 2013; Marques et al., 2013; Andreassen et al., 2014; Ulloa et al., 2016). Levels of investigation range from the simple assessment of species' presence/absence to more complex studies that aim at determining the number of individuals present on an area. Depending on the species, these approaches may require the discrimination of individuals (Terry et al., 2005; Pollard et al., 2010), which is only possible when vocalizations contain individual vocal signatures based on morpho-physical, genetics and/or learning abilities (Kroodsmma, 1982; Tibbetts and Dale, 2007; Catchpole et al., 2008; Taylor and Reby, 2010; Nowicki and Searcy, 2014; Tamura et al., 2018).

Although acoustic monitoring is promising, it still raises several potential issues: high cost of monitoring material, design of monitoring protocols, analysis of long-duration recorded signals, weather conditions impacting the quality of the data, needs of bioacoustics experts for data analysis, and sensitivity to the density of the species (Budka et al., 2015; Linhart and Šálek, 2017). To the best of our knowledge, acoustic monitoring has not yet replaced other protocols. Point-counts protocols (Lancia et al., 2005) are still largely used to provide estimates of the number of individuals. However, these conventional, human-operated methods are exposed to biases due to inter-individual differences between observers, unpredictability of field conditions, and biological parameters such as species abundance (Tyre et al., 2003; Bart et al., 2004; Lotz and Allen, 2007; Elphick, 2008; Fitzpatrick et al., 2009). Moreover, individuals of species emitting long-range signals can be counted by several observers simultaneously, leading to double counting and abundance overestimation. Besides, human presence can disturb birds' behavior making them stop singing and leading to population underestimation.

While previous works have explored the technical feasibility of acoustic monitoring based on vocal individual signature (Terry and McGregor, 2002; Hartwig, 2005; Grava et al., 2008; Policht et al., 2009; Adi et al., 2010; Feng et al., 2014; Budka et al., 2015, 2018; Peri, 2018a) most field applications were based on sounds recorded from already known individuals (O'Farrell and Gannon, 1999; Peake and McGregor, 2001; Vögeli et al., 2008; Digby et al., 2013; Peri, 2018b). To the best of our knowledge, there is no published study investigating the generalization and reliability of an acoustic monitoring approach based on individual vocal signatures aimed at estimating the number of individuals in real field conditions. Focusing on the rock ptarmigan *Lagopus muta* in France, the present paper reports a multi-year study aimed at assessing the potential interests, as well as the caveats, of acoustic monitoring by comparing performances of this approach with a traditional point-count methodology.

The rock ptarmigan is a bird species that inhabits the northern parts of Eurasia and North America. In France, its range is restricted to sub-alpine and alpine habitats (altitude > 1800 m) of the Pyrenees and the Alps Mountain ranges (Sale and Potapov, 2013). This species is secretive and difficult to access. It is highly adapted to its environment, has mimetic plumage and vocalizes at dawn and dusk (MacDonald, 1970). Population abundances are decreasing in both the Alps (Imperio et al., 2013; Furrer et al., 2016; Martinoli et al., 2017) and the Pyrenees, where they are threatened by both climate change and habitat transformation (Revermann et al., 2012; Bech et al., 2013). Due to these extreme environmental and selective pressures, rock ptarmigan is often considered as a bioindicator of the ecosystem health, a sentinel and umbrella species for biodiversity conservation of the alpine environments (Sandercock et al., 2005; Hanser and Knick, 2011; Henden et al., 2017).

During the mating season (May–June), males display courtship rituals, which often includes simple, pulsatile vocalizations as well as a peculiar “singing in flight” behavior before dawn (MacDonald, 1970). The flight is hyperbolic, and vocalization starts when the bird reaches

the point of highest altitude. Point-count protocols rely on this acoustic behavior to evaluate the number of males after they have established their breeding territories (Bossert, 1977). Although vocalizations are loud and easily heard by an observer, low visibility, birds' mobility, frequent harsh weather conditions and other constraints associated with the alpine environment are likely to increase the possibility of double counting and overestimation of the monitored population. Conversely, this may also impair song perception by observers (Andreev, 1971). The use of an acoustic monitoring technique could provide a feasible alternative as a response to these difficulties and potential biases. Despite these constraints, rock ptarmigan presents several advantages in terms of monitoring. Vocalizations are easily recognizable, population densities are generally low (around 5 males/km<sup>2</sup>), and males are mostly located in stable territories which facilitates their localization and recording.

The present study proposes (1) to assess the individual vocal signature embedded in rock ptarmigan males' calls, (2) to test the feasibility and reliability of a bioacoustic monitoring approach over several years, and (3) to compare the results obtained using this approach to those obtained with a traditional point-count protocol and long-term field observations.

## 2. Material and methods

We performed this study in 2015, 2016 and 2017, at the ski resort of Flaine (French Alps, Haute-Savoie, 45°59'32.8"N 6°43'44.2"E; altitude: 1600–2500 m).

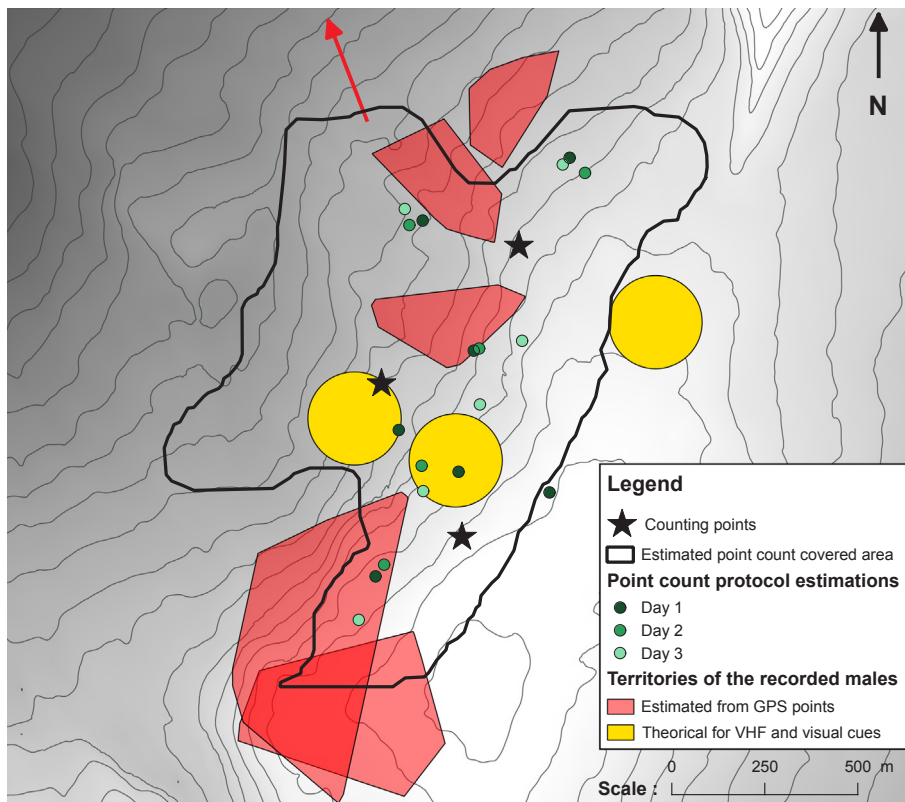
### 2.1. Counting of singing males

We used three different methods to evaluate males' abundance: a point-count protocol, long-term observations and acoustic monitoring. The latter was followed by signal processing and statistical analysis.

#### 2.1.1. Point-count protocol

The counting area was delimited empirically to cover roughly 100 ha (Fig. 1). Previous field observations and literature reviews had suggested that male ptarmigans could be heard at distances of 500–1000 m (Watson, 1965; Bossert, 1977; Marty and Mossoll-Torres, 2012). We selected three counting points, approximately 500 m apart from one another to maximize the listening area (Fig. 1). These counting points were located at precisely the same positions over the three-year period of study. The counting procedure followed that proposed by Léonard (1995), which was based on the work of Bossert (1977). Three experienced observers, with previous knowledge of the field (TMC, FS, BMJ; 1 per counting point), accompanied by volunteers, were placed at each point. As ptarmigan males mainly display their acoustic signal early in the morning, the observation periods started at 4.30 a.m. and ended at 5.30 a.m. The observers were positioned 15 min before the beginning of the observation period. Throughout the observation period, each observer noted on an observation form (with a drawn map of the area) the timing, the number and the approximate estimated locations of the vocalizing ptarmigans. At the end of the observation period, BMJ collected all observers' forms.

To estimate the total number of males in the area, we counted 1 male for each group of neighboring vocalizations indicated on the maps (each group had to be clearly separated from the others; see Fig. 1). Each male was confirmed by cross-checking the observers' data. To avoid double-counting by two different observers, vocalizations localized nearby and heard at approximately the same time (interval < 20 s), were considered identical. We considered the total number of males unambiguously localized as the minimum total number of males. To take into account ambiguous localizations (e.g. when one observer noted two birds on the same location while another observer noted a single one) we defined a maximum total number of birds by adding these ambiguous males to the minimum total number. We thus defined



**Fig. 1.** Study area in 2017. The black stars with a white dot correspond to the three counting points (position of the observers). The bold black contour shows the estimated area covered by the point-count protocol (this boundary is not circular due to the topography). The green dots indicate birds' locations as estimated by the observers during the three consecutive counting days (each shade of green corresponds to a different day). Two methods were further used to check and record male's individual identity: GPS localizations (red minimum convex polygons calculated from the GPS points obtained during the 3 counting days), VHF and visual checks (yellow 250 m diameter circles, the center is the position where males were recorded and located). Grey lines indicate altitude contours (30 m separate two contours lines). The red arrow shows the direction of one male outside the study area for which the vocalizations were included in the recording data bank (called the "isolated" male).

an estimated interval (min–max) of the total number of males. This procedure was repeated on several consecutive days namely: June 3rd and 4th in 2015 and 2016; June 6th, 7th, 9th in 2017.

### 2.1.2. Long-term observations and acoustic recordings

After the point-counting days, two bioacousticians (TMC and FS) remained in the field for a period of one month to observe and record all the birds present in the area (recording material: Sennheiser MKH70 shotgun microphones connected to Marantz PMD 660 recorders; sampling rate: 48,000 Hz). This was an important long-term observation effort aimed at ensuring a thorough knowledge and identification of each bird present within the area, which may have been acoustically recorded during the point-count protocol. The resulting number of males spotted by this technique therefore represented the expected maximum value that could be deduced using the other methods.

Despite this effort however, we were only able to record birds during 7, 9, and 15 days in 2015, 2016 and 2017 respectively, primarily due to the harsh weather conditions. We used two different strategies in order to build up our bank of recordings:

- 1) Recording of non-identified birds before sunrise (4.30 a.m. – 6 a.m.), i.e. during the time slot corresponding to the spontaneous singing activity peak. Due to the low ambient luminosity, the recorded males could not be visually observed and identified. The recording data sets were thus named: "unknown datasets". Each day, both bioacousticians recorded from different locations within the study area to sample a maximum number of males.
- 2) Recording of identified birds (6 a.m. – around 10 a.m.). In 2017, we equipped 5 males present on the area with GPS solar tags (e-obs GmbH, Grünwald, Germany), and used these tags to pinpoint the males with their individual UHF (Ultra High Frequency) radio-frequencies. One male had already been equipped with a VHF (Very High Frequency) radio-emitter collar since 2015. Two additional males were identified using visual cues only. Both had mated with females and remained within stable and well-defined territories. The

combination of direct observations and GPS localizations greatly minimized the risk of mis-identifying or confounding males during recordings. A ninth male had its territory on a neighboring summit (3 km away). As this male was alone on this site and easy to identify, it was thus added to the recording database (total = 9 birds in 2017).

The recording strategy was as follows: after sunrise, when the peak of males' vocal activity ended, we played back calls from an individual recorded in another area to elicit the focus male's territorial response. This allowed us to record each focus male while double-checking for its individual identity.

In the preceding years (2015 and 2016), we used the same approach although the results of the field effort were weaker:

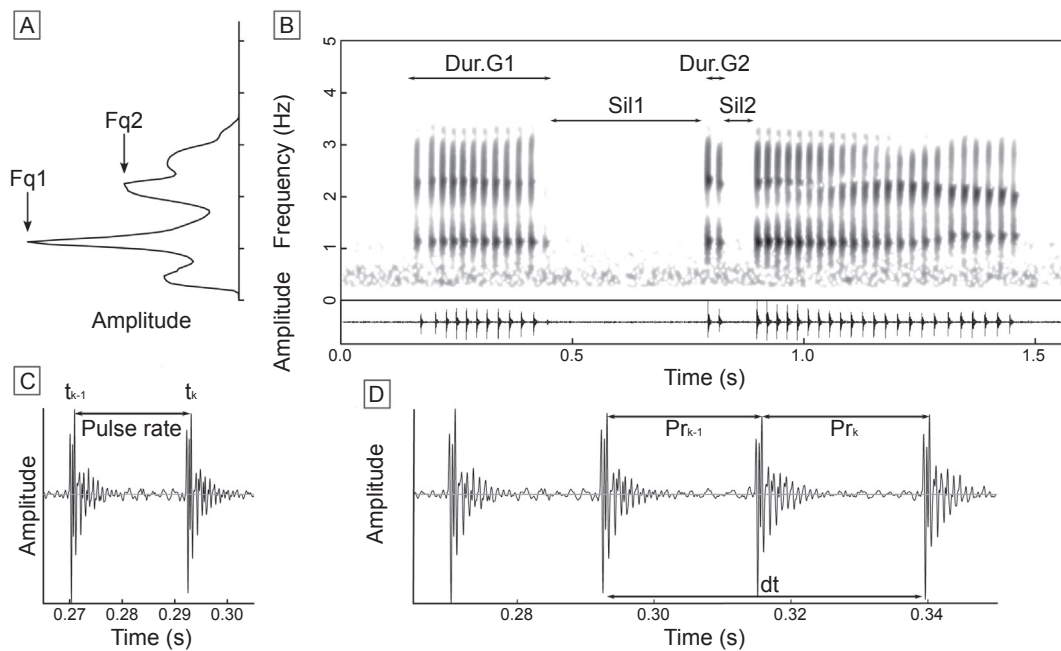
- June 2016: 5 males recorded. Two of the males were equipped with GPS tags and 3 other males were identified using visual observations only.
- June 2015: 7 males recorded. One male was equipped with a VHF radiotransmitter necklace; 6 males were identified using visual observations only.

The 2015, 2016 and 2017 recording data sets obtained with this method were named "known datasets".

## 2.2. Acoustic analysis of recorded signals

### 2.2.1. Data bank of calls

Rock ptarmigan vocalizations are sequences of pulse trains, with energy spread over a frequency spectrum ranging from 900 to 3700 Hz. There are two major types of calls, namely short and long calls. These differ by the number of successive pulse trains, namely 3 and 4 respectively (MacDonald, 1970; Watson, 1965). For the present study, we focused on the short calls, which are the most frequently recorded (Fig. 2). Our annual data bank of calls consisted of the following:



**Fig. 2.** Acoustic analysis of the Rock ptarmigan short call. (a) Frequency spectrum; (b) Spectrogram (windows length = 1024, overlap = 99%) and oscillogram; (c) Detail of two successive pulses showing measurement of inter-pulses duration (used to calculate pulse rate); (d) Oscillogram illustrating variation in inter-pulses duration. The call has been filtered with a 300–3500 Hz bandpass filter to reduce background noise.

- 2015: 183 short calls, of which 100 were of sufficient quality (in terms of signal-to-noise ratio) to be analyzed (“unknown” dataset: 75 calls; “known” dataset: 25 calls,  $3.6 \pm 2.4$  calls/male, min = 1 call, max = 8 calls).
- 2016: 249 short calls, with 98 of sufficient quality (“unknown” dataset: 66; “known” dataset: 32 calls,  $6.4 \pm 2.3$  calls/male, min = 4 calls, max = 10 calls).
- 2017: 180 short calls, with 133 of sufficient quality (“unknown” dataset: 52 calls; “known” dataset: 81 calls,  $7.1 \pm 3.9$  calls/male, min = 3 calls, max = 24 calls).

$$Acc = \frac{1}{n - 2} \sum_{k=1}^{n-2} \frac{\frac{1}{Pr_{k+1}} - \frac{1}{Pr_k}}{t_{k+2} - t_{k+1}}$$

where  $n$  is number of pulses in G1;  $Pr$  is the pulse rate and  $t$  is the time of occurrence of the pulse’s maximum amplitude.

The normalized Pairwise Variability Index ( $nPVI$ ) is an index commonly used in phonetic studies (Grabe and Low, 2002) to illustrate the variability between consecutive pairs of intervals:

$$nPVI = 100 \times \sum_{k=1}^{n-1} \left| \frac{Pr_k - Pr_{k+1}}{\frac{(Pr_k + Pr_{k+1})}{2}} \right|$$

We used continuous wavelet transformation to calculate the peak frequency parameters (Fq1.G1 and Fq2.G1). Since pulse locations in the signal had already been calculated, each pulse was isolated from the original sound, filtered with an 800 – 3000 Hz passband filter. For each pulse, wavelet power spectrum was then calculated. The two scales with the maximum power were then selected. The scales were further multiplied by the Fourier factor  $6/(2\pi)$  to obtain the classical Fourier periods (Aguar-Conraria and Soares, 2011) with the corresponding frequencies. The median of each peak frequency was then calculated across the entire pulse train. Overall, medians were preferred to means since they are more conservative and less influenced by possible outliers resulting from analytical errors (e.g. due to rain drops occurring within a pulse group).

### 2.2.2. Automatic detection of group of pulses

Due to harsh weather conditions (wind and rain), recorded signals were frequently corrupted by noise. Before performing the automatic detection of pulses, we first filtered the signals with a 950–2700 Hz bandpass filter, and then processed a *wavelet continuous transform* (WaveComp R package, Roesch and Schmidbauer, 2018) to optimize the signal-to-noise ratio (see Supplementary Material for details).

After denoising, amplitude pulses were detected using a customized script (Seewave R package, Sueur et al., 2008). The absolute amplitude of the signal was first smoothed using a Daniell kernel (length = 100). The time position of the pulses was then identified using an amplitude threshold fixed at 3% of the maximum amplitude of the considered signal.

Pulses were gathered in “groups” (G1, G2, G3, see Fig. 2) by automatically measuring intervals between pulses (Fig. 2c) and computing the ratios between two successive intervals (Fig. 2d). Ratios superior to 1.7 characterized boundaries between groups of pulses (Sil1 and Sil2; see Fig. 2b).

### 2.2.3. Measurement of acoustic parameters

We measured 12 acoustic parameters from groups of pulses G1 and G2 (see list in Table 1). We chose to ignore the G3 group, as the signal-to-noise ratio of this part of the call was usually very weak (this was mostly due to males flying away from the recorder while singing).

The mean acceleration (Acc.G1) was calculated as follows:

### 2.3. Acoustic space and individual vocal signatures

In order to build a functional tool allowing the acoustic discrimination between rock ptarmigan males, we proceeded as follows: 1) we built a 4-D acoustic space with a dedicated discriminant analysis which optimized separation between males using the 2017 “known” dataset (reference dataset); 2) we used this acoustic space to perform an unsupervised clustering analysis using the reference dataset for tuning the clustering hyperparameters; 3) we applied the workflow (centering, projection in the acoustic space and then tuned clustering) on the 2015, 2016 and 2017 complete data sets to further estimate the number of males present each year.



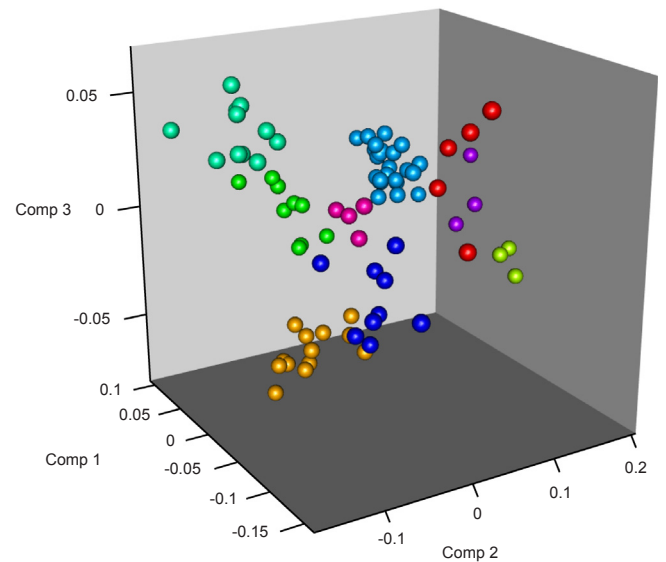
**Table 1**  
Acoustic parameters describing the acoustic structure of the male ptarmigan call.

Category	Acoustic parameter		Mean ± sd	Min	Max
Pulse number	Number of pulses in G1	Pln.G1	15.88 ± 3.51	8.0	25.0
	Number of pulses in G2	Pln.G2	2.47 ± 0.55	2.0	4.0
Temporal	G1 duration (sec)	Dur.G1	0.31 ± 0.06	0.18	0.47
	G2 duration (sec)	Dur.G2	0.031 ± 0.009	0.016	0.054
	Duration between G1 and G2 (sec)	Sil1	0.38 ± 0.03	0.33	0.48
	Duration between G2 and G3 (sec)	Sil2	0.09 ± 0.02	0.048	0.14
Pulse rate	Pulse rate Median in G1 (sec)	Plr.G1	0.021 ± 0.0031	0.0145	0.028
	Pulse rate median in G2 (sec)	Plr.G2	0.022 ± 0.0034	0.0147	0.031
	Mean acceleration in G1	Acc.G1	22.51 ± 24.32	-31.22	130.59
	nPVI in G1	nPVI.G1	5.42 ± 3.98	1.56	28.76
	nPVI in G2	nPVI.G2	4.16 ± 6.34	0	20.84
Frequency	Median of the first peak frequency in G1 (Hz)	Fq1.G1	1.12 ± 0.06	0.97	1.30
	Median of the second peak frequency G1 (Hz)	Fq2.G1	2.25 ± 0.11	1.93	2.50

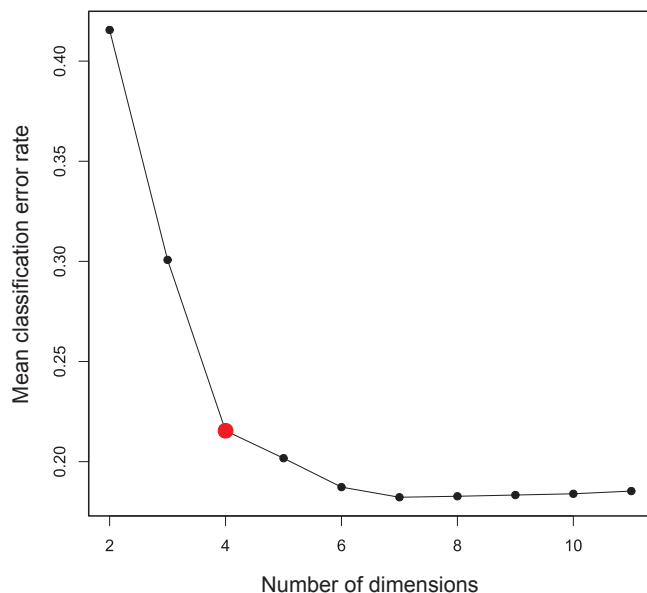
2.3.1. Acoustic space definition

We analyzed the differences between calls from the individuals of the 2017 “known” dataset (9 identified males) using powered partial least squares discriminant analysis (PPLS-DA, Liland and Indahl, 2009; “pls” R package, Mevik et al., 2016). PPLS-DA enables more accurate analysis of a small sample size with a high number of acoustic parameters, better than the linear discriminant analysis signatures (Hervé et al., 2018), commonly used in studies on animal vocalizations. PPLS-DA calculates new variables as combinations of all centered acoustic variables, leading to a new acoustic space optimizing the discrimination between individuals. The number of dimensions was chosen by model cross validation (Szymańska et al., 2012). The mean classification error rate was established after 100 model cross validations for each number of dimensions (varying between 2 and 11, Fig. 3). We followed an analog method of the elbow method (Cattell, 1966) to assess the optimal number of dimensions and we considered the first four PPLS-DA variables, which define a 4-D acoustic space and explained 36.52% of the variability (see Results and Fig. 4).

We tested the statistical significance of our PPLS-DA model with a procedure implemented in the RVAideMemoire package (Westerhuis



**Fig. 4.** Position of ptarmigan males’ vocalizations in the first 3 dimensions acoustic space defined through PPLS-DA using the 2017 “known” dataset of recordings (each of the 9 males is represented by a different color; each dot represents one recorded call).



**Fig. 3.** Variation of the mean classification error rate according to the dimensions number of the acoustic space established by the PPLS-DA. The mean error rate is calculated after 100 model cross-validations for each dimension in the new space. The red dot shows the selected number of dimensions for the new acoustic space (following “elbow method”, Cattell, 1966).

et al., 2008; Hervé, 2018). The PPLS-DA significance validation is composed of two steps. Firstly, a set of discriminant functions is obtained from a training data set and secondly, these functions are used to test the classification on a validation set. The measure of standard error is obtained by analyzing the correct assignment percentage of 999 random selections of the original data set, which have been divided into a fitting and testing set.

2.3.2. Clustering analysis and bootstrap reliability testing

We used an unsupervised classification method (high dimensional data clustering, HDDC, Bouveyron et al., 2007) to estimate the number of individual males present within the datasets. HDDC has already been applied on acoustic data with some success (Ulloa et al., 2018). HDDC is known to be consistent and reliable with unbalanced datasets because it is based on gaussian mixture models (Fraley and Raftery, 2002). It is more parsimonious and flexible than gaussian mixture modelling by adding a noise term within the model covariance parametrization. The mixture model aims at identifying the meaningful variables for each cluster and is fitted with the E-M algorithm. The number of mixture components of the model maximizing the Bayesian information Criterion (BIC, Schwarz, 1978) is set as the number of clusters. The E-M algorithm is sensible to the selected random points during its

initialization. Thus, we ran the clustering algorithm several times in order to obtain a reliable value for the number of clusters.

The 2017 ‘known’ reference dataset was used for tuning the HDDC hyperparameters ( $K = 9$  clusters in 2017; the covariance model  $M$ ; the threshold  $t$  used to parametrize the dimension of each cluster; see R package HDclassif, Bergé et al., 2012 for details). Each call was represented by its 4 acoustic dimensions previously calculated through PPLS-DA. We tested 10 values of  $t$  namely: 0.000001, 0.00001, 0.0001, 0.01, 0.03, 0.05, 0.07, 0.1, 0.15, 0.2 (adapted from Ulloa et al., 2018) and the 14 possible models of covariance parametrization. Each association of  $t$  and  $M$  value were tested.

The clustering algorithm was run 100 times for each association. For each run, we measured the similarity between the clustering output and the clustering membership with the adjusted Rand Index (ARI, Hubert and Arabie, 1985; package mclust, Scrucca et al., 2016). The ARI ranges from  $-1$  to  $1$  and is an indicator of the concordance of two classifications for the same dataset: when  $ARI = -1$ , the classifications are totally opposed, or different. When  $ARI = 0$ , the classifications are considered random; when  $ARI = 1$ , they are identical. The mean ARI was then calculated for the 100 values and the tuning parameters associated with the highest mean were selected. The maximum mean adjusted Rand Index ( $ARI = 0.91$ ) was found for the simplest covariance model (“abqd”) and a threshold value of 0.1 was assigned. We thus used these tuning parameters.

Once  $M$  and  $t$  fitted with our data, the reliability of the clustering process was further tested using sub-sets of the 2017 reference ‘known’ dataset. Subsets were built by randomly sampling several various males (random sampling of 1 to 9 males; 900 subsets; 100 trials/subset) or a various total number of calls (random sampling of 20 to 81 calls; 6200 subsets; 100 trials/subset). We tested models with  $K$  values ranging from 1 to 20.

## 2.4. Comparison between counting methods

To assess the number of males through the acoustic analysis of calls, we performed the clustering analysis on each year separately, using the entire datasets obtained by pooling “known” and “unknown” calls (100 trials/year). The male of 2017 that was geographically isolated was however excluded because it was located outside the point-counting area. We calculated the 4 dimensions of each call using the PPLS-DA functions previously defined with the 2017 “known” dataset for each year separately. Each acoustic dataset was centered before its projection in the 2017 acoustic space by subtracting the means of each acoustic variable calculated on the 2017 “known” dataset.

The number of males (i.e. the number of acoustic clusters) estimated for each year through the clustering analysis was then compared with the number of males estimated through the two other counting methods, 1) the point-count protocol and 2) the long-term observation.

All the acoustic and statistical analyses were performed on R version 3.5.0 (R core team, 2018).

## 3. Results

### 3.1. Acoustic discrimination between males and definition of the acoustic space

The PPLS-DA identified significant acoustic differences between ptarmigan males, with 4 significant functions that allowed maximizing individual separation (Fig. 4, mean classification rate = 79%; min–max classification rate per individual = 0–100%;  $p = 0.001$ ). Table 2 shows the correlation between each of the 4 components, the acoustic variables and shows that all parameter types (pulse number, pulse rate, durations, frequency parameters) contribute towards separating the males.

**Table 2**

Correlation between acoustic variable and PPLS-DA components.

Acoustic variables	Comp 1	Comp 2	Comp 3	Comp 4
Pln.G1	0.86	0.16	0.30	0.061
Pln.G2	0.69	0.24	0.40	0.051
Dur.G1	0.80	0.44	0.15	0.11
Dur.G2	0.58	0.17	0.18	0.013
Sil1	−0.45	0.42	0.53	0.22
Sil2	0.22	0.36	0.71	0.25
Plr.G1	0.48	0.29	0.63	0.22
Plr.G2	0.53	0.26	0.43	0.097
nPVI.G1	0.058	0.48	0.023	0.030
nPVI.G2	0.46	0.26	−0.19	0.49
Acc.G1	0.079	0.13	0.35	−0.45
Fq1.G1	0.34	0.69	0.47	0.020
Fq2.G1	0.76	−0.43	0.049	0.21

### 3.2. Reliability of high dimensional data clustering

To test the reliability of HDDC, we compared the median number of males obtained through resampled HDDC with the actual number of males of each sub-data set. As displayed in Fig. 5, HDDC gives a reliable estimate of the number of recorded males if this number does not exceed 5 individuals. HDDC underestimates the number of recorded males when 6 or more individuals were included in the sub-dataset. It also underestimates the number of recorded males, when the number of vocalizations in the sub-datasets are sampled, and consistently predicts 7 clusters (i.e. 7 individuals) for sub-datasets composed of a minimum of 33 vocalizations (i.e. 41% of the total number of calls) (Fig. 5b).

### 3.3. Comparison of counting methods’ reliability

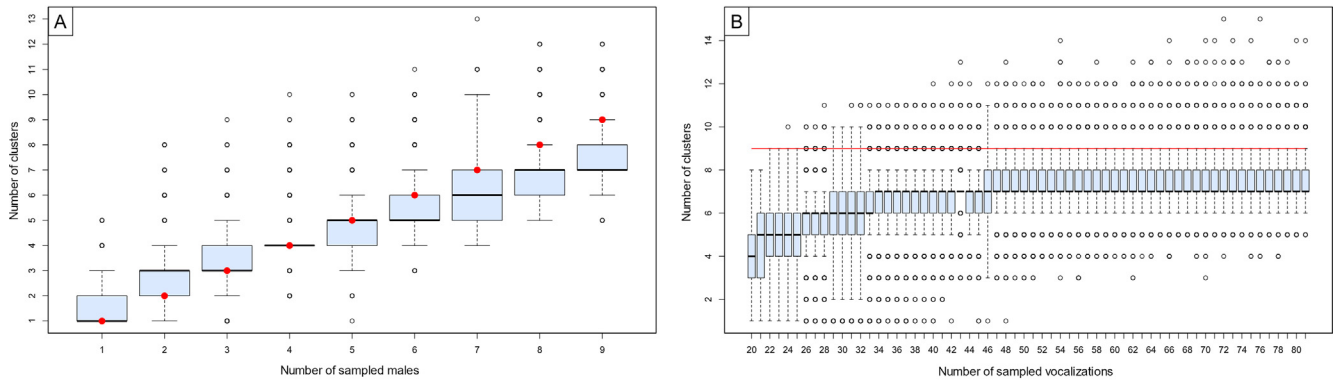
In 2017 and 2016, the most congruent results were given by the acoustic monitoring and long-term observation. In both years, the point-count protocol resulted in a lower estimation than the two other counting methods. Still, the long-term results were reached by the point-count intervals for at least one day per year. Estimation through the point-count protocol appears to be highly dependent on the day of observation (this is particularly obvious in 2017, with an estimate of 5–8 males on the first day versus 4–5 males on the second day).

The 2015 results differed significantly from those of 2016 and 2017, with an apparent under-estimation of the number of males through the acoustic monitoring method compared to long-term observations. However, the distribution is widespread and looks bimodal, with the second mode (6 clusters) being close to the actual number of males (7 individuals). This can be clearly seen in Fig. 6 which displays the number of males estimated by each counting method (point-count protocol, long-term observation, acoustic monitoring).

## 4. Discussion

### 4.1. Does the acoustic space built from recordings encompass the vocal variability of rock ptarmigan males?

The relative inconsistency of individual males’ vocal signature might limit the bioacoustics approach. Although the mean PPLS-DA classification rate of recorded calls was around 80%, individual rates differed greatly among males (from 0% to 100%). Moreover, the discriminant functions used to build the acoustic space explained only 36% of the total acoustic variability of calls. A significant proportion of the variability remains out of reach, suggesting that individual identity is not the only factor driving the calls’ structure. Rock ptarmigan vocalizations are sequences of stereotyped pulses with few frequency modulations. The acoustic variation between individuals may thus be reduced when compared to other bird species with more complex signals. Ptarmigan are non-oscine birds (Kroodsma et al., 1982; Slater,

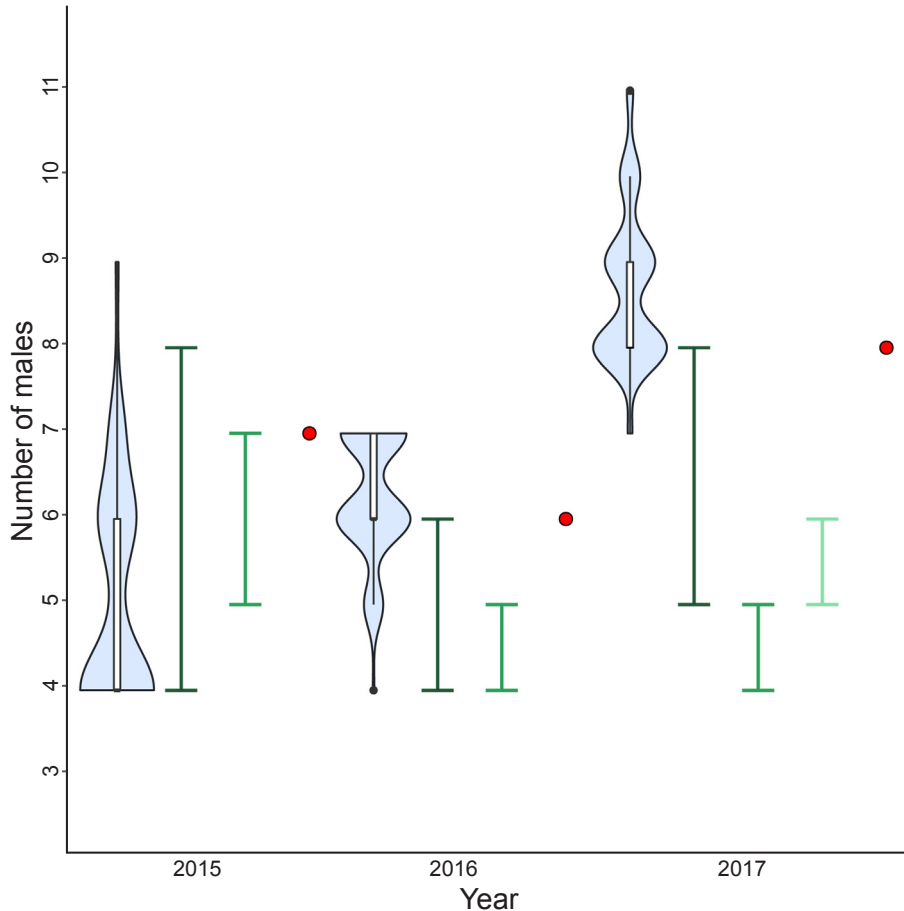


**Fig. 5.** Test of HDDC reliability. (A) Variation of the number of estimated clusters (i.e. estimated number of males) according to the actual number of males randomly sampled (red dots = actual number of males; boxplots give the distribution of 10,000 resampled HDDCs, i.e. 100 trials with 100 different samples). (B) Variation of the number of estimated clusters (i.e. estimated number of males) according to the actual number of vocalizations randomly sampled (red line = actual number of males, i.e. 9 individuals; boxplots give the distribution of 10,000 resampled HDDCs, i.e. 100 trials with 100 different samples). All iterations were made on sub-datasets randomly drawn from the 2017 ‘known’ dataset (9 males, 81 vocalizations).

1989), and their vocalizations thus lack then the individual variability that could have been induced by song learning. Inter-individual differences in ptarmigan acoustic signals mostly result from differences in their genetic background and their physiological conditions. It is known that ptarmigan males are highly philopatric and closely related genetically in the Alps at large scale (Caizergues et al., 2003). In addition to this, a genetic study of a closely related species, the red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*), showed that males were highly related at local scales (Piertney et al., 1998). The genetic variability between rock ptarmigan males is thus rather low. Moreover, the highly variable alpine weather conditions should promote great annual variations in food

availability, especially due to snow cover and the timing of snow melt (Körner, 2003; Edwards et al., 2007; Jonas, 2008). Thus, males’ physiological state might be different both between individuals (e.g. depending on the individual food intake in each territory) and from year to year within individuals (depending on the availability of resources). The variability from year to year is of special concern as vocalizations from the same male could be very different each year, thus impairing recapturing males over consecutive years using acoustics only. For this reason, we considered each year independently within the present study.

Our analysis demonstrates that, despite these potential limitations



**Fig. 6.** Comparison between the numbers of males estimated by the different counting methods. Light blue violin plots represent the distributions of calls’ clusters (individual males) obtained with acoustic monitoring data. The greater the violin is dilated, the greater the number of clusters is represented. Green bars show the intervals of number of males (between minimum and maximum) estimated through the point-count protocol method (one bar per counting day). Red dots show the number of males estimated after long-term observations in the field.

and thanks to their low densities in France (few males present on the same area), it is possible to rely on individual vocal signatures to identify local rock ptarmigan males (Linhart and Šálek, 2017) and, ultimately, to count them. The first requirement is to include only high-quality recordings in the analysis step (recordings are regularly corrupted by background noise, mostly induced by wind). Besides, analysis should be mainly performed on the temporal acoustics parameters, since these are less influenced by noise than the frequency cues. These conservative choices and the fact that, by design, PPLS-DA optimizes the separation between males and not the explained variability, can partly explain the low percentage found. Nevertheless, we were still able to separate the males well enough for our purpose.

#### 4.2. High dimensional data clustering

A second potential limitation of the bioacoustics method may arise in cases where some males are represented by only a few recordings, resulting in unbalanced recording datasets. HDDC is a model-based clustering, fitted by maximizing log-likelihood estimation (MLE), itself based on the probabilities of clusters membership. The likelihood will tend to favour clusters forming large and homogenous groups of points (Fraleigh and Raftery, 2002). When the recording dataset is strongly unbalanced between males, individuals with few vocalizations can be confounded (i.e. included in the same cluster) with other males that show close vocalization characteristics. One of the males was over-represented in the 2017 “known” dataset and its calls formed a cluster that incorporated vocalizations from some other males. This resulted in an underestimated total number of individuals. After removing this male from the dataset (for comparing between methods), the number of estimated clusters was higher and more reliable. Unbalanced situations are more likely to arise when the recording effort is mitigated, as was the case in 2015. This caused HDDC to under-perform, resulting in an underestimation of the number of males present in the observation area. Such a difference can be explained when looking at the call’s clusters obtained through the HDDC method for each year, using both ‘known’ and ‘unknown’ data sets (Fig. 7). In 2015, the vocalizations were mostly from unknown emitters. As a result, clusters strongly overlapped each other. Conversely, 2016 and 2017 vocalizations are more clearly separated into homogenous groups. The recording sampling effort must then be homogeneous over the whole study area and cautiously planned to optimize the representativity of recording banks (Heupel et al., 2006).

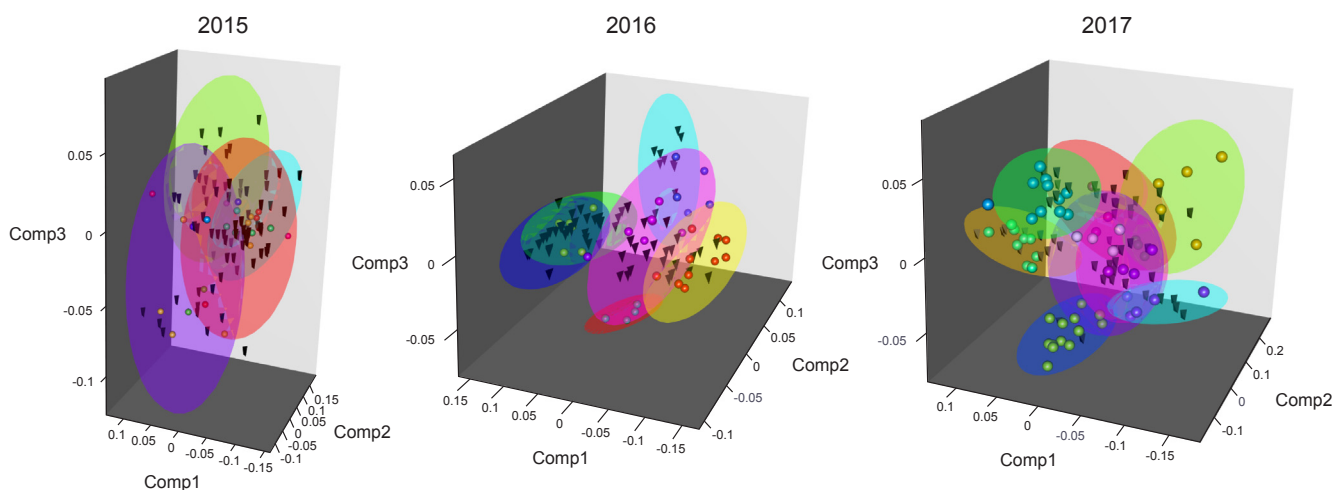
#### 4.3. Sampling effort and balance

An adequate acoustic dataset needs a major field effort, due to frequent harsh weather conditions and difficulties associated with approaching males’ territories. Despite these constraints, comparable results were found between bioacoustics and long-term methods. Long-term observations seem the most reliable approach, although not feasible on a regular schedule given the required workforce. However, most of the vocalizations were obtained using playbacks and males were recorded directly within their territories (“known” datasets). Marginal males were included (Fig. 1) as we assumed that they could be heard and could fly inside the study area. The area of interest was therefore slightly larger than the area covered by the point-count protocol. This increased the probability of male detection during the acoustic monitoring compared to the point-count protocol. Conversely, point-count monitoring appears to be less accurate, with a greater variability of males’ abundance estimations between counting days.

The reduced reliability of the point-count census is not surprising, given that observers focus generally on only one observation day. We extended the counting period for a few days to show the variability of this method in this study. Weather conditions (e.g. wind speed) and variation in males’ motivation to vocalize may impair the detectability of males. Moreover, the number of males present in the area fluctuates through the season and between observation days. In contrary to northern latitudes (Unander and Steen, 1985; Cotter, 1999), ptarmigan males differ in their arrival dates depending on their mating status. Mated males return to their territory in late summer / autumn, while single males arrive only in spring of the subsequent year. Snow cover plays an important role in the availability of territories and reproductive success of the species (Novoa et al., 2008) by delaying the males’ arrival (one of the 2015 males equipped with VHF was not present in 2016 – a year during which snow covered its territory- but arrived in late June in 2017, when the snow cover of its territory started to dissipate).

Point-count census is a “one-shot” process: it estimates the number of males at a given day whereas bioacoustics and long-term observation estimations are obtained over larger time periods. The point-count protocol is therefore not able to capture changes throughout the mating season. In practice, only long-term monitoring using direct observations or acoustic recordings could overcome this variability.

In addition, our study was able to test the reliability of the census method based on the number of individuals and the number of signals taken into consideration. We showed that a minimum number of



**Fig. 7.** Calls’ clusters obtained using High Dimensional Data Clustering (HDDC) represented in the first 3 dimensions of the acoustic space. Colored ellipsoids correspond to the individual clusters (i.e. predicted individual males). The number of clusters selected for each year corresponds to the median (i.e. 4, 6 and 8 for 2015, 2016 and 2017 respectively). Colored spheres represent vocalizations from the ‘known’ dataset (actual individual males). Black tetrahedrons are ‘unknown’ vocalizations. The individual identity of males may differ between years (colors do not correspond to the same males).



sampled vocalizations were necessary (approximately 33 vocalizations for 9 individuals, Fig. 5B) to ensure a consistent assessment of males' number. Although the efficiency of the clustering method is density dependent, this is on a smaller scale than those of classical counting methods (Budka et al., 2015; Linhart and Šálek, 2017). To apply our analysis methodology across populations in different locations, we would probably need to consider a range of higher signal diversities. The generalization of our study would thus need to train our statistical model (PLS-DA) with recordings from identified males, from other rock ptarmigan populations, to encompass greater signal variability and to avoid staying at local scale variability.

#### 4.4. Is bioacoustics monitoring a good solution for rock ptarmigan population monitoring?

The choice of a monitoring method is the result of a balance between the scale of the study and the expected results. At a fixed cost, the same number of automatic recorders allow to gather precise information regarding males' abundance and locations within a restricted area or could provide simple presence/absence survey of a wider region. Besides, the bioacoustics approach could enable the censusing of more areas without requiring an increase of the number of observers and/or days of observation. This may be particularly advantageous in large and remote mountain massifs where rock ptarmigan habitats can be situated in remote areas.

#### Acknowledgements

This research was supported by the University of Lyon/Saint-Etienne (PhD stipend to TMC, research support), the ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), CeLyA (Centre Lyonnais d'Acoustique) and the Institut Universitaire de France (NM). The Domaine Skiable de Flaine logistically supported the study. We would like to warmly thank Fabrice Antoine, Marc Arvin-Berod, Thomas Betton, Loïc Berger, Sébastien Bernard, Michel Bouchard, Félicien Bros, Léna De Framond Benard, Etienne Marlé, Joël Prince, Aymeric Richard, Fanny Ryback, and Théophile Yeme who willingly volunteered to participate into the point-counts. We thank two anonymous reviewers for their helpful comments. The authors declare no conflict of interest.

#### Author contribution statement

TMC, FS, BMJ, JFD, MMI, FN, PA, CN and NM conceived the ideas and designed the methodology; BMJ captured the males, equipped the GPS collar and organized the point-count protocols. TMC and FS collected the acoustic data; TMC, MMI, FN analyzed the data; TMC, FS and NM wrote the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

#### Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.071>.

#### References

Adi, K., Johnson, M.T., Osiejuk, T.S., 2010. Acoustic censusing using automatic vocalization classification and identity recognition. *J. Acoust. Soc. Am.* 127, 874–883. <https://doi.org/10.1121/1.3273887>.

Aguiar-Conraria, L., Soares, M.J., 2011. *The Continuous Wavelet Transform: A Primer (Working Paper)*. Universidade do Minho, Núcleo de Investigação em Políticas Económicas (NIPE).

Andreassen, T., Surlykke, A., Hallam, J., 2014. Semi-automatic long-term acoustic surveying: a case study with bats. *Ecol. Inform.* 21, 13–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.12.010>.

Andreev, A.V., 1971. Ecological characteristics of *Lagopus mutus* on the commander islands. *Zoologicheskii J.* 50, 1260–1262.

Bart, J., Droege, S., Geissler, P., Peterjohn, B., Ralph, C.J., 2004. Density estimation in

wildlife surveys. *Wildlife Soc. B.* 32, 1242–1247. [https://doi.org/10.2193/00917648\(2004\)032\[1242:DEIWS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/00917648(2004)032[1242:DEIWS]2.0.CO;2).

Bech, N., Barbu, C.M., Quéméré, E., Novoa, C., Allienne, J.F., Boissier, J., 2013. Pyrenean ptarmigans decline under climatic and human influences through the Holocene. *Heredity* 111, 402–409. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.62>.

Bergé, L., Bouveyron, C., Girard, S., 2012. HDclassif: an R package for model-based clustering and discriminant analysis of high-dimensional Data. *J. Stat. Softw.* 46.

Bossert, A., 1977. Bestandesaufnahme am Alpenschneehuhn *Lagopus mutus* im Aletschgebiet. *Der Ornithologische Beobachter* 95–98.

Bouveyron, C., Girard, S., Schmid, C., 2007. High-dimensional data clustering. *Comput. Stat. Data An.* 52, 502–519. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2007.02.009>.

Budka, M., Wojas, L., Osiejuk, T.S., 2015. Is it possible to acoustically identify individuals within a population? *J. Ornithol.* 156, 481–488. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1149-2>.

Budka, M., Deonizak, K., Tumił, T., Woźna, J.T., 2018. Vocal individuality in drumming in great spotted woodpecker—A biological perspective and implications for conservation. *PLoS ONE* 13, e0191716. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191716>.

Buxton, R.T., Jones, I.L., 2012. Measuring nocturnal seabird activity and status using acoustic recording devices: applications for island restoration: Acoustic Monitoring of Nocturnal Seabirds. *J. Field Ornithol.* 83, 47–60. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2011.00355.x>.

Caizergues, A., Bernard-Laurent, A., Brenot, J.-F., Ellison, L., Rasplus, J.Y., 2003. Population genetic structure of rock ptarmigan *Lagopus mutus* in Northern and Western Europe. *Mol. Ecol.* 12, 2267–2274. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01889.x>.

Catchpole, C., Slater, P.J.B., Mann, N., 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, Cambridge.

Cattell, R.B., 1966. The scree test for the number of factors. *Multivar. Behav. Res.* 1, 245–276. [https://doi.org/10.1207/s15327906mbr0102\\_10](https://doi.org/10.1207/s15327906mbr0102_10).

Cotter, R.C., 1999. The Reproductive Biology of Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the Central Canadian Arctic. *ARCTIC* 52. <https://doi.org/10.14430/arctic906>.

Digby, A., Towsey, M., Bell, B.D., Teal, P.D., 2013. A practical comparison of manual and autonomous methods for acoustic monitoring. *Methods Ecol. Evol.* 4, 675–683. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12060>.

Dugan, P., Pourhomayoun, M., Shiu, Y., Paradis, R., Rice, A., Clark, C., 2013. Using high performance computing to explore large complex bioacoustic soundscapes: case study for right whale acoustics. *Procedia Comput. Sci.* 20, 156–162. <https://doi.org/10.1016/j.procs.2013.09.254>.

Edwards, A.C., Scalenghe, R., Freppaz, M., 2007. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: a review. *Quaternary International, The Soil Record of Quaternary Climate Change* 162–163, 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.10.027>.

Elphick, C.S., 2008. How you count counts: the importance of methods research in applied ecology. *J. Appl. Ecol.* 45, 1313–1320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01545.x>.

Feng, J.-J., Cui, L.-W., Ma, C.-Y., Fei, H.-L., Fan, P.-F., 2014. Individuality and stability in male songs of Cao Vit Gibbons (*Nomascus nasutus*) with potential to monitor population dynamics. *PLoS ONE* 9, e96317. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096317>.

Fitzpatrick, M.C., Preisser, E.L., Ellison, A.M., Elkinton, J.S., 2009. Observer bias and the detection of low-density populations. *Ecol. Appl.* 19, 1673–1679. <https://doi.org/10.1890/09-0265.1>.

Fraley, C., Raftery, A.E., 2002. Model-based clustering, discriminant analysis, and density estimation. *J. Am. Stat. Assoc.* 97, 611–631. <https://doi.org/10.1198/016214502760047131>.

Furrer, R., Schaub, M., Bossert, A., Isler, R., Jenny, H., Jonas, T., Marti, C., Jenni, L., 2016. Variable decline of Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites. *J. Ornithol.* 157, 787–796. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1324-8>.

Grabe, E., Low, E.L., 2002. Durational variability in speech and the rhythm class hypothesis. *Papers in laboratory phonology* 7.

Grava, T., Mathevon, N., Place, E., Balluet, P., 2008. Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis* 150, 279–287. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00776.x>.

Hanser, S.E., Knick, S.T., 2011. Greater sage-grouse as an umbrella species for shrubland passerine birds: a multiscale assessment. In: Knick, Steven T., Connelly, John W. (Eds.), *Greater Sage-Grouse*. Reston, VA, pp. 475–488.

Hartwig, S., 2005. Individual acoustic identification as a non-invasive conservation tool: an approach to the conservation of the African wild dog *Lycaon pictus* (temminck, 1820). *Bioacoustics* 15, 35–50. <https://doi.org/10.1080/09524622.2005.9753537>.

Henden, J.-A., Ims, R.A., Fuglei, E., Pedersen, Å.Ø., 2017. Changed Arctic-alpine food web interactions under rapid climate warming: implication for ptarmigan research. *Wildlife Biol.* wlb.00240. <https://doi.org/10.2981/wlb.00240>.

Hervé, M., 2018. *RVAideMemoire: Testing and Plotting. Procedures for Biostatistics*.

Hervé, M.R., Nicolé, F., Lê Cao, K.-A., 2018. Multivariate analysis of multiple datasets: a practical guide for chemical ecology. *J. Chem. Ecol.* 44, 215–234. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-0932-6>.

Heupel, M.R., Semmens, J.M., Hobday, A.J., 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshw. Res.* 57, 1–13. <https://doi.org/10.1071/MF05091>.

Hoodless, A.N., Inglis, J.G., Doucet, J.-P., Aebischer, N.J., 2008. Vocal individuality in the roding calls of Woodcock *Scolopax rusticola* and their use to validate a survey method. *Ibis* 150, 80–89. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00743.x>.

Hubert, L., Arabie, P., 1985. Comparing partitions. *J. Classif.* 2, 193–218. <https://doi.org/10.1007/BF01908075>.

Imperio, S., Bionda, R., Viterbi, R., Provenzale, A., 2013. Climate change and human

- disturbance can lead to local extinction of alpine rock ptarmigan: new insight from the western Italian alps. *PLoS ONE* 8, e81598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081598>.
- Jonas, T., Rixen, C., Sturm, M., Stoeckli, V., 2008. How alpine plant growth is linked to snow cover and climate variability. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JG000680>.
- Körner, C., 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New-York. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>.
- Kroodsma, D.E. (Ed.), 1982. *Production, perception, and design features of sounds, Acoustic communication in birds*. Acad. Pr, New York.
- Kroodsma, D.E., Miller, E.H., Ouellet, H., 1982. *Acoustic Communication in Birds: Song Learning and Its Consequences*. Acad. Pr, New York.
- Lancia, R.A., Kendall, W.L., Pollock, K.H., Nichols, J.D., 2005. Estimating the number of animals in wildlife populations. In: Braun, Clait E. (Ed.), *Techniques for Wildlife Investigations and Management*. Wildlife Society, Bethesda, Maryland, pp. 106–153.
- Léonard, P., 1995. Méthode de dénombrement des Lagopèdes alpins mâles au chant et présentation des résultats. *Bull. mens. Off. natl. chasse* 199.
- Liland, K.H., Indahl, U.G., 2009. Powered partial least squares discriminant analysis. *J. Chemometr.* 23, 7–18. <https://doi.org/10.1002/cem.1186>.
- Linhart, P., Šálek, M., 2017. The assessment of biases in the acoustic discrimination of individuals. *PLoS ONE* 12, e0177206. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177206>.
- Lotz, A., Allen, C.R., 2007. Observer Bias in Anuran Call Surveys. *J. Wildlife Manage.* 71, 675–679. <https://doi.org/10.2193/2005-759>.
- MacDonald, S.D., 1970. The breeding behavior of the Rock Ptarmigan. *Living Bird* 9, 195–238.
- Marques, T.A., Thomas, L., Martin, S.W., Mellinger, D.K., Ward, J.A., Moretti, D.J., Harris, D., Tyack, P.L., 2013. Estimating animal population density using passive acoustics: passive acoustic density estimation. *Biol. Rev.* 88, 287–309. <https://doi.org/10.1111/brv.12001>.
- Marques, T.A., Thomas, L., Ward, J., DiMarzio, N., Tyack, P.L., 2009. Estimating cetacean population density using fixed passive acoustic sensors: an example with Blainville's beaked whales. *J. Acoust. Soc. Am.* 125, 1982–1994. <https://doi.org/10.1121/1.3089590>.
- Martinoli, Alessio, Preatoni, D.G., Bisi, F., Gagliardi, A., Martinoli, Adriano, 2017. Where is the pulse to have the finger on? A retrospective analysis of two decades of Alpine Galliforms (Aves: Galliformes) census and game bag data in Italy. *Eur. J. Wildlife Res.* 63. <https://doi.org/10.1007/s10344-017-1122-5>.
- Marty, E., Mossoll-Torres, M., 2012. Point-count method for estimating rock ptarmigan spring density in the Pyrenean chain. *Eur. J. Wildlife Res.* 58, 357–363. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0541-y>.
- Mevik, B.-H., Wehrens, R., Liland, K.H., 2016. pls: Partial Least Squares and Principal Component Regression.
- Novoa, C., Besnard, A., Brenot, J.F., Ellison, L.N., 2008. Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees: weather and rock ptarmigan reproductive rate. *Ibis* 150, 270–278. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00771.x>.
- Nowicki, S., Searcy, W.A., 2014. The evolution of vocal learning. *Curr. Opin. Neurobiol.* 28, 48–53. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.06.007>.
- O'Farrell, M.J., Gannon, W.L., 1999. A comparison of acoustic versus capture techniques for the inventory of bats. *J. Mammal.* 80, 24–30. <https://doi.org/10.2307/1383204>.
- Peake, T.M., McGregor, P.K., 2001. Corncrake *Crex crex* census estimates: a conservation application of vocal individuality. *Anim. Biodiv. Conserv.* 24 (1), 81–90.
- Peri, A., 2018a. A comparison of three methods for planning a census of Tawny Owl (*Strix aluco*) populations living at high territorial density. *Bioacoustics* 27, 245–260. <https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1326164>.
- Peri, A., 2018b. Censusing a tawny owl (*Strix aluco*) population living at high density merging two consolidated techniques. *Écoscience* 1–9. <https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1455370>.
- Piertney, S.B., Maccoll, A.D.C., Bacon, P.J., Dallas, J.F., 1998. Local genetic structure in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*): evidence from microsatellite DNA markers. *Mol. Ecol.* 7, 1645–1654. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00493.x>.
- Policht, R., Petrů, M., Lastimoza, L., Suarez, L., 2009. Potential for the use of vocal individuality as a conservation research tool in two threatened Philippine hornbill species, the Visayan Hornbill and the Rufous-headed Hornbill. *Bird Conserv. Int.* 19, 83. <https://doi.org/10.1017/S0959270908008228>.
- Pollard, K.A., Blumstein, D.T., Griffin, S.C., 2010. Pre-screening acoustic and other natural signatures for use in noninvasive individual identification. *J. Appl. Ecol.* 47, 1103–1109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01851.x>.
- Revermann, R., Schmid, H., Zbinden, N., Spaar, R., Schröder, B., 2012. Habitat at the mountain tops: how long can Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) survive rapid climate change in the Swiss Alps? A multi-scale approach. *J. Ornithol.* 153, 891–905. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0819-1>.
- Roesch, A., Schmidbauer, H., 2018. *WaveletComp: Computational Wavelet Analysis*. Sale, R., Potapov, R., 2013. *Grouse of the World*. New Holland.
- Sandercock, B.K., Martin, K., Hannon, S.J., 2005. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: population models for arctic and alpine ptarmigan. *Oecologia* 146, 13–24. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0174-5>.
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T.B., Raftery, A.E., 2016. mclust 5: clustering, classification and density estimation using gaussian finite mixture models. *R J.* 8 (1), 289–317.
- Slater, P.J.B., 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethol. Ecol. Evol.* 1, 19–46. <https://doi.org/10.1080/08927014.1989.9525529>.
- Sueur, J., Aubin, T., Simonis, C., 2008. Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics* 18, 213–226.
- Sueur, J., Farina, A., 2015. Ecoacoustics: the ecological investigation and interpretation of environmental sound. *Biosemiotics* 8, 493–502. <https://doi.org/10.1007/s12304-015-9248-x>.
- Szymańska, E., Saccenti, E., Smilde, A.K., Westerhuis, J.A., 2012. Double-check: validation of diagnostic statistics for PLS-DA models in metabolomics studies. *Metabolomics* 8, 3–16. <https://doi.org/10.1007/s11306-011-0330-3>.
- Tamura, N., Boonkhw, P., Prayoon, U., Kanchanasaka, B., Hayashi, F., 2018. Mating calls are a sensitive indicator of phylogenetic relationships in tropical tree squirrels (*Callosciurus spp.*). *Mamm. Biol.* <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.05.006>.
- Taylor, A.M., Reby, D., 2010. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research: advances in vocal communication research. *J. Zool.* 280, 221–236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00661.x>.
- Terry, A.M., Peake, T.M., McGregor, P.K., 2005. The role of vocal individuality in conservation. *Front. Zool.* 2 (1), 10. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-2-10>.
- Terry, A.M.R., McGregor, P.K., 2002. Census and monitoring based on individually identifiable vocalizations: the role of neural networks. *Anim. Conserv.* 5, 103–111. <https://doi.org/10.1017/S1367943002002147>.
- Tibbetts, E.A., Dale, J., 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol. Evol.* 22, 529–537. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.001>.
- Towsey, M., Parsons, S., Sueur, J., 2014. Ecology and acoustics at a large scale. *Ecol. Inform.* 21, 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.02.002>.
- Tyre, A.J., Tenhumberg, B., Field, S.A., Niejalke, D., Parris, K., Possingham, H.P., 2003. Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecol. Appl.* 13, 1790–1801. <https://doi.org/10.1890/02-5078>.
- Ulloa, J.S., Aubin, T., Llusia, D., Bouveyron, C., Sueur, J., 2018. Estimating animal acoustic diversity in tropical environments using unsupervised multiresolution analysis. *Ecol. Ind.* 90, 346–355. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.026>.
- Ulloa, J.S., Gasc, A., Gaucher, P., Aubin, T., Réjou-Méchain, M., Sueur, J., 2016. Screening large audio datasets to determine the time and space distribution of Screaming Piha birds in a tropical forest. *Ecol. Inform.* 31, 91–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2015.11.012>.
- Unander, S., Steen, J.B., 1985. Behaviour and social structure in svalbard rock ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. *Ornis Scand.* 16, 198–204. <https://doi.org/10.2307/3676631>.
- Vögeli, M., Laiolo, P., Serrano, D., Tella, J.L., 2008. Who are we sampling? Apparent survival differs between methods in a secretive species. *Oikos* 117, 1816–1823. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17225.x>.
- Watson, A., 1965. A population study of ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 34 (1), 135–172. <https://doi.org/10.2307/2373>.
- Westerhuis, J.A., Hoefsloot, H.C.J., Smit, S., Vis, D.J., Smilde, A.K., van Velzen, E.J.J., van Duynhoven, J.P.M., van Dorsten, F.A., 2008. Assessment of PLS-DA cross validation. *Metabolomics* 4, 81–89. <https://doi.org/10.1007/s11306-007-0099-6>.

## Supplementary methods

### *Optimization of signal-to-noise ratio with wavelet continuous transform*

Wavelet continuous transform in the time-frequency domain is a signal analysis technique based on a “mother” wavelet  $\psi$  (Morlet wavelet, Morlet et al., 1982; Goupillaud et al., 1984). Wavelets can be seen as filters with a particular shape. A family of daughter wavelets  $\psi_s$  is formed based on the contraction or dilatation of the mother wavelet in the scale domain ( $s$ ). The signal is then convoluted by each daughter wavelet along the signal. Each time the wavelet encounters a signal similar to its shape it returns a high coefficient. The greater the amplitude of the signal, the higher is the coefficient. The analysis returns the coefficient evolution through time and scale. The multi-scale aspect enables detection of aperiodic features occurring in the signal and is therefore suited to pulse detection. The analysis was focused on periods ranging from 6 to 18 samples, corresponding to 2667 Hz and 8000 Hz frequencies. A division of the periods by the Fourier factor ( $6 / (2\pi)$ ) was then performed to obtain the corresponding scales (Aguar-Conraria and Soares, 2011). The scale resolution was 1/20, meaning that 20 sub-scales between each scale value was taken. The wavelet power spectrum was then calculated. Analog to its Fourier counterpart, it measures scales that are significant features in the signal. It is calculated as follows:

$$P(t, s) = \frac{1}{s} |x(t) * \psi_s|^2$$

Where,  $P(t, s)$  is the wavelet power at a given time ( $t$ ) and scale ( $s$ );  $x$  is the signal;  $*$  denotes the convolution by the wavelet dilated by  $s$  ( $\psi_s$ ), so  $x(t) * \psi_s$  is the wavelet coefficient at  $t$  and  $s$ . This power spectrum is then compared to another power spectrum resulting from the wavelet continuous decomposition of a white noise of the same duration. White noise is generated as a gaussian random process, using a Monte Carlo approach (100 different noises are generated and compared to the signal). For each scale of the sound, the p-values are calculated as the number of times their power is lower than the noise simulated, divided by 100. Only meaningful parts of the signal with scales of p-value lower than 0.05 are retained. An inverse wavelet transform is used to obtain a new filtered sound with a high signal-to-noise ratio.

## **Références**

Goupillaud, P., Grossmann, A., Morlet, J., 1984. Cycle-octave and related transforms in seismic signal analysis. *Geoexploration* 23, 85–102. [https://doi.org/10.1016/0016-7142\(84\)90025-5](https://doi.org/10.1016/0016-7142(84)90025-5)

Morlet, J., Arens, G., Fourgeau, I., Giard, D., 1982. Wave propagation and sampling theory. *Geophysics* 47, 203–236.

## **4 | Article 3 : Temporal sampling and signal processing strategy for long-term acoustic monitoring in extreme conditions: A case study of a secretive bird living in mountainous environment**

Authors: Thibaut Marin-Cudraz, Claude Novoa, Nicolas Boyer, Nicolas Mathevon, Frédéric Sèbe

*Keywords: Acoustic monitoring, temporal sampling, mountainous environment, rock ptarmigan, Lagopus muta*

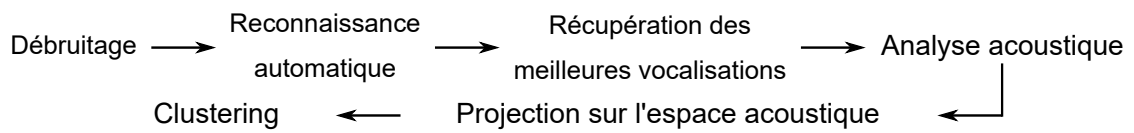
*In prep*

## Résumé

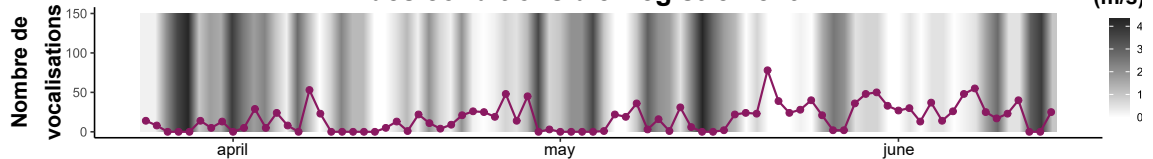
En quoi l'échantillonnage temporel est-il important pour des études de suivis acoustiques à long terme ?  
Quelle précision d'information peut-on attendre d'un suivi acoustique à long terme des populations de lagopèdes alpins ?

### Protocole du suivi et extraction des vocalises

Les enregistrements ont été réalisés sur les pentes du Canigou pendant 3 ans, durant la saison d'appariement. 3 à 4 enregistreurs acoustiques autonomes enregistraient 2 heures par jour durant le pic d'activité vocal. Les vocalisations ont ensuite été extraites et ont permis de déterminer le nombre de mâles sur zone



### La haute montagne induit une variabilité quotidienne des conditions d'enregistrement



La météorologie changeante (notamment le vent) va fortement influencer la probabilité de détection des vocalises.

### La précision des données dépend de l'échantillonnage temporel

Le nombre de mâles a été calculé sur deux types d'échantillonnage temporel en 2018.

4J : quatre jours avec le plus grand nombre de vocalisations extraites.  
Année : sur toutes les vocalisations extraites durant l'année.

4J : 2 à 4 mâles  
Année : 10 mâles

### Le nombre de jours où chaque cluster est présent indique des différences de statut reproducteur des mâles



Les **mâles les plus présents** ont de fortes chances d'être sur un territoire avec une *female*.

Les **mâles moins présents** ont de fortes chances d'être célibataires et périphériques.

Malgré les difficultés inhérentes à l'enregistrement acoustique en haute montagne, des données précises sont obtenables sur les populations de lagopèdes.

La précision de ces données est relative à l'échantillonnage temporel de l'étude

**Abstract**

1 - The rock ptarmigan (*Lagopus muta*) is a bird living in high altitudes in France and considered as a sentinel species of the alpine environment. The species' monitoring is based on localizations of males during the mating season by acoustic cues during point count protocol. The consistency of the protocol is challenged due to sound localizations problems in alpine environments. Thus, long-term acoustic monitoring appears as an appealing solution to these problems.

2 - We put several autonomous acoustic recorders in the Pyrenees during the display season for three years and extracted the sounds using an in-house algorithm.

3 - The ptarmigan calls were the least present in the extracted sounds (13.5%). Most of the extracted sounds were noises due to the environment (39.2%) and other bird species (47.3%).

4 - Despite these difficulties, we could distinguish males based on the differences in their vocalizations. In 2018, 10 males were present on the area. We could link the presence of each male in the area with its behavior: 5 to 7 males were regularly present and are likely to be mated males whereas 3 to 5 males were only punctually present in the area and might be single males.

5 - *Policies implications.* Overall our study demonstrates that a long-term acoustic monitoring brings new and relevant information about the population dynamics of this secretive species and outweighs the main problems induced by the constraints of recording in extreme environments.

## Introduction

Wildlife long-term monitoring is required to assess the impacts of global changes on biodiversity (Shonfield and Bayne, 2017). An adapted temporal resolution is necessary to obtain valuable trends and study the modifications of the number of individuals over time in populations. Indeed, if the time interval between two samples is too long, surveys might not be efficient (Williams et al., 2017) as they might not encompass enough data points to catch small trends of changes in species populations. As such, temporal sampling is critical in ecology (Cochran, 2007) and must be carefully considered in the design of monitoring protocols.

A theoretical solution would be to design long-term surveys of communities that could give precise information over extended periods of time. Nonetheless, it requires a permanent or frequent presence in the field, which is not realistic for human observers but is possible due to recent advances in technology. For example, an acoustic approach based on the analysis of sound recordings performed by automatic recorders permanently set up in the field represents a promising solution. Automatic recorders can record over very long periods (up to several months or years), providing large amount of acoustic data (Gibb, 2019). Besides, acoustic monitoring can focus on species of special interest, e.g. used as bioindicators (*umbrella* species). One goal is to assess the number of individuals present on an area and its variation over long periods of time.

Many studies use the individual signatures frequently contained in animal vocalizations to test the feasibility of estimating the number of individuals through acoustic monitoring (Terry and McGregor, 2002; Hartwig, 2005; Grava et al., 2008; Policht et al., 2009; Adi et al., 2010; Feng et al., 2014; Budka et al., 2015, 2018). Such approaches have been tested in real field conditions, i.e. using sounds recorded in natural conditions and from previously unknown individuals. (Peake and McGregor, 2001; Peri, 2018a, 2018b; Marin-Cudraz et al., 2019). Researchers demonstrated that the individual stereotypy exhibited by male vocalizations can be used to estimate the abundance of individuals. These studies provided exciting perspectives for the bioacoustics survey of population abundances.

However, field acoustic monitoring of wildlife presents two main drawbacks. Firstly, bad weather often corrupts recordings, masking calls and thus reducing the opportunity of species and individuals' identification (Linhart, and Šálek, 2017). Although some algorithms have been implemented to cope with noisy recordings (Towsey, 2014), they are difficult to implement and have been scarcely used in concrete applications (Alonso et al., 2017). Secondly, the reliability of species and individuals' identification relies strongly on the availability of recorded sound signals: species and individuals are obviously difficult to identify if they do



not vocalize enough (Linhart, and Šálek, 2017; Gibb, 2019). The combination of these two issues results in a low probability to acoustically capture a species with a low calling rate and which lives in an environment with highly variable weather conditions.

In such situation, recording over extended periods appears as an obvious solution to increase the reliability of monitoring results. However, the immediate consequence of long-term recordings is that they result in a huge amount of raw data which required time and energy to be processed. Temporal sampling –the selection of specific periods of time on which sound processing is focused- thus appears as a possible strategy. However, this strategy is a gambling game, especially when the species of interest tends to be acoustically discrete and or with a short time of presence in the field: some individuals might be missing in the chosen recordings if the sampling period is too small. In the present paper, we focus on the rock ptarmigan, a grouse species living in mountains at high altitude where the weather is rough and unpredictable with rain, snow and strong winds interfering with acoustic recordings. We aimed at identifying reliable temporal sampling strategies allowing to assess the species abundance in a dedicated area.

In France, the rock ptarmigan lives in the Alps and the Pyrenees at sub-alpine and alpine heights ( $> 1800$  m). Spring densities of populations have been traditionally estimated through a point count protocol (Bossert, 1977), where human observers directly estimate the number of singing males on a single –or very few- counting days. The low calling rate of this bird added to the constraints due to the mountainous environment (difficulty to access the counting areas, low visibility in early morning when males sing, unpredictable weather, etc.) may cause errors and inconsistencies in population assessment. Here we present a specific processing method and temporal sampling strategy to monitor individual ptarmigan males from their calls using a dataset based on three consecutive years of several months of recordings. We test the reliability of our approach despite environmental constraints.

## Material and methods

### *Spatio-temporal sampling of field recordings*

Our study took place during three consecutive years in the French Pyrenees, more precisely in the Canigou massif (Latitude: 42°31'03"N, Longitude: 2°27'43"E). The Canigou is the southernmost zone of the geographic distribution of rock ptarmigan in France. We placed several automatic acoustic recording units (Song Meter SM2, Wildlife Acoustics, Maynard, USA) inside the breeding territories of male rock ptarmigans. Recorders were positioned at an approximate distance of 100 m each other, along an altitudinal gradient starting at the upper limit of trees (minimal altitude = 2330m, maximal altitude = 2478m, Fig.2A). Three recorders were deployed in 2016 and four in 2017 and 2018. Each year, the recording period started the 24th of March and ended the 15th of June, which corresponds to the ptarmigan's display season. The Song Meters were set up to record from 1h30 min before sunrise to 30 min after sunrise (2 hours of daily continuous recordings). This daily period was chosen to match the peak of male rock ptarmigan's vocal activity (MacDonald, 1970).

A Meteo France weather station placed downhill (Latitude: 42°32'12"N, Longitude: 2°27'54"E) recorded wind speed (m/s) and snow height (cm) hourly between 4 and 7 a.m each day. A nearby station (Taurinya, Latitude: 42°34'49" N, Longitude: 2°24'38" Est) gave us the rain quantity (mm) in the same fashion.

### *Analysis of recordings and identification of ptarmigan's vocalizations*

We obtained 1,848 hours of recordings over the three years. In order to extract automatically the ptarmigans' signals from the raw recordings, we developed a customized algorithm (Fig.1A; algorithm chart illustrated on Figure 1; full analysis script available as supplementary material 2), using Python 3.7. Recordings were firstly band-pass filtered between 950 and 3300 Hz to get rid of noise outside the ptarmigan's vocal bandwidth. To eliminate the noise inside the bandwidth, these signals were further filtered using wavelet decomposition (Fig.1B; Supplementary Material 1 and supplementary 2). After the wavelet filtering step, we calculated the amplitude envelope of the denoised signal. We then isolated the sound elements possibly corresponding to ptarmigan's vocalizations by selecting all elements of the signal with an amplitude superior to 3 percent of the maximal signal amplitude so that even the weakest vocalizations could be recognized. Moreover, we considered successive elements separated by less than one second as a *sequence*. As prior observations suggested that ptarmigan's vocalizations are organized in sequences lasting a few seconds, we kept only sequences lasting between 1 and 8 sec.

For each sequence, we measured the number of elements, their median durations and the

median duration of the silences between elements. Besides, we quantified the spectral properties of the sequence, separately for three successive frequency bands: 0 - 1750 Hz; 1750-2750 Hz; 2750-3300 Hz, by measuring the following parameters (Supplementary material 1): the threshold frequency, i.e. the lowest frequency with a non-null amplitude, the mode (maximal frequency) of the frequency spectrum, the first quartile of energy (Q25), i.e. the frequency value corresponding to 25% of the total energy spectrum within the considered frequency band, the median frequency, i.e. the frequency value corresponding to 50% of the total energy spectrum within the considered frequency band, the third quartile of energy (Q75), i.e. the frequency value corresponding to 75% of the total energy spectrum within the considered frequency band, and the interquartile range (IQR), i.e. the difference between Q75 and Q25.

To test if the isolated sequences were indeed potential ptarmigan vocalizations, we used a random forest classification algorithm based on the acoustic parameters describe above (for details see the script in supplementary material). The training set was composed of 112 noise sequences and 112 rock ptarmigan vocalizations manually identified from the 2,016 recordings.

An important issue was the incomplete sequences identified as ptarmigan's vocalizations by the random forest classification. The first elements of the calling sequence which are usually of very low amplitude had been eliminated during the initial sound processing. To deal with this problem, we went back to the original recordings to get the noisy version of each sequence, adding buffers of 0.30 sec before and after the sequence to ensure that any low amplitude vocalizations would now be considered. These, noisy, original full sequences were further processed through the wavelet filtering to get final, denoised, signals identified as potential ptarmigan's vocalizations by the random forest classification.

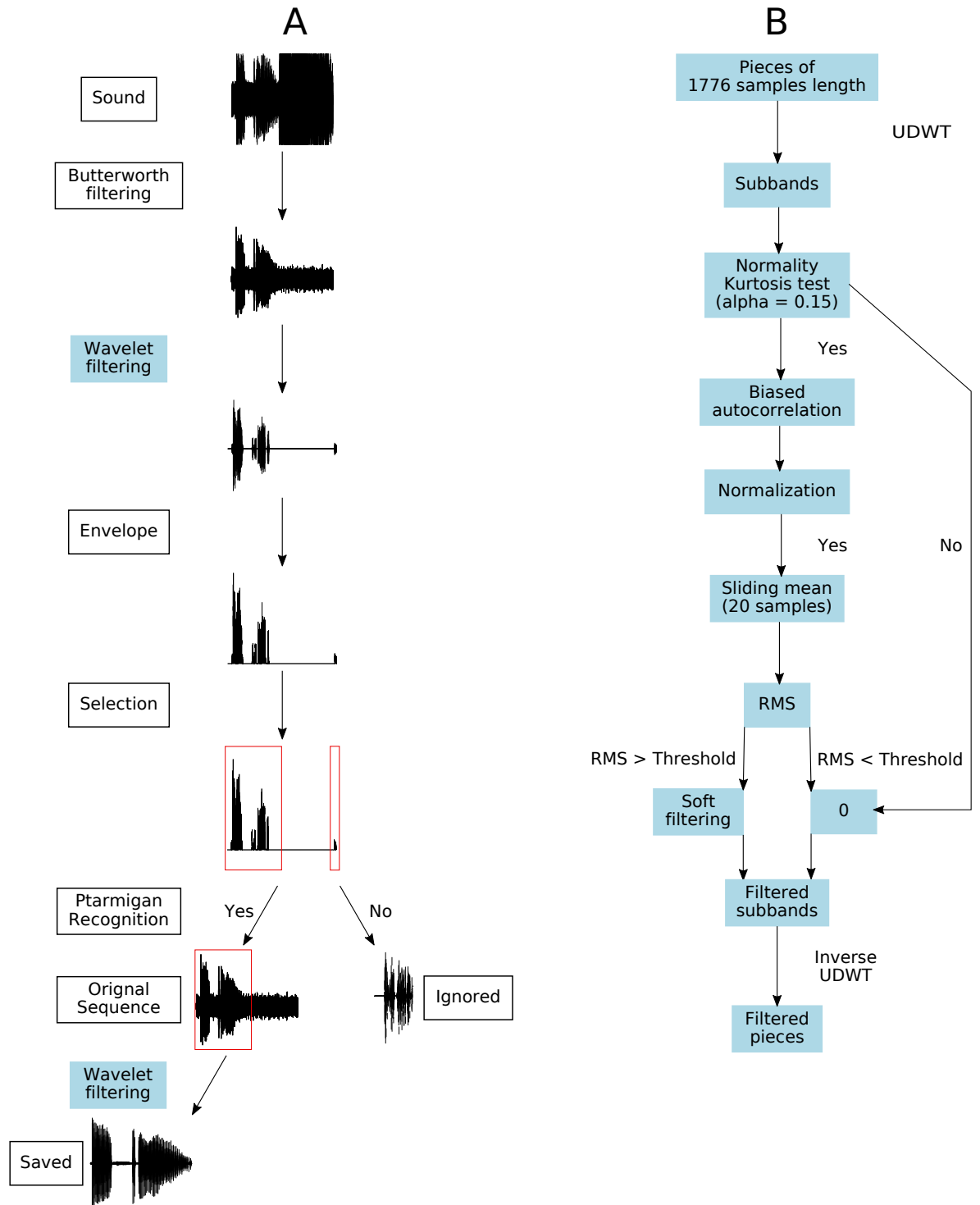


Figure 1: Schematic representation of the extraction algorithm. (A) General view of the denoising and extraction algorithm with an example of a ptarmigan call distorted by noise. (B) Details of the wavelet filtering algorithm.

*Reliability of signal identification*

In a first step, we manually identified the number of false positives among all extracted sequences identified as potential ptarmigan vocalizations by the random forest classification. Among these false positives, sound sequences produced by other animal species were classified as biotic noise whereas weather-induced sound sequences (wind or rain) and sequences from unknown origin were classified as abiotic noise. To assess the potential impact of weather conditions on the number of extracted ptarmigan sounds, we performed zero-inflated negative-binomial regression models (Zeileis, 2008; `pscl` R package, Jackman, 2017) using the type of sound (ptarmigan, biotic or abiotic noise) and the meteorological variables (daily means of wind speed in m/s, rain quantity in mm, and snow height in cm) as fixed factors. The meteorological variables were also used to model the excess of zeros. The most parsimonious model was selected using likelihood ratio test of nested models (`lmtest` R package, Zeileis, 2002).

To further assess the reliability of the processing procedure, we checked if the potential errors of the classification procedure could affect differentially the ptarmigan vocalizations depending on their nature. We manually assessed the number of false positives (noise sequences identified as calls sequences) and false negatives (calls present in the recordings but not included in the study) on a data subset. We constructed this subset by sampling 1 day every 14 days, representing 7 days per year in which we considered recorded sequences from the three recorders active in 2016, 2017 and 2018. The data subset represented a total of 21 days and 84 recordings for a total of 3,232 extracted sequences and 493 false positives). Moreover, male rock ptarmigan vocalizations are series of low frequency pulses that can include from 1 single pulse to four series of consecutive pulses (MacDonald, 1970; Marin-Cudraz, 2019; **Fig.2A**). Among the sequences of the data subset, we manually classified short vocalizations (SV; 3 pulse groups), long vocalizations (LV; 4 pulse groups) and other vocalizations (OV; mainly composed of a single pulse) (Fig.2A). Besides, we also identified female calls (Hen) whose acoustic structure differs from male's vocalizations by being frequency modulated. To assess if the signal-to-noise ratio of the sequence could impact the classification procedure, we tested the interaction between the sound level (root-mean square of the envelope) and the noise quantity (median of the absolute mean deviation:  $Noise = median(|x - \bar{x}|)$ , inspired by Sari, 2012) using a non-parametric ANCOVA (R package `fANCOVA`, Wang and Wang, 2010).

Every graphical output and statistical analysis have been performed on R 3.5 (R core team, 2018).

*Vocal activity of the rock ptarmigan*

To assess the annual variations of the ptarmigan vocal activity and their possible related causes, we firstly compared the density of vocalizations among the recording period between years (Kruskall-Wallis test followed by pairwise Wilcoxon tests; analysis performed on the complete data set of extracted ptarmigan sequences). In a second step, we used negative-binomial zero-inflated model (with excess of zero modeled as a combination of the weather parameters) to test the potential influence of the year, the date, the wind speed, the rain height and the snow height on the daily production of vocalizations.

*Temporal acoustic sampling and individual monitoring of rock ptarmigan males*

We tested the influence of the vocalization type and sampling period on the number of rock ptarmigan identified.

We chose to analyze SVs and LVs vocalizations for two temporal sampling periods to obtain four datasets. We selected the four best days with the maximum number of good quality vocalizations to pass the analyze; secondly, we analyzed calls obtained from the entire year. Each dataset was analyzed separately using the following analysis pipeline.

We ported and modified the algorithm of Marin-Cudraz et al. (2019) on Python (<https://www.python.org/>). The calls were filtered with a 10th order Butterworth passband filter between 900 and 2800 Hz. The peak frequency of the two subbands: 0 - 1600 Hz and 1600 Hz - 2800 Hz were determined. The signal is then filtered around the peak frequency of the second subband using a second order IIR peak filter (quality factor of 5). A 100-point sliding mean smoothed the signal. As the recorders are fixed in the ground and the birds could sing in movement, the amplitude of some vocalizations was greatly variable. Pulses are then detected on the envelope of the smoothed signal using total variation (see Supplementary Material). We then measured 13 acoustic variables on SVs corresponding to the previous paper (Marin-Cudraz et al. 2019) **but** replaced the two median frequencies by the two peak frequencies measured during the filtration phase. LVs have a different number of pulse groups. Thus, we had to modify the acoustic analysis of those calls. We considered the second, third and fourth pulse group as an SV and thus took the same measurements. We added a 14th parameter for LVs: the duration between the first and second pulse group.

The number of males based on the acoustic variables was then determined in R accordingly to Marin-Cudraz et al (2019). First, we established the acoustic space of each vocalization type. Reference datasets of SVs and LVs came respectively from 5 and 6 males that have been previously manually recorded in the area in 2013 and 2014. For each type of vocalization, we used a powered partial least squares discriminant analysis (Liland and Indahl, 2009; Pls R

package, Mevik, 2016) on the centered acoustic variables and took the first four dimensions of the new space. In a second time, each acoustic dataset was centered before its projection in the reference acoustic space of its corresponding vocalization type by subtracting the means of each acoustic variable calculated on the reference dataset. Then, we projected them in their respective acoustic space. Thirdly, we performed High Dimensional Data Clustering (HDDC, Bouveyron et al. 2007, Hddc R package, Bergé et al., 2012) on the coordinates of the four datasets separately. 100 iterations of the clustering were performed for each dataset. In this paper, we optimized the slope heuristic (Hddc R package) to determine the according number of clusters. The slope heuristic selects models based on their complexity in relationship with their likelihood. This data-driven technique allows for a conservative approach and ensure to find the number of clusters that is more suited to the data. The distribution of the number of clusters obtained after 100 iterations of HDDC on each of the four acoustic datasets were compared with a Kruskal-Wallis test followed by pairwise Wilcoxon tests. We also took the point count result of 2018 in the area as a baseline to compare the number of individuals found by acoustics. The point count protocol approximates the number of males in an area using localizations of male vocalizations by acoustic cues by human counters (for more details, see Bossert, 1977; Marin-Cudraz et al., 2019).

## Results

### *Sound extraction performance related to environmental conditions*

The 5,478 rock ptarmigan vocalizations represented (only) 13.5% of the total of 40,680 extracted sounds on the whole study (Fig.2B), the rest being composed of 15,946 abiotic noises (39.2%) and 19,256 biotic noises (47.3%).

Concerning the potential errors of the classification procedure we obtained 57% of false negatives on the subset of the data took on the 21 days (84 recordings). There was no difference in the proportions of ptarmigan vocalization types between false negatives and extracted calls (Fig.2B,  $\chi^2_{(9)}=12$ ,  $p = 0.21$ ). However, there were proportionally more SVs and LVs extracted whereas more OV and Hen calls were in the false negatives, which is coherent as the algorithm was adapted to detect large series of pulses.

The relationship between the noise quantity and sound level (Fig.2D) was different across the 4 different categories of sounds ( $T = 5138$ ,  $p = 0.0050$ ): Abiotic and biotic noises, extracted ptarmigan calls and non-extracted ptarmigan calls (false negatives). The pairwise comparisons were mostly all significant (see Supplementary data 1), only the difference between false negatives and abiotic noises ( $T = 1163$ ,  $p = 0.060$ ) and the difference between false negatives and extracted ptarmigan calls ( $T = 371$ ,  $p = 0.080$ ) were slightly above significance. The quantity of noise is strongly influenced by the sound level for abiotic noises and false positives whereas it is clearly less dependent or almost independent for biotic noises and extracted rock ptarmigan sounds.

Only the wind and snow height explained significantly the quantity of days with no extracted sounds. The variations of the number of sounds extracted were explained significantly by an interaction between the type of sound and the different weather parameters (Fig.2E and Supplementary data). Interestingly, all the weather parameters had a positive relationship on the amount of abiotic noise whereas the relationships with sound emitted from biological sources (rock ptarmigan vocalizations and biotic noises) were close to zero or negative.



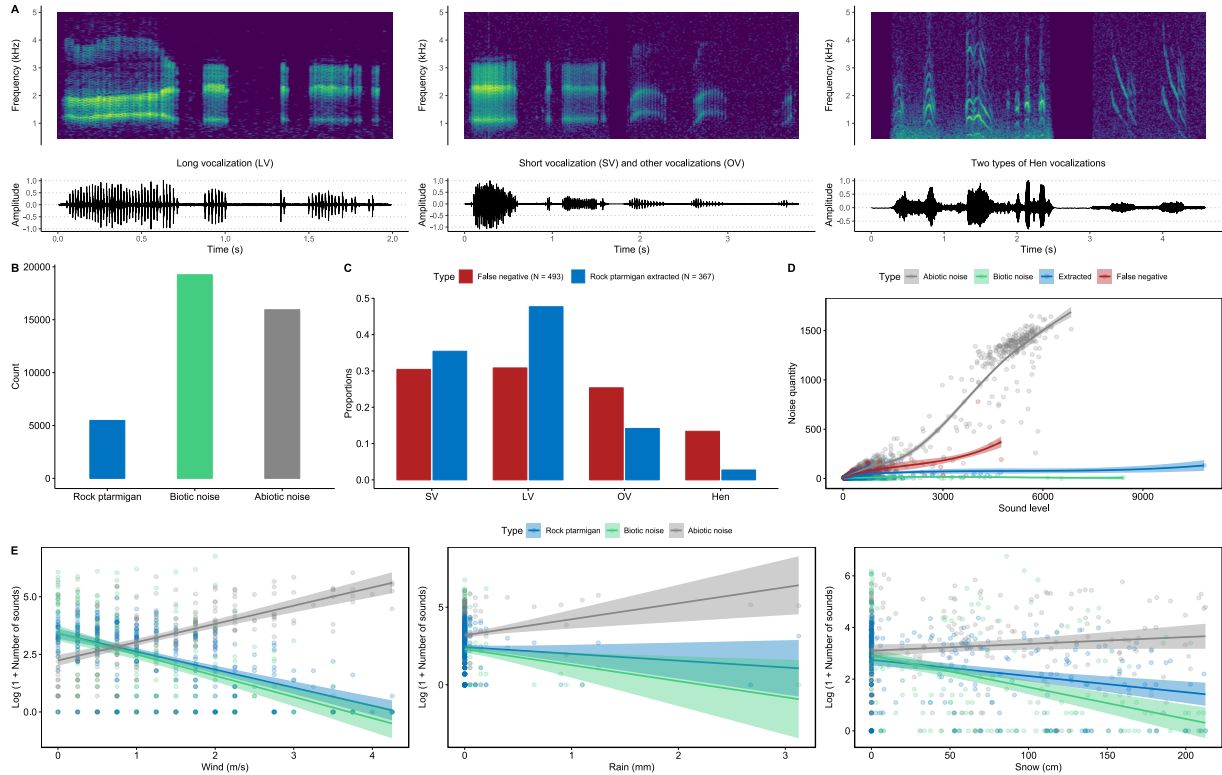


Figure 2: A: Spectrographs and oscillographs of different rock ptarmigan vocalizations type filtered between 450 and 5000 Hz. B: Count of the different types of sound extracted from all recordings. C: Differences in proportions of the different rock ptarmigan vocalizations types between extracted and non-extracted sounds during the study of false negatives. D: Relationships between noise quantity and sound level for each categories of sounds for the subset of the data. The polynomial fitted curves are associated with their 95% confidence intervals. E: Relationships between the weather parameters and the number of sounds in each category on the entire study. We took the logarithm for graphical purposes only to condensate the scale. The fitted curves are linear and with their 95% confidence interval.

### ***Rock ptarmigan vocal activity***

The number of rock ptarmigan vocalizations extracted was clearly unbalanced between recorders each year (e.g. 2018, Fig.3A). The type of vocalization extracted in the whole study was also unbalanced, with larger numbers of LVs and SVs compared to OV and hen vocalizations (Fig.3B).

The distribution of the vocalization timing was significantly different across years ( $\chi^2_{(2)} = 168.15$ ,  $p \ll 0.001$ ) and all pairwise Wilcoxon tests were significant (Fig.3C).

There was no influence of the day nor of the year in the main part of the model, thus they

were deleted from the most parsimonious model. Only the wind ( $z = 4.97$ ,  $p \ll 0.001$ ) and the snow height ( $z = 3.48$ ,  $p \ll 0.001$ ) explained significantly the number of days with no vocalizations. The wind ( $z = -9.70$ ,  $p \ll 0.001$ ) and snow ( $z = -3.45$ ,  $p \ll 0.001$ ) but not the rain ( $z = -1.09$ ,  $p = 0.28$ ) explained significantly the number of vocalizations in the main part of the model (Fig.3D-Fig.4).

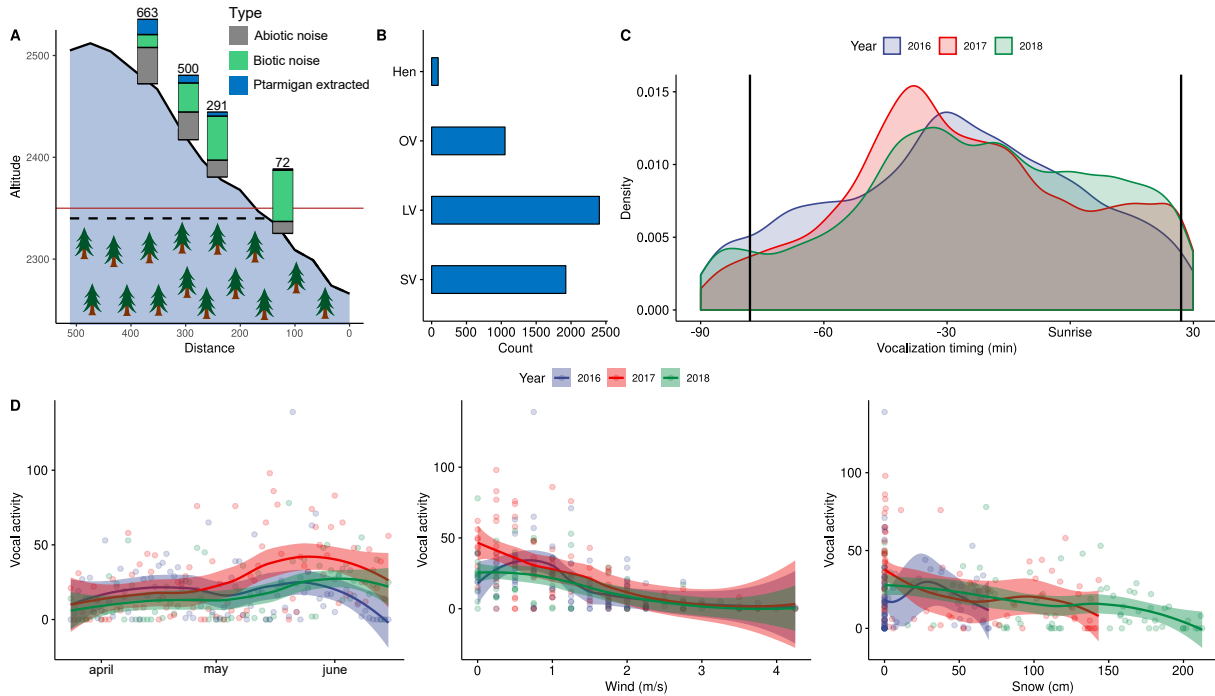


Figure 3: A: Disparity of extracted sound categories across the different recorders in 2018. The distance is measured according to the beginning of the slope. Each histogram is at the exact altitude of the recorder with the extracted ptarmigan vocalizations number above. The dashed line is the biological tree limit. The red line is the minimal altitude at which counters are located during the point count protocol (red line). B: Count of the different type of ptarmigan vocalizations for the 3 years. C: Density of the vocalization time of occurrence according to sunrise. The start and end time of the point count protocol are added as references (vertical black lines). D: Influence of time, wind speed and snow cover on the vocal activity of ptarmigans across years.

#### *Temporal sampling of rock ptarmigan males*

The number of vocalizations (Table 1) used to evaluate the number of clusters were drastically lower compared to the number of available vocalizations but were still greater than the number of vocalizations detected during the point count (15). The number of males found after 100 iterations of the clustering algorithm was different given the method employed ( $\chi^2_{(3)} = 208.04$ ,  $p < 2.2e-16$ , Table 1). The mean number of clusters found was close using LVs

and SVs for the whole study period but was lower when using only four days.

Method	Number of calls	Valid calls	Number of males	Statistical differences
Point count	15	15	5	N.A.
4 days of maximum vocalization rate (SV)	63	32	6.87 +/- 0.48	a
4 days of maximum vocalization rate (LV)	94	75	1.96 +/- 0.20	b
Whole study period (SV)	551	286	9.77 +/- 0.68	c
Whole study period (LV)	740	352	9.9 +/- 0.44	d

Table 1: Mean number of clusters found depending on the acoustic datasets used with the results of the point count as reference. The valid calls were the calls actually used in the analysis. The differences are the results of pairwise Wilcoxon tests.

Following these results, we fixed the number of clusters to be found to ten and applied the clustering on SVs and LVs datasets for the whole study period. We then had access to the repartition of vocalizations in each cluster. Knowing the day when each vocalization was recorded, the number of days of presence was established for each cluster (Table 1). Based on this result, we established a presence index for each cluster  $k$  ( $PI_k$ ) corresponding to:

$$PI_k = \frac{Nvoc_k \times Nd_k}{Nvoc_{tot} \times Nd_{tot}}$$

$Nvoc_k$  and  $Nd_k$  being respectively the number of vocalizations and days of presence of the cluster  $k$ .  $Nvoc_{tot}$  is the total number of valid calls of same call type as the cluster.  $Nd_{tot}$  is the total number of days of the study during when valid calls were emitted. Several degrees of presence could then be distinguished based on this index: 1 SV and 2 LV clusters were regularly present ( $PI > 0.1$ ); 6 SV and 3 LV clusters were moderately present ( $0.1 > PI > 0.01$ ); 3 SV and 5 LV clusters were mostly absent ( $0.01 > PI$ ). The sums of extremely and moderately present males were homogenous with the numbers of clusters found for the 4 days datasets for SVs but not for LVs (SV: 7, LV: 5) and the point count results (Table 2) and confirmed that 5 to 7 males were regularly present in the area during most of the season.

The evolution of the number of males during the 2018 season shows also coherent results as the maximum number of clusters per day was 7 and never reach the total number of clusters (Fig.4). The daily number of clusters was quite irregular for both SVs and LVs. The best

example can be shown for the dates of the 4 days of maximum vocalization rate (Table 3-4), where only few males were present during the 4 days, suggesting an irregular acoustic presence of each clusters through time. However, it is still coherent with the degree of presence of the males. During the first third of the season, the daily number of males were similar to the number of males considered as regularly present by the presence index. It seemed also that higher values of the daily number of males were attained more regularly in the last third of the season, suggesting that more males were regularly present near the microphones.

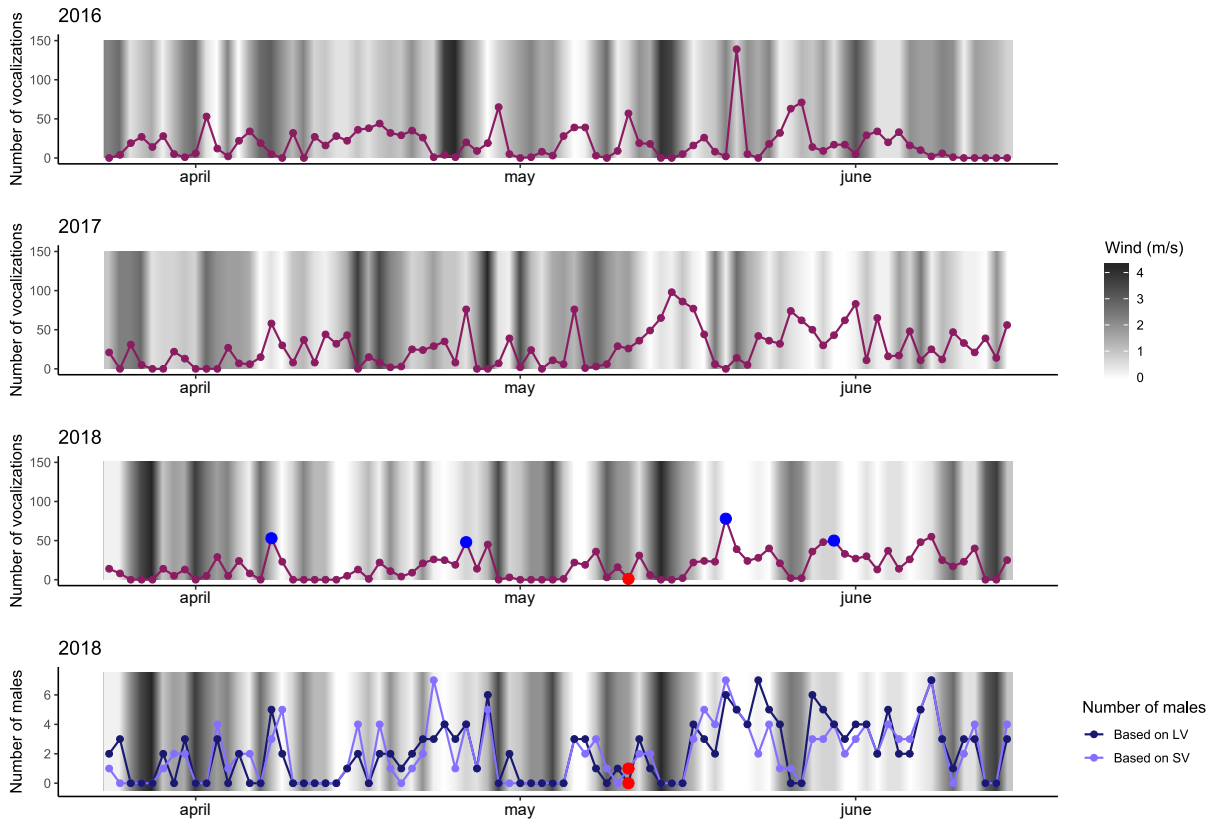


Figure 4: First three lines: temporal evolution of the number of rock ptarmigan vocalization with the speed of wind in the background. Last line: temporal evolution of the number of clusters based on SVs and LVs according to the wind speed. The red dots correspond to the point count day. The blue dots are the four best days with the maximum number of good quality vocalizations to be used to calculate the number of males.

Vocalization		Number of vocalizations	Days of presence	Presence index
Type	Cluster			
	SV1	21	14	0.019
	SV2	5	5	0.0016

Vocalization Type	Cluster	Number of vocalizations	Days of presence	Presence index	
SV	SV3	38	23	0.056	
	SV4	48	25	0.076	
	SV5	6	6	0.0023	
	SV6	68	32	0.14	
	SV7	38	21	0.051	
	SV8	2	1	0.00013	
	SV9	33	20	0.042	
	SV10	27	17	0.029	
	LV	LVA	67	28	0.10
		LVB	48	23	0.058
LVC		48	26	0.066	
LVD		11	8	0.0046	
LVE		56	28	0.082	
LVF		12	9	0.0057	
LVG		4	4	0.00084	
LVH		7	1	0.00037	
LVI		89	37	0.17	
LVJ		10	8	0.0042	

Table 2: Number of vocalizations, days of presence and presence index for each cluster. The clusters based on SVs and LVs have been separated.

	2018-04-08	2018-04-26	2018-05-20	2018-05-30
SV1	1			
SV2	1			
SV3	2	1		
SV4	2			
SV5	1			
SV6	2	3		
SV7	1	1	1	2
SV8	2			
SV9	3	2	4	
SV10	2			

---



---

**2018-04-08   2018-04-26   2018-05-20   2018-05-30**

---



---

Table 3: Number of vocalizations per day and per clusters using SVs during the four days of maximum vocalization rate.

	<b>2018-04-08</b>	<b>2018-04-26</b>	<b>2018-05-20</b>	<b>2018-05-30</b>
LVA	2	8	6	4
LVB	8	2		
LVC	1	2		
LVD	1	2		
LVE	1	4	2	
LVF	1			
LVG				
LVH				
LVI	2	1	5	1
LVJ	1	5	1	

Table 4: Number of vocalizations per day and per clusters using LVs during the four days of maximum vocalization rate.

## Discussion

### *Recording ptarmigan vocal activity in noisy environments*

The number of non-ptarmigan sounds recorded in the study suggests that it is still quite difficult to solely extract ptarmigan calls.

The presence of numerous abiotic noises is explainable by the weather, with the significant positive impact of wind, rain and snow in the models. The effect of the wind is clear as it can saturate the microphones of our recorders with high noise quantities and high amplitudes. These corrupted signals are not exploitable and extremely hard to analyze. In contrary, the sound of the impacts of raindrops on the recorders create small pulsatile sounds. Rain falls could easily create sequences of pulses and be confounded with OVs, responsible for the abiotic noise group with lower sound level and noise level. The effect of the snow height is more difficult to explain as it might be a general indicator of the weather, particularly harsh in late winter and early spring.

The presence of biotic noises is a result of the simplicity of the recognition part of our algorithm. We used random forest as it is efficient for the recognition of songbird signals (Elie et al, 2010; Perez et al., 2015). However, we fed the random forests with simple parameters as our signals are simple. New and more precise parameters need to be added to make our model more efficient.

Finally, ptarmigan vocalizations were the less present category in our dataset. Knowing that the birds demonstrate a peculiar singing in flight behavior (MacDonald, 1970), we had high chances to get calls with very low amplitude emitted at long distances. These very weak calls are difficult to distinguish from the background noise and could easily be ignored. Therefore, there was a high number of false negatives in the study which had an intermediate noise level, between the extracted ptarmigan vocalizations and abiotic noise.

On the subset of the data used to count the false negative, there were 57% of the rock ptarmigan vocalization that were not extracted. Given that we extracted 5,478 vocalizations on the entire study, we could extrapolate and estimate that around 11,000 vocalizations were actually recorded. Our study represents 1,848 hours of recordings thus we can estimate that the global vocal activity is around 6 vocalizations per hour in this area. This result confirms that the rock ptarmigan is clearly a secretive species. A long-term approach is thus necessary to gather enough vocalizations for an acoustic census.

Despite these difficulties, the extraction of ptarmigan calls was efficient, especially the denoising part. Indeed, the extracted ptarmigan vocalizations noise level remained low even

for high sound levels.

#### *Rock ptarmigan vocal activity*

The main proportion of the rock ptarmigan vocalizations was composed of males' vocalizations and showed spatial-temporal heterogeneity.

Spatial differences between the recorders indicates preferences for the highest altitudes, which is adequate with the species biology (Potapov and Sale, 2013).

The year nor day had impact on the vocal activity in the most parsimonious model as the birds seemed to vocalize all period round. Surprisingly, the distribution of the timing of vocalization was different between years even though it seemed similar, centered before the sunrise. The birds might adjust the timing of their vocal activity according to the global changes of weather.

Indeed, part of the temporal heterogeneity is clearly due to the weather. The snow level and wind speed had significant effects on both the main and the zero-inflated parts of our models. These models differentiate between structural zeros and sampling zeros (Zeileis et al., 2008). Structural zeros corresponded to cases when our recorders could technically not record vocalizations e.g. when the wind distorted the recordings. Sampling zeros are cases where birds did not vocalize despite ideal recording conditions. These situations have been observed multiple times in this study (Fig.3) and during our field work. The physiological costs due to periods of harsh weather and the scarcity of food (Vernon and Popko, 1981) might force individuals to focus on foraging and to avoid other behaviors like displaying.

#### *Temporal sampling of rock ptarmigan males*

Only 49% of the calls were good enough to pass the acoustic analysis. Numerous vocalizations were incomplete due to low amplitude or had raindrops present in the middle of groups of pulses. Thus, our study show that maximization of the recording period is necessary for discrete species living in difficult environments, especially to obtain precise information such as the number of males in a given area.

Indeed, the number of clusters was different when sampling punctual days compared to the whole study period. Several males were not highly present in those selected days. Thus, the clustering algorithm could not recognize them as entirely separate males.

The number of males found did not differ between the different types of vocalization when studying the whole study period, suggesting that both vocalizations convey enough information to distinguish between individuals and can be used to estimate rock ptarmigan males' number.



Some males were highly present (resident males) and other only punctually (occasional males). Males in couple establish their territory early in the season (Cotter, 1999). However, snow might cover some territories and delay the settlement of certain couple (Marin-Cudraz et al., 2019). Unpaired males, especially juveniles, males may be sporadically present during the season and can result in a rearrangement of established males' territories. Our presence index could separate the males in three categories according to their presence in the area. The males with high index values might be resident males nearby the recorders. Males with a medium index value might be resident males but with territories further away from the recorders. Thus, they might not always vocalize near the recorders. They could also be resident males that established their territory more recently and thus, might not be as present in the recordings as resident males that settled earlier. Finally, the males with a very low index are likely occasional, unpaired males that might gravitate around the resident males and thus might only be present very punctually. Thus, the number of males during the season seems to be dynamic and cannot be reflected by a punctual sampling methodology like the traditional point count, performed only 1 or 2 days per year during a fixed period, Especially for occasional males. Even if the point count covers more area than the recorders, the larger temporal sampling of the acoustic censusing allows for more robust data.

We defend the idea that the long-term bioacoustics approach will become a favorite method to monitor the species' populations at large temporal and spatial scales. Field recorders are now easy to handle and to set up in the field. Furthermore, the permanent presence on the field compensates for the difficulty to access and record the species over large temporal scale. However, human ears are far more sensitive and less prone to noise than automatic recorders, giving us a larger area of perception. Thus, many recorders are necessary to cover the same area as human observers. Moreover, the analysis of long-term acoustic monitoring is very time consuming and needs dedicated experts. These efforts are largely counterbalanced by the precision of the gathered information on the abundance of rock ptarmigan populations as shown by our study.

### **Acknowledgements**

This research was supported by the University of Lyon/SaintEtienne (PhD stipend to TMC, research support), the ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), CeLyA (Centre Lyonnais d'Acoustique) and the Institut Universitaire de France (NM). The Syndicat mixte Canigó Grand site and the ONF (Office National des Forêts) logistically supported the study. We would like to warmly thank the Sèbe family for their helpful support both outside and in the field. We thank Meteo France for giving us their data.

## Supplementary data 1

	Abiotic noise	Biotic noise	False negative	Ptarmigan extracted
Abiotic noise	NA	T = 4418	T = 1163	T = 6816
p = 0.015	p = 0.060	p = 0.0050		
Biotic noise	T = 4418	NA	T = 258	T = 52
p = 0.015	p = 0.005	p = 0.005		
False negative	T = 1163	T = 258	NA	T = 371
p = 0.060	p = 0.0050	p = 0.085		
Ptarmigan extracted	T = 6816	T = 52	T = 371	NA
p = 0.0050	p = 0.0050	p = 0.08		

Pairwise comparison of the relationship between the noise quantity and sound level for two sound types. For each pair of type of sound, a non-parametric ANCOVA was performed (Noise quantity ~ Sound level \* Sound type)

## Supplementary data 2

Model		Main part			Excess of zeros
Number of vocalization	~	Type * (Wind + Rain + Snow)			Wind + Snow
—	—	—	—	—	—
Zero - inflation					
Parameter	Coefficient estimate	Standard Error	z	p	
Wind	0.80	0.11	4.24	« 0.001	
Snow	0.0092	0.0016	3.22	0.0013	
—	—	—	—	—	—
Main part					
Parameter	Coefficient estimate	Standard Error	z	p	
Biotic Noise	0.88	0.23	3.90	« 0.001	

Table presenting the effects of weather and type of sounds on the number of sounds and the effect of wind and rain on the excess of zero.

# Supplementary material 1

## 1 | Undecimated wavelet decomposition

The Undecimated wavelet decomposition transform (UDWT), also called stationary wavelet transform or “algorithme à trous” uses high-pass and low-pass filters derived from a wavelet (Percival and Walden (2000)) using the PyWavelets library (Gregory R. Lee (2019)). The sequential convolution of those filters on the signal generates subbands that can be treated independently (Fig.1). In our case, each subband is filtered independently and according to the algorithm detailed in the main manuscript. The final filtered signal is obtained by convolution of the denoised subbands by filters derived from the ones used in the decomposition.

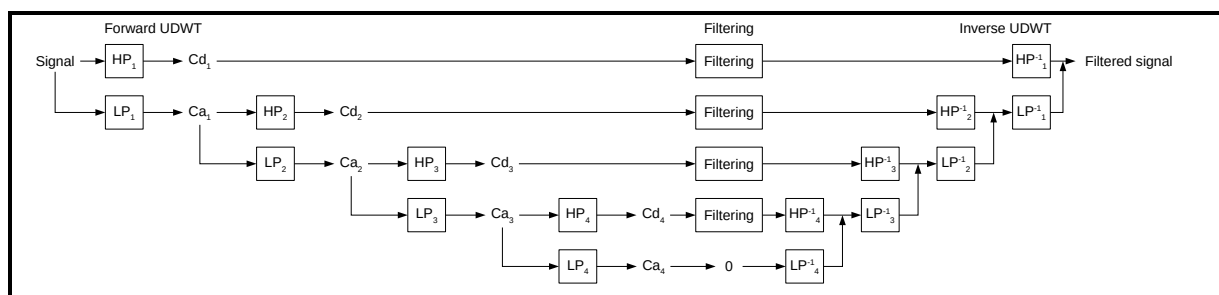


Figure 1: Schematic representation of the use of UDWT to denoise signals using 4 level of decomposition. The forward UDWT is used to decompose the signal into subband. Each subband is then filtered individually. The global signal is then retrieved using the inverse UDWT.  $LP_k$  and  $HP_k$  represent the low-pass and high-pass filters use to obtain the approximate coefficients ( $Ca_k$ ) and the detailed coefficient ( $Cd_k$ ).  $LP_k^{-1}$  and  $HP_k^{-1}$  are derived from  $LP_k$  and  $HP_k$  to reconstruct the filtered signal. Between each level,  $LP_k$  and  $HP_k$  are upsampled by 2 to get  $LP_{k+1}$  and  $HP_{k+1}$ .

## 2 | Spectral properties used for the recognition task

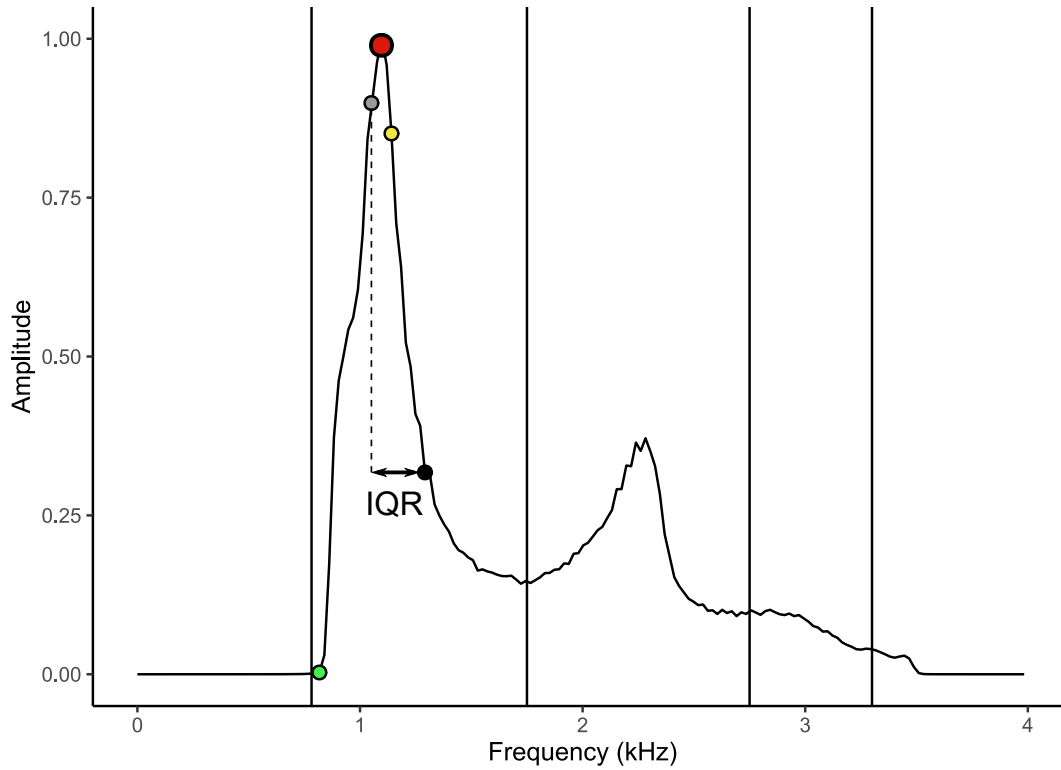


Figure 2: Calculation of the different spectral properties used for the recognition task. The frequency spectrum has been calculated on a ptarmigan short vocalization for the example. The spectrum is separated into three different frequency bands delimited by the vertical bars (950-1750 Hz, 1750-2750 Hz, 2750-3300 Hz). The spectral properties are only shown here on the first frequency band for the example. The statistics calculated are the first frequency with non-null energy (green dot), the mode (red dot), the first quartile, the median (yellow dot), the third quartile (black dot) and the inter-quartile range.

### 3 | Pulse detection using total variation

The optimization by total variation is a very well known technique used to filter and smooth signals of 1 or 2 dimensions. It is particularly efficient for signals with important edges, one dimensional signals with high jumps.

For a 1D signal  $y$ , the aim is to find a denoised signal  $x$  that optimize the following formula by finding the minimal value of:

$$\frac{1}{2} \|x - y\|_2^2 + \lambda \sum_i |x_i - x_{i-1}|$$

$\lambda$  is set by the user and determine the strength of the filtering. The first term represent the  $l_2$  norm, that is :

$$\|x - y\|_2 = \sum_{i=1}^n |x_i - y_i|^2$$

In our case, we used total variation filtering to create an adaptive threshold that could cope with the high variability of the amplitude of the rock ptarmigan vocalizations. The envelope of the vocalizations was calculated and then filtered using a 100 point moving average. The proxTV python library (Barbero and Sra (2011), Barbero and Sra (2018)) was then used with a large value of lambda ( $\lambda = 700000$ ) to filter the envelope. We created an adaptive threshold by increasing the result of the total variation filtering by 1.5 to avoid small jumps of the amplitude due to noise. The part of the envelope above the threshold were then considered as pulses (see Fig.2).

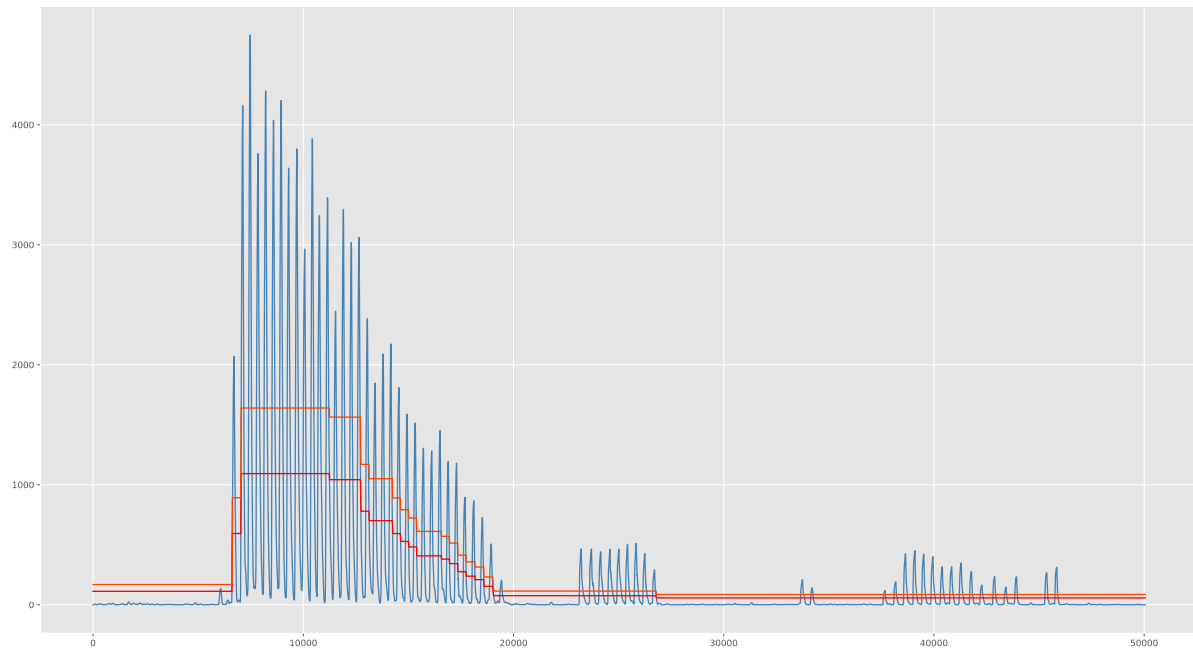


Figure 3: Use of the total variation as an adaptive threshold to detect pulses. The envelope filtered by moving average (blue) that is above the threshold defined by total variation increased by 1.5 (orange) is considered as pulses. We also indicated the original result from the total variation in red.

## 4 | References

Barbero, A. and Sra, S. (2018) Modular proximal optimization for multidimensional total-variation regularization, *Journal of Machine Learning Research*, 19(56), pp. 1–82. Available at: <http://jmlr.org/papers/v19/13-538.html>.

Barbero, Á. and Sra, S. (2011) Fast newton-type methods for total variation regularization., in Getoor, L. and Scheffer, T. (eds) *ICML*. Omnipress, pp. 313–320. Available at: <http://dblp.uni-trier.de/db/conf/icml/icml2011.html#JimenezS11>.

Gregory R. Lee, F. W., Ralf Gommers (2019) PyWavelets: A python package for wavelet analysis, *Journal of Open Source Software*, 4(36), p. 1237. doi: <https://doi.org/10.21105/joss.01237>.

Percival, D. B. and Walden, A. T. (2000) *Wavelet methods for time series analysis*. Cambridge University Press (Cambridge series in statistical and probabilistic mathematics). doi: 10.1017/CBO9780511841040.



# Supplementary material 2: Analysis script

---

## Main script

---

```
# Import libraries
import numpy as np
import scipy as scp
import scipy.io.wavfile as wav
import scipy.signal as signal
import pywt
import matplotlib.pyplot as plt
import sklearn.ensemble as ens
from sklearn.externals import joblib
import pandas as pd
import os
import time

# Working directory containing additional scripts, the folders with the
# recordings inside and
# the folder where extracted sounds will be saved.
# Complete to your own configuration.
wd = ""

# If the import of lagow and lagoonReco don't work, run the following lines
import sys
sys.path.append(wd)
import lagow
import lagoonReco

# Directory of the folder containing the audio files
# It needs to be inside the working directory
# Complete to your own setup
audio_in = ""
sounddir = os.listdir(audio_in)

# List of the sounds to be analyzed
soundlist = os.listdir(sounddir)

# Name of the folder inside the working directory
# where extracted sounds will be saved
# Complete according to your own setup
extract_folder = ""

# Frequencies for the bandpass filter
F1 = 950
F2 = 3300

# Wavelet filtering variables
method = "udwt"
wname = "db8"
maxlevel = 4
```

```

win = 1776

# Timer function parameters
dt_min = 0.001
threshold = 3
fen = 150

# Extraction parameters
t = 1
buffer = 0.30
FS = 22050
buffer_s = int(buffer * FS)

# Loading the random forest model
# previously trained on a past subset
clf = joblib.load(wd + 'randomforestclassif.pkl')

# The script will be performed on all the audio files in the targeted folder
for sound in soundlist:
    # Print the name of the file currently analyzed
    print("Fichier {} à l'analyse".format(sound))
    # Load the audio file
    fs, lago = wav.read(target + "/" + sound)
    # Testing that the sampling frequency is right
    if fs != FS:
        print("Beware !!!! The sampling frequency don't match for file " +
sound)
    # Converting in 64 bits (may speed up the analysis)
    lago = lago.astype(np.float64)
    # Bandpass filtration
    lago = lagow.passband(lago, (F1, F2), fs)
    # wavelet denoising
    lago_w = lagow.splitAndFilter(lago, method, win, wname, maxlevel)
    # Calculation of the envelope of the filtered signal
    lago_env = np.abs(signal.hilbert(lago_w))
    # Timer function to find the location of all elements of interest
    lago_timer = lagoReco.timer(lago_env, fs, fen, threshold, dt_min)
    # Starting the extraction loop on the element list
    start = 0
    d = lago_timer[0][start]
    end = 0
    f = lago_timer[1][end]
    for s in range(len(lago_timer[3])):
        # A sequence correspond the elements separated by less than t seconds
        if lago_timer[3][s] > t*fs:
            end = s
            f = lago_timer[1][end]
            # Sequences between 1 and 8 secondes are kept
            if f - d >= 1*fs and f - d < 8*fs and lago_w[d : f].any():
                # Isolation of the sequence
                sample = lago_w[d : f]
                # Spectral statistic calculation (see Supp. met. 3)
                spec = lagoReco.localspecprop(sample, fs = FS, Flim = [F1, 1750,
2750, F2])

                # Conversion in an array
                spec = np.array([e for k in spec for e in k])
                # Adding the median of the duration of silences
                # between elements of the sequence

```

```

inter_p_med = np.percentile(lago_timer[3][start:end], 50)
spec = np.insert(spec, 0, inter_p_med)
# Adding the median of the duration of
# elements of the sequence
p_med = np.percentile(lago_timer[2][start:end], 50)
spec = np.insert(spec, 0, p_med)
# Adding the number of elements inside the sequence
spec = np.insert(spec, 0, len(lago_timer[2][start:end]))
# Adding the total duration of the sequence
spec = np.insert(spec, 0, (f-d) / fs)
# Prediction of the nature of the sequence
# with our trained model:
# Rock ptarmigan vocalisation (= "lago") or noise.
if str(clf.predict(spec[:-3].reshape(1, -1))[0]) == "lago":
    # if lago, come back to the original recording,
    # isolate the sound
    # and add a buffer of buffer_s seconds before and after
    if d - buffer_s < 0:
        sample = lago[d : f + buffer_s]
    elif f + buffer_s > len(lago):
        sample = lago[d : f]
    else:
        sample = lago[d - buffer_s : f + buffer_s]
    # The targeted sequence is now globally filtered
    # Add zeros to have a length of the array allowing
    # global wavelet filtering
    if len(sample) % 2**maxlevel != 0:
        sample = np.append(sample,
                            np.zeros(2**maxlevel
                                      - len(sample) %
2**maxlevel))
    # wavelet decomposition, filtering and reconstruction
    sample_w = lagow.UDWT(sample, wname, maxlevel)
    sample_w = [pywt.threshold(sample_w[k][:],
lagow.soft_thresh(sample), mode='soft', substitute=0) for k in range(maxlevel)]
    sample_w = [(np.zeros(len(sample_w[k])), sample_w[k])
                 for k in range(len(sample_w))]
    sample_wrec = pywt.iswt(sample_w, wname)
    # Construction of the name file:
    #
Nameoftherecording_beginningtimeinseconds_endingtimeinsseconds
    name = sound + "_" + str(int((d - buffer_s)/fs)) + "_" +
str(int((f + buffer_s)/fs))
    # The sound is saved
    wav.write(wd + extract_folder + "/" + name + ".wav", fs,
              sample_wrec.astype(np.int16))
    print("File {} has been saved".format(name))
start = s + 1
d = lago_timer[0][start]

```

# lagoW extension content

```
"""
Extension containing all the necessary functions to perform bandpass filtering,
wavelet decomposition, denoising and reconstruction.
The following article has been used as the base for the wavelet denoising :
Gur, B. M., & Niezrecki, C. (2007). Autocorrelation based denoising of manatee
vocalizations using the undecimated discrete wavelet transform. The Journal of
the Acoustical Society of America, 122(1), 188-199.
"""

# Import librairies
import math
from scipy.signal import butter, lfilter
import numpy as np
from scipy.signal import fftconvolve
import pywt
import scipy as scp

# Threshold value for each level of wavelet decomposition.
w_threshold = {0:0.14, 1:0.06, 2:0.05, 3:0.04}

def passband(sound, flim, f_ech):
    """
    8th order butterworth bandpass filter
    sound : signal, 1D array
    flim : tuple or list with the two frequencies of the bandpass
    f_ech : sampling frequency
    """
    f_nyquist = f_ech/2
    b, a = butter(8, [flim[0]/f_nyquist, flim[1]/f_nyquist],
                  btype='band')
    sound_ff = lfilter(b, a, sound)
    return(sound_ff)

def splitAndFilter(big_chunk, method, win, wname, maxlevel):
    """
    Main function of the wavelet decomposition and denoising.
    The sound (big_chunk) is cut in win samples.
    Then the wavelet denoising is performed in each samples.
    """
    wfilt_arr = np.frompyfunc(lambda x: UDWTFilter(x, wname, maxlevel), 1, 1)
    slices = range(win, len(big_chunk), win)
    little_chunk = np.split(big_chunk, slices)
    if len(big_chunk) % win == 0:
        chunk_filt = wfilt_arr(little_chunk)
        filt_w = np.concatenate(chunk_filt)
    else:
        chunk_filt = wfilt_arr(little_chunk[:-1])
        final_chunk = big_chunk[len(big_chunk)-win:]
        w_final_chunk = wfilt(final_chunk, wname, maxlevel)
        filt_w = np.append(chunk_filt, w_final_chunk[int(win-
len(big_chunk)%win):])
    return(filt_w)

def UDWTFilter(data, wname, maxlevel):
```

```

'''
Wavelet denoising, all subfunctions are indicated after this one.
'''

data_w = UDWT(data, wname, maxlevel)
def transfo(coefs):
    coefs_reco = recopulses(coefs, 0.15)
    coefs_cor = biased_autocorr(coefs_reco)
    cor_norm = multinorm(coefs_cor)
    cor_filt = ma_filter(cor_norm, 20, "gaussian")
    cor_rms = rms(cor_filt)
    return(cor_rms)
data_rms = np.apply_along_axis(transfo, 1, data_w)
# The rms of the autocorrelation is then compared
# with predefined thresholds values (w_threshold, one threshold per
decomposition level)
# If rms < threshold, then replace by zero.
# If rms > threshold, then apply soft thresholding.
for k in range(maxlevel):
    if data_rms[k] < w_threshold[k]:
        data_w[k][:] = 0
    else:
        data_w[k][:] = pywt.threshold(data_w[k][:], soft_thresh(data),
mode='soft', substitute=0)
# Reconstruction from the denoised coefficients
data_w = [(np.zeros(len(data_w[k])), data_w[k]) for k in range(len(data_w))]
data_wrec = pywt.iswt(data_w, wname)
return(data_wrec)

def biased_autocorr(e):
    """
    Calculation of the biased autocorrelation (the mean of the signal is
substracted before calculation)
    e : array
    """
    biased_e = e - np.mean(e)
    autocorr = np.correlate(biased_e, biased_e, mode="same")
    autocorr = autocorr / len(autocorr)
    autocorr = autocorr[len(autocorr) // 2:]
    return(autocorr)

def multinorm(non_norm):
    """
    Normalisation by dividing the maximum value
    Exclusion of the 8 first value (see Gur & Niezrecki, 2007).
    non_norm : 1D array
    """
    norm = non_norm / max(non_norm)
    norm = norm[8:]
    return(norm)

def ma_filter(u, N, win):
    """
    Filtration by sliding mean with a square or gaussian window
    u : 1D array
    N : taille de la fenêtre de la moyenne glissante
    win : window type, wether 'square' or "gaussian"
    """
    if win == "square":

```

```

    w = np.ones(N)/N
elif win == "gaussian":
    if N%2 == 0:
        x = range(-int(N/2),int(N/2))
    else:
        x = range(-int(N/2),int(N/2)+1)
    w = [np.exp(-z**2 / 2) / np.sqrt(2 * np.pi) for z in x]
ma = fftconvolve(u, w, mode = 'same')
return(np.array(ma))

def rms(v):
    """
    Calculation of the rms (root mean square) of an array.
    v : 1D array.
    """
    v = np.array(v)
    square = v**2
    ssquare = np.sum(square)
    mean_sq = ssquare / len(square)
    root_mean_sq = np.sqrt(mean_sq)
    return(root_mean_sq)

def soft_thresh(x):
    """
    Universal threshold calculation to perform a soft thresholding.
    See: Donoho, D. L., & Johnstone, I. M. (1995). Adapting to unknown
smoothness via wavelet shrinkage. Journal of the American Statistical
association, 90(432), 1200-1224.
    x : 1D array
    """
    # MAD: Median Absolute Deviation
    MAD = np.median(np.abs(x - np.median(x)))
    univ_thresh = MAD * math.sqrt(2 * math.log(len(x)))
    return(univ_thresh)

def UDWT(data, wlt_name, lvl):
    """
    Stationary wavelet transform and approximate coefficients deletion
    """
    data_w = pywt.swt(data, wlt_name, lvl)
    data_w = [data_w[k][1] for k in range(len(data_w))]
    return(data_w)

def recopulses(data, alpha):
    """
    Test of the normality of each level of decomposition to detect pulses.
    See : Alyt, O. A., Omar, A. S., & Elsherbeni, A. Z. (2006). Detection and
Localization of RF radar pulses in noise environments using wavelet
packet transform and higher order statistics. Progress In Electromagnetics
Research, 58, 301-317.
    data : 1D array
    alpha : alpha risk
    """
    data = np.array(data)
    norm = data - np.mean(data)
    Kurt = scp.stats.kurtosis(norm)
    threshold = np.sqrt(24/len(data))/np.sqrt(alpha)
    if np.abs(Kurt) < threshold:

```

```
    return(np.array([0]*len(data)))  
else:  
    return (data)
```

# lagoReco extension content

```
"""
Contains functions to detect elements of interest inside a denoised recording
and
then to get the spectral parameters used for the recognition task.
"""

# Import librairies
import numpy as np
import pywt
import scipy as scp
import lagow

def timer(env, fs, win, thresh, dt):
    """
    Similar to the timer funtion of the R package seewave,
    this function detects sequences of signal of interest in a sound and
    returns the position of the begining and the end of each sequence
    Signal of interest are defined by an amplitude above a certain threshold.
    env: envelope of the signal
    fs: sampling frequency
    win: length of the window used to smooth the envelope
    thresh: threshold value for signal detection (in %).
    dt: maximal duration that separates two elements of the same sequence.
    If the duration between two elements is greater than this value, it defines
    the beginning of a new sequence.
    """
    # Smoothing the envelope by sliding mean
    env_ma = lagow.ma_filter(env, win, "gaussienne")
    # Defining the amplitude value corresponding to the threshold
    perc_thresh = thresh * np.max(env) / 100
    # The position of all value superior to the threshold are kept
    env_ma_thresh = np.where(env_ma > perc_thresh, env_ma, 0)
    zc = np.nonzero(env_ma_thresh)[0].tolist()
    # If zc is not empty, then the function continues and separates the
    sequences
    # otherwise it return an empty list
    if zc:
        debut_ech = [zc[0]]
        fin_ech = []
        for k in range(len(zc)):
            if zc[k]-zc[k-1] > int(dt*fs):
                fin_ech.append(zc[k-1])
                debut_ech.append(zc[k])
        fin_ech.append(zc[len(zc)-1])
        signal_ech = [fin_ech[i] - debut_ech[i] for i in range(len(fin_ech))]
        silence_ech = [debut_ech[i+1]-fin_ech[i]
                       for i in range((len(fin_ech)-1))]
        return([debut_ech, fin_ech, signal_ech, silence_ech])
    else:
        return([])

def localspecprop(wave, fs = 1, wl = 512, ovlp = 99, Flim = [0, 1750, 2750,
3300]):
    """
    Spectral property of a signal
    """
```



```

wave: signal of interest
fs : sampling frequency
wl: window length of the fourrier transform
ovlp: overlap between two windows (in %)
Flim: defines the different parts of the spectrum limits that will be
analyzed separately.
By default Flim = [0, 1750, 2750, 3300], the properties will then be
calculated in three part of the spectrum: between 0 and 1750 Hz; between
1750 Hz and 2750 Hz; between 2750 and 3300 Hz.
'''
# Mean frequency spectrum
freq, t, Amp = scp.signal.stft(wave, fs, nperseg = wl, noverlap = int(wl *
ovlp / 100))
mean_pw = np.array([np.mean(np.abs(x)) for x in Amp])
f = (freq >= Flim[0]) & (freq < Flim[-1])
freq = freq[f]
mean_pw = mean_pw[f]

def qf(f, p):
    """
    Calculation of the q25, q50, q75 and IQR of a spectrum
    f: array contenant les fréquences du spectre
    p: array contenant l'amplitude ou puissance relative de chaque fréquence
    """
    # Cumulative distribution of the spectrum
    cumsum = np.cumsum(p/np.sum(p))
    # Statistical properties
    fmin = min(f[p > 0])
    if len(fmin) > 1:
        fmin = np.min(fmin)
    fmax = f[p == max(p)]
    if len(fmax) > 1:
        fmax = np.max(fmax)
    q25 = max(f[cumsum <= 0.25])
    med = max(f[cumsum <= 0.5])
    q75 = max(f[cumsum <= 0.75])
    IQR = q75 - q25
    return(fmin, fmax, q25, med, q75, IQR)

# Split the spectrum according to flim
Flim2 = Flim[1:]
Flim2.append(max(freq))
lim = zip(Flim, Flim2)

# Looping on the different part of the spectrum
# to calculate local properties
Fmin, Fmax, Fq25, Fmed, Fq75, F_IQR = [], [], [], [], [], []

for imin, imax in lim:
    i = (freq >= imin) & (freq < imax)
    cutfreq = freq[i]
    cutPw = mean_pw[i]
    fmin, fmax, fq25, fmed, fq75, fIQR = qf(cutfreq, cutPw)
    Fmin.append(fmin)
    Fmax.append(fmax)
    Fq25.append(fq25)
    Fmed.append(fmed)
    Fq75.append(fq75)

```

```
F_IQR.append(fIQR)

Fmin = [float(k) for k in Fmin]
Fmax = [float(k) for k in Fmax]

return(Fmin, Fmax, Fq25, Fmed, Fq75, F_IQR)
```

## References

- Adi, K., Johnson, M. T., and Osiejuk, T. S. (2010). Acoustic censusing using automatic vocalization classification and identity recognition. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 127(2), 874-883.
- Alonso, J. B., Cabrera, J., Shyamnani, R., Travieso, C. M., Bolaños, F., García, A., Villegas, A., and Wainwright, M. (2017). Automatic anuran identification using noise removal and audio activity detection. *Expert Systems with Applications*, 72, 83-92.
- Bergé, L., Bouveyron, C., and Girard, S. (2012). HDclassif: An R package for model-based clustering and discriminant analysis of high-dimensional data.
- Bossert, A. (1977). Bestandesaufnahme am Alpenschneehuhn *Lagopus mutus* im Aletschgebiet. *Der Ornithologische Beobachter* 95–98.
- Bouveyron, C., Girard, S., and Schmid, C. (2007). High-dimensional data clustering. *Computational Statistics & Data Analysis*, 52(1), 502-519.
- Budka, M., Wojas, L., & Osiejuk, T. S. (2015). Is it possible to acoustically identify individuals within a population?. *Journal of Ornithology*, 156(2), 481-488.
- Budka, M., Deoniziak, K., Tumieli, T., and Woźna, J. T. (2018). Vocal individuality in drumming in great spotted woodpecker—A biological perspective and implications for conservation. *PloS one*, 13(2), e0191716.
- Cochran, W. G. (2007). *Sampling techniques*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA
- Cotter, R. C. (1999). The reproductive biology of Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central Canadian arctic. *Arctic*, 23-32.
- Elie, J. E., Mariette, M. M., Soula, H. A., Griffith, S. C., Mathevon, N., and Vignal, C. (2010). Vocal communication at the nest between mates in wild zebra finches: a private vocal duet?. *Animal Behaviour*, 80(4), 597-605.
- Feng, J. J., Cui, L. W., Ma, C. Y., Fei, H. L., and Fan, P. F. (2014). Individuality and stability in male songs of cao vit gibbons (*Nomascus nasutus*) with potential to monitor population dynamics. *PloS one*, 9(5), e96317.
- Gibb, R., Browning, E., Glover-Kapfer, P., and Jones, K. E. (2019). Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 169-185.

Grava, T., Mathevon, N., Place, E., and Balluet, P. (2008). Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 150(2), 279-287.

Hartwig, S. (2005). Individual acoustic identification as a non-invasive conservation tool: an approach to the conservation of the African wild dog *Lycaon pictus* (Temminck, 1820). *Bioacoustics*, 15(1), 35-50.

Jackman, S. (2017). *pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory*. United States Studies Centre, University of Sydney. Sydney, New South Wales, Australia. R package version 1.5.2. <https://github.com/atahk/pscl/>

Liland, K. H., and Indahl, U. G. (2009). Powered partial least squares discriminant analysis. *Journal of Chemometrics: A Journal of the Chemometrics Society*, 23(1), 7-18.

Linhart, P., Šálek, M., (2017). The assessment of biases in the acoustic discrimination of individuals. *PLoS ONE* 12, e0177206.

MacDonald, S. D. (1970). The breeding behavior of the Rock Ptarmigan. *Living Bird*, 9, 195-238.

Marin-Cudraz, T., Muffat-Joly, B., Novoa, C., Aubry, P., Desmet, J. F., Mahamoud-Issa, M., Nicolè, F., Van Niekerk, M.H., Mathevon, N., Sèbe, F. (2019). Acoustic monitoring of rock ptarmigan: A multi-year comparison with point-count protocol. *Ecological indicators*, 101, 710-719.

Mevik, B.-H., Wehrens, R., Liland, K.H., (2016). *pls: Partial Least Squares and Principal Component Regression*.

Peake, T. M., and McGregor, P. K. (2001). Corncrake *Crex crex* census estimates: a conservation application of vocal individuality. *Animal Biodiversity and Conservation*, 24(1), 81-90.

Perez, E. C., Fernandez, M. S. A., Griffith, S. C., Vignal, C., and Soula, H. A. (2015). Impact of visual contact on vocal interaction dynamics of pair-bonded birds. *Animal Behaviour*, 107, 125-137.

Peri, A., (2018a). A comparison of three methods for planning a census of Tawny Owl (*Strix aluco*) populations living at high territorial density. *Bioacoustics*, 27(3), 245-260.

Peri, A., (2018b). Censusing a tawny owl (*Strix aluco*) population living at high density merging two consolidated techniques. *Écoscience* 1–9.

Policht, R., PETRŮ, M., Lastimoza, L., and Suarez, L. (2009). Potential for the use of vocal

individuality as a conservation research tool in two threatened Philippine hornbill species, the Visayan Hornbill and the Rufous-headed Hornbill. *Bird Conservation International*, 19(1), 83-97.

Potapov, R. L., and Sale, R. (2013). *Grouse of the World*. New Holland.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Sari, S., Roslan, H., and Shimamura, T. (2012). Noise estimation by utilizing mean deviation of smooth region in noisy image. In 2012 Fourth International Conference on Computational Intelligence, Modelling and Simulation (pp. 232-236). IEEE.

Shonfield, J., and E. M. Bayne. (2017). Autonomous recording units in avian ecological research: current use and future applications. *Avian Conservation and Ecology* 12(1):14. <https://doi.org/10.5751/ACE-00974-120114>

Terry, A. M., and McGregor, P. K. (2002). Census and monitoring based on individually identifiable vocalizations: the role of neural networks. In *Animal Conservation forum* (Vol. 5, No. 2, pp. 103-111). Cambridge University Press.

Terry, A. M., Peake, T. M., and McGregor, P. K. (2005). The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*, 2(1), 10.

Towsey, M., Wimmer, J., Williamson, I., and Roe, P. (2014). The use of acoustic indices to determine avian species richness in audio-recordings of the environment. *Ecological Informatics*, 21, 110-119.

Vernon, G. T., and Popko, R. (1981). Fat and protein reserves of wintering and prebreeding rock ptarmigan from south Hudson Bay. *Canadian Journal of Zoology*, 59(7), 1205-1211.

Wang, X. F., and Wang, M. X. F. (2010). Package ‘fANCOVA’.

Williams, P. J., Hooten, M. B., Womble, J. N., Esslinger, G. G., and Bower, M. R. (2017). Monitoring dynamic spatio-temporal ecological processes optimally. arXiv preprint [arXiv:1707.03047](https://arxiv.org/abs/1707.03047).

Zeileis, A., Hothorn, T. (2002). Diagnostic Checking in Regression Relationships. *R News* 2(3), 7-10. URL <https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>

Zeileis, A., Kleiber, C., Jackman, S. (2008). Regression Models for Count Data in R. *Journal of Statistical Software* 27(8). URL <http://www.jstatsoft.org/v27/i08/>.

## 5 | Discussion

### 5.1 | Imprécisions des résultats obtenus par le protocole classique de point d'écoute

#### 5.1.1 | Biais des protocoles basés sur la perception auditive d'observateurs humains

Dans l'**article 1**, nous avons montré que le protocole de point d'écoute présentait plusieurs biais affectant directement la localisation, la discrimination, et donc le dénombrement des oiseaux durant le comptage : mauvaise assignation des individus, mauvaise localisation angulaire, mauvaise estimation des distances. Ces biais sont relatifs à la complexité du milieu montagnard et à la difficulté de localisation des vocalisations de lagopèdes que ce soit en condition de comptage ou en laboratoire. Certains de ces biais ne sont pas spécifiques au comptage de lagopèdes alpins mais sont communs à tous les protocoles se basant sur la détection de la faune par écoute humaine (Simons et al., 2009) et sont ici intensifiés par les conditions climatiques, topographiques du milieu montagnard et les caractéristiques comportementales du lagopède. De nombreux facteurs sont à l'origine de ces biais qui peuvent être classés en deux familles (Marsh and Sinclair 1989 ; Pollock et al. 2004, 2006), les facteurs qui influencent la probabilité d'émission (probabilité qu'un individu émette un son) et les facteurs qui influencent la probabilité de détection (probabilité qu'un compteur perçoive un son).

Les facteurs influençant la probabilité d'émission affectent plus généralement les comportements vocaux des espèces et sont séparables en facteurs abiotiques, interspécifiques et intraspécifiques. Les facteurs non-biologiques contiennent la météorologie (Mayfield 1981 ; Robbins 1981a) et la période horaire (Sheilds 1977 ; Robbins 1981b ; Skirvin 1981).

Les facteurs interspécifiques dépendent des interactions biotiques entre les espèces présentes. Par exemple, si deux espèces ont un rapport de proie/prédateur, alors la proie peut masquer sa présence et de ne plus émettre de sons en présence de prédateur lors de confrontations (Schmidt et Belinsky, 2013). Le même comportement peut être envisagé par rapport au dérangement provoqué par les humains pendant les comptages : lors de leur installation sur des postes d'écoutes ou en parcourant des transects, les humains dérangent les espèces présentes et peuvent diminuer l'activité vocale des espèces présentes sur le site (Abrahams, 2019). S'il y a un rapport de compétition entre espèces, des conflits peuvent provoquer ponctuellement des augmentations du taux de sons émis.

Les facteurs intraspécifiques regroupent tous les facteurs liés à la démographie de l'espèce ainsi

qu'au contexte d'émission. Plus la démographie est complexe, plus le nombre d'individus est important, plus les interactions sociales seront nombreuses. Ainsi, la période, l'occurrence de l'activité vocale, les types de sons émis et l'intensité des émissions vocales vont directement dépendre du contexte d'émission (Teixeira et al., 2019). Par exemple, pour des espèces sociales, vivant en groupe toute l'année sur un territoire, l'activité vocale peut être constante au cours du temps. Au contraire, la période de l'activité vocale peut être extrêmement courte si les espèces sont uniquement de passage (par exemple lors de migration) sur la zone (Lynch, 1995). De même, le contexte social des émissions acoustiques va moduler les taux d'émissions ainsi que le type de vocalises au cours du temps, comme le statut d'appariement (Krebs et al. 1980 ; Johnson 1983 ; Cuthill and Hindmarsh 1985 ; Gibbs and Wenny, 1993). Pour le lagopède, les mâles vont émettre leurs vocalisations lors de parades au moment de l'établissement des territoires. Au moment de l'éclosion, les femelles et poussins échangeront des cris de contacts. L'avancement de la ponte influe plus généralement sur le taux d'émission de nombreuses espèces (Wilson et Bart, 1985). Le type de vocalisations émis est donc dynamique au cours du temps.

En plus de ces facteurs biotiques, les conditions météorologiques peuvent également modifier le taux d'émission des individus (Keast, 1994).

Ainsi, la probabilité d'émission est modulable par de nombreux facteurs et reste très variable chez le lagopède. De plus, même si un son est émis, il doit encore être détecté par un observateur pour être pris en compte lors du comptage.

En effet, nous avons montré que la précision et la justesse des observations des compteurs vont dépendre de leurs capacités à identifier les espèces et à localiser les individus (Kepler et Scott, 1981) mais également de leurs capacités d'écoutes (Emlen et Dejong, 1981, 1992 ; Sauer et al. 1994 ; Kendall et al. 1996 ; Downes, 2004). De plus, nous avons montré que les vocalisations de lagopèdes sont difficiles à localiser, même en conditions de laboratoire. La nature des sons émis influence donc bien la détection et localisation des individus, surtout dans un environnement très bruyant (Schieck, 1997). Nous avons également montré que la distance des individus par rapport à l'observateur influence la précision de la localisation. L'orientation d'un oiseau a également un rôle majeur sur l'amplitude du son perçu et donc altère la perception du compteur (Allredge et al., 2007a). C'est donc la position globale de l'oiseau par rapport au compteur qui infère sa bonne localisation. Les mâles font des vols en « cloches » durant les parades (MacDonald, 1970). Ces vols sont longs (plus d'une centaine de mètres) et les mâles chantent au point de plus haute altitude et à l'atterrissage. Un compteur pourra percevoir deux vocalisations dans un intervalle de temps court mais à des positions différentes. Si les deux vocalisations sont perçues comme trop éloignées, alors

il pourra considérer qu'il y a deux mâles au lieu d'un.

La complexité de l'environnement acoustique va également compliquer la bonne perception des compteurs. La complexité du paysage va moduler la propagation du son et modifier les sons perçus par les compteurs. Dans l'article 1, nous avons montré que chaque poste d'écoute était différent et influait sur la bonne localisation des individus. La complexité du relief et de la végétation (Diehl 1981 ; McShea and Rappole, 1997 ; Simons et al., 2006 ; Pacifici et al., 2008) va modifier la propagation du son dans l'environnement et peut fausser la bonne perception auditive des compteurs. Pour le lagopède alpin, il a déjà été montré que leurs espaces actifs et leurs espaces de détection sont affectés par le relief et par le vent rendant ces espaces non circulaires (Grison et al., 2015). En plus de l'importance des postes d'écoutes, nous avons montré que le climat montagnard semblait influencer sur la variabilité des résultats de comptage. Les variations du climat montagnard sont importantes et mettent en avant l'importance des paramètres météorologiques lors des comptages (Mayfield, 1981 ; Robbins, 1981a). Le vent peut saturer la perception auditive et augmenter le bruit ambiant perçu par les compteurs, influençant ainsi la discrimination et la reconnaissance des sons (Simons et al., 2007). Dans la première étude nous avons montré que plus le rapport signal sur bruit était faible, plus la localisation des chants de lagopède était imprécise, démontrant ainsi l'importance de l'impact de la géophonie sur les capacités perceptives des compteurs. La température et l'humidité vont également influencer la concentration des compteurs (Hancock et al., 2007 ; Pilcher et al., 2002). De plus la biophonie peut également impacter les capacités perceptives des compteurs. En effet, plus le taux de production vocale d'un individu est élevé, plus il sera facile de le localiser (Best, 1981 ; Ralph, 1981 ; Skirvin, 1981). S'il y a de nombreuses espèces et individus qui chantent en même temps lors du comptage, alors l'environnement acoustique sera trop complexe pour qu'un compteur puisse identifier correctement chaque individu de chaque espèce (Simons et al., 2007). Ainsi, la probabilité de détection des espèces et individus par un observateur humain est extrêmement sensible à une grande quantité de facteurs.

**L'article 1** montre donc que les protocoles de recensement de la faune sauvage basés sur la détection et la localisation acoustique des espèces par des compteurs humains présentent de nombreux biais et sont sensibles à une grande quantité de facteurs. La prise en compte et la compensation des biais observés dans les protocoles est donc nécessaire pour que les données mesurées représentent au mieux l'état des populations et qu'elles soient comparables entre plusieurs sites et plusieurs années.



### **5.1.2 | Compensation possibles des biais du protocole traditionnel de points d'écoute**

Plusieurs mesures peuvent être prises pour compenser les biais du protocole de point d'écoute classique, que ce soit en modifiant l'indice du comptage ou en améliorant le protocole.

#### **5.1.2.1 | Indices prenant en compte la variabilité des résultats de comptage**

La zone d'étude de Flaine est une zone expérimentale, non référencé par l'OGM (Observatoire des Galliformes de Montagne), dont les résultats ne sont pas pris en compte lors du calcul officiel des populations. Nous avons donc pu développer et détailler les résultats obtenus lors des comptages afin de mieux montrer leur variabilité. Les comptages officiels ne donnent qu'un seul chiffre comme estimation du nombre de mâles, sans autres indications de la variabilité associée à cette mesure. Lors des comptages effectués à Flaine (**articles 1 et 2**) nous avons donc préconisés le calcul d'intervalles permettant de donner une idée de l'incertitude de la mesure, avec un chiffre minimum et un chiffre maximum pour l'estimation du nombre de mâles. De nombreuses études préconisent d'établir des indices qui prennent en compte les différents biais des comptages (Yoccoz, 2001 ; Rosenstock, 2002 ; Buckland et al., 2008 ; Nichols et al., 2009) plutôt que de se baser sur des estimations brutes. Dans le cas du lagopède alpin, nous pourrions réévaluer les estimations du nombre de mâles obtenues par rapport à plusieurs données : le nombre de vocalisations détectées durant le comptage, le nombre de vocalisations attribuées à chaque mâle, les conditions météorologiques ou l'air couverte par les compteurs. L'avantage d'un tel indice est qu'il prendrait en compte plusieurs paramètres influençant la probabilité d'émission et de détection. De plus, il pourrait être facilement généralisé à d'anciennes données de comptage. À l'inverse, des modifications en profondeur du comptage traditionnel pourront compenser plus de biais mais rendront invalides les comptages précédents.

#### **5.1.2.2 | Compensation de l'effet de la distance compteur - oiseau par distance sampling**

Plusieurs variations du protocole de points d'écoute ont été formalisées pour compenser les différents biais observés. Ces différentes variations peuvent être sources d'inspirations pour déterminer des modifications du protocole de suivi printanier des populations de lagopèdes alpins.

Nous avons démontré que la distance de l'oiseau par rapport au compteur influençait sur sa localisation. Il est donc important de la prendre en compte dans les résultats. Une première idée pourrait être d'exclure les vocalisations les plus lointaines des compteurs en déterminant

une distance maximale d'écoute et d'exclure du comptage toute localisation dont la distance est supérieure à ce seuil. C'est une approche dite par rayon fixe, ou « plot sampling », qui suppose que tous les mâles situés dans le « plot » sont détectés (Nopp-Mayr et Zohmann, 2008 ; Marty et Mossol-Torres, 2012). Marty et Mossol-Torres (2012) ont établi une distance de 250 m comme seuil pour compter les mâles dans les Pyrénées, puisque 70% des individus identifiés par les compteurs étaient à une distance inférieure ou égale à 250 m. Ces données viennent en contradiction avec nos observations car une grande partie des mâles observés se trouvait à des distances comprises entre 250 et 550 mètres (le troisième quartile (q75) est égal à 543,83 mètres, Fig 5.1). De plus, la distance maximale trouvée dans notre étude (1253,81 m) dépasse largement les 850 m trouvée par Marty et Mossol-Torres. Les différences majeures entre les deux études sont le relief et la densité de compteurs sur zones : la distance maximale entre deux compteurs était de 500 m pour Marty et Mossol-Torres, alors que nos compteurs étaient séparés de 500 m au minimum. Nos données sont plus en accord avec celles de Nopp-Mayr et Zohmann (2008) qui séparaient leurs postes de 150 à 1500 mètres. La probabilité de détection variera donc énormément en fonction du lieu de comptage et de la densité de compteurs sur zone. Cette comparaison montre que des différences peuvent exister entre deux zones de comptage en France et que la moindre variation du protocole de comptage impactera les données récupérées, empêchant une comparaison entre sites et donc une généralisation des résultats. Ainsi, réduire la zone d'écoute des compteurs en fixant en amont une distance de détection maximale n'est pas idéal car possiblement non adapté à la zone d'étude. Mais, la principale problématique soulevée par cette comparaison est la variabilité de la probabilité de détection en fonction du lieu de comptage et de la densité de compteurs sur zone. Afin d'intégrer la diminution de probabilité de détection avec la distance, divers méthodes comme le distance sampling ont été proposées. Bien que plus complexe, le distance sampling par point d'écoute a été appliqué au lagopède dans plusieurs études (Pedersen et al., 2012 ; Nelli et al., 2013 ; Franceschi et al., 2014). De plus, il a été montré que les estimations de populations de lagopèdes alpins étaient moins bonnes pour une simulation de protocole à base de rayons fixes que pour une simulation de distance sampling et que le distance sampling donnerait de meilleurs résultats que le plot sampling en termes de précision et d'exactitude (Franceschi et al 2014).

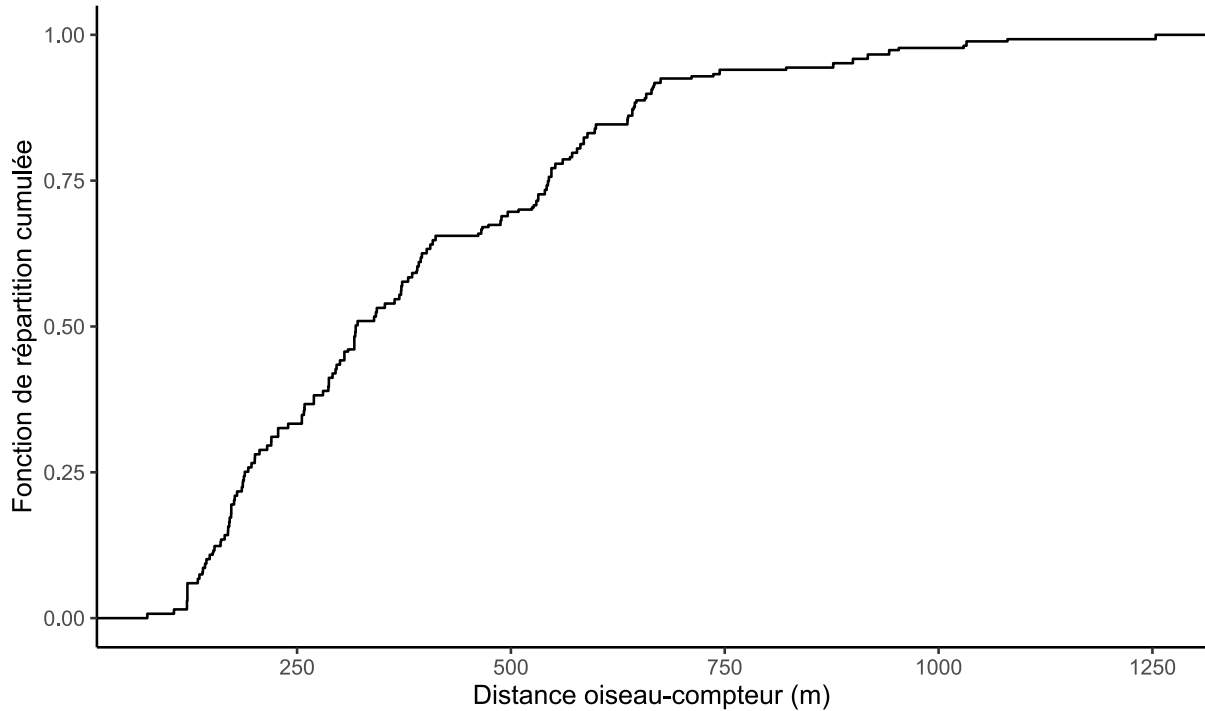


Fig 5.1 : Fonction de répartition cumulée des distances entre un compteur et un oiseau (chapitre 1). La fonction de répartition cumulée correspond aux fréquences cumulées de chaque valeur de distance.

Le distance sampling (Buckland et al., 2001) estime que la probabilité de détection est dépendante de la distance entre l’oiseau et le compteur. Cette relation est basée sur les observations des compteurs. Le problème du comptage de lagopèdes dans les Alpes et Pyrénées est la complexité du milieu montagnard. Nous avons montré que l’effet du poste était important sur la détection et la localisation des compteurs, chaque poste d’écoute étant différent des autres. Ainsi, la probabilité de détection va grandement varier d’un poste à l’autre. Il faudrait donc calculer l’évolution de la probabilité de détection pour chaque point d’écoute. Une solution alternative serait de modéliser la probabilité de détection en prenant en compte la réalité de propagation des vocalisations de lagopèdes alpins (Grison et al., 2015). En effet la modélisation de la surface d’écoute intégrant l’ensemble des caractéristiques topographiques et environnementales (météorologique et couvert végétale) permettrait de déterminer précisément la probabilité de détection pour chaque poste d’écoute mais également maximiser l’air de détection en identifiant les postes d’écoutes idéaux. Ainsi, la probabilité de détection de ces points serait optimale mais surtout mesurable et comparable. Ces modèles de propagation permettraient de faire du distance sampling tout en s’affranchissant de l’effet du relief. De plus, la modélisation des espaces d’écoute lors des comptages permettrait également de

limiter ou du moins de quantifier la probabilité de doubles comptages, en mettant en évidence les zones de recouvrement des surfaces d'écoute (Grison et al., 2015). Ces travaux demandent cependant de grosses connaissances en acoustique physique et n'ont été initiés que récemment et vont faire l'objet d'une thèse démarrant en fin d'année (*comm. perso. Sèbe*). Même si cette technique permettra de diminuer l'effet du poste, l'effet du biais observateur pour le comptage classique restera présent.

### 5.1.2.3 | Compensation du biais observateur par la méthode des observateurs multiples

Lors des comptages officiels, les compteurs sont seuls sur leur point d'écoute. Dans notre étude, nous avons appliqué la méthode des observateurs multiples en plaçant deux observateurs par poste (Nichols et al., 2000 ; Alldredge et al., 2007b) pour mesurer les différences de capacités de localisations entre compteurs. Nous avons observé des différences du nombre de vocalisations détectées entre compteurs même s'ils étaient placés sur le même poste : l'indice de similarité moyen trouvé dans l'**article 1** est de  $0.54 \pm 0.21$ , montrant que la moitié uniquement des vocalisations était partagée. Si le doublement des postes d'observations est préservé pour les protocoles futurs, il faudrait donc se concentrer uniquement sur les vocalisations simultanément perçues par les compteurs du même poste. Ceci permettrait de limiter l'effet observateur en évitant les localisations aberrantes et les doubles comptages dû à une mauvaise perception auditive d'un seul compteur. Cependant, si les capacités de localisation et l'expérience des compteurs sont trop différentes, les résultats des compteurs vont être très hétérogènes et directement limité par le compteur le moins pertinent. Pour limiter cette hétérogénéité, il faudrait sélectionner des compteurs ayant des expériences et des capacités de localisation relativement homogènes. Un test au casque similaire à notre test de psychoacoustique (**article 1**) pourrait être fait en amont pour ne sélectionner que les meilleurs compteurs. Le test peut également être fait en aval, pour mesurer les différences entre compteurs et éventuellement compenser les observations de chaque compteur. Bien que séduisante sur le papier, cette solution reste difficilement applicable et envisageable par sa logistique. En effet, multiplier le nombre de compteurs sur chaque point, augmente le nombre de personnes à amener sur zone. Les contraintes logistiques (difficultés d'accès, horaire de comptage) ainsi que le dérangement induit par l'augmentation des observateurs à un même poste ne favorisent donc pas l'application de cette solution à grande échelle.

#### 5.1.2.4 | Compensation de la variabilité journalière des résultats en répétant les comptages

Les mêmes problèmes logistiques vont apparaître pour des approches répétant le nombre de comptage. Nous avons observé une grande variabilité des résultats entre les jours de comptage, démontrant qu'il est difficile de se baser uniquement sur une journée de comptage. L'augmentation de l'échantillonnage temporel en répétant le nombre de comptage au cours du temps permettrait d'augmenter la quantité des données et améliorer la probabilité de détection afin d'augmenter la précision du dénombrement des populations (Royle and Nichols, 2003 ; Kery et al. 2005). Cependant, cette technique mobilise un nombre d'agents plus importants que le nombre disponible et pose de gros problèmes logistiques. Les comptages ne sont donc généralement répétés qu'une à deux fois par saison, ce qui est loin d'être suffisant.

Les différentes variantes des protocoles de point d'écoute permettent donc d'entrevoir des solutions d'améliorations. Cependant, des variations trop drastiques du protocole risque de perturber la reproductibilité et fidélité des résultats avec les résultats des années précédentes. Nous ne recommandons donc pas l'arrêt, ni de modifications trop drastiques du protocole mais la construction d'un indice calculable sur les données des années passées et l'acquisition de nouvelles données qui prendrait plus en compte les biais du comptage. Ces modifications ne vont compenser qu'en partie les différents biais du protocole. La faible visibilité et la grande mobilité des mâles resteront des problèmes inhérents au protocole de comptage printanier de lagopèdes. Le protocole de point d'écoute basé sur des observateurs humains n'est donc pas une solution idéale pour cette espèce et nécessite donc le développement de méthodes alternatives et complémentaires.

#### 5.1.3 | La bioacoustique, une méthode complémentaire au protocole traditionnel.

Le **chapitre 2** a montré que les vocalisations de lagopèdes alpins mâles contenaient assez d'informations pour les discriminer et que les résultats obtenus par la méthode bioacoustique était plus précis que les résultats du protocole traditionnel (autre biblio pour d'autres espèces). Ces résultats valident l'utilisation de la bioacoustique comme outil de suivi des populations de lagopèdes et assurent des perspectives prometteuses de suivis acoustiques longue durée, qui compenseraient la variabilité journalière des comptages traditionnels. Cependant, comme évoqué précédemment nous ne recommandons pas l'arrêt des protocoles classiques basé sur des observateurs humains car il reste très complémentaire à cette approche acoustique. En effet, l'oreille humaine est plus sensible qu'un microphone. Le comptage à l'oreille humaine apporte donc des informations complémentaires à la bioacoustique et peut détecter plus d'espèces et d'individus trop éloignés pour être enregistrés grâce à la vue, dépassant les

résultats obtenables avec l’acoustique quand les deux méthodes sont utilisées sur la même période de temps (Klingbeil et Willing, 2015 ; Leach et al., 2016). Le comptage traditionnel permet d’avoir les résultats après deux jours passés sur le terrain et peut être effectué en théorie par n’importe qui après une courte formation alors que l’approche bioacoustique nécessite encore beaucoup de temps d’analyse et une forte expertise. Si le protocole est réalisé dans de bonnes conditions, il peut donner des résultats intéressants et comparables aux années passées. Il peut également servir de repère pour comparer les observations faites par la bioacoustique. En revanche, les enregistrements acoustiques obtenus peuvent être consultés de nombreuses fois et peuvent permettre de revenir sur des observations passées, notamment pour des espèces discrètes (Zwart et al., 2014) ou des espèces présentant de grandes variations temporelles d’émissions acoustiques (Abrahams, 2019), tout en évitant le dérangement des espèces par les humains, empêchant leurs représentations durant les points d’écoutes (Darras et al., 2018). Les différents types de vocalisations enregistrés par l’acoustique permettent d’obtenir plusieurs informations plus fines qu’un simple inventaire (Teixera et al., 2019). Points d’écoutes et méthodes acoustiques sont donc deux méthodes complémentaires avec des niveaux d’informations différentes qui gagnent à être employées conjointement (Darras et al., 2018). Le grand avantage de l’acoustique est la possibilité d’étendre à des protocoles de suivis long-terme à larges échelles spatio-temporelle. Couplé à différents niveaux d’analyse, différents niveaux d’informations sont obtenables. Ces différents niveaux permettent d’apporter des informations importantes sur les populations de lagopèdes alpins.

## **5.2 | La méthode bioacoustique permet d’obtenir des informations sur les populations de lagopèdes alpins à plusieurs niveaux**

### **5.2.1 | La qualité des milieux de vie du lagopède est potentiellement mesurable**

Nous avons accumulé de grosses quantités de données acoustiques durant cette thèse avec les trois années de suivis acoustique à long terme des Pyrénées. Nous avons également placé de 7 à 8 enregistreurs autonomes durant une dizaine de jours en 2016, 2017 et 2018 à Flaine pour tester la triangulation acoustique. Une telle quantité de données acoustique en milieu montagnard est rare en France. En mesurant des indices acoustiques sur ces enregistrements, (Sueur, 2018), nous pourrions estimer la biodiversité globale de ces milieux et quantifier sa dynamique temporelle.

En déployant cette approche à grande échelle, nous pourrions faire correspondre la qualité du paysage sonore observée avec la présence / absence du lagopède. Une telle comparaison

permettrait d'explorer la place du lagopède dans la biodiversité et le fonctionnement global des écosystèmes d'altitude et ainsi montrer son statut d'espèce sentinelle.

### 5.2.2 | La présence / absence du lagopède est détectable

L'**article 3** a montré que notre algorithme d'extraction pouvait extraire des vocalisations de lagopèdes alpins malgré les hauts taux de faux positifs et faux négatifs. La présence de lagopède peut donc être obtenue facilement puisqu'elle est établie dès qu'une vocalisation est extraite. L'absence totale de lagopède sera un peu plus difficile à établir en se basant uniquement sur les sons extraits. C'est un problème classique des études de présence / absence (MacKenzie, 2005). En effet, on peut toujours penser que les vocalises de lagopèdes sont absentes parce qu'elles n'ont pas été détectées car trop faibles ou trop bruitées. D'après nos travaux (**article 3**), les individus présents sur zone sont souvent représentés par des vocalisations extraites d'assez bonnes qualités et avec un rapport signal sur bruit assez bon. Si les vocalises sont faibles, elles représentent des individus présents mais trop loin pour être enregistrés. Des individus peuvent être également ignorés si leur temps de présence est extrêmement court et coïncide avec une météorologie défavorable. Ces cas restent donc des indices clairs de l'absence locale d'individus restant sur la zone de manière permanente. L'absence totale de vocalises de lagopèdes extraites durant une étude basée sur des enregistrements à long terme reste donc un bon indice de la non-fréquentation ou fréquentation faible d'une zone, à condition d'avoir un échantillonnage spatio-temporelle cohérent.

La simplicité de l'information de présence/absence permet de réduire le nombre d'enregistreurs acoustiques autonomes présent sur les zones d'études. En effet, un seul enregistreur suffit s'il est placé de manière à maximiser son aire de détection. De plus, les étapes de traitement des données sont réduites et plus rapides. Ainsi, l'information peut être obtenue sur une large échelle spatiale, même avec un nombre d'enregistreurs réduit (Heupel et al., 2006) et a déjà servi à établir les zones de présences de plusieurs espèces (Klimley et al., 1988 ; Nelson, 1990 ; Vaughan et al., 1997 ; Voegeli et al., 2001 ; Lowe, et al., 2003 ; Lacroix et al. 2004 ; Heupel et Simpfendorfer, 2005 ; Redfern et al., 2006 ; Meyer et al., 2010 ; Rattray, 2013).

La quantification à larges échelles spatiales et temporelles de la présence/absence d'espèces est une information intéressante, surtout pour étudier les disparitions ou recolonisation potentielles dans les zones marginales des aires de distributions des espèces. Ce sont des zones très peu étudiées mais très importantes pour une espèce (Laiolo et Tella, 2006). En effet, l'avancée ou la régression de ces zones sont indicatrices de l'état de santé de l'espèce (Laiolo, 2010) et de la modification de l'habitat favorable à sa survie. L'environnement montagnard

est un milieu fragmenté et complexe, les populations de lagopèdes peuvent varier fortement d'un massif à l'autre (Novoa et al., 2011). Les populations marginales sont souvent petites, plus ou moins isolées ou sans grand lien avec le reste des populations et pour lesquels ces zones marginales peuvent servir de zones de passage. Les effectifs dans ces zones sont plus compliqués à établir car les individus y sont plus rares et de manière plus épisodiques et donc plus difficilement observables, ce qui complique leur détection par des techniques de comptage classiques. Les enregistrements longue durée permettraient de compenser ces difficultés d'observation et d'analyser précisément l'évolution de ces zones en limite d'aire de répartition.

De plus, contrairement aux méthodes de suivis classiques, la pose d'enregistreurs autonomes demandera moins de temps et moins de personnel et l'amélioration de l'effort d'échantillonnage pourrait fournir des informations de meilleure qualité. La quantification de l'évolution de ses zones marginales pour le lagopède alpin permettrait de cibler les zones à risque, de créer des zones protégées et de quantifier l'influence des changements climatique sur les milieux de haute montagne.

### **5.2.3 | L'activité vocale est mesurable et peut être utilisée comme proxy du nombre de mâles chanteurs dans les populations**

Le **chapitre 3** montre que malgré les difficultés inhérentes dû à l'enregistrement acoustique en haute montagne le suivi à long terme permet d'assurer le suivi de l'activité vocale du lagopède alpin.

Le nombre de vocalisations extraites peut être vu comme le nombre d'occurrences de l'espèce. On peut considérer que le nombre de vocalisations est un proxy du nombre d'individus et donc de la densité des populations. Pour une espèce, le nombre de vocalisations permet de comparer facilement les densités de populations entre plusieurs unités spatio-temporelles (Thomisch et al., 2016). Dans l'**article 3**, nous avons montré que nous pouvions obtenir de tels informations pour le lagopède. Nos résultats montrent notamment que l'activité vocale totale est relativement stable entre 2016 et 2018 mais présente un pic pour l'année 2017 (1562, 2390 et 1526 vocalisations extraites respectivement pour 2016, 2017 et 2018). Il y a donc vraisemblablement eu plus d'individus en 2017 qu'en 2016 et 2018. En comparant le nombre de vocalises extraites pour chaque enregistreur autonome en 2018, on s'aperçoit qu'il y a un gradient altitudinal et que les oiseaux semblent rester en hauteur de pente (chapitre 2, Fig.2). La généralisation de tels informations à large échelle permettrait donc d'obtenir de précieuses informations sur la répartition spatio-temporel du lagopède.

Des informations plus précises peuvent être obtenues en étudiant l'évolution de l'activité vo-



cale journalière. Il a déjà été évoqué dans la première partie de cette discussion que plusieurs facteurs jouaient sur la probabilité d'émission acoustique des individus. Les informations les plus intéressantes à obtenir du point de vue du suivi des populations est le nombre de mâles et leur statut d'appariement. Nous avons trouvé que la phénologie de l'activité vocale au cours de la saison est ainsi changée entre les années. Les mâles semblent ainsi vocaliser tout au long de la saison avec une tendance à l'augmentation après début mai. Ces observations indiquent que des mâles sont déjà présents avant le début de la saison d'enregistrement et sont vraisemblablement déjà apparié ou en recherche de territoire. L'augmentation de l'activité vocale en mai doit être dû à l'arrivée de nouveaux mâles sur la zone, engendrant une augmentation des conflits territoriaux et donc d'émissions acoustiques.

Le nombre de vocalises peut donc fournir des informations intéressantes sur la dynamique des populations de lagopèdes. En revanche, le nombre de vocalises extraites est influencé par la probabilité de détection des enregistreurs. Nous avons montré que le climat montagnard influençait fortement la qualité des enregistrements. Le caractère fluctuant et hétérogène des conditions météorologiques complexifiera la comparaison du nombre d'occurrences acoustiques de lagopèdes entre massifs. De plus, utiliser le taux de production acoustique comme proxy de la taille des populations revient à émettre l'hypothèse que le taux de production vocal des individus est homogène, ce qui n'est pas vrai pour le lagopède (*obs.perso.*, **Hörnell et Willebran, 1998**). Le taux de production acoustique doit donc rester une estimation de la taille des populations. C'est la variabilité individuelle qui permettra d'établir l'estimation du nombre d'individus la plus précise.

#### **5.2.4 | La variabilité acoustique permet de dénombrer les mâles annuellement malgré plusieurs difficultés**

L'**article 2** a montré que les caractéristiques acoustiques des chants courts pouvaient être utilisées pour discriminer les lagopèdes alpins mâles. L'**article 3** a montré que les chants courts et les chants longs permettaient d'estimer le même nombre de mâles. Ainsi pour les deux types de vocalisations, les variabilités acoustiques des paramètres fréquentiels et temporels entre les individus sont suffisantes pour les discriminer les individus. Ces deux types de vocalisations présentes donc une stéréotypie individuelle et contiendraient assez d'information pour coder l'identité de l'émetteur.

Les vocalisations des mâles sont produites par inflation de l'œsophage et d'une poche membraneuse gonflable située juste en dessous du larynx. La trachée gonfle aussi et sert de résonnateur pour amplifier le son (MacDonald, 1970). Tout comme chez l'émeu (*Dromaius novaehollandiae*), les anneaux trachéens autour de la poche membraneuse ne sont pas com-

plets, les côtés ventraux et dorsaux étant reliés par une fine membrane (McLelland, 1989), permettant à la trachée de gonfler latéralement, pour bien amplifier le son émis. Ainsi, même si les vocalisations des mâles ne sont théoriquement pas apprises, la production vocale est soumise à des contraintes physiologiques et anatomique fortes. Les différences acoustiques individuelles observées sont donc le reflet de différences morpho-anatomiques et génétiques entre les individus. Dans l'**article 2**, l'étude du pourcentage de classification correcte a montré un taux global de classification correct élevé (79%) mais était extrêmement variable selon les mâles (de 0% à 100%).

La comparaison des résultats de comptage entre la méthode bioacoustique et la méthode traditionnelle (**article 2**) ont montré des différences importantes sur les trois années de test surtout pour l'année 2015. Grâce à la pose de tags GPS, nous avons pu suivre deux mâles capturés et équipés en 2016 qui sont revenus sur zone en 2017. Nous avons calculé le taux de classification correcte par cross-validation des vocalises de 2016 par la PPLSDA établie avec les vocalisations de 2017 pour chaque mâle. Les taux étaient très différents entre les deux mâles (14,3 % et 80 %, données non publiées), ce qui montre que les vocalises d'un mâle peuvent être très différentes d'une année sur l'autre. Même si les adaptations du lagopède alpin lui permettent d'amortir les contraintes du milieu montagnard, les différences de rudesse du climat d'une année sur l'autre peuvent jouer sur l'état physiologique des oiseaux. On pourrait penser que la taille et la mobilité du tractus vocal pourrait être affecter par les conditions physiologiques de l'oiseau. En effet, certains paramètres fréquentiels comme les formants sont directement liés au caractère physiologique et morpho-anatomiques du tractus (Nowicki, 1987). Les paramètres temporels sont des marqueurs de la capacité respiratoire de l'individu : les mâles produisent leurs vocalises par expiration de l'air, la durée des groupes de pulses est donc directement limitée par les capacités respiratoires de l'émetteur. Les paramètres temporels des vocalises pourraient donc être corrélés à ses capacités respiratoires. Les capacités respiratoires risquent moins de varier d'une année sur l'autre. L'efficacité des muscles contrôlant la respiration pourrait cependant être affectée en cas de mauvaises conditions physiologiques de l'individu. Ainsi, les paramètres fréquentiels et temporels impliqués dans le codage de l'information individuelle pourraient évoluer différemment en fonction de l'état physiologique du mâle. Les vocalises pourraient donc varier au cours du temps, différemment selon les individus, ce qui expliquerait les différences de taux de classification correct des deux mâles. Ainsi, les résultats obtenus sur plusieurs années seraient difficilement comparables, empêchant la mise en place de modèles de capture-marquage-recapture acoustique.

Malgré ses difficultés, la variabilité acoustique appliquée sur des enregistrements à long terme permet d'obtenir des données suffisantes pour distinguer les différents individus présents sur

une zone, l'évolution du nombre d'individus au cours du temps et de déduire leur statut reproducteur (apparié versus célibataire) à partir de leur temps de présence sur zone. Ces données montrent tout le potentiel de la méthode bioacoustique appliquée au suivi du lagopède alpin. Il reste cependant des améliorations à apporter aux méthodes développées dans cette thèse pour que l'application à grande échelle soit possible.

## 5.3 | Développements à apporter à la méthode

### 5.3.1 | Amélioration de la détection et extraction des vocalisations des mâles.

Les résultats du **chapitre 3** montrent qu'il y a encore trop de faux positifs extraits lors du suivi acoustique des Pyrénées. Ces faux positifs incluent des bruits biotiques et abiotiques. Les bruits biotiques sont générés par de petits passereaux comme les rougequeue (*Phoenicurus ochruros*) qui se perchent sur les sur les enregistreurs, voir sur les microphones et vont saturer les enregistrements en chantant. Les bruits abiotiques sont composés des bruits générés par le vent et la pluie. Le vent de forte intensité sature les enregistreurs et faisait vibrer certaines des protections plastiques des enregistreurs, générant des séries de cliquetis similaire à des trains de pulses. L'impact des gouttes de pluie tombant sur les enregistreurs génèrent également des bruits pulsatiles pouvant générer des trains de pulses similaires à des vocalisations de lagopèdes dû aux nombreuses gouttes qui tombent.

La réduction de ce taux de faux positifs nécessite de réduire la sensibilité au vent des enregistreurs et d'améliorer l'algorithme de reconnaissance. Des microphones originaux (Turnbull et Zimmerman, 2004) permettent des études de recensement bioacoustiques dans des environnements urbain très bruyants (Taylor et Brown, 2008) et pourrait être utilisé dans notre cas comme réducteur de bruit. Une autre solution serait de rajouter des bonnettes anti-vents plus efficaces, mais ceci pourrait atténuer la sensibilité du microphone et réduire son aire d'écoute, empêchant l'enregistrement de mâles lointain.

La phase de reconnaissance de l'algorithme d'extraction est basée sur des paramètres temporels et fréquentiels simples afin de maximiser la reconnaissance des vocalisations de lagopèdes aussi bien de faible intensité que dans un environnement bruité. Des vocalisations de mauvaise qualité et très bruitées ont été incorporées durant la phase d'apprentissage du random forest, rendant la phase de reconnaissance extrêmement tolérante aux bruits. Les performances de reconnaissance automatique peuvent être améliorées en n'utilisant uniquement des vocalisations de très bonnes qualités durant la phase d'apprentissage. De plus, le signal à reconnaître n'étant pas tres complexe, les paramètres acoustiques utilisés pour la reconnaissance étaient relativement simples et peu nombreux. La prise en

compte d'un plus grand nombre de paramètres permettrait améliorer les performances de reconnaissances. Les vocalisations sont organisées en séquences de pulses, extrêmement dynamique temporellement. En utilisant des techniques d'analyses acoustiques des signaux pulsatiles de radars (Mahafza, 2017), nous pourrions repérer plus finement les pulses les plus faibles et limiterions le nombre de faux négatifs. Des descriptions du spectre acoustique plus complètes (Alonzo et al., 2017) qu'utilisé actuellement dans la phase de reconnaissance pourrait faciliter la reconnaissance de lagopèdes et limiterait le nombre de faux positifs.

En réalisant ces améliorations, le nombre, la qualité et la quantité des jeux de données augmenteraient. Or la méthode de dénombrement acoustique des mâles établi se base sur des petits de données pour construire l'espace acoustique, ce qui peut poser des problèmes lors de la généralisation future à de gros jeux de données.

### **5.3.2 | Prise en compte de la variabilité inhérente aux jeux de données issus de suivis à large échelle.**

Si la méthode développée durant cette thèse est utilisée pour effectuer un suivi à large échelle spatio-temporel, les enregistrements contiendront un nombre large d'individus venant de populations différentes, augmentant ainsi la variabilité acoustique des jeux de données. Cette variabilité Il faut donc anticiper cette plus grande variabilité.

#### **5.3.2.1 | Augmentation du jeu de données de référence**

La PPLSDA est une technique d'analyse supervisée, sa construction a besoin d'un jeu de données de référence où l'attribution des individus est connue. Dans les **articles 2 et 3**, les espaces acoustiques ont été construits sur des jeux de données réduits (moins de 10 mâles et avec moins de 10 vocalisations par mâle) due à la complexité d'enregistrement des oiseaux sur le terrain mais surtout à la difficulté d'attribuer les vocalisations un individu. La variabilité présente dans ces jeux de données d'entraînement est réduite, les espaces acoustiques générés ne sont donc pas construits pour envisager une grande variabilité des données, que ce soit en termes de nombre d'individus ou de variabilité intra-individuelle. Pour généraliser nos résultats à des jeux de données importants, il faudrait augmenter la taille des jeux de données de références. Heureusement, cette thèse a permis l'établissement d'une grosse base de données acoustiques sur le lagopède alpin. Nous avons réussi à séparer des clusters dans l'**article 3** et visuellement vérifié que chaque cluster correspondait à un groupe de vocalisations de forme identique. Notre méthode sépare donc bien des formes de vocalisations différentes. Nous ne connaissons pas l'identité de l'émetteur dans cette étude donc nous ne savons pas si ces différentes formes correspondent bien à un mâle ou à plusieurs individus acoustiquement

proches ou si plusieurs formes de vocalisations correspondent à un seul mâle très variable. Les résultats de l'**article 2** montre qu'il y a de fortes chances que chaque forme corresponde à un individu mais que le risque d'englober plusieurs individus dans un même cluster n'est cependant pas nul. En ce cas, les individus restent très proche acoustiquement et ne pourront pas de toute façon pas être distingués. Ceci représente un biais inhérent à la méthode acoustique et il ne peut pas être évité. L'attribution des clusters reste donc assez robuste. Nous pourrions donc créer un nouvel espace acoustique en utilisant le jeu de données du suivi des Pyrénées de 2018 et en utilisant le nom de cluster comme identifiant de l'individu. Cette approche permettrait d'augmenter la taille du jeu de donnée d'entraînement et permettrait d'envisager plus de variabilité.

### **5.3.2.2 | Regroupement des types de vocalisations pour augmenter la représentation des mâles**

Nous avons également trouvé que les deux types de vocalisations permettait de distinguer le même nombre de mâles. Chaque type de vocalisation porte donc la même quantité d'information. Des méthodes mathématiques permettent de regrouper plusieurs espaces multidimensionnels de même nature (Xiao et al., 2018). En regroupant les deux espaces acoustiques, l'interprétation des données serait plus simple et renforcerait la séparation de chaque mâle. De plus, ce regroupement permettrait de multiplier au moins par deux la quantité de données extraites et analysées. Cet espace combiné produira une nouvelle forme dans la répartition des données dans le nouvel espace acoustique. La représentation des différents mâles sera certainement modifiée. Il faudra donc réadapter le clustering pour mieux distinguer ces nouvelles formes.

### **5.3.2.3 | Réadaptation du clustering**

La séparation en cluster devra être donc affinée. Nous avons montré que la taille du jeu de données influait sur les résultats du clustering. De plus, la méthode de clustering a été choisi dans l'**article2** pour des jeux de données réduits. La taille importante des jeux de données obtenables par du suivi à long terme demande donc de révérifier la validité et possiblement de changer la méthode de clustering.

### **5.3.2.4 | Anticipation de la variabilité acoustique induite par les dialectes**

Si le suivi acoustique du lagopède est généralisé, des populations non étudiées dans cette thèse seront suivies. Une étude préliminaire a montré que les populations de lagopèdes différaient acoustiquement, et présentaient des dialectes (Mahamoud-Issa et al., 2015). Les vocalisations

portent donc une information populationnelle. On peut donc penser que les variations des paramètres acoustiques qui identifient les individus seront différents en fonction de la population. Ainsi, projeter des vocalisations sur un espace acoustique établi sur une population différente ne permettra pas forcément une bonne différenciation des individus. Deux solutions sont possibles pour éviter que l'information populationnelle interfère avec l'information individuelle. Premièrement, des enregistrements manuels préliminaires peuvent être effectués en amont de la pose d'enregistreurs sur une nouvelle zone. Ces enregistrements serviront ensuite à établir un nouvel espace acoustique, qui servira à étudier les vocalisations des enregistreurs autonomes. Deuxièmement, des techniques statistiques et de machine learning permettent d'étendre des modèles déjà établis en les renforçant avec des données artificiellement créées à partir des données d'entraînement et dont la variabilité a été étendue (Wong et al., 2016). En modélisant différentes populations artificiellement, l'espace acoustique généré pourrait prendre en compte plus de variabilité, minimisant ainsi l'effet des dialectes et améliorant la généralisation de la méthode.

En apportant ces modifications, le suivi acoustique des mâles deviendrait donc généralisable à grande échelle. Les données pourraient être complétées avec un suivi possible des femelles pour avoir des données plus complètes sur les populations de lagopèdes.

### 5.3.3 | Possibilités du suivi des femelles

Le nombre de mâles résidents obtenus acoustiquement dans **l'article 3** sert de proxy au nombre de couples présents sur zone, mais reste une approximation du nombre de femelles sur zone. Nous avons récupéré des vocalisations de femelles dans les enregistrements pyrénéens. L'étude acoustique des femelles n'a pourtant jamais été réalisée, les études se focalisant plus sur l'importance comportements acoustiques et reproducteur des mâles (Bart et Earnst, 1999 ; Cotter, 1999). Nous avons pourtant fait des observations de femelles vocalisant et participant à des affrontements territoriaux en début de saison de reproduction dans les Alpes et Pyrénées. Ces mêmes observations ont été faites chez les femelles de lagopède à queue blanche (*Lagopus leucura*) et de lagopède des saules (*Lagopus lagopus*, Martin et al., 1990). On peut donc supposer que des informations individuelles sont présentes dans les vocalises des femelles. Si des tests montrent que les femelles peuvent être distinguer par leurs vocalises, alors le suivi acoustique des populations permettrait d'estimer avec précision le nombre d'individus chez les deux sexes. L'estimation du nombre de femelles est une donnée importante car le nombre de femelles est aussi un indicateur de la viabilité de la population. En France, le ratio poule/poussin des populations est très faible (inférieur à 1, Novoa et al., 2011). Le renouvellement des générations est donc critique pour l'espèce. Nos résultats

dans l'**article 3** suggèrent que les mâles ne sont pas tous appariés sur une zone. Le sex-ratio des populations est biaisé en faveur des mâles. Le nombre de femelles est donc une donnée importante pour estimer le taux de reproduction et avoir des données plus précises apporterait davantage de renseignements sur la dynamique des populations.

## **5.4 | Vers un suivi à large échelle ?**

### **5.4.1 | Vulgarisation de la méthode**

Le design d'un suivi à très grandes échelles spatio-temporelles fait intervenir de nombreux acteurs, avec une faible expertise en bioacoustique. Tous ces intervenants dépendraient donc d'experts, peu nombreux. Il faut donc rendre la méthode accessible au plus grand nombre pour faciliter et accélérer l'analyse des données à l'échelle locale.

Le workflow actuellement développé dans cette thèse consiste en un suivi semi-automatique, alternant des tâches automatiques et des tâches effectuées par un opérateur humain (Fig. 5.2).

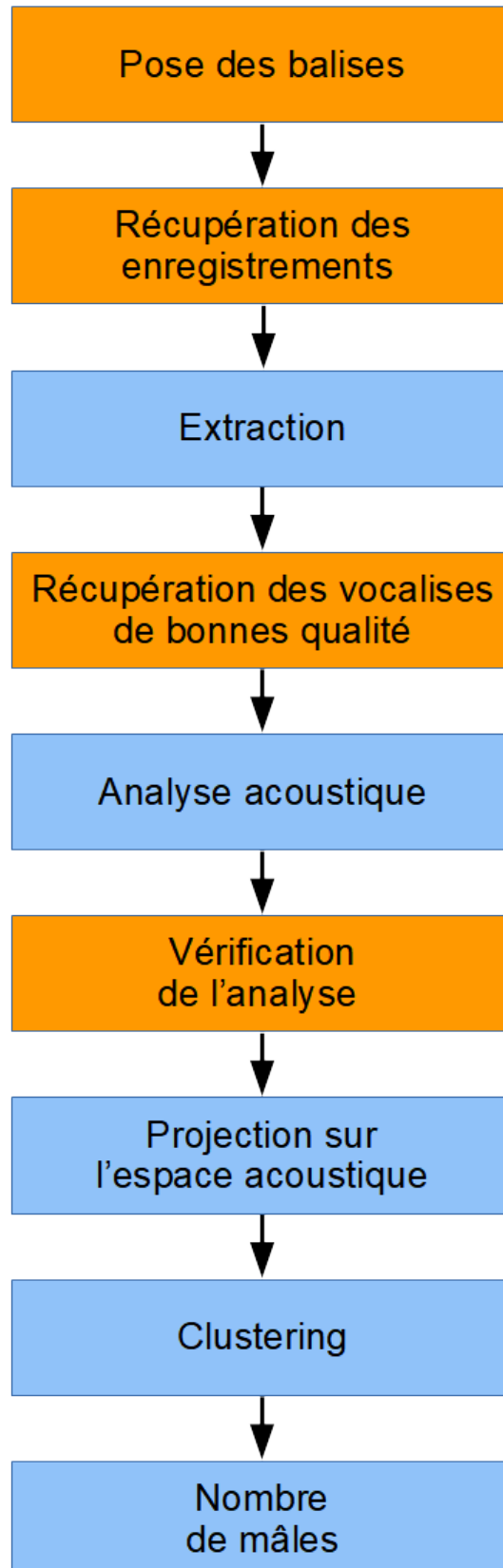




Figure 5.2 : Étapes du suivi semi-automatique des populations de lagopèdes alpins mâles. Les étapes en orange sont réalisées par des opérateurs humains et les étapes en bleu sont effectuées automatiquement.

Les étapes allant de l'extraction à l'obtention du nombre de mâles sont actuellement réparties en divers bouts de codes sur plusieurs langages de programmation (R et Python). Il faudrait donc développer une solution logicielle simple, unique et facile d'accès afin de la diffuser au plus grand nombre de gestionnaires de l'espèce. Cette solution, accompagnée d'une formation complémentaire des différents personnels, permettrait d'être sûr que chaque étape est faite correctement, assurant une consistance des résultats.

#### **5.4.2 | Contraintes d'un suivi acoustique à grande échelle en haute montagne**

Un suivi acoustique de la totalité des massifs montagneux où réside le lagopède alpin représente un effort d'échantillonnage et des coûts importants. Mettre en place un protocole de suivi acoustique demande de considérer plusieurs choses (Heupel et al., 2006 ; Gibb et al., 2019) : la durée de l'étude, la surface de l'étude, la densité d'enregistreurs acoustiques et les coûts liés au personnel et matériel.

##### **5.4.2.1 | Coûts engendrés par le matériel**

Les résultats obtenus dans cette thèse ont montré qu'un échantillonnage temporel étendu était nécessaire afin de compenser les difficultés d'enregistrement en haute montagne et d'augmenter la précision des données. Il pourra donc difficilement être réduit.

La couverture spatiale des balises étant limitée, les suivis acoustiques à large échelle spatiale demandent un nombre conséquent d'appareil, qui peuvent engendrer des coûts importants. La densité de d'enregistreurs autonomes va énormément jouer sur la précision et la véracité des données. Les barrières créées par le relief montagnard vont fortement réduire la propagation du son. Il faut donc une grande densité d'enregistreurs pour s'assurer de la bonne couverture spatiale d'une zone et de la bonne détection de tous les individus présents. Une tendance récente s'est développée en réponse à ce phénomène. Elle consiste à l'élaboration d'appareils et de microphones plus rudimentaires mais à faibles coûts (Hill et al., 2018 ; Darras et al., 2018b ; Sethi et al., 2018). L'achat et le déploiement en grands nombres de ces appareils sont donc facilités et permettent des études à large échelle spatiales. La résistance de ses appareils aux contraintes du milieu montagnard doit cependant être testée avant une utilisation à large échelle.

### 5.4.2.2 | Coûts engendrés par le personnel

Les objectifs du personnel sur un suivi de ce type sont doubles : (1) la manutention des enregistreurs (pose, changement de piles et cartes mémoires) et la récupération des enregistrements et (2) l'analyse des enregistrements. La manutention des enregistreurs dépendra directement du plan d'échantillonnage. Aux vues des difficultés d'accès des zones de haute montagne, le temps passé et l'effort à fournir seront importants pour la pose et manutention régulière des enregistreurs. Ceci représente un investissement en personnel non négligeable mais reste rentable comparé à la quantité de données récupérées. La tâche d'analyse des données (tâche 2, Fig 5.2) n'est actuellement pas totalement automatique, donc des opérateurs humains sont encore nécessaires pour cette tâche. La durée d'enregistrement quotidienne et le nombre d'enregistreurs total influenceront sur le nombre d'heures d'enregistrement du jeu de données, ce qui augmente le temps et les efforts d'analyse, ralentissant l'obtention des résultats finaux.

Aux vues de ces contraintes, le suivi acoustique des populations de lagopèdes va induire des coûts importants. Il faut donc trouver un protocole qui permet d'optimiser le coût investi tout en maximisant l'échantillonnage spatio-temporel du suivi.

### 5.4.3 | Proposition d'un protocole de suivi acoustique des populations de lagopèdes alpins

Ainsi, un compromis est à trouver pour couvrir de larges surfaces. Il serait intéressant d'avoir une double approche en étudiant différemment les zones marginales et les zones centrales de l'aire de répartition de l'espèce.

Pour les zones marginales, il faudrait définir une grande quantité de zones d'études et placer seulement un ou deux enregistreurs sur chaque point et se concentrer sur l'obtention de la présence / absence de l'espèce. Il faudrait privilégier les endroits où les informations manquent ou sont anciennes et ainsi apporter des informations complémentaires aux observations visuelles, bilans de prélèvements et autres sources de données préexistantes. Ainsi, l'aire de répartition de l'espèce pourrait être affinée et son évolution mesurable, pour permettre de quantifier l'évolution de l'habitat favorable de cette espèce.

Dans les zones centrales, où la présence de lagopèdes est connue, il faudrait définir moins de zones d'études mais y placer de grandes densités de balises pour maximiser la couverture spatiale et y estimer le nombre de mâles présents. Il faudrait réaliser ces études dans les zones de référence de l'OGM afin de pouvoir croiser la complémentarité de l'approche acoustique avec le point d'écoute. Des zones d'études connues mais entre les zones de références pourrait

compléter l'aire d'étude de l'espèce. Des estimations sur plusieurs années permettraient donc de déterminer l'évolution des populations au cœur des massifs montagneux.

Cette double approche d'échantillonnage acoustique permettrait donc de maximiser la qualité des informations disponibles, d'identifier les populations critiques et les zones à risque. Ces informations permettraient de prendre des mesures adaptées à la protection de l'espèce. Cette thèse ouvre donc des perspectives futures intéressantes pour le suivi des populations de lagopèdes alpins.

## Bibliographie

- Abrahams, C. (2018). Bird bioacoustic surveys-developing a standard protocol. In *Practice*, (102), 20-23.
- Abrahams, C. (2019). Comparison between lek counts and bioacoustic recording for monitoring Western Capercaillie (*Tetrao urogallus* L.). *Journal of Ornithology*, 1-13.
- Allredge, M. W., Simons, T. R., & Pollock, K. H. (2007). A field evaluation of distance measurement error in auditory avian point count surveys. *The Journal of Wildlife Management*, 71(8), 2759-2766.
- Allredge, M. W., Simons, T. R., & Pollock, K. H. (2007b). A field evaluation of distance measurement error in auditory avian point count surveys. *The Journal of Wildlife Management*, 71(8), 2759-2766.
- Aubry, P., (2015). Apports de la bioacoustique pour le suivi des Lagopèdes alpins. Compte rendu de la réunion du 17 février 2015 et éléments de réflexion. Rapport technique ONCFS.
- Aubauer, R., Lammers, M. O., and Au, W. W. (2000). One-hydrophone method of estimating distance and depth of phonating dolphins in shallow water. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 107(5), 2744-2749.
- Alonso, J. B., Cabrera, J., Shyamnani, R., Travieso, C. M., Bolaños, F., García, A., ... and Wainwright, M. (2017). Automatic anuran identification using noise removal and audio activity detection. *Expert Systems with Applications*, 72, 83-92.
- Bacchiocchi, S. C., Zerbe, S., Cavieres, L. A., and Wellstein, C. (2019). Impact of ski piste management on mountain grassland ecosystems in the Southern Alps. *Science of The Total Environment*, 665, 959-967.
- Bart, J., and Earnst, S. L. (1999). Relative importance of male and territory quality in pairing success of male rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(5), 355-359.
- Bears, H., Martin, K., & White, G. C. (2009). Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 365-375.
- Bech, N., Beltran, S., Boissier, J., Allienne, J. F., Resseguier, J., and Novoa, C. (2012). Bird mortality related to collisions with ski-lift cables: do we estimate just the tip of the iceberg?.
- Benedict, L., & Bowie, R. C. (2009). Macrogeographical variation in the song of a widely

distributed African warbler. *Biology letters*, 5(4), 484-487.

Bernard-Laurent, A. (1987). Le régime alimentaire du Lagopède alpin (*Lagopus mutus* (Montin 1776)): synthèse bibliographique. *Gibier faune sauvage*, 4, 321-347.

Best, L. B. (1981). Seasonal changes in detection of individual bird species. *Studies in Avian Biology*, 6, 252-261.

Blanc, R., Guillemain, M., Mouronval, J. B., Desmonts, D., & Fritz, H. (2006). Effects of non-consumptive leisure disturbance to wildlife. *Revue d'écologie*.

Bossert, A. (1977). Bestandesaufnahme am Alpenschneehuhn *Lagopus mutus* im Aletschgebiet.

Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (1998). *Principles of animal communication*.

Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication*. 2nd. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.

Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., & Thomas, L. (2001). *Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford (United Kingdom) Oxford Univ. Press.

Buckland, S.T., Marsden, S.J., Green, R.E. (2008). Estimating bird abundance: making methods work. *Bird Conserv Int* 18:S91–S108

Buffet, N., & Dumont-Dayot, E. (2013). Bird collisions with overhead ski-cables: a reducible source of mortality. *The Impacts of Skiing and Related Winter Recreational Activities on Mountain Environments*, 123.

Caprio, E., Chamberlain, D. E., Isaia, M., & Rolando, A. (2011). Landscape changes caused by high altitude ski-pistes affect bird species richness and distribution in the Alps. *Biological Conservation*, 144(12), 2958-2967.

Catchpole, C. K., & Slater, P. J. (2008). *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge university press.

Carignan, V., & Villard, M. A. (2002). Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental monitoring and assessment*, 78(1), 45-61.

Cerqueira, M. C., & Aide, M. T. (2016). Improving distribution data of threatened species by combining acoustic monitoring and occupancy modeling. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1340-1348.

Chace, J. F., & Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and urban planning*, 74(1), 46-69.

Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P., & Aubin, T. (2001). Acoustic communication in a black-headed gull colony: how do chicks identify their parents?. *Ethology*, 107(11), 961-974.

Charrier, I., Mathevon, N., & Jouventin, P. (2003). Vocal signature recognition of mothers by fur seal pups. *Animal Behaviour*, 65(3), 543-550.

Chevin, L. M., & Hoffmann, A. A. (2017). Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723), 20160138.

Comolet-Tirman, J., Siblet, J. P., Witté, I., Cadiou, B., Czajkowski, M. A., Deceuninck, B., ... & Sarasa, M. (2015). Statuts et tendances des populations d'oiseaux nicheurs de France. Bilan simplifié du premier rapportage national au titre de la Directive Oiseaux. *Alauda*, 83(1), 35-76.

Cotter, R. C. (1999). The reproductive biology of Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central Canadian arctic. *Arctic*, 23-32.

Cuthill, I., Hindmarsh, A., (1985) Increase in Starling song activity with removal of mate. *Animal Behavior* 33:326–335.

Darras, K., Batáry, P., Furnas, B., Celis-Murillo, A., Van Wilgenburg, S. L., Mulyani, Y. A., & Tschardtke, T. (2018a). Comparing the sampling performance of sound recorders versus point counts in bird surveys: A meta-analysis. *Journal of applied ecology*, 55(6), 2575-2586.

Darras, K., Kolbrek, B., Knorr, A., & Meyer, V. (2018b). Assembling cheap, high-performance microphones for recording terrestrial wildlife: the Sonitor system. *F1000Research*, 7.

Depraetere, M., Pavoine, S., Jiguet, F., Gasc, A., Duvail, S., & Sueur, J. (2012). Monitoring animal diversity using acoustic indices: implementation in a temperate woodland. *Ecological Indicators*, 13(1), 46-54.

Desmet, J.-F., (1988). Densité de peuplement en période de reproduction du Lagopède alpin en haute vallée du Giffre (Haute-Savoie). *Gibier Faune Sauvage*, Vol. 5 : 447-458.

Diehl, B., (1981). Bird populations consist of individuals differing in many respects. *Studies in Avian Biology* 6:225–229.

Dugan, P. J., Rice, A. N., Urazghildiiev, I. R., & Clark, C. W. (2010a). North Atlantic

right whale acoustic signal processing: Part I. Comparison of machine learning recognition algorithms. In 2010 IEEE Long Island Systems, Applications and Technology Conference (pp. 1-6). IEEE.

Dugan, P. J., Rice, A. N., Urazghildiiev, I. R., & Clark, C. W. (2010b). North Atlantic right whale acoustic signal processing: Part II. Improved decision architecture for auto-detection using multi-classifier combination methodology. In 2010 IEEE Long Island Systems, Applications and Technology Conference (pp. 1-6). IEEE.

Desjonqueres, C., Rybak, F., Depraetere, M., Gasc, A., Le Viol, I., Pavoine, S., & Sueur, J. (2015). First description of underwater acoustic diversity in three temperate ponds. *PeerJ*, 3, e1393.

Downes, C.M. (2004). Canadian Wildlife Service, Environment Canada. Results of the 2004 Questionnaire for Canadian Participants in the Breeding Bird Survey. <http://www.cwscf.ec.gc.ca/nwrc-cnrf/default.asp?lang=en&n=929AA800-1>

Ellison, L., & Léonard, P. (1996). Validation d'un critère d'âge chez le lagopède alpin (*Lagopus mutus*) et sexe et âge ratios dans des tableaux de chasse des Alpes et des Pyrénées. *Gibier faune sauvage*, 13(4), 1495-1510.

Emlen, J. T., & DeJong, M. J. (1981). The application of song detection threshold distance to census operations. *Studies in Avian Biology*, 6, 346-352.

Emlen, J. T., and Dejong, M. J. (1992). Counting birds: the problem of variable hearing abilities. *Journal of Field Ornithology* 63: 26-31.

Franceschi, S., Nelli, L., Pisani, C., Franzoi, A., Fattorini, L., & Meriggi, A. (2014). A Monte Carlo appraisal of plot and distance sampling for surveys of black grouse and rock ptarmigan populations in Alpine protected areas. *The Journal of Wildlife Management*, 78(2), 359-368.

Fraser, E. E. (2018). Manual analysis of recorded bat echolocation calls: summary, synthesis, and proposal for increased standardization in training practices. *Canadian Journal of Zoology*, 96(6), 505-512.

Fritsch, G., & Bruckner, A. (2014). Operator bias in software-aided bat call identification. *Ecology and evolution*, 4(13), 2703-2713.

Furrer, R., Schaub, M., Bossert, A., Isler, R., Jenny, H., Jonas, T., Marti, C., Jenni, L. (2016). Variable decline of Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites. *Journal of Ornithology*, 157(3), 787-796.

Garcia, M., Charrier, I., Rendall, D., & Iwaniuk, A. N. (2012). Temporal and spectral

analyses reveal individual variation in a non-vocal acoustic display: The drumming display of the ruffed grouse (*Bonasa umbellus*, L.). *Ethology*, 118(3), 292-301.

García-González, R., Aldezabal, A., Laskurain, N. A., Margalida, A., & Novoa, C. (2016). Influence of snowmelt timing on the diet quality of Pyrenean rock ptarmigan (*Lagopus muta pyrenaica*): implications for reproductive success. *PloS one*, 11(2), e0148632.

Gibb, R., Browning, E., Glover-Kapfer, P., and Jones, K. E. (2019). Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 169-185.

Gibbs, J.P., Wenny, D.G. (1993). Song output as a population estimator: Effect of male pairing status. *Journal of Field Ornithology* 64:316–322.

Glotin, H. G. P., Giraudet, P. V., and Caudal, F., “Real-time robust method for determining the trajectory of one or more cetaceans by means of passive acoustics, using a laptop computer.” U.S. Patent No. 8,638,641. 28 Jan. 2014.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379-391.

Grison, J., Novoa, C., Mazagol, P. O., Aubry, P., Grison, M., Mahamoud-Issa., M., Muffat-Joly, B., Desmet, J.F., Sèbe, F. (2015). Acoustic active space of Rock Ptarmigan songs. 13th International Grouse Symposium.

Hancock, P. A., Ross, J. M., Szalma, J. L. (2007). A meta-analysis of performance response under thermal stressors. *Human factors*, 49(5), 851-877.

Hartwig, S. (2005). Individual acoustic identification as a non-invasive conservation tool: an approach to the conservation of the African wild dog *Lycaon pictus* (Temminck, 1820). *Bioacoustics*, 15(1), 35-50.

Heupel, M. R., & Simpfendorfer, C. A. (2005). Using acoustic monitoring to evaluate MPAs for shark nursery areas: the importance of long-term data. *Marine Technology Society Journal*, 39(1), 10-18.

Heupel, M. R., Semmens, J. M., & Hobday, A. J. (2006). Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research*, 57(1), 1-13.

Hill, A. P., Prince, P., Piña Covarrubias, E., Doncaster, C. P., Snaddon, J. L., & Rogers, A. (2018). AudioMoth: Evaluation of a smart open acoustic device for monitoring biodiversity and the environment. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(5), 1199-1211.



- Hop, H., Hansen, J.R. & Hubert-Hansen, J.P., (1998). Overvåkning av biologisk mangfold i norsk Arktis. Norwegian Polar Institute, Med-delelse nr. 158 (In Norwegian).
- Hörnell, M., and Willebrand, T. (1998). Censusing spring population of willow grouse and rock ptarmigan.
- Imperio, S., Bionda, R., Viterbi, R., & Provenzale, A. (2013). Climate change and human disturbance can lead to local extinction of Alpine rock ptarmigan: New insight from the Western Italian Alps. *PloS one*, 8(11), e81598.
- Janik, V. M., & Sayigh, L. S. (2013). Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(6), 479-489.
- Jenkins, D., & Watson, A. (1970). Population control in red grouse and rock ptarmigan in Scotland. In *Proceeds of the International Congress of Game Biologists* (Vol. 8, pp. 121-141).
- Jerzak, L. (2001). Synurbanization of the magpie in the Palearctic. In *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 403-425). Springer, Boston, MA.
- Johnson, L.S. (1983). Effect of mate loss on song performance in the Plain Titmouse. *Condor* 85:378–380.
- Joo, W., Gage, S. H., & Kasten, E. P. (2011). Analysis and interpretation of variability in soundscapes along an urban–rural gradient. *Landscape and Urban Planning*, 103(3-4), 259-276.
- Keast, A. (1994). Temporal vocalization patterns in members of a eucalypt forest bird community: the effects of weather on song production. *Emu*, 94(3), 172-180.
- Kendall, W. L., Peterjohn, B. G., & Sauer, J. R. (1996). First-time observer effects in the North American breeding bird survey. *The Auk*, 113(4), 823-829.
- Kepler, C. B., & Scott, J. M. (1981). Reducing bird count variability by training observers. *Studies in Avian Biology*, 6(366-371).
- Kéry, M., Royle, J. A., & Schmid, H. (2005). Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological applications*, 15(4), 1450-1461.
- Klimley, A. P., Butler, S. B., Nelson, D. R., & Stull, A. T. (1988). Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California. *Journal of fish biology*, 33(5), 751-761.
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2015). Bird biodiversity assessments in temperate forest: the value of point count versus acoustic monitoring protocols. *PeerJ*, 3, e973.

- Krause, B., (1987). Bioacoustics, habitat ambience in ecological balance. *Whole Earth Review* 57, 14–18.
- Krause, B., & Farina, A. (2016). Using ecoacoustic methods to survey the impacts of climate change on biodiversity. *Biological Conservation*, 195, 245-254.
- Krebs, J. R., Avery, M., & Cowie, R. J. (1981). Effect of removal of mate on the singing behaviour of great tits. *Animal Behaviour*, 29(2), 635-637.
- Krementz, D. G., & Handford, P. (1984). Does avian clutch size increase with altitude?. *Oikos*, 256-259.
- Kroodsma, D. E., Miller, E. H., & Ouellet, H. (Eds.). (1982). *Acoustic Communication in Birds: Song learning and its consequences* (Vol. 2). Academic press.
- Lacroix, G. L., McCurdy, P., & Knox, D. (2004). Migration of Atlantic salmon postsmolts in relation to habitat use in a coastal system. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133(6), 1455-1471.
- Laiolo, P. (2010). The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological conservation*, 143(7), 1635-1645.
- Laiolo, P., & Tella, J. L. (2006). Landscape bioacoustics allow detection of the effects of habitat patchiness on population structure. *Ecology*, 87(5), 1203-1214.
- Lancia, R. A., Kendall, W. L., Pollock, K. H., & Nichols, J. D. (2005). Estimating the number of animals in wildlife populations. in: Clait E. Braun (Ed.), *Techniques for Wildlife Investigations and Management*. Wildlife Society, Bethesda, Maryland, pp. 106–153.
- Lellouch, L., Pavoine, S., Jiguet, F., Glotin, H., & Sueur, J. (2014). Monitoring temporal change of bird communities with dissimilarity acoustic indices. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(6), 495-505.
- Léonard, P., (1995). Méthode de dénombrement des Lagopèdes alpins mâles au chant et présentation des résultats. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse* 199.
- Liland, K. H., & Indahl, U. G. (2009). Powered partial least squares discriminant analysis. *Journal of Chemometrics: A Journal of the Chemometrics Society*, 23(1), 7-18.
- Lowe, C. G., Topping, D. T., Cartamil, D. P., & Papastamatiou, Y. P. (2003). Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 205-216.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Lindén, H., Lindström, J., & Siitari, H. (2006).

Short-and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 2009-2016.

Lynch, J. F. (1995). Effects of point count duration, time-of-day, and aural stimuli on detectability of migratory and resident bird species in Quintana Roo, Mexico. In: Ralph, C. John; Sauer, John R.; Droege, Sam, technical editors. 1995. *Monitoring bird populations by point counts*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-149. Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: p. 1-6, 149.

MacDonald, S.D., 1970. The breeding behavior of the Rock Ptarmigan. *Living Bird* 9, 195–238.

MacKenzie, D. I. (2005). What are the issues with presence-absence data for wildlife managers?. *The Journal of Wildlife Management*, 69(3), 849-860.

Mahafza, B. R. (2017). *Introduction to radar analysis*. Chapman and Hall/CRC.

Mahamoud Issa, M., Novoa, C., Aubry, P., Sèbe, F., (2015). Acoustic signatures in a non oscine bird, the rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). Poster.

Maillard, D., Muffat-Joly, B., Constant, G., Losinger, I. et Desmet, J.F. (2012). Gestion pastorale et conservation du lagopède alpin : une démarche novatrice. *Faune Sauvage*, 296 : 4-9.

Marques, T. A., Thomas, L., Martin, S. W., Mellinger, D. K., Ward, J. A., Moretti, D. J., Harris, D., Tyack, P. L. (2013). Estimating animal population density using passive acoustics. *Biological Reviews*, 88(2), 287-309.

Marsh H, Sinclair DF (1989) Correcting for visibility bias in strip transect aerial surveys of aquatic fauna. *Journal of Wildlife Management* 53:1017–1024.

Martin, K., Hannon, S. J., & Lord, S. (1990). Female-female aggression in white-tailed ptarmigan and willow ptarmigan during the pre-incubation period. *The Wilson Bulletin*, 532-536.

Martin, K. (2001). *Wildlife in alpine and sub-alpine habitats*. Johnson DH.

Martin, K., & Wiebe, K. L. (2004). Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 177-185.

Martinoli, A., Preatoni, D. G., Bisi, F., Gagliardi, A., & Martinoli, A. (2017). Where is the pulse to have the finger on? A retrospective analysis of two decades of Alpine Galliforms

(Aves: Galliformes) census and game bag data in Italy. *European journal of wildlife research*, 63(4), 65.

Marty, E., and Mossoll-Torres, M. (2012). Point-count method for estimating rock ptarmigan spring density in the Pyrenean chain. *European journal of wildlife research*, 58(1), 357-363.

Marzluff, J. M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. In *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 19-47). Springer, Boston, MA.

Mayfield, H. F. (1981). Problems in estimating population size through counts of singing males. *Studies in avian biology*, 6, 220-224.

McLelland, J. 1989. Larynx and trachea. Pp. 69–103 in A. S. King and J. McLelland, eds. *Form and function in birds*, vol. 4. Academic Press, London, UK.

McShea, W. J., & Rappole, J. H. (1997). Variable Song Rates in Three Species of Passerines and Implications for Estimating Bird Populations (Tasas Variables de Canto en Tres Especies de Aves Paserinas y sus Implicaciones al Estimar Poblaciones de Aves). *Journal of Field Ornithology*, 367-375.

Mennill, D. J., & Vehrencamp, S. L. (2008). Context-dependent functions of avian duets revealed by microphone-array recordings and multispeaker playback. *Current Biology*, 18(17), 1314-1319.

Meyer, C. G., Papastamatiou, Y. P., & Holland, K. N. (2010). A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (Galeocerdo cuvier) and Galapagos sharks (Carcharhinus galapagensis) at French Frigate Shoals, Hawaii. *Marine biology*, 157(8), 1857-1868.

Mielke, A., & Zuberbühler, K. (2013). A method for automated individual, species and call type recognition in free-ranging animals. *Animal Behaviour*, 86(2), 475-482.

Montgomerie, R., Lyon, B., & Holder, K. (2001). Dirty ptarmigan: behavioral modification of conspicuous male plumage. *Behavioral Ecology*, 12(4), 429-438.

Morgan, E. R., Lundervold, M., Medley, G. F., Shaikenov, B. S., Torgerson, P. R., & Milner-Gulland, E. J. (2006). Assessing risks of disease transmission between wildlife and livestock: the Saiga antelope as a case study. *Biological Conservation*, 131(2), 244-254.

Morrissey, R. P., Ward, J., DiMarzio, N., Jarvis, S., & Moretti, D. J. (2006). Passive acoustic detection and localization of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the tongue of the ocean. *Applied acoustics*, 67(11-12), 1091-1105.

- Moss, R., Oswald, J., & Baines, D. (2001). Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 70(1), 47-61.
- Mourer-Chauvire, C. (1975). Faunes d'oiseaux du Pléistocène de France: systématique, évolution et adaptation, interprétation paléoclimatique. *Geobios*, 8(5), 333-IN11.
- Nelli, L., Meriggi, A., & Franzoi, A. (2013). Habitat selection by breeding rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* males in the western Italian Alps. *Wildlife biology*, 19(4), 382-390.
- Nelson, D. R. (1990). Telemetry studies of sharks: a review, with applications in resource management. NOAA Tech. Rep. NMFS, 90, 211-237.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Fallon, F. W., Fallon, J. E., & Heglund, P. J. (2000). A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk*, 117(2), 393-408.
- Nichols, J. D., Thomas, L., and Conn, P. B. (2009). Inferences about landbird abundance from count data: recent advances and future directions. In *Modeling demographic processes in marked populations* (pp. 201-235). Springer, Boston, MA.
- Nopp-Mayr, U., & Zohmann, M. (2008). Spring densities and calling activities of Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in the Austrian Alps. *Journal of Ornithology*, 149(1), 135-139.
- Novoa, C., Besnard, A., Brenot, J. F., & Ellison, L. N. (2008). Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 150(2), 270-278.
- Novoa, C., Desmet, J. F., Brenot, J. F., Muffat-Joly, B., Arvin-Bérod, M., Resseguier, J., & Tran, B. (2011). Demographic traits of two alpine populations of Rock Ptarmigan. *Ecology, conservation and management of grouse*, 267, 280.
- Novoa, C. (coord.), Desmet, J.-F., Muffat-Joly, B., Arvin-Bérod, M., Belleau, E., Birck, C. et Losinger, I. (2014). Le lagopède alpin en haute-savoie, biologie des populations et impact des activités humaines. Publication ONCFS/ASTERS/GRIFEM, 64 pages.
- Novoa, C., Astruc, G., Desmet, J. F., & Besnard, A. (2016). No short-term effects of climate change on the breeding of Rock Ptarmigan in the French Alps and Pyrenees. *Journal of Ornithology*, 157(3), 797-810.
- Nowicki, S. (1987). Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. *Nature*, 325(6099), 53.

Nowicki, S., & Searcy, W. A. (2014). The evolution of vocal learning. *Current opinion in neurobiology*, 28, 48-53.

Pacifici, K., Simons, T. R., & Pollock, K. H. (2008). Effects of vegetation and background noise on the detection process in auditory avian point-count surveys. *The Auk*, 125(3), 600-607.

Parker, H. (1984). Effect of corvid removal. on reproduction of willow ptarmigan and black grouse. *The Journal of Wildlife Management*, 1197-1205.

Peake, T. M., & McGregor, P. K. (2001). Corncrake (*Crex crex*) census estimates: a conservation application of vocal individuality. *Animal Biodiversity and Conservation*, 24(1), 81-90.

Pedersen, Å. Ø., Bårdsen, B. J., Yoccoz, N. G., Lecomte, N., & Fuglei, E. (2012). Monitoring Svalbard rock ptarmigan: distance sampling and occupancy modeling. *The Journal of Wildlife Management*, 76(2), 308-316.

Pellet, J., Helfer, V. & Yannic, G. (2007). Estimating population size in the European tree frog (*Hyla arborea*) using individual recognition and chorus counts. *Amphibia-Reptilia*, 28, 287-294.

Perez, E. C., Elie, J. E., Soulage, C. O., Soula, H. A., Mathevon, N., & Vignal, C. (2012). The acoustic expression of stress in a songbird: does corticosterone drive isolation-induced modifications of zebra finch calls?. *Hormones and behavior*, 61(4), 573-581.

Peri, A., (2018a). A comparison of three methods for planning a census of Tawny Owl (*Strix aluco*) populations living at high territorial density. *Bioacoustics*, 27(3), 245-260.

Peri, A. (2018). Censusing a tawny owl (*Strix aluco*) population living at high density merging two consolidated techniques. *Écoscience*, 25(3), 249-257.

Pilcher, J. J., Nadler, E., and Busch, C. (2002). Effects of hot and cold temperature exposure on performance: a meta-analytic review. *Ergonomics*, 45(10), 682-698.

Pieretti, N., Duarte, M. H. L., Sousa-Lima, R. S., Rodrigues, M., Young, R. J., & Farina, A. (2015). Determining temporal sampling schemes for passive acoustic studies in different tropical ecosystems. *Tropical Conservation Science*, 8(1), 215-234.

Pijanowski, B.C., Villanueva-Rivera, L.J., Dumyahn, S.L., Farina, A., Krause, B.L.,

Pollock KH, Marsh H, Bailey LL, Farnsworth GL, Simons TR, Alldredge MW (2004) Separating components of detection probability in abundance estimation: An overview with

diverse examples. Pages 43–58 in *Sampling Rare and Elusive Species: Concepts, Designs and Techniques for Estimating Population Parameters* (W. L. Thompson ed.). Island Press, Washington DC.

Pijanowski, B. C., Villanueva-Rivera, L. J., Dumyahn, S. L., Farina, A., Krause, B. L., Napoletano, B. M., ... & Pieretti, N. (2011). Soundscape ecology: the science of sound in the landscape. *BioScience*, 61(3), 203-216.

Pollock, K. H., Marsh, H. D., Lawler, I. R., & Alldredge, M. W. (2006). Estimating animal abundance in heterogeneous environments: an application to aerial surveys for dugongs. *The Journal of Wildlife Management*, 70(1), 255-262.

Potapov, R. L. and Sale, R. (2013). *Grouse of the World*. New Holland.

R Core Team (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ralph, C. J. (1981). An investigation of the effect of seasonal activity levels on avian censusing. *Studies in Avian Biology* 6: 265-270.

Rattray, A., Ierodiaconou, D., Monk, J., Versace, V. L., & Laurenson, L. J. B. (2013). Detecting patterns of change in benthic habitats by acoustic remote sensing. *Marine Ecology Progress Series*, 477, 1-13.

Redfern, J. V., Ferguson, M. C., Becker, E. A., Hyrenbach, K. D., Good, C., Barlow, J., ... & Fauchald, P. (2006). Techniques for cetacean–habitat modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 310, 271-295.

Robbins, C.S. (1981a). Bird activity levels related to weather. *Studies in Avian Biology* 6:301–310.

Robbins, C.S. (1981b) Effect of time of day on bird activity. *Studies in Avian Biology* 6:275–286.

Rodriguez, A., Gasc, A., Pavoine, S., Grandcolas, P., Gaucher, P., & Sueur, J. (2014). Temporal and spatial variability of animal sound within a neotropical forest. *Ecological Informatics*, 21, 133-143.

Roesch, A., Schmidbauer, H., (2018). *WaveletComp: Computational Wavelet Analysis*.

Rogers, T. L., Ciaglia, M. B., Klinck, H., & Southwell, C. (2013). Density can be misleading for low-density species: benefits of passive acoustic monitoring. *PLoS One*, 8(1), e52542.

Rolando, A., Caprio, E., Rinaldi, E., & Ellena, I. (2007). The impact of high-altitude ski-runs on alpine grassland bird communities. *Journal of applied ecology*, 44(1), 210-219.

Royle, J. A., & Nichols, J. D. (2003). Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, 84(3), 777-790.

Royle, J. A. (2018). Modelling sound attenuation in heterogeneous environments for improved bioacoustic sampling of wildlife populations. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(9), 1939-1947.

Rosenstock, S. S., Anderson, D. R., Giesen, K. M., Leukering, T., & Carter, M. F. (2002). Landbird counting techniques: current practices and an alternative. *The Auk*, 119(1), 46-53.

Bruno, M., Bunin, B., Fillinger, L., Goheen, H., Sedunov, A., Sedunov, N., ... & Salloum, H. R. (2012). U.S. Patent No. 8,195,409. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.

Sandercock, B. K., Martin, K., & Hannon, S. J. (2005). Life history strategies in extreme environments: comparative demography of arctic and alpine ptarmigan. *Ecology*, 86(8), 2176-2186.

Sauer, J.R., Barker R.J., Geissler P.H. (1994). Statistical aspects of modeling population change from population size data. Pages 451-466 in *Wildlife Toxicology and Population Modeling: Integrated Studies of Agroecosystems* (R. J. Kendall and Lacher TE, Jr., eds.). CRC Press, Boca Raton, FL.

Schieck, J. (1997). Biased detection of bird vocalizations affects comparisons of bird abundance among forested habitats. *The Condor*, 99(1), 179-190.

Schmidt, K. A., & Belinsky, K. L. (2013). Voices in the dark: predation risk by owls influences dusk singing in a diurnal passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(11), 1837-1843.

Scridel, D., Brambilla, M., Martin, K., Lehikoinen, A., Iemma, A., Matteo, A., ... & Rolando, A. (2018). A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis*, 160(3), 489-515.

Sethi, S. S., Ewers, R. M., Jones, N. S., Orme, C. D. L., & Picinali, L. (2018). Robust, real-time and autonomous monitoring of ecosystems with an open, low-cost, networked device. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(12), 2383-2387.

Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*—University of Illinois Press. Urbana, 117.

Shapiro, A. D. (2010). Recognition of individuals within the social group: signature vocal-



- izations. In *Handbook of Behavioral Neuroscience* (Vol. 19, pp. 495-503). Elsevier.
- Shields, W. M. (1977). The effect of time of day on avian census results. *The Auk*, *94*(2), 380-383.
- Simons, T. R., Shriner, S. A., & Farnsworth, G. L. (2006). Comparison of breeding bird and vegetation communities in primary and secondary forests of Great Smoky Mountains National Park. *Biological Conservation*, *129*(3), 302-311.
- Simons, T. R., M. W. Alldredge, K. H. Pollock, and J. M. Wettroth. (2007). Experimental analysis of the auditory detection process on avian point counts. *Auk* *124*: 986–999.
- Simons, T. R., Pollock, K. H., Wettroth, J. M., Alldredge, M. W., Pacifici, K., & Brewster, J. (2009). Sources of measurement error, misclassification error, and bias in auditory avian point count data. In *Modeling demographic processes in marked populations* (pp. 237-254). Springer, Boston, MA.
- Skirvin, A.A. (1981). Effects of time of day and time of season on the number of observations and density estimates of breeding birds. *Studies in Avian Biology* *6*:271–274.
- Stevenson, B. C., Borchers, D. L., Altwegg, R., Swift, R. J., Gillespie, D. M., & Measey, G. J. (2015). A general framework for animal density estimation from acoustic detections across a fixed microphone array. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(1), 38-48.
- Stimpert, A. K., Au, W. W., Parks, S. E., Hurst, T., & Wiley, D. N. (2011). Common humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) sound types for passive acoustic monitoring. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *129*(1), 476-482.
- Stokkan, K. A. (1992). Energetics and adaptations to cold in ptarmigan in winter. *Ornis Scandinavica*, 366-370.
- Sueur, J., Aubin, T., & Simonis, C. (2008). Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, *18*(2), 213-226.
- Sueur, J., & Farina, A. (2015). Ecoacoustics: the ecological investigation and interpretation of environmental sound. *Biosemiotics*, *8*(3), 493-502.
- Sueur, J. (2018). Indices for Ecoacoustics. In *Sound Analysis and Synthesis with R* (pp. 479-519). Springer, Cham.
- Tamura, N., Boonkhaw, P., Prayoon, U., Kanchanasaka, B., & Hayashi, F. (2018). Mating calls are a sensitive indicator of phylogenetic relationships in tropical tree squirrels (*Callosciurus* spp.). *Mammalian Biology*, *93*, 198-206.

Taylor, J. J., & Brown, D. G. (2008). COS 12-3: Bioacoustic versus traditional point counts of forest songbirds along an urban to rural gradient in Southeastern Michigan, USA. In The 93rd ESA Annual Meeting.

Taylor, A. M., & Reby, D. (2010). The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research. *Journal of Zoology*, 280(3), 221-236.

Teixeira, D., Maron, M., & van Rensburg, B. J. (2019). Bioacoustic monitoring of animal vocal behavior for conservation. *Conservation Science and Practice*, e72.

Theunissen, F. E. (2018). BioSound. A python library to analyze sounds used in communication.

Thomas, V. G., & Popko, R. (1981). Fat and protein reserves of wintering and prebreeding rock ptarmigan from south Hudson Bay. *Canadian Journal of Zoology*, 59(7), 1205-1211.

Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2007). Individual recognition: it is good to be different. *Trends in ecology & evolution*, 22(10), 529-537.

Thomisch, K., Boebel, O., Clark, C. W., Hagen, W., Spiesecke, S., Zitterbart, D. P., & Van Opzeeland, I. (2016). Spatio-temporal patterns in acoustic presence and distribution of Antarctic blue whales *Balaenoptera musculus intermedia* in the Weddell Sea. *Endangered Species Research*, 30, 239-253.

Tucker, D., Gage, S. H., Williamson, I., & Fuller, S. (2014). Linking ecological condition and the soundscape in fragmented Australian forests. *Landscape Ecology*, 29(4), 745-758.

Turnbull, B., & Zimmerman, D. (2004). U.S. Patent No. 6,681,023. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.

Ulloa, J. S., Aubin, T., Llusia, D., Bouveyron, C., & Sueur, J. (2018). Estimating animal acoustic diversity in tropical environments using unsupervised multiresolution analysis. *Ecological Indicators*, 90, 346-355.

Van Parijs, S. M., Clark, C. W., Sousa-Lima, R. S., Parks, S. E., Rankin, S., Risch, D., & Van Opzeeland, I. C. (2009). Management and research applications of real-time and archival passive acoustic sensors over varying temporal and spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 395, 21-36.

Vaughan, N., Jones, G., & Harris, S. (1997). Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broad-band acoustic method. *Journal of Applied Ecology*, 716-730.

Voegeli, F. A., Smale, M. J., Webber, D. M., Andrade, Y., & O'dor, R. K. (2001). Ultrasonic

telemetry, tracking and automated monitoring technology for sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 60(1-3), 267-282.

Wang, D., Huang, W., Garcia, H., & Ratalal, P. (2016). Vocalization source level distributions and pulse compression gains of diverse baleen whale species in the Gulf of Maine. *Remote Sensing*, 8(11), 881.

Wann, G. T., Aldridge, C. L., Seglund, A. E., Oyler-McCance, S. J., Kondratieff, B. C., & Braun, C. E. (2019). Mismatches between breeding phenology and resource abundance of resident alpine ptarmigan negatively affect chick survival. *Ecology and Evolution*.

Weeden, R. B., & Theberge, J. B. (1972). The dynamics of a fluctuating population of rock ptarmigan in Alaska. In *Proceedings of the International Ornithological Congress* (Vol. 15, No. 90, p. 106).

Wilson, D. M., & Bart, J. (1985). Reliability of singing bird surveys: effects of song phenology during the breeding season. *The Condor*, 87(1), 69-73.

Wimmer, J., Towsey, M., Planitz, B., Williamson, I., & Roe, P. (2013a). Analysing environmental acoustic data through collaboration and automation. *Future Generation Computer Systems*, 29(2), 560-568.

Wimmer, J., Towsey, M., Roe, P., & Williamson, I. (2013b). Sampling environmental acoustic recordings to determine bird species richness. *Ecological Applications*, 23(6), 1419-1428.

Wong, S. C., Gatt, A., Stamatescu, V., & McDonnell, M. D. (2016). Understanding data augmentation for classification: when to warp?. In *2016 international conference on digital image computing: techniques and applications (DICTA)* (pp. 1-6). IEEE.

Xiao, P., Du, B., Wu, J., Zhang, L., Hu, R., & Li, X. (2018). TLR: Transfer Latent Representation for Unsupervised Domain Adaptation. In *2018 IEEE International Conference on Multimedia and Expo (ICME)* (pp. 1-6). IEEE.

Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., and Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in ecology & evolution*, 16(8), 446-453.

Zwart, Mieke C., et al. "The use of automated bioacoustic recorders to replace human wildlife surveys: an example using nightjars." *PloS one* 9.7 (2014): e102770.

---

## Résumé / Summary

**Title : Bioacoustics potential as a tool for counting difficult-to-access species: The case of the rock ptarmigan (*Lagopus muta*).**

Population censuses of male rock ptarmigans (*Lagopus muta*) are conducted by point count protocol in spring (late May - early June). Several observers are placed at given points within the area and spend an hour listening to singing males to try to deduce an estimate of their number. The counting conditions are difficult and cast doubt on the good representativeness of this protocol. The first objective of this thesis was to quantify the counting biases. The thesis then focused on finding ways to develop new counting methods to compensate for the biases of traditional counting. The acoustic signals emitted by animals carry several levels of information, such as the identity of the transmitter. The second part of my thesis showed that bioacoustic techniques based on acoustic differences in vocalizations were suitable to ptarmigan and that it was possible to determine the number of males in an area using the sounds they produce. The third part of the thesis is a generalization of the method on long-term recordings under real field conditions. It was not only possible to obtain the number of males but also the time of presence of each male and to assess his reproductive status. In conclusion, I showed the interest of the bioacoustic tool to monitor ptarmigan's populations. My thesis opens up perspectives for futur large scale temporal and spatial monitoring of ptarmigan's populations.

**Titre : Potentialité de la bioacoustique comme outils de dénombrement d'espèces difficiles d'accès : Cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*).**

Les recensements de populations de lagopèdes alpin (*Lagopus muta*) mâles se font par points d'écoute au printemps (fin mai – début juin). Plusieurs observateurs se placent à des points donnés au sein de la zone à recenser et passent une heure à écouter les mâles chanteurs pour essayer d'en déduire une estimation. Les conditions de comptages sont difficiles et font douter de la bonne représentativité de ce protocole. Le premier objectif de la thèse a été de quantifier les biais du comptage. La thèse s'est donc ensuite attachée à trouver des pistes pour développer de nouvelles méthodes de comptages pour compenser les biais du comptage traditionnel. Les signaux acoustiques émis par les animaux portent plusieurs niveaux d'informations, tel que l'identité de l'émetteur. La deuxième partie de ma thèse a montré que les techniques de bioacoustique basées sur les différences acoustiques des vocalisations étaient applicables au lagopède et qu'il était ainsi possible de déterminer le nombre de mâles dans une zone à l'aide des sons qu'ils produisent. La troisième partie de la thèse est une généralisation de la méthode sur des enregistrements à long terme en conditions de terrains réelles. Il a été

---

non seulement possible d'obtenir le nombre de mâles mais également le temps de présence de chaque mâle et d'y relier son statut reproducteur. En conclusion, j'ai montré l'intérêt de l'outil bioacoustique comme outils de suivi des populations de lagopèdes alpins. Ma thèse ouvre des perspectives futures pour un suivi à larges échelles temporelles et spatiales des populations de lagopèdes.

**Discipline :** écologie, suivi des populations, bio-acoustique

**Mots clés :** suivi acoustique des populations, point d'écoute, signature individuelle, Lagopède alpin, *Lagopus muta*.

**Laboratoire :** NeuroPSI-ENES, UMR 9197, Université de Lyon/UJM Saint-Etienne. 42023 Saint-Etienne.